

วิวัฒนาการของจีโนมพอลิพลอยด์ในพืชบก

จากการเพิ่มจำนวนชุดโครโมโซมสู่ความหลากหลายทางชีวภาพ

บทคัดย่อ

พอลิพลอยดี (polyploidy) คือภาวะที่สิ่งมีชีวิตมีชุดโครโมโซมสมบูรณ์ตั้งแต่สามชุดขึ้นไป ปรากฏการณ์นี้พบได้อย่างกว้างขวางในพืชและมีบทบาทสำคัญต่อการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างจีโนม การเกิดหน้าที่ใหม่ของยีน การปรับตัวต่อสิ่งแวดล้อม ตลอดจนการกำเนิดชนิดพันธุ์ใหม่ แม้งานวิจัยเกี่ยวกับพอลิพลอยดีในอดีตจะมุ่งศึกษาพืชดอกเป็นหลัก แต่ความก้าวหน้าของเทคโนโลยีลำดับดีเอ็นเอทำให้พบว่า การเพิ่มจำนวนชุดโครโมโซมเกิดขึ้นในพืชบกแทบทุกกลุ่ม ตั้งแต่ไบรโอไฟต์ ไลโคไฟต์ เฟิน พืชเมล็ดเปลือย ไปจนถึงพืชดอก อย่างไรก็ตาม ผลลัพธ์ของพอลิพลอยดีแตกต่างกันตามประวัติวิวัฒนาการและกลไกควบคุมจีโนมของพืชแต่ละสายวิวัฒนาการ บทความนี้อธิบายความหมาย ผลกระทบ และรูปแบบวิวัฒนาการของจีโนมพอลิพลอยด์ในพืชบก พร้อมทั้งสรุปแนวทางการศึกษาที่สำคัญในอนาคต โดยเรียบเรียงจากบทความปริทัศน์ของ Weiss-Schneeweiss และคณะ ซึ่งเผยแพร่ในวารสาร *Current Opinion in Plant Biology* ปี ค.ศ. 2026

คำสำคัญ: พอลิพลอยดี, การเพิ่มจำนวนจีโนมทั้งชุด, วิวัฒนาการจีโนม, พืชบก, การกลายพันธุ์สภาพพอลิพลอยด์

1. พอลิพลอยดีคืออะไร

เซลล์ของสิ่งมีชีวิตทั่วไปมีโครโมโซมเป็นชุด พืชที่มีโครโมโซมสองชุดเรียกว่า **ดิพลอยด์** หรือ $2n$ ส่วนพืชที่มีโครโมโซมตั้งแต่สามชุดขึ้นไปเรียกว่า **พอลิพลอยด์** เช่น

- ทริพลอยด์ มีโครโมโซม 3 ชุด
- เตตราพลอยด์ มีโครโมโซม 4 ชุด
- เฮกซาพลอยด์ มีโครโมโซม 6 ชุด

พอลิพลอยด์อาจเกิดจากการเพิ่มจำนวนโครโมโซมภายในชนิดพันธุ์เดียวกัน หรือเกิดจากการผสมข้ามระหว่างชนิดพันธุ์ แล้วตามด้วยการเพิ่มจำนวนโครโมโซม กรณีหลังเรียกว่า **แอลโลพอลิพลอยด์** ซึ่งทำให้สิ่งมีชีวิตใหม่ได้รับจีโนมจากพ่อแม่ต่างชนิดมารวมอยู่ในนิวเคลียสเดียวกัน

คำว่า **whole-genome duplication** หรือ **WGD** หมายถึงเหตุการณ์ที่จีโนมทั้งชุดถูกเพิ่มจำนวนขึ้น อย่างไรก็ตาม พอลิพลอยด์กับ WGD ไม่ได้มีความหมายเหมือนกันอย่างสมบูรณ์ เพราะ WGD เน้นเหตุการณ์เพิ่มจำนวนจีโนม ส่วนพอลิพลอยด์หมายถึงสภาพของสิ่งมีชีวิตที่มีชุดโครโมโซมหลายชุด

2. สิ่งที่เกิดขึ้นหลังการเพิ่มจำนวนจีโนม

การเพิ่มจีโนมทั้งหมดไม่ได้หมายความว่าพืชจะเก็บยีนทุกสำเนาไว้ตลอดไป จีโนมใหม่ที่มีขนาดใหญ่ขึ้นต้องผ่านกระบวนการปรับโครงสร้างอย่างต่อเนื่อง ยีนบางสำเนาอาจสูญหายหรือเปลี่ยนเป็นยีนที่ไม่ทำงาน ขณะที่บางสำเนาอาจได้รับหน้าที่ใหม่

การเปลี่ยนแปลงหลัง WGD ที่สำคัญประกอบด้วย

2.1 การสูญเสียยีน

เมื่อยีนเดียวกันมีหลายสำเนา บางสำเนาอาจไม่จำเป็นและถูกกำจัดออกจากจีโนม กระบวนการนี้ช่วยลดความซ้ำซ้อนและลดภาระในการควบคุมการแสดงออกของยีน

2.2 การเกิดยีนเทียม

ยีนบางสำเนาสะสมการกลายพันธุ์จนไม่สามารถสร้างโปรตีนที่ทำงานได้ เรียกว่า **ยีนเทียม** หรือ pseudogene แม้ยีนดังกล่าวจะไม่สร้างโปรตีนตามปกติ แต่อาจยังมีบทบาทในการควบคุมยีนอื่นได้

2.3 การแบ่งหน้าที่ระหว่างยีนสำเนา

ยีนดั้งเดิมหนึ่งยีนอาจทำหน้าที่หลายอย่าง หลังการเพิ่มจำนวน ยีนแต่ละสำเนาอาจแบ่งกันรับผิดชอบหน้าที่เดิม เรียกว่า **subfunctionalization** ตัวอย่างเช่น สำเนาหนึ่งแสดงออกในราก ส่วนอีกสำเนาแสดงออกในใบ

2.4 การเกิดหน้าที่ใหม่

ยีนสำเนาหนึ่งอาจเปลี่ยนแปลงจนทำหน้าที่ใหม่ที่ยีนเดิมไม่เคยทำ เรียกว่า **neofunctionalization** กระบวนการนี้เป็นแหล่งสำคัญของนวัตกรรมทางวิวัฒนาการ เช่น การสร้างสารทุติยภูมิชนิดใหม่หรือการตอบสนองต่อความเครียดที่มีประสิทธิภาพมากขึ้น

2.5 การปรับเปลี่ยนเนื้อพันธุกรรม

รูปแบบการเติมหมู่เมทิลบนดีเอ็นเอ การดัดแปลงฮิสโตน และโครงสร้างโครมาตินอาจเปลี่ยนแปลงอย่างรวดเร็วหลังเกิดพอลิพลอยดี ส่งผลให้ยีนบางสำเนาถูกเปิดหรือปิดการทำงานแตกต่างกัน

2.6 การจัดเรียงโครโมโซมใหม่

โครโมโซมอาจเกิดการแตก การรวมตัว การสลับตำแหน่ง หรือการสูญเสียบางส่วน การเปลี่ยนแปลงเหล่านี้ช่วยให้จีโนมที่มีหลายชุดค่อย ๆ มีพฤติกรรมคล้ายจีโนมดิพลอยด์อีกครั้ง กระบวนการนี้เรียกว่า **การกลับคืนสู่สภาพดิพลอยด์** หรือ diploidization

ดังนั้น พอลิพลอยดีจึงไม่ใช่เหตุการณ์ที่สิ้นสุดทันทีเมื่อโครโมโซมเพิ่มจำนวน แต่เป็นจุดเริ่มต้นของกระบวนการวิวัฒนาการจีโนมที่อาจดำเนินต่อเนื่องนานหลายล้านปี

3. พอลิพลอยดีในพืชบกกลุ่มต่าง ๆ

แผนภาพในหน้า 2 ของบทความต้นฉบับเปรียบเทียบกับความสัมพันธ์ทางวิวัฒนาการ เหตุการณ์ WGD จำนวนโครโมโซม และขนาดจีโนมของพืชบกกลุ่มสำคัญ แผนภาพแสดงให้เห็นว่าเหตุการณ์เพิ่มจำนวนจีโนมไม่ได้กระจายอย่างสม่ำเสมอ แต่มีความถี่และผลกระทบแตกต่างกันในแต่ละกลุ่ม

3.1 ไบรโอไฟต์: พืชบกที่ไม่มีท่อลำเลียง

ไบรโอไฟต์ประกอบด้วยมอสส์ ลิเวอร์เวิร์ต และฮอร์นเวิร์ต เดิมเคยเชื่อกันว่าพืชกลุ่มนี้มีเหตุการณ์ WGD น้อย เนื่องจากส่วนใหญ่มีจีโนมขนาดเล็กและโครงสร้างโครโมโซมค่อนข้างคงที่ แต่ข้อมูลจีโนมสมัยใหม่แสดงให้เห็นว่าภาพดังกล่าวซับซ้อนกว่าที่เคยเข้าใจ

มอสส์

มอสส์มีหลักฐานของ WGD หลายครั้ง ทั้งเหตุการณ์โบราณและเหตุการณ์เฉพาะสายวิวัฒนาการ ประมาณหนึ่งในห้าของชนิดพันธุ์มอสส์ที่ศึกษาพบรูปแบบพอลิพลอยด์ตามธรรมชาติ

สิ่งที่น่าสนใจคือ แม้มอสส์บางสายวิวัฒนาการจะผ่าน WGD หลายรอบ แต่จีโนมยังคงมีขนาดค่อนข้างเล็ก แสดงว่ามอสส์อาจมีกลไกกำจัดดีเอ็นเอส่วนเกินและจัดระเบียบจีโนมใหม่ได้อย่างมีประสิทธิภาพ

ขึ้นที่คงอยู่หลังการเพิ่มจำนวนจีโนมในมอสส์บางกลุ่มเกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสง การสร้างโครงสร้างสืบพันธุ์ และการปรับตัวต่อสภาพแวดล้อมบนบก ในมอสส์แอนดาร์กติกบางชนิด WGD อาจมีส่วนช่วยให้พืชตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำและสภาพแวดล้อมรุนแรงได้ดีขึ้น

ลิเวอร์เวิร์ต

ลิเวอร์เวิร์ตมีขนาดจีโนมหลากหลาย แต่ความแตกต่างดังกล่าวมักเกิดจากการเพิ่มจำนวนของลำดับดีเอ็นเอซ้ำ มากกว่าการเกิดพอลิพลอยดีโดยตรง หลักฐานของ WGD ในลิเวอร์เวิร์ตยังมีไม่มากและจำเป็นต้องตรวจสอบด้วยจีโนมที่สมบูรณ์มากขึ้น

ฮอร์นเวิร์ต

ฮอร์นเวิร์ตมีจำนวนชนิดพันธุ์ค่อนข้างน้อย และมีหลักฐานของ WGD น้อยกว่าพืชบกกลุ่มอื่น จีโนมระดับโครโมโซมของฮอร์นเวิร์ตหลายวงศ์แสดงว่าออโตโพลอยมีลำดับยีนที่ค่อนข้างอนุรักษ์ แต่โครโมโซมเสริมและโครโมโซมที่อาจเกี่ยวข้องกับการกำหนดเพศเปลี่ยนแปลงได้มากกว่า

โดยรวมแล้ว พอลิพลอยดีอาจไม่ได้เป็นแหล่งกำเนิดความหลากหลายของยีนที่สำคัญที่สุดในไบรโอไฟต์ เพราะพืชกลุ่มนี้ยังได้รับยีนใหม่จากการถ่ายโอนยีนในแนวราบอีกด้วย

3.2 ไลโคไฟต์: พืชมีท่อลำเลียงกลุ่มดั้งเดิม

ไลโคไฟต์ประกอบด้วยคลัมมอสส์ สไปก์มอสส์ และควิลเวิร์ด เป็นสายวิวัฒนาการพี่น้องของพืชมีท่อลำเลียงกลุ่มอื่นทั้งหมด

เหตุการณ์ WGD ในไลโคไฟต์มีรูปแบบแตกต่างกันอย่างชัดเจน ควิลเวิร์ดมีหลักฐานของ WGD โบราณอย่างน้อยหนึ่งครั้ง ส่วนคลัมมอสส์บางสายวิวัฒนาการผ่าน WGD หลายรอบ ขณะที่สไปก์มอสส์ไม่พบ WGD ที่ร่วมกันในกลุ่มทั้งหมด

มีการค้นพบเหตุการณ์แอลโลพอลิพลอยดีโบราณในสายวิวัฒนาการของสไปก์มอสส์ *Selaginella* ซึ่งอาจเกิดขึ้นตั้งแต่ยุคไทรแอสสิกตอนต้น ที่น่าสนใจคือ ร่องรอยของการผสมข้ามและการรวมจีโนมยังตรวจพบได้แม้เหตุการณ์จะเกิดขึ้นมานานมากแล้ว เนื่องจากสำเนา ยีนจากพ่อแม่ทั้งสองสายถูกเก็บรักษาหรือสูญเสียในสัดส่วนที่แตกต่างกัน

การเปรียบเทียบจีโนมคลัมมอสส์สองชนิดยังพบว่า ตำแหน่งและลำดับของยีนบนโครโมโซมยังคงคล้ายกันมาก แม้สายวิวัฒนาการจะแยกจากกันมาประมาณ 350 ล้านปี แสดงว่าจีโนมของไลโคไฟต์บางกลุ่มเปลี่ยนแปลงอย่างช้ามาก

3.3 เฟิน: จีโนมใหญ่และโครโมโซมจำนวนมาก

เฟินจำนวนมากมีโครโมโซมจำนวนมากและมีจีโนมขนาดใหญ่ ลักษณะดังกล่าวอาจเกิดจากการผ่าน WGD หลายรอบ ร่วมกับการสูญเสียดีเอ็นเอหลัง WGD ที่ค่อนข้างช้า

การวิเคราะห์ข้อมูลทรานสคริปโตมและจีโนมของเฟินเสนอว่า อาจมีเหตุการณ์ WGD อย่างน้อย 18 เหตุการณ์ในสายวิวัฒนาการต่าง ๆ กลุ่มเฟินที่มีเหตุการณ์ WGD โบราณมากกว่ามักมีจำนวนชนิดพันธุ์มากกว่า อย่างไรก็ตาม ความสัมพันธ์นี้ยังไม่ยืนยันว่า WGD เป็นสาเหตุโดยตรงของการเพิ่มความหลากหลาย เพราะอาจมีปัจจัยอื่นร่วมด้วย

เฟินส่วนใหญ่เป็นพืชสร้างสปอร์แบบเดี่ยว หรือ **homosporous fern** ซึ่งมักมีจีโนมใหญ่และโครโมโซมจำนวนมาก ในทางตรงกันข้าม เฟินที่สร้างสปอร์สองชนิดมีจีโนมขนาดเล็กกว่า จึงมีข้อเสนอว่ารูปแบบการสืบพันธุ์อาจสัมพันธ์กับวิธีที่จีโนมจัดการกับโครโมโซมส่วนเกิน

ขนาดจีโนมของเฟินไม่ได้เกิดจาก WGD เพียงอย่างเดียว แต่ยังเกี่ยวข้องกับการสะสมของทรานสโพซอน การขยายตัวของอินทรอน และอัตราการกำจัดดีเอ็นเอที่แตกต่างกันระหว่างสายวิวัฒนาการ

เฟินจึงเป็นระบบที่เหมาะสมสำหรับศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างพอลิพลอยดี วงจรชีวิต การเพิ่มขนาดจีโนม และการกำเนิดชนิดพันธุ์

3.4 พืชเมล็ดเปลี่ยน: จีโนมขนาดใหญ่ไม่ได้เกิดจาก WGD เสมอไป

พืชเมล็ดเปลี่ยนประกอบด้วยปรัง เปะก๊วย พืชกลุ่มกนิโทไฟต์ และสน มีหลักฐานก่อนข้างชัดเจนว่า บรรพบุรุษร่วมของพืชมีเมล็ดเคยผ่าน WGD เมื่อประมาณ 300–350 ล้านปีก่อน แต่ยังมีข้อถกเถียงว่าบรรพบุรุษร่วมของพืชเมล็ดเปลี่ยนทั้งหมดผ่าน WGD เพิ่มอีกครั้งหรือไม่

แม้พืชเมล็ดเปลี่ยนหลายชนิดมีจีโนมใหญ่มาก แต่ความใหญ่ของจีโนมไม่ได้เป็นผลจากพอลิพลอยดีเพียงอย่างเดียว ตัวอย่างเช่น สนหลายชนิดมีจีโนมขนาดมากกว่า 20 พันล้านคู่เบส เนื่องจากการสะสมของทรานสโพซอนชนิด LTR-retrotransposon และดีเอ็นเอซ้ำจำนวนมาก ขณะที่อัตราการกำจัดดีเอ็นเอออกจากจีโนมต่ำ

สภาวะที่จีโนมมีขนาดใหญ่อยู่แล้วและยังสะสมดีเอ็นเอซ้ำอย่างต่อเนื่อง แต่กำจัดออกได้ช้า ถูกเปรียบเทียบว่าเป็นลักษณะคล้าย ภาวะอัมพาตของจีโนม หรือ genome paralysis

อย่างไรก็ตาม มีหลักฐานของพอลิพลอยดีเฉพาะสายวิวัฒนาการในพืชเมล็ดเปลี่ยนบางชนิด เช่น

- พืชสกุล *Ephedra*
- จูนิเปอร์บางชนิด
- เรดวูดชายฝั่ง ซึ่งมีโครโมโซมหกชุด

การทำความเข้าใจวิวัฒนาการจีโนมของพืชเมล็ดเปลี่ยนยังเป็นเรื่องท้าทาย เพราะจีโนมมีขนาดใหญ่ มีลำดับซ้ำมาก และมีจีโนมที่ประกอบสมบูรณ์ระดับโครโมโซมเพียงไม่กี่ชนิด

3.5 พืชดอก: กลุ่มต้นแบบของการศึกษาพอลิพลอยดี

พืชดอกเป็นกลุ่มที่มีข้อมูลเกี่ยวกับพอลิพลอยดีมากที่สุด บรรพบุรุษของพืชดอกน่าจะเคยผ่าน WGD และหลังจากนั้นเกิด WGD ซ้ำอีกหลายครั้งในสายวิวัฒนาการต่าง ๆ

การมีสำเนาขึ้นจำนวนมากอาจเพิ่มโอกาสให้เกิดหน้าที่ใหม่ ปรับระบบพัฒนาการ และสร้างลักษณะที่ช่วยให้พืชปรับตัวได้ดีขึ้น จึงมีข้อเสนอว่า WGD มีส่วนต่อความสำเร็จของพืชดอกทั้งในด้านจำนวนชนิดพันธุ์และการครอบครองชีวมวลของระบบนิเวศบนบก

อย่างไรก็ตาม WGD ไม่ได้ทำให้พืชประสบความสำเร็จเสมอไป ผลลัพธ์ขึ้นอยู่กับว่าจีโนมหลังการเพิ่มจำนวนสามารถ

- ควบคุมสมดุลการแสดงออกของยีนได้หรือไม่
- จับคู่โครโมโซมในการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสได้อย่างถูกต้องหรือไม่
- ลดความขัดแย้งระหว่างจีโนมย่อยจากพ่อแม่ต่างชนิดได้หรือไม่

- ปรับตัวเข้ากับสภาพแวดล้อมและระบบสืบพันธุ์ได้เพียงใด

ตัวอย่างที่น่าสนใจคือ กุหลาบป่าที่มีโครโมโซมห้าชุด ซึ่งมีการแบ่งโครโมโซมแบบไม่สมมาตร โครโมโซมสองชุดจับคู่และถ่ายทอดผ่านทั้งละอองเรณูและเซลล์ไข่ ส่วนอีกสามชุดถ่ายทอดผ่านเซลล์ไข่นั้น กลไกนี้สัมพันธ์กับโครงสร้างเซนโทรเมียร์สองรูปแบบและช่วยรักษาภาวะเพนตาพลอยด์ไว้ในรุ่นลูก

การศึกษาข้าวป่าแอลโลพอลิพลอยด์ยังพบว่า การกลับคืนสู่สภาพดิพลอยด์ไม่ได้เกิดขึ้นด้วยความเร็วคงที่ การสูญเสียยีนจำนวนมากอาจเกิดขึ้นช่วงสั้น ๆ ในระยะแรก ขณะที่การเปลี่ยนแปลงของทรานสโทซอนและการแลกเปลี่ยนชิ้นส่วนระหว่างโครโมโซมจากจีโนมพ่อแม่เกิดขึ้นอย่างค่อยเป็นค่อยไป

4. พอลิพลอยดีทำให้พืชปรับตัวดีขึ้นเสมอหรือไม่

พอลิพลอยดีมักถูกมองว่าเพิ่มความยืดหยุ่นทางพันธุกรรม เพราะมีสำเนาโครโมโซมสำรองและมีโอกาสเกิดหน้าที่ใหม่ อย่างไรก็ตาม ผลดีดังกล่าวไม่ได้เกิดขึ้นโดยอัตโนมัติ

พืชพอลิพลอยด์อาจเผชิญปัญหา เช่น

- การจับคู่โครโมโซมผิดปกติระหว่างไมโอซิส
- การผลิตเซลล์สืบพันธุ์ที่มีจำนวนโครโมโซมไม่สมดุล
- ความไม่สมดุลของปริมาณผลิตภัณฑ์จากยีน
- ความขัดแย้งระหว่างจีโนมย่อย
- ต้นทุนในการจำลองและรักษาจีโนมขนาดใหญ่

การศึกษานิคพันธุ์ที่มีระดับพลอยดีหลายแบบจำนวน 129 ชนิดพบว่า พอลิพลอยด์มักมีการเปลี่ยนแปลงถิ่นอาศัยทางภูมิอากาศ แต่รูปแบบการเปลี่ยนแปลงไม่สม่ำเสมอ บางชนิดกระจายเข้าสู่พื้นที่หนาวหรือแห้งกว่า ขณะที่บางชนิดไม่ได้ขยายขอบเขตถิ่นอาศัยอย่างชัดเจน จึงยังไม่สามารถสรุปได้ว่าพอลิพลอยดีจะนำไปสู่การปรับตัวในทิศทางใดทิศทางหนึ่งเสมอ

กล่าวได้ว่า พอลิพลอยดีเป็นการเพิ่ม “ศักยภาพทางวิวัฒนาการ” แต่ความสำเร็จขึ้นอยู่กับปฏิสัมพันธ์ระหว่างจีโนม ลักษณะชีววิทยาของพืช และสภาพแวดล้อม

5. เทคโนโลยีที่ช่วยเปิดเผยประวัติพอลิพลอยดี

การศึกษาพอลิพลอยดีในอดีตอาศัยการนับจำนวนโครโมโซมและการวัดปริมาณดีเอ็นเอเป็นหลัก ปัจจุบันมีเทคโนโลยีที่ช่วยให้วิเคราะห์จีโนมซับซ้อนได้ละเอียดขึ้น ได้แก่

การหาลำดับดีเอ็นเอแบบอ่านยาว

เทคโนโลยีอ่านลำดับดีเอ็นเอเป็นชิ้นยาวช่วยแยกจีโนมย่อยที่คล้ายกันมาก และช่วยประกอบบริเวณที่มีดีเอ็นเอซ้ำได้ดีขึ้น

จีโนมแบบเทโลเมียร์ถึงเทโลเมียร์

การประกอบจีโนมแบบ telomere-to-telomere หรือ T2T มุ่งสร้างลำดับโครโมโซมที่ต่อเนื่องตั้งแต่ปลายด้านหนึ่งถึงอีกด้านหนึ่ง ทำให้สามารถตรวจสอบเซนโทรเมียร์ เทโลเมียร์ และบริเวณที่มีลำดับซ้ำซ้อนได้

การประกอบจีโนมแยกแฮพลোটাইป์

ในพืชพอลิพลอยด์ จำเป็นต้องแยกสำเนาโครโมโซมแต่ละชุดออกจากกัน เพื่อศึกษาว่ายีนใดมาจากบรรพบุรุษหรือพ่อแม่สายใด และจีโนมย่อยแต่ละชุดเปลี่ยนแปลงอย่างไร

แพนจีโนม

จีโนมอ้างอิงเพียงหนึ่งตัวอย่างไม่สามารถแทนความหลากหลายทั้งหมดภายในชนิดพันธุ์ได้ การสร้างแพนจีโนม ซึ่งรวมข้อมูลจากหลายประชากรและหลายสายพันธุ์ ช่วยแยกการเปลี่ยนแปลงที่เกิดจากพอลิพลอยด์ออกจากความแปรผันที่มีอยู่เดิมในประชากรดิพลอยด์

ระบบสร้างเซลล์สืบพันธุ์แบบโคลน

ระบบ “mitosis instead of meiosis” หรือ MiMe ใช้การเปลี่ยนแปลงยีนที่ควบคุมไมโอซิส เพื่อสร้างเซลล์สืบพันธุ์ที่ไม่ลดจำนวนโครโมโซมและมีพันธุกรรมเหมือนต้นแม่ เทคโนโลยีนี้อาจนำไปใช้สร้างพืชพอลิพลอยด์ที่มีองค์ประกอบจีโนมตามต้องการ และช่วยรักษาลักษณะเด่นของพืชลูกผสม

6. ประเด็นวิจัยในอนาคต

แม้ข้อมูลจีโนมพืชจะเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็ว แต่การสุ่มตัวอย่างระหว่างกลุ่มพืชยังไม่สมดุล พืชดอกมีจีโนมที่ศึกษาแล้วหลายร้อยชนิด ขณะที่มอสส์ ลิเวอร์เวิร์ต สอว์นเวิร์ต ไกลโคไฟต์ เฟิน และพืชเมล็ดเปลือยยังมีข้อมูลน้อยกว่าอย่างมาก

งานวิจัยในอนาคตควรมุ่งตอบคำถามสำคัญ ได้แก่

เหตุใดพืชบางสายวิวัฒนาการจึงเกิดพอลิพลอยด์บ่อยกว่าสายอื่น ความหลากหลายของชนิดพันธุ์เกิดจาก WGD โดยตรงหรือเกิดจากกระบวนการหลัง WGD เช่น การเกิดหน้าที่ใหม่ของยีน เหตุใดพืชบางกลุ่มจึงลดขนาดจีโนมได้รวดเร็ว ขณะที่บางกลุ่มสะสมดีเอ็นเอจนมีจีโนมขนาดใหญ่ และพอลิพลอยด์มีผลต่อปฏิสัมพันธ์ระหว่างพืชกับจุลินทรีย์หรือไมโครไบโอมอย่างไร

ผู้เขียนบทความต้นฉบับเสนอให้สร้าง “กลุ่มต้นแบบ” ในสายวิวัฒนาการสำคัญของพืช โดยหาลำดับจีโนมคุณภาพสูงจากตัวแทนหลายชนิด วิธีนี้จะช่วยให้เปรียบเทียบวิวัฒนาการจีโนมระหว่างกลุ่มพืชได้อย่างเป็นระบบมากขึ้น

นอกจากนี้ การพัฒนาอัลกอริทึมและการประยุกต์ใช้ปัญญาประดิษฐ์อาจช่วยแก้ปัญหาการประกอบจีโนมที่มีลำดับซ้ำยาวมาก และช่วยแยกจีโนมย่อยของพืชพอลิพลอยด์ที่มีความคล้ายคลึงกันสูง

บทสรุป

พอลิพลอยดีเป็นหนึ่งในกระบวนการสำคัญที่กำหนดประวัติวิวัฒนาการของพืช การเพิ่มจำนวนจีโนมทั้งหมดสร้างสำเนาขึ้นและวัดดูทิศทางพันธุกรรมจำนวนมาก แต่ผลลัพธ์ไม่ได้ขึ้นอยู่กับจำนวนโครโมโซมที่เพิ่มขึ้นเพียงอย่างเดียว สิ่งสำคัญคือสิ่งที่เกิดขึ้นภายหลัง ได้แก่ การสูญเสียยีน การแบ่งหน้าที่ของยีน การเกิดหน้าที่ใหม่ การจัดเรียงโครโมโซม และการเปลี่ยนแปลงของดีเอ็นเอซ้ำ

พืชแต่ละกลุ่มจัดการกับจีโนมที่เพิ่มขึ้นแตกต่างกัน มอสส์สามารถลดขนาดจีโนมหลัง WGD ได้ค่อนข้างดี เฟินมักเก็บโครโมโซมและดีเอ็นเอส่วนเกินไว้เป็นเวลานาน สนมมีจีโนมใหญ่จากการสะสมลำดับซ้ำ ส่วนพืชดอกผ่าน WGD ซ้ำหลายรอบและเกิดความหลากหลายของยีนอย่างกว้างขวาง

ดังนั้น พอลิพลอยดีไม่ควรถูกมองเป็นคำอธิบายเดียวของความสำเร็จทางวิวัฒนาการ แต่ควรมองเป็นจุดเริ่มต้นของกระบวนการเปลี่ยนแปลงจีโนมที่ซับซ้อน ผลลัพธ์สุดท้ายขึ้นอยู่กับชีววิทยาของสิ่งมีชีวิต ประวัติสายวิวัฒนาการ ระบบสืบพันธุ์ และสิ่งแวดล้อมร่วมกัน การเพิ่มข้อมูลจีโนมจากพืชทุกกลุ่มอย่างทั่วถึงจะช่วยให้เราเข้าใจได้ชัดเจนขึ้นว่า การเพิ่มจำนวนโครโมโซมมีส่วนสร้างความหลากหลายของพืชบนโลกอย่างไร



Polyploid genome evolution across land plants: Progress and perspectives

Hanna Weiss-Schneeweiss, Gerald M. Schneeweiss and Norman J. Wickett

The enormous wealth of data on the incidence of polyploidy and its significance for genome evolution in angiosperms has greatly advanced our understanding of plant evolution. This has enabled the identification of correlations between polyploidization and life history trait evolution as well as unraveling the complex interplay between genome multiplication and the biology of individual lineages giving rise to intricate and unique patterns of genome evolution despite shared evolutionary processes. Advances in sequencing and analytical methods result in the quickly increasing representation of other land plant lineages, such as bryophytes or ferns. These data continue to reveal that the levels of genome evolution complexity known from angiosperms are to be found across all land plants, albeit to lineage-specific extents. Greatly expanded taxonomic sampling across land plants will not only deepen our understanding of the interplay between polyploidy and the evolution of traits and life histories, e.g. in the context of the conquest of land, but also will allow an evolutionarily broader assessment of the role of polyploidy in shaping genome dynamics.

Addresses

Department of Botany and Biodiversity Research, University of Vienna, Rennweg 14, A-1030 Vienna, Austria

Corresponding author: Weiss-Schneeweiss, Hanna (hanna.schneeweiss@univie.ac.at)

Current Opinion in Plant Biology 2026, **90**:102857

This review comes from a themed issue on **Genome studies and molecular genetics_2026**

Edited by **Eriko Sasaki** and **Arturo Marí-Ordóñez**

For complete overview of the section, please refer the article collection - [Genome studies and molecular genetics_2026](#)

Available online 28 January 2026

<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2025.102857>

1369-5266/© 2026 The Author(s). Published by Elsevier Ltd. This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Polyploidy, the presence of three or more full sets of chromosomes, is a pervasive phenomenon in plant evolution that can influence the structure, function, and dynamics of plant genomes [1]. Commonly, though not

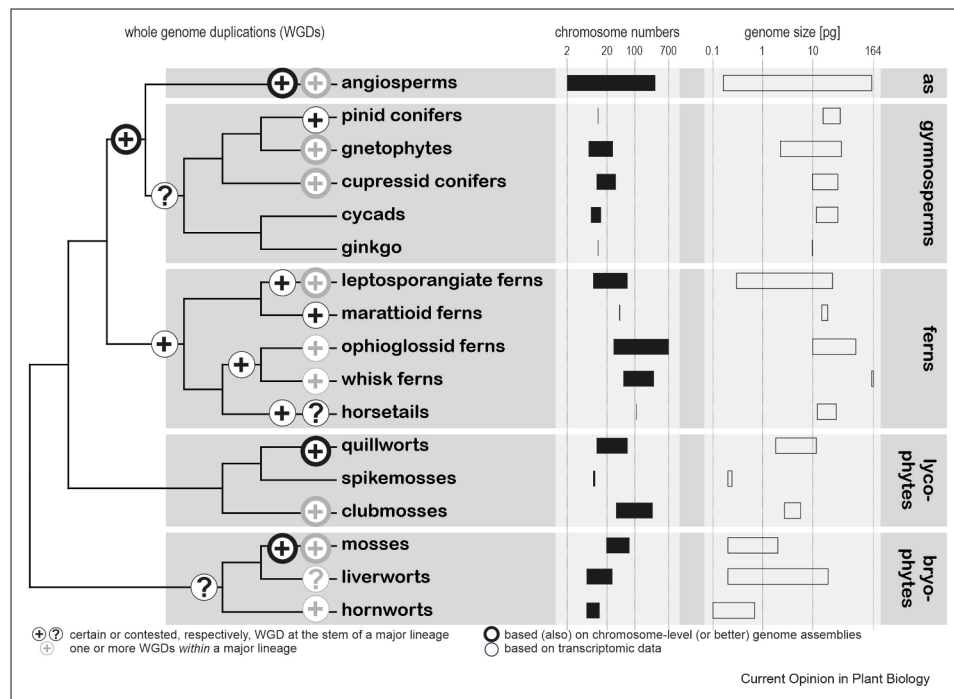
necessarily accurate, polyploidy is used synonymously with whole-genome duplication (WGD [2]). Following WGD, most genomes experience a phase of reorganization, including the loss, pseudogenization, subfunctionalization and neofunctionalization of coding sequences, epigenetic remodeling, and chromosomal rearrangements [2]. These processes contribute to genetic and cytological (re-)diploidization over time. Recurrent cycles of polyploidization and subsequent diploidization have shaped the genomes of nearly all angiosperms, many ferns and lycophytes, and some bryophytes and gymnosperms [1,3,4].

Current methodological and analytical advances in comparative genomics have allowed unprecedented analyses of often complex polyploid genomes. High-throughput, long-read, and single molecule sequencing technologies available at decreasing costs as well as dedicated tools and software for genomic analysis of polyploid systems have enabled constant and accelerating progress (e.g. Ref. [5]). Furthermore, in a system like isogenic diploid gametophytes of the moss *Funaria hygrometrica*, induced from immature diploid sporophytes through apospory, the immediate effects of genome doubling before meiosis and fertilization can be studied, allowing the genetic networks involved in ploidy transitions to be identified [6]. Jointly, these allow for addressing detailed questions related to the complex interplay between polyploidy and genome architecture, gene dosage balance, morphology, ecological adaptations, and lineage diversification in any plant group.

Bryophytes

Most bryophytes possess relatively small genomes, with more karyotypic diversity than was previously thought (Figure 1), suggesting that the prevailing view that WGDs may be rare or absent in this lineage [7] is ripe for re-evaluation [8]. Recent phylogenetic analyses of extensive nuclear gene datasets representing all three bryophyte lineages (mosses, liverworts, and hornworts) have provided evidence for at least seven ancient large-scale gene duplications (LSGDs [9]), inferred from transcriptome data. However, these do not have to stem from polyploidization as exemplified by LSGD1, which predates the divergence of extant bryophytes (Figure 1, [9]; the remaining six LSGDs are specific to some

Figure 1



Summary of phylogenetic relationships, incidence of whole-genome duplications (WGDs), and genomic characteristics (chromosome numbers as solid bars and genome size as open bars, both on a natural logarithmic scale) of major lineages of land plants (as, angiosperms).

lineages): whole-genome data found no evidence for a WGD event at this point of bryophyte evolution but did recover 5 ancient WGDs and at least 15 lineage-specific WGDs in mosses and two and one lineage-specific WGDs in liverworts and hornworts, respectively [10].

Genome multiplication has been considered unlikely in the evolution of hornworts [3], the lineage with the fewest number of species, with evidence for only one ancient [11] or two intraspecific [8] putative WGD events (Figure 1). The former corresponds to LSGD2 as inferred in the most recent common ancestor (MRCA) of a clade including all but one studied hornwort species [9]; only weak evidence for a single lineage-specific WGD was found, however, by whole-genome data [10]. Comparative analyses of ten chromosome-level genome assemblies, representing all hornwort families, demonstrated the absence of recent WGDs and highly conserved synteny in their autosomes, whereas the multiple accessory and putative sex chromosomes mostly lacked syntenic relationships with one another and were evolutionarily labile [12]. Liverworts resemble hornworts in having mostly compact genomes and relatively stable chromosome numbers and karyotypes [1] with some lineage-specific expansions in genome size [13]. While liverworts exhibit the widest range of genome sizes in bryophytes (Figure 1), this variation has been attributed

to repeat expansion rather than polyploidy [7,13]. Although ancient hybridization and recent allopolyploidy have been proposed for some lineages [8,13], only one LSGD (LSGD7) has been inferred from phylogenomic data in the MRCA of a clade containing the majority of foliose liverworts [9] but this could not be confirmed from whole-genome data [10] yet based on scarcer taxon sampling within this lineage. Evolutionarily significant, recurrent, and independent polyploidization cycles have been hypothesized for the species-rich mosses (Figure 1; [7]), with c. twenty-one percent of species exhibiting naturally occurring polyploids [8]. Four other LSGD events were inferred in mosses, one in their MRCA and the other three (LSGD4–6) in the MRCA of peat mosses and two in the early evolution of core mosses [9], all of them confirmed by whole-genome data [10]. In the diverse lineage of pleurocarpous mosses, LSGDs may have occurred before and early in their diversification [14]. Telomere-to-telomere (T2T) genome assembly of the model moss *Physcomitrium patens* allowed proposing a model of karyotype evolution involving descending dysploidy following two WGDs [15]. In contrast to liverworts [16], the persistence of consistently small genome sizes in mosses (Figure 1), despite multiple WGDs rounds, suggests higher rates of genome down-sizing and reorganization, although the underlying mechanisms remain elusive.

Functional enrichment analyses of retained duplicated genes revealed patterns unique for each of the seven LSGDs, suggesting specific evolutionary trajectories [9]. LSGD1 and 7 were associated with a significant enrichment in photosynthesis-related genes, perhaps linked to adaptation to terrestrial environment, and LSGD1 with gene losses that may have resulted in the simplification of body complexity [17]. WGD events in the recent history of the Antarctic moss *Pohlia nutans* were putatively involved in molecular responses to extreme terrestrial environments [18]. Duplicate genes retained following a large-scale gene duplication early in the origin and diversification of pleurocarpous mosses were enriched for functions related to the development of reproductive structures, the placement of which is a synapomorphy of the group [14]. Despite the relatively few WGDs inferred for bryophytes, they retain a very diverse gene space driven, at least in part, by horizontal gene transfers [10], suggesting that WGDs may be less important for the generation of functional novelty than in other plant lineages.

Comparison of seed plant and moss genomes, including the new chromosome-scale genome assembly of *Funaria hygrometrica*, revealed that large-scale genome structure and dynamics of these groups differ [19] despite both being affected by WGD. Mosses have experienced lower rates of gene order reshuffling along chromosomes, resulting in higher levels of synteny and collinearity over evolutionary time. Furthermore, the even distribution of transposable elements (TEs) and genes along chromosomes appears to be characteristic of both mosses and the genomes of other seedless plant lineages [19].

Lycophytes

Lycophytes comprise the sister group to all remaining vascular plants and are represented by clubmosses, spikemosses, and quillworts (Figure 1). Their genomes are, similar to ferns, relatively large (Figure 1), suggesting that polyploidization may have contributed to their expansion [20]. The incidence of WGDs varies across the three lineages [11,21]; a single ancient WGD event has been proposed in quillworts, spikemosses lack a shared WGD in their evolutionary history, and clubmosses have experienced multiple WGDs (Figure 1; [22]). The first lycophyte chromosome-level genome assemblies revealed a single WGD in the diploid *I. taiwanensis* and two WGDs in the related tetraploid quillwort *Isoetes sinensis* [23].

One of the earliest identified allopolyploidy events in land plants was recently discovered in the *Selaginella sanguinolenta* clade dating back to the Early Triassic and involving common ancestors of the two superclades in spikemosses [24]. The surprising retention of the signature of hybridization over such a long evolutionary time was attributed to differential loss or fixation of

various gene copies from the progenitors and partial gene-level conversion, rather than entire gene-level conversion [24].

Comparison of chromosomal genome assemblies of two homosporous clubmoss species revealed high levels of gene collinearity despite 350 Mya of divergence and incidence of independent WGDs [22]. This high level of genome stability over geological time with decelerated rates of nucleotide substitution contrasts with genome features in heterosporous spikemosses and quillworts, suggesting contrasting modes of genome evolution related to homo- and heterospory [22].

Ferns (monilophytes)

Ferns include whisk ferns, ophioglossid ferns, horsetails, marattioid ferns, and leptosporangiate ferns (Figure 1). Most ferns are homosporous and many possess high chromosome numbers and large genomes (Figure 1; [25]). It is thought that both a high incidence of polyploidy and a process of diploidization that involves relatively less DNA loss accounts for this pattern [26], and these lineage-specific genome dynamics may have played a significant role in their evolutionary diversification [25]. Apart from an ancient WGD inferred in the MRCA of all extant ferns (but see Ref. [27]), multiple other lineage-specific WGDs in different subclades have been inferred (Figure 1; [11,27–29]). A recent analysis of fern transcriptomes and genomes inferred 18 putative WGDs and showed that lineages with more instances of ancient WGDs are more species-rich than those with fewer WGDs [29]. Evolutionarily more recent, recurring, and independent allopolyploidization events have been reported for many fern genera [30], likely contributing to their recent radiations.

Due to the low number of sequenced fern genomes and partly contradicting inferences (e.g. whether WGDs in horsetails were associated with the K-Pg mass extinctions: [31] versus [32]), the role and dynamics of polyploidy in the evolutionary history of ferns remain little understood; however, their diversity, a life cycle with independent gametophyte and sporophyte generations, and an extensive history of WGD with comparatively less genome downsizing make ferns an excellent system for studying the relationship between polyploidy and diversification. WGDs, the accumulation of transposable elements, and the expansion of introns are generally suggested to contribute to increased genome sizes in ferns, though to different extents for each mechanism in different lineages [33–35]. An association between homosporous and large genomes with high chromosome numbers has also been proposed, supported by the fact that heterosporous fern genomes are some of the smallest in the lineage [26]. Additionally, substantial variation in genome dynamics due to different life forms is likely, as shown for tree ferns with high levels of

preserved synteny following the most recent WGD 100–170 Mya, suggesting that slow rates of diploidization may be associated with the origin of arborescence [36,37].

Gymnosperms

Gymnosperms comprise cycads, ginkgo, gnetophytes, and conifers encompassing pinid conifers and cupressid conifers (e.g. redwoods, junipers, yews; Figure 1; [38]). Whereas, an ancient WGD in the MRCA of all seed plants (~300–350 Mya) has been confirmed by synteny analyses of gymnosperms vs. *Amborella trichopoda* [39], a WGD common to all gymnosperms remains contentious ([39] vs [40]; Figure 1). Similarly, newer one-to-one, arm-scale synteny patterns of conifers, ginkgo, and cycads found no evidence for independent WGD events in these lineages [41] in contrast with earlier inferences of independent WGDs in the two conifer lineages [39], likely representing other types of gene duplications instead.

Ancient WGDs in gymnosperms are thought to be rare with negligible effects on karyotype evolution, with one possible exception in gnetophytes, where WGD was clearly demonstrated in *Welwitschia* and, less conclusively, in *Gnetum* [41]. The *Gnetum* genome exhibited extremely fragmented synteny relative to *Welwitschia*, possibly due to massive chromosomal rearrangements and gene fractionation during diploidization [41]. The recent (1–2 Mya) burst of LTR-retrotransposons and following high turnover rates led to genome restructuring and downsizing in *Welwitschia* [42] and further contributed to low levels of synteny between *Welwitschia* and *Gnetum*. In contrast to ancient WGDs, solid evidence exists for lineage-specific polyploidy in gymnosperms [11,39], for instance in the gnetophytes (*Ephedra* [43]) and cupressid conifers (*Juniperus* [44], hexaploid coast redwood [45]; Figure 1).

Gymnosperm genomes have long been recalcitrant to whole-genome assembly, due to the costs associated with sequencing large genomes and difficulties in assembly contiguous sequences from highly repetitive genomes. Currently, genome assemblies are available for over 20 species of all major lineages, including pines (~12–29 Gb), ginkgo (~10 Gb), cycads (~10 Gb), gnetophytes (~4–7 Gb), and cupressid conifers (~8–26 Gb; e.g. Refs. [39,40,46,47], but only three of those are assembled to the chromosomal level and only one represents T2T assembly (*Taxus wallichiana*; [47]). Smaller genomes of non-conifer gymnosperms have experienced lineage-specific WGDs [42,48] and post-polyploidization genome downsizing, common in angiosperms, and involving high rates of DNA excisions with SOLO-LTR prevailing over intact elements [49]. In contrast, the large genomes of pines, with WGD inferred only in their MRCA (Figure 1; but see

Ref. [41]), are dominated by intact LTR-retrotransposons [39,46]. Thus, these genomes may experience an irreversible increase in genome size, where already large genomes resulting from WGD are accompanied by a steady amplification of slowly degrading repeats and low-copy DNAs, and a slow rate of their removal, resulting in something akin to “genome paralysis” in pines [39]. Evidently, patterns of gymnosperm genome evolution follow different evolutionary trajectories, whose understanding will require a denser sampling of genomes from across the gymnosperm phylogeny [41].

Angiosperms

Angiosperms were the first group for which polyploidy was widely accepted as a key evolutionary force [50]. Not only was the WGD in the MRCA of all angiosperms hypothesized to have created genomic novelty contributing to their evolutionary success but also recurrent lineage-specific WGDs of different ages have been linked to the success of angiosperms with respect to both species richness and biomass dominance [1,11,51]. The combination of a high incidence of WGDs across all phylogenetic depths, various combinations of genomic responses to polyploidization (e.g. neofunctionalization and subfunctionalization of duplicate genes, genomic rearrangements, alterations of epigenetic patterns), and the availability of hundreds of sequenced genomes with many more on the way, have placed flowering plants at the forefront of polyploidy research. Furthermore, the rapid development of novel methods to manipulate and recreate angiosperm polyploids *in vivo* promises an exciting future for the field. For instance, the ‘mitosis instead of meiosis’ (MiMe) system, accomplished through mutations in selected meiotic genes, allows generating clonal unreduced gametes that can be used for precise genome manipulations without the genetic variation that arises from sexual reproduction [52]. Although often developed for and applied to crops [53], such tools as well as analysis of the pangenome, representing the breadth of genomic diversity within a species or clade [54,55], will become highly useful also in wild plants.

Among land plants, angiosperms continue to be at the forefront of polyploidy research from the cellular to the ecosystem level. Given the breadth of research on this topic, we will illustrate this leading-edge work with a few examples only. First, asymmetric meiosis in pentaploid dogroses, where two chromosome sets pair as bivalents and are transmitted through both pollen and egg cells, whereas the remaining three chromosome sets form univalents transmitted exclusively through the egg cell, is linked to a bimodal centromere architecture (larger and satellite DNA-rich centromeres in univalents versus centromeres enriched in *Athila* TEs in bivalent-forming chromosomes; [56]). The ability to take a

pangenomic approach to comparative genomics is also pushing the boundaries of polyploidy research. Pangenomic data from an allopolyploid rice species and its diploid progenitors, allowing for post-polyploidization evolution and parental variation in diploids to be distinguished, indicate that the tempo of diploidization depends on the mutation type, being episodic for gene fractionation (an early burst of gene loss) and gradual for transposable element dynamics and homoeologous exchanges [57]. Our understanding of post-polyploidization evolution is similarly being pushed forward by more exhaustive sampling. For example, phylogenomic analysis of chromosome-level full genome data from 11 representatives of the cotton family identified ancient allopolyploidization events (up to decaploid) affecting multiple subfamilial lineages and subsequent dysploidy as drivers of diversification in this plant family [58]. Finally, a comparison of climate niches in 129 mixed-ploidy species found that climate niche shifts in polyploids are generally common, but as there was consistent association neither with any specific environmental factor nor with range or niche expansion, ideas of predictable niche shifts in polyploids may not hold [59]. It would be impossible to cover the extent of angiosperm polyploidy work in such a short space but these examples show that the field is rapidly moving forward.

Future directions

A number of WGDs, especially at basal nodes of non-angiosperms, have been inferred using transcriptomic data only (Figure 1) and are, therefore, in need of verification using more comprehensive genome data, ideally T2T genome assemblies. Despite enormous technological and algorithmic advances in recent years, such assemblies remain challenging for ultra-long tandem repeats and for haplotype-resolved polyploid genomes [60]. A likely remedy is improved assembly algorithms, which could profit from more well-curated genome data sets and inclusion of artificial intelligence technologies [60]. Similarly, improvements in how polyploidy is modeled as a population-level process, incorporating population-level genome sampling, will also move the field forward by addressing how different evolutionary forces may lead to the fixation of polyploids in plant populations.

Land plant lineages are very unevenly covered with respect to (nearly) fully sequenced genomes. This hampers cross-comparison of polyploid genome evolution across major lineages (e.g. the suggested lower rate of genome turnover in mosses compared to angiosperms) as well as the identification of general evolutionary trends across land plants (concerning, e.g. genome reshuffling or transposable element activity) and their major lineages (e.g. suggested differences between homosporous and heterosporous ferns). As a

strategy, we suggest establishing model clades (depending on size, ranging from order to phylum level) across land plants, within which state-of-the-art whole-genome sequences for a representative subset of taxa are generated. Assuming parallel computational and algorithmic improvements, this data set, as a whole or subsets thereof, could be used to address questions including, but not limited to: (i) What are the (intrinsic or extrinsic) causes of differences in polyploidization rates across groups? (ii) Is lineage diversification driven by polyploidy per se or rather by associated factors acting post-polyploidization? (iii) What are the causes for differences in genome dynamics and diploidization rates across lineages? (iv) How is polyploidy affecting interactions between plants and other organisms, such as the microbiome [61]? We feel that this “genomic democratization” complements in-depth studies of model organisms and will serve as a foundation for understanding genome dynamics and the role of WGD more broadly.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

No data was used for the research described in the article.

References

Papers of particular interest, published within the period of review, have been highlighted as:

- * of special interest
- ** of outstanding interest

1. Qiao X, Zhang S, Paterson AH: **Pervasive genome duplications across the plant tree of life and their links to major evolutionary innovations and transitions.** *Comput Struct Biotechnol J* 2022, **20**:3248–3256, <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2022.06.026>.
2. Heslop-Harrison JS (Pat), Schwarzacher T, Liu Q: **Polyploidy: its consequences and enabling role in plant diversification and evolution.** *Ann Bot* 2023, **131**:1–9, <https://doi.org/10.1093/aob/mcac132>.
3. Li Z, Barker MS: **Inferring putative ancient whole-genome duplications in the 1000 plants (1KP) initiative: access to gene family phylogenies and age distributions.** *Giga-Science* 2020, **9**:giaa004, <https://doi.org/10.1093/gigascience/giaa004>.
4. Morris JP, Baslan T, Soltis DE, Soltis PS, Fox DT: **Integrating the study of polyploidy across organisms, tissues, and disease.** *Annu Rev Genet* 2024, **58**:297–318, <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-111523-102124>.
5. Garg V, Bohra A, Mascher M, Spannagl M, Xu X, Bevan MW, *et al.*: **Unlocking plant genetics with telomere-to-telomere genome assemblies.** *Nat Genet* 2024, **56**:1788–1799, <https://doi.org/10.1038/s41588-024-01830-7>.
6. Patel N, Vuruputoor VS, Rahmatpour N, Liu Y, Szövényi P, Goffinet B, *et al.*: **Immediate premeiotic transcriptomic effects following nonchemically induced whole genome duplication**

- in the moss *Funaria hygrometrica*. *New Phytol* 2025, **247**: 24–32, <https://doi.org/10.1111/nph.70208>.
- This study demonstrates that inducing whole-genome duplication via apospory in *Funaria hygrometrica* triggers a rapid transcriptomic response in the resulting diploid gametophytes. This approach allows evaluating direct consequences of genome doubling before genetic programming is reset via syngamy and meiosis.
7. Szövényi P, Gunadi A, Li F-W: **Charting the genomic landscape of seed-free plants**. *Nat Plants* 2021, **7**:554–565, <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00888-z>.
 8. Patel N, Budke JM, Bainard JD: **Distinct patterns of genome size evolution in each bryophyte lineage are not correlated with whole genome duplication**. *Ann Bot* 2025, **135**: 1181–1198, <https://doi.org/10.1093/aob/mcaf012>.
 9. Shen C, Li H, Shu L, Huang W-Z, Zhu R-L: **Ancient large-scale gene duplications and diversification in bryophytes illuminate the plant terrestrialization**. *New Phytol* 2025, **245**: 2292–2308, <https://doi.org/10.1111/nph.20221>.
- This study uses the most extensive nuclear gene dataset representing species of nearly all lineages to detect large-scale gene duplications in bryophytes. It highlights the potential role of gene duplications in terrestrialization and evolutionary diversification of bryophytes.
10. Dong S, Wang S, Li L, Yu J, Zhang Y, Xue JY, et al.: **Bryophytes hold a larger gene family space than vascular plants**. *Nat Genet* 2025, **57**:2562–2569, <https://doi.org/10.1038/s41588-025-02325-9>.
 11. One Thousand Plant Transcriptomes Initiative: **One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants**. *Nature* 2019, **574**:679–685, <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1693-2>.
 12. Schafran P, Hauser DA, Nelson JM, Xu X, Mueller LA, Kulshrestha S, et al.: **Pan-phyllum genomes of hornworts reveal conserved autosomes but dynamic accessory and sex chromosomes**. *Nat Plants* 2025, **11**:49–62, <https://doi.org/10.1038/s41477-024-01883-w>.
 13. Dong S, Yu J, Zhang L, Goffinet B, Liu Y: **Phylotranscriptomics of liverworts: revisiting the backbone phylogeny and ancestral gene duplications**. *Ann Bot* 2022, **130**:951–963, <https://doi.org/10.1093/aob/mcac113>.
 14. Johnson MG, Malley C, Goffinet B, Shaw AJ, Wickett NJ: **A phylotranscriptomic analysis of gene family expansion and evolution in the largest order of pleurocarpous mosses (Hypnales, Bryophyta)**. *Mol Phylogenet Evol* 2016, **98**:29–40, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.01.008>.
 15. Bi G, Zhao S, Yao J, Wang H, Zhao M, Sun Y, et al.: **Near telomere-to-telomere genome of the model plant *Physcomitrium patens***. *Nat Plants* 2024, **10**:327–343, <https://doi.org/10.1038/s41477-023-01614-7>.
 16. Fujiwara T, Liu H-M, Zhu R-L, Schneider H: **A deep dive into bryophyte genome space reveals opposing evolutionary trends in the sister lineages, mosses and liverworts**. *J Systemat Evol* 2025, **63**:187–204, <https://doi.org/10.1111/jse.13159>.
 17. Harris BJ, Clark JW, Schrepf D, Szöllösi GJ, Donoghue PCJ, Hetherington AM, et al.: **Divergent evolutionary trajectories of bryophytes and tracheophytes from a complex common ancestor of land plants**. *Nat Ecol Evol* 2022, **6**:1634–1643, <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01885-x>.
 18. Liu S, Fang S, Cong B, Li T, Yi D, Zhang Z, et al.: **The antarctic moss *Pohlia nutans* genome provides insights into the evolution of bryophytes and the adaptation to extreme terrestrial habitats**. *Front Plant Sci* 2022, **13**:920138, <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.920138>.
 19. Kirbis A, Rahmatpour N, Dong S, Yu J, Waser L, Huang H, et al.: **Comparative analysis using a chromosome-scale genome assembly for *Funaria hygrometrica* suggests greater collinearity in mosses than in seed plants**. *Commun Biol* 2025, **8**: 330, <https://doi.org/10.1038/s42003-025-07749-x>.
 20. Wang FG, Wang AH, Bai CK, Jin DM, Nie LY, Harris AJ, et al.: **Genome size evolution of the extant lycophytes and ferns**. *Plant Divers* 2022, **44**:141–152, <https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.11.007>.
 21. Xia ZQ, Wei ZY, Shen H, Shu JP, Wang T, Gu YF, et al.: **Lycophyte transcriptomes reveal two whole-genome duplications in Lycopodiaceae: insights into the polyploidization of *Phlegmariurus***. *Plant Divers* 2021, **44**:262–270, <https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.08.004>.
 22. Li C, Wickell D, Kuo LY, Chen X, Nie B, Liao X, et al.: **Extraordinary preservation of gene collinearity over three hundred million years revealed in homosporous lycophytes**. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2024, **121**, e2312607121, <https://doi.org/10.1073/pnas.2312607121>.
- This study reports high-quality chromosome-level assemblies for two homosporous lycophytes and reveals high levels of synteny despite 350 million years of divergent evolution. It highlights an exceptionally slow genome evolution in homosporous lycophytes compared to their heterosporous relatives.
23. Cui J, Zhu Y, Du H, Liu Z, Shen S, Wang T, et al.: **Chromosome-level reference genome of tetraploid *Isoetes sinensis* provides insights into evolution and adaption of lycophytes**. *GigaScience* 2023, **12**:giad079, <https://doi.org/10.1093/giga-science/giad079>.
 24. Kang J-S, Yu J-G, Xiang Q-P, Zhang X-C: **The possible earliest allopolyploidization in tracheophytes revealed by phylo-transcriptomics and morphology of Selaginellaceae**. *Mol Biol Evol* 2024, **41**:msae153, <https://doi.org/10.1093/molbev/msae153>.
- This study reports the earliest documented allopolyploid event in vascular plants, dated to the Early Triassic. The persistence of a hybridization signature over such deep evolutionary time is explained by the differential retention or fixation of parental gene copies, coupled with partial rather than complete gene conversions.
25. Fujiwara T, Liu H, Meza-Torres EI, Morero RE, Vega AJ, Liang Z, et al.: **Evolution of genome space occupation in ferns: linking genome diversity and species richness**. *Ann Bot* 2023, **131**: 59–70, <https://doi.org/10.1093/aob/mcab094>.
 26. Kinosian SP, Rowe CA, Wolf PG: **Why do heterosporous plants have so few chromosomes?** *Front Plant Sci* 2022, **13**: 807302, <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.807302>.
 27. Huang CH, Qi X, Chen D, Qi J, Ma H: **Recurrent genome duplication events likely contributed to both the ancient and recent rise of ferns**. *J Integr Plant Biol* 2020, **62**:433–455, <https://doi.org/10.1111/jipb.12877>.
 28. Chen H, Fang Y, Zwaenepoel A, Huang S, Van de Peer Y, Li Z: **Revisiting ancient polyploidy in leptosporangiate ferns**. *New Phytol* 2023, **237**:1405–1417, <https://doi.org/10.1111/nph.18607>.
 29. Ali Z, Tan QW, Lim PK, Chen H, Pfeifer L, Julca I, et al.: **Comparative transcriptomics in ferns reveals key innovations and divergent evolution of the secondary cell walls**. *Nat Plants* 2025, **11**:1028–1048, <https://doi.org/10.1038/s41477-025-01978-y>.
 30. Tseng YH, Kuo LY, Borokini I, Fawcett S: **The role of deep hybridization in fern speciation: examples from the Thelypteridaceae**. *Am J Bot* 2024, **111**, e16388, <https://doi.org/10.1002/ajb2.16388>.
 31. Vanneste K, Sterck L, Myburg AA, Van de Peer Y, Mizrahi E: **Horsetails are ancient polyploids: evidence from *Equisetum giganteum***. *Plant Cell* 2015, **27**:1567–1578, <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00157>.
 32. Clark JW, Puttick MN, Donoghue PCJ: **Origin of horsetails and the role of whole-genome duplication in plant macroevolution**. *Proc Biol Sci* 2019, **286**, 20191662, <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1662>.
 33. Li FW, Brouwer P, Carretero-Paulet L, Cheng S, de Vries J, Delaux PM, et al.: **Fern genomes elucidate land plant evolution and cyanobacterial symbioses**. *Nat Plants* 2018, **4**: 460–472, <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0188-8>.
 34. Marchant DB, Chen G, Cai S, Chen F, Schafran P, Jenkins J, et al.: **Dynamic genome evolution in a model fern**. *Nat Plants* 2022, **8**: 1038–1051, <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01226-7>.
 35. Fang Y, Qin X, Liao Q, Du R, Luo X, Zhou Q: **The genome of homosporous maidenhair fern sheds light on the**

- euphyllophyte evolution and defences. *Nat Plants* 2022, **8**: 1024–1037, <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01222-x>.
36. Huang X, Wang W, Gong T, Wickell D, Kuo LY, Zhang X, *et al.*: **The flying spider-monkey tree fern genome provides insights into fern evolution and arborescence.** *Nat Plants* 2022, **8**:500–512, <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01146-6>.
 37. Wei Z, Chen H, Feng C, Xia Z, van der Peer Y, Kang M, Wang J: **Resolving the stasis-dynamism paradox: genome evolution in tree ferns.** *Mol Biol Evol* 2025, **42**:msaf247, <https://doi.org/10.1093/molbev/msaf247>.
 38. Yang Y, Ferguson DK, Liu B, Mao KS, Gao LM, Zhang SZ, *et al.*: **Recent advances on phylogenomics of gymnosperms and a new classification.** *Plant Divers* 2022, **44**:340–350, <https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.05.003>.
 39. Wan T, Gong Y, Liu Z, Zhou Y, Dai C, Wang Q: **Evolution of complex genome architecture in gymnosperms.** *GigaScience* 2022, **11**:giac078, <https://doi.org/10.1093/gigascience/giac078>.
 40. Liu Y, Wang S, Li L, Yang T, Dong S, Wei T, *et al.*: **The *Cycas* genome and the early evolution of seed plants.** *Nat Plants* 2022, **8**:389–401, <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01129-7>.
 41. Zhang RG, Liu H, Shang HY, Shu H, Liu DT, Yang H, *et al.*: **Convergent patterns of karyotype evolution underlying karyotype uniformity in Conifers.** *Adv Sci* 2025, **12**, e2411098, <https://doi.org/10.1002/adv.202411098>.
 42. Wan T, Liu Z, Leitch IJ, Xin H, Maggs-Kölling G, Gong Y, *et al.*: **The *Welwitschia* genome reveals a unique biology underpinning extreme longevity in deserts.** *Nat Commun* 2021, **12**: 4247, <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24528-4>.
 43. Wu H, Yu Q, Ran JH, Wang XQ: **Unbiased subgenome evolution in allotetraploid species of *Ephedra* and its implications for the evolution of large genomes in gymnosperms.** *Genome Biol Evol* 2021, **13**:evaa236, <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa236>.
 44. Farhat P, Hidalgo O, Robert T, Siljak-Yakovlev S, Leitch IJ, Adams RP: **Polyploidy in the conifer genus *Juniperus*: an unexpectedly high rate.** *Front Plant Sci* 2019, **10**:676, <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00676>.
 45. Neale DB, Zimin AV, Zaman S, Scott AD, Shrestha B, Workman RE: **Assembled and annotated 26.5 Gbp coast redwood genome: a resource for estimating evolutionary adaptive potential and investigating hexaploid origin.** *G3 (Bethesda)* 2022, **12**:jkab380, <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab380>.
 46. Chen H, Qin X, Chen Y, Zhang H, Feng Y, Tan J: **Chromosome-level genome assembly of *Pinus massoniana* provides insights into conifer adaptive evolution.** *GigaScience* 2025, **14**: giaf056, <https://doi.org/10.1093/gigascience/giaf056>.
 47. Li Z, Zong H, Liu X, Wang X, Liu S, Jiao X: **Phased high-quality genome of the gymnosperm Himalayan Yew assists in paclitaxel pathway exploration.** *GigaScience* 2025, **14**:giaf026, <https://doi.org/10.1093/gigascience/giaf026>.
- The study presents the first telomere-to-telomere (T2T) genome assembly of a gymnosperm. Notably, it also infers the presence of sex chromosomes in yews, offering new insights into its reproductive biology.
48. Wan T, Liu ZM, Li LF, Leitch AR, Leitch IJ, Lohaus R: **A genome for gnetophytes and early evolution of seed plants.** *Nat Plants* 2018, **4**:82–89, <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0097-2>.
 49. Pulido M, Casacuberta JM: **Transposable element evolution in plant genome ecosystems.** *Curr Opin Plant Biol* 2023, **75**: 102418, <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2023.102418>.
 50. Zuntini AR, Carruthers T, Maurin O, Bailey PC, Leempoel K, Brewer GE, *et al.*: **Phylogenomics and the rise of the angiosperms.** *Nature* 2024, **629**:843–850, <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07324-0>.
 51. Jiao Y, Wickett NJ, Ayyampalayam S, Chanderbali AS, Landherr L, Ralph PE, *et al.*: **Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms.** *Nature* 2011, **473**:97–100, <https://doi.org/10.1038/nature09916>.
 52. Wang Y, Fuentes RR, van Rengs WMJ, Effgen S, Zaidan MWAM, Franzen R, *et al.*: **Harnessing clonal gametes in hybrid crops to engineer polyploid genomes.** *Nat Genet* 2024, **56**:1075–1079, <https://doi.org/10.1038/s41588-024-01750-6>.
- This study introduces a groundbreaking method for generating polyploid crops using clonal, unreduced gametes through a “mitosis instead of meiosis” (MiMe) system. The fusion of clonal gametes from distinct diploid parents enables the design of polyploid genomes and offers a novel strategy for polyploid crop engineering.
53. Cheng L, Bao Z, Kong Q, Lassois L, Stein N, Huang S, Zhou Q: **Genome analyses and breeding of polyploid crops.** *Nat Plants* 2025, **11**:1714–1728, <https://doi.org/10.1038/s41477-025-02088-5>.
 54. Zhang L, Liu Y, Huang Y, Zhang Y, Fu Y, Xiao Y, *et al.*: **Solanaceae pan-genomes reveal extensive fractionation and functional innovation of duplicated genes.** *Plant Commun* 2025, **6**:101231, <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2024.101231>.
 55. Shan S, Spoelhof JP, Blischak PD, Batley J, Soltis PS, Soltis DE, *et al.*: **Pangenomes provide new insights into polyploidy in plants.** *Evol J Linn Soc* 2025:kzaf010, <https://doi.org/10.1093/evolinnean/kzaf010>.
- The study discusses the potential of pangenomic approaches to enhance our understanding of polyploidy in plants. Pangenomic analyses overcome limitations of single reference genomes and provide new insights into trait evolution and adaptation both in model system and in natural populations.
56. Herklotz V, Zhang M, Nascimento T, Kalfusová R, Lunerová J, Fuchs J, *et al.*: **Bimodal centromeres in pentaploid dogroses shed light on their unique meiosis.** *Nature* 2025, **643**: 148–157, <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09171-z>.
- The study uncovers the mechanisms behind the unusual reproductive strategy of pentaploid dogroses. Structural bimodality in centromeres was found to facilitate the targeted transport of univalent chromosomes into the egg cell during female meiosis, ensuring the maintenance of pentaploidy in the offspring.
57. Wang X, Li N, Wang Q, Zou XH: **Diploidization in a wild rice allopolyploid is both episodic and gradual.** *Proc Natl Acad Sci USA* 2025, **122**, e2424854122, <https://doi.org/10.1073/pnas.2424854122>.
 58. Zhang RG, Zhao H, Conover JL, Shang HY, Liu DT, Zhou MJ, *et al.*: **Reticulate allopolyploidy and subsequent dysploidy drive evolution and diversification in the cotton family.** *Nat Commun* 2025, **16**:7480, <https://doi.org/10.1038/s41467-025-62644-7>.
 59. Meirmans PG, Kolář F: **Whole-genome duplication leads to significant but inconsistent changes in climatic niche.** *Proc Natl Acad Sci USA* 2025, **122**, e2424785122, <https://doi.org/10.1073/pnas.2424785122>.
 60. Yang Y, Du W, Li Y, Lei J, Pan W: **Recent advances and challenges in de novo genome assembly.** *Genomics Comm* 2025, **2**, e014, <https://doi.org/10.48130/gcomm-0025-0015>.
 61. Ashman TL: **Uncovering the reciprocal effects of plant polyploidy and the microbiome: implications for understanding of polyploid success.** *New Phytol* 2025, **247**:1060–1070, <https://doi.org/10.1111/nph.70226>.