

ゲノム倍化が創出する植物の「新機能」

赤木 剛士^{1, 2}

¹岡山大学 学術研究院 環境生命自然科学学域
〒700-8530 岡山市北区津島中 1-1-1

²科学技術振興機構・さきがけ
〒102-0076 東京都千代田区五番町 7

Neofunctionalization triggered via genome-duplications in plants

Takashi Akagi^{1, 2}

¹Graduate School of Environmental Life and Natural Science, Okayama University,
1-1-1 Tsushima-naka, Kita-ku, Okayama, 700-8530, Japan

²JST・PRESTO, Goban-cho 7, Chiyoda-ku, Tokyo, 102-0076, Japan

Keywords: adaptation, *cis*-evolution paleoploidization, polyploidization, positive selection

DOI: 10.24480/bsj-review.15a2.00255

植物は特別：多すぎるゲノムの倍化

私たちが口にする「作物」の多くは倍数体、すなわちゲノム倍化を経由したものであることをご存じだろうか？コムギやジャガイモ・バナナなどの主要作物に限らず、イチゴ・コーヒーマ・ワタ（綿花）・カキ・ブルーベリーなどと言った果菜類・嗜好品においても多くのものが倍数体である（Salman-Minkov et al. 2016）。もっとも、作物に倍数体が多いということは半ば周知の事実のようであり、一般には「倍数体はサイズが大きいから」と解釈されるものようである。しかし、倍数体が選ばれてきた理由は必ずしもそんな単純なものでは無く、実は作物に限らず、植物では極めてゲノム倍化した種が多いことが分かってきている（Akagi et al. 2022a）。一般に倍数体と呼ばれるものは、最近になってゲノム倍化が生じ、サブゲノム化がまだ生じていない種のことを指すが、この時間軸を広げてみると、数百～数千万年ほど前に「古ゲノム倍化」と呼ばれるゲノム倍化を経験し、今は二倍体種として定着した種も多く存在している（図1）。興味深いことに、被子植物では現存種の7-8割程度がこの「古ゲノム倍化」を経験したものであることが示唆されており（Van de Peer et al. 2017）、この割合は動物界の系統群と比較しても明らかに「異常値」である。では、なぜこのような「ゲノム倍化」に特化した進化を植物は遂げてきたのだろうか？一つの可能性として「植物は動けない」という特性があるだろう。上述の古ゲノム倍化であるが、そのほとんどが大量絶滅期に起きたことが示唆されており、K-Pg境界と呼ばれるおよそ6,600万年前の最終大量絶滅期において最も多くの古ゲノム倍化が生じたと考えられている（Van de Peer et al. 2017）。動けない植物は、この絶大な環境変化に耐えることが出来ないが、ごく一部のものがゲノム倍化を起こし、運よく何らかの新機能を手にして現在まで生き残っていると考えることが出来る。実際、被子植物でありながら水中で暮らすアマモ（*Zostera marina*）などは、最終大量絶滅期をゲノム倍化で獲得した潜水能によって生き抜いたことが示唆されている（Olsen et al. 2016）。

遺伝子重複：困る？それとも助かる？

ゲノム倍化によって遺伝子が増えたら予備が出来てラッキー、と思われるかもしれないが、進化学的に見ればこれは危険度を増す行為に他ならない。潜在的な有害変異をゲノム内に集積することが可能であり、古典的な考え方に基づけば、速やかに排除 (pseudogenization) もしくは、増えた遺伝子間でオリジナルの機能を分担 (subfunctionalization) することが望ましい。後者に関しては古くは1970年に大野乾博士によって提唱された「遺伝子重複説」(Ohno 1970) を主とする概念であり、生物における進化の原動力の一つとしてゲノム・遺伝子倍化が挙げられる所以でもある。一方、この遺伝子重複説の中にも書かれているように、倍化遺伝子のいくつかは、その冗長性ゆえに既存の選択圧から逃れて「新しい機能を獲得する (neofunctionalization)」ことも可能である。図1に示すように (幾つは後で詳しく紹介するが) 古ゲノム倍化は、その種を代表するような新形質獲得を駆動していることが多々あり、近年のゲノム解読論文では往々にしてこの系統特異的形質獲得と種特異的ゲノム倍化の関係性を論じているものがとにかく多い。さて、遺伝子の倍化現象に伴う新機能では、二つの単位「発現パターン」と「タンパク質機能」という独立した観点から起こりえる事象を観察する必要があるが、古典的な研究ではあるが、動植物の倍化遺伝子群について俯瞰的に見れば、圧倒的に「遺伝子発現のパターン」が倍化後の早急な応答として表れているようである (Lynch and Conery 2000)。

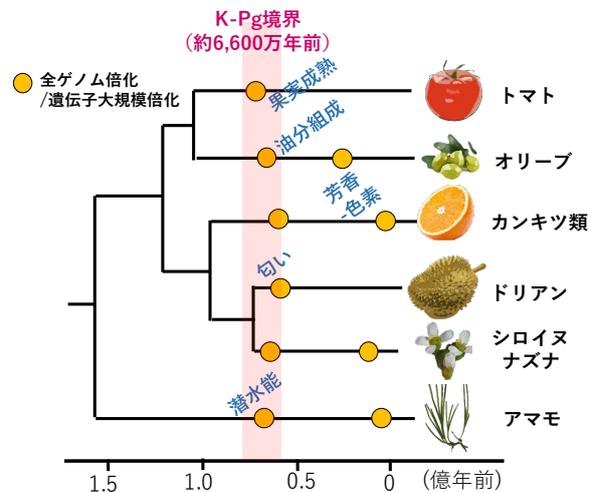


図1. 植物における古ゲノム倍化とそれを起点とした種を代表する新形質の獲得

重複遺伝子における新規発現パターンの獲得

ゲノム倍化後に早急に表れると考えられている遺伝子発現パターンの変化であるが、これは転写因子の機能変化に伴うネットワークの変化ではなく、主に「*cis* 進化 (プロモーター領域の変化)」として捉えられているものである。例えば、近年になってゲノム倍化を経験しているダイズでは、ゲノムワイドな重複遺伝子 (パラログ) 間における機能変化を *trans/cis* 機能の両観点から吟味しているが、ここでも圧倒的に *cis* 進化の方が早いという結論に至っている (Roulin et al. 2013)。私たちの身近なところで言えば、トマトが良い例だろう。トマトは「果実形質のモデル」として長きにわたって扱われてきた種であるが、その果実成熟の鍵となる遺伝子群、例えば *RIPENING INHIBITOR (RIN)* などが他果実種に適用できないケースが多く、多くの疑念があった (しかし、ネガティブデータは世に出ないことが多いため、その多くは無視されてきた)。この疑念に対しての一つの答えは、トマトの果実成熟遺伝子の多くが「トマト系統に特異な古ゲノム倍化で生まれた重複遺伝子」であり、この特異なゲノム倍化とその後の (主として) 発現パターン変化を経験していない他種では同じ機能を発揮できない、というものである (Tomato Genome Consortium 2012)。このような古ゲノム倍化の

重複遺伝子における新規発現獲得の例は、他にも、オリーブにおける油成分構成遺伝子群 (Unver et al 2017)、ドリアンの強烈な匂いを構成する遺伝子群 (Teh et al. 2017)、キウイフルーツの性決定遺伝子 (Akagi et al. 2018) などが相当しており、いずれもその種に特異的な形質獲得へと繋がっている。他方、これらの *cis* 機能変化メカニズムは十分には明らかにされていない。後述するように、ゲノム・エピゲノムワイドな再編における発現変化もあり得るが、プロモーター領域からの遺伝子発現決定要因の予測は極めて難しく、これには、遺伝子発現決定における *cis-trans* 相互作用寄与の「曖昧性」や「複雑性」が関与している。つまり、ある遺伝子に着目した際に、その遺伝子発現を単一の転写因子 (*trans* 因子) やその結合モチーフ (*cis* 因子) の画一的な位置から決定することは極めて難しく、これに対応した統計学もそれほど発達していない。複数の *cis* モチーフの組み合わせという概念から発現有意差を定義するツールや、曖昧性を考慮する機械学習・深層学習を活用した *cis* モチーフからの遺伝子発現予測ツールも次第に開発されてきており (Meng et al. 2021, Akagi et al. 2022b)、これらの活用によって、重複遺伝子における *cis* 進化を定義できる可能性は今後広がっていくだろう。

重複遺伝子における新規タンパク質機能の獲得

「起こりやすい」と考えられてきた *cis* 進化に対して、重複遺伝子におけるタンパク質機能の新機能獲得は思ったほど起こっていない…と考えられがちである。これは、かの中立進化説にもあるように、新規のタンパク質機能に対して正の選択圧が見られることが比較的稀であることから支持されるものかもしれない。しかし、これを最新の考え方・技術で見直してみるとどうだろう？正の選択圧、すなわち進化速度の上昇にしても、現存アレル情報の単純比較において遺伝子全体像で見た際に有意な進化速度上昇が見られるものはごく一部のものに過ぎないだろう (図 2a)。実際は、遺伝子の一部領域のみが改変を受け、部分的かつ進化の過程で一過的にのみ適応的選択を踏む (図 2b) というのが現状だろう。幸いにして、最近 (というわけでもないが) ではこの概念を検出可能な解析法は幾つか存在する。古くは PAML による枝一サイトモデル (Yang 2007) を活用したもの、最近のものでは著者が多用している BUSTED (Murrell et al. 2015) などはこの「一過的な正の選択圧 (episodic positive selection)」の検出に有効であろう。

実際に一過的な正の選択圧を経験し、新機能を獲得した重複遺伝子というのはどれほど存在するのだろうか？「新機能の証明」というのはなかなか壁が高いことが多いが、実際に証明が行われた例としては、イネにおけるジベレリンレセプター *GIDI* (Yoshida et al. 2018) やカキの性決定遺伝子 *MeGI* (Akagi et al. 2020) などが例として挙げられる。いずれも、重複遺伝子機能が根本的に変化したわけではなく、立体構造における最適化や、ヘテロダイマーを形成する相互作用部位の変化など、ごく細かい領域の変化が適応進化として選択を受けた形跡が見て取れる。実は被子植物のモデルとして扱われるシロイヌナズナなども良い例を示しているかもしれない。というのも、詳しくは後述するが、シロイヌナズナは近年になってゲノムの古六倍体化を経験した種であり、二倍体化はしているものの、遺伝子機能には冗長性が高く、一方でこの古六倍体化に起因したパラログ間において一過的な正の選択圧が検出され

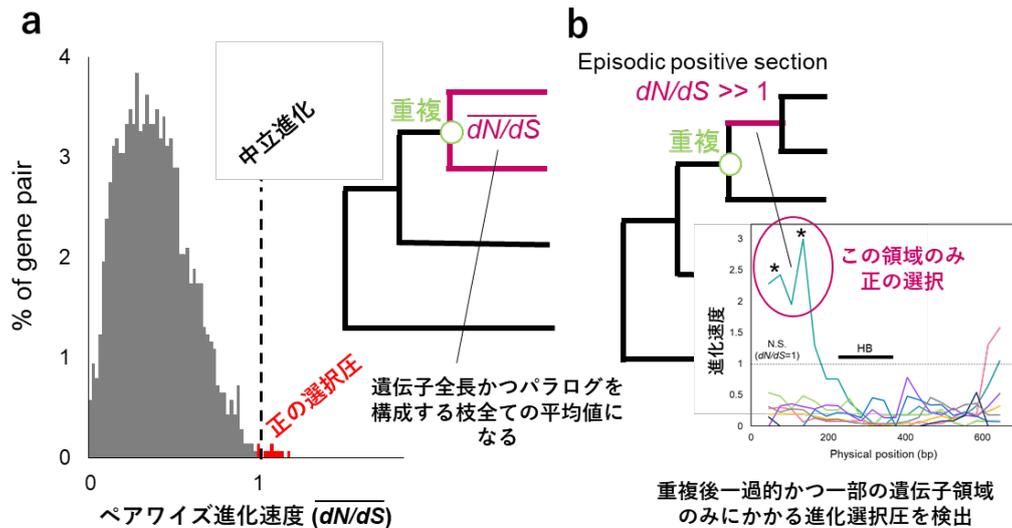


図2. 重複遺伝子にかかる進化選択圧の概念

- 古典的な進化速度計算：パラログ間において非同義置換 (dN) と同義置換 (dS) の比から算出される進化速度 (dN/dS) を「遺伝子全長」かつ「比較パラログ間を構成する枝全体 (マゼンタ色の枝全体)」で平均化するため、有意な差異がほとんど検出されない。
- 遺伝子重複後、進化速度 (dN/dS) が変化し、適応したアレルが成立する前までの進化枝 (マゼンタ色の枝) において、遺伝子内部の特異的な領域の進化速度変化を読み取る。アスタリスク (*) に表すように一部の領域のみが進化速度の急上昇を示すことが多い。

るものも少なくない (赤木・未発表)。往々にして「別の遺伝子」として扱われている例も多いが、他種植物種を含む系統樹において俯瞰すれば、それらがシロイヌナズナ系統での特異的な遺伝子重複であり、何らかの機能分化、あるいは新機能獲得を起こしていることは明白である。

タンパク質の新機能推定という、思いつくものの一つは深層学習による立体構造予測かもしれない。最近では AlphaFold2 (Jumper et al. 2021) があまりに有名であるが、安易な利用によって間違った解釈をされている研究例が極めて多いのでここで付記しておく。現在使われている深層学習 (正確には transformer というモデル) ベースの予測モデルは、いずれも「アミノ酸残基間の繋がり (attention)」を使って「既出のタンパク質構造における進化の連続性」を学習したものである。これは内部で使われているアルゴリズム自体が「evoformer」と名付けられていることからもうかがえる。言い換えると、多少の外挿予測は可能であれ、全く新規の「進化の連続性外」にある構造を予測するものには無い。つまり、つい最近生じたランダムな新しい残基変異や、これまで例がないパターン of 残基組み合わせから成る新規構造には理論的には対応できない。幸いにして、内部的な attention map (AlphaFold2 の場合ではアミノ酸残基間の関連性・繋がりを示したもの) から「正しく予測できたか・できなかったか」をうかがい知ることは可能である。AlphaFold2 は時として新規変異群の立体構造をぴしゃりと当てているが、それらの各例を attention map の観点からよく見ると、新規変異が既学習の (どこか別のタンパク質ファミリー内で起こった) 変異 (配列内残基組み合わせ) を再現しているだけであるということに気づく。タンパク質構造というものの自体にある一定の進化の可動

域もしくは制約性がある以上、自然選択下で残存した変異にファミリーを超えた一定のパターンが存在するのは、ある意味理にかなっているものかもしれない。

全ゲノムレベルでの新機能獲得

これまではゲノム倍化を、ゲノム内の個々のユニット、すなわち遺伝子単位に落とし込んだ内容を紹介したが、ゲノム全体として起こる再編成というものも当然重要な役割を帯びてくる。染色体単位という観点で言えば、ゲノム倍化（異質倍数化）に応じて起こると考えられているサブゲノムドミナンスという現象が新しい制御ネットワークや遺伝子機能の可塑性を生む可能性が示唆されている。一方のサブゲノムのみの保存性・貢献度が上がり、他サブゲノムでは早急に不活化や新規再編が行われるものである。トランスポゾン（転写子）の寄与やエピゲノム再編成など、多くの要因が推察されているがその理由は明確ではない。身近な植物の柔軟な進化にも寄与しているものであり、アブラナ科のカブ・ハクサイの分化 (Wang et al. 2022) や食虫植物であるウツボカズラの遺伝子新機能進化においても議論されている (Saul et al. 2023)。また、おそらく

サブゲノムドミナンスにも関わるのだが、ゲノム倍化に関わるより幅広い概念として「ゲノムショック」というものがある。二つのゲノムが融合した際に起こりえる未定義の変化全てがゲノムショックなのかもしれないが、具体的にはエピゲノムの再編やそれに伴うであろうトランスポゾン類の爆発などを意味することが多い。ワタにおいて研究が進んでおり、両親ゲノムと比較した際の非相加的なトランスポゾン蓄積や、DNAメチル化のパターン変化、それらに伴

う euchromatin/heterochromatin 領域や非組み換え領域の変化などが対象になっている (Chen et al. 2020)。また、六倍体のカキでは性決定システムに対してその中間鍵因子として機能する *MeGI* に対して新規エピゲノムスイッチが成立しているが、これは二倍体近縁種では検出する

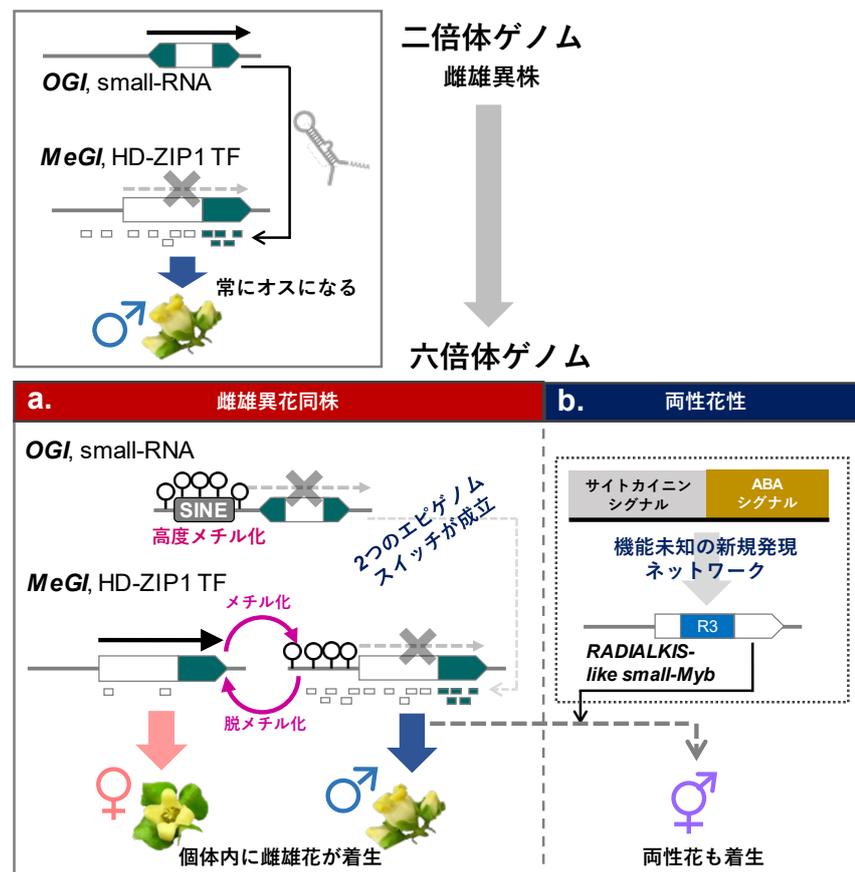


図3. 二倍体から六倍体カキにおける性決定システムの変化

ことが出来ない (図 3a, Akagi et al. 2016)。このように、倍数体特異的なエピゲノム制御が成立しているケースは多々あるように思われるが、これまでに具体的な発生メカニズムについては全く知見が無い。フロンティアとして価値は高いものの、何が原因となって起こりえる現象であるのか、その起点という観点から極めて問題設定が難しい課題でもあるように思う。

ゲノム倍化による定向性進化はあり得るのか？

遺伝子・ゲノム、それぞれについて倍化に応じて起こりえる応答を挙げてきたが、ゲノム倍化の結果として何か方向性を持った進化が行われるか？という問いがよく挙げられる。一般には、環境耐性付与や生殖システムの変化などが見て取れるが (Comai 2005)、これはあくまでも「環境要因に依存した適応進化を踏んだ後」の話であって、ゲノム倍化自身が引き起こす形質変化は基本的にはランダムであり、その後の自然選択によって環境に応じた方向性が生まれてくるとする理論が多い (Soltis et al. 2015)。例えば、オランダイチゴ属 (*Fragaria* 属) では多様な倍数化現象が見られ、主に北アメリカ大陸を中心として広い分布を持っているが、ゲノム倍化自体における各形質の変化の方向性はバラバラであり、「ゲノム倍化によって最初から決まった運命などなく、結果としてそう見えているだけ」という結論を出している (Wei et al. 2019)。なお、これはフランス文学者 D. Didrot の作品「Jacques the fatalist and his master (運命論者ジャックとその主人)」になぞらえた仮説として「Jack & his master theory」という名前で提唱されている。この概念は遺伝子制御という観点からも一定の支持を受けており、遺伝子重複における制御系の変改においてその方向性を定義したものは無く「予期しない何らかの非相加的調節」が行われる可能性が古くから提唱されている (Flagel & Wendel 2009)。

一方、農業分野の経験的知見から見るとどうだろう？育種的な目的から人為的に作出された倍数体は明らかにサイズが大きくなるケースが多い。例えばキウイフルーツを見ても、人為四倍体は果実サイズが大きくなるし (Wu et al. 2012)、高次倍数体になれば単為結果性も倍数性依存的に発生する可能性が示唆されている (Kataoka et al. 2010)。また、私たちが口にしているカキ (*Diospyros kaki*) は六倍体であるが、二倍体では雌雄異個性 (dioecy) を基本とするものの、六倍体では雌雄異花同株 (monoecy) となり (図 3a で例示)、さらに両性花の着生も見られる (図 3b)。この両性花の着生は *RADIALIS* 様遺伝子の新規発現獲得によるものであり、栽培ガキ特異的に成立したものであるが (Masuda et al. 2022)、全く異なるカキ属系統群の複数の六倍体種においても両性花の着生が確認されることが分かっており、これは明らかな倍数性依存的な収斂進化である。

ゲノム倍化における系統特異性からの警鐘

さて、ここで私たちが気を付けなくてはいけないのが「モデル」という枠の考え方である。私自身、シロイヌナズナのデータベースにはいつもお世話になっており、基本的な遺伝子の構造や推定機能は、やはりシロイヌナズナに頼らざるを得ない。しかし、一方で、植物はシロイヌナズナを起点として進化したわけではない。実際、進化学の観点から見るとシロイヌ

ナズナ（もしくはアブラナ科）はかなり特異な倍化進化を辿っており、双子葉植物共通の古ゲノム倍化 (γ)、アブラナ科共通の古ゲノム倍化 (β) に加えて、シロイヌナズナはつい最近の六倍体化 (α) を経験している。具体的な証明例は無いが、単系統構造を示す遺伝子の系統樹においていつもシロイヌナズナでは 3 つセットでパラログが出現するイメージがある。Triple mutant まで作らないと形質変化が現れないのも納得である。また、古ゲノム倍化 β などを起点として正の選択圧検出を行ってやると、相応の数の遺伝子が適応進化した可能性が得られる。つまり、アブラナ科に特化した遺伝子機能もそれなりにはありそうということである。また、上述したトマトの果実成熟遺伝子などは良い例であり、*RIN* 遺伝子の報告 (Vrevalov et al. 2002) 以来、世界中の研究者が他植物種で *RIN* オーソログを研究したにもかかわらず、*RIN* オーソログが果実成熟において鍵となっているという結果のデータはほとんど得られていない。これらの話から、ゲノム倍化だらけの植物においてはそもそも、動物研究で成立しているような「モデル」という概念は通用せず、「十人十色」こそが本質では無いか？と思う瞬間が往々にしてあるのだが、かといって、モデル植物の知見無しでは何もできないのも事実である。要は、モデル推進・非推進に偏らず、正しい理解のもとで「いい塩梅でモデル・各論を使い分ける」ことなのだと思っている。

引用文献

- Akagi T, Henry IM, Kawai T, Comai L, Tao R. (2016) Epigenetic regulation of the sex determination gene *MeGI* in polyploid persimmon. *Plant Cell* 28: 2905–2915. doi.org/10.1105/tpc.16.00532
- Akagi T, Henry IM, Ohtani H, Morimoto T, Beppu K, Kataoka I, Tao R. (2018) A Y-encoded suppressor of feminization arose via lineage-specific duplication of a cytokinin response regulator in kiwifruit. *Plant Cell* 30: 780–795. doi.org/10.1105/tpc.17.00787
- Akagi T, Shirasawa K, Nagasaki H, Hirakawa H, Tao R, Comai L, Henry IM. (2020) The persimmon genome reveals clues to the evolution of a lineage-specific sex determination system in plants. *PLoS Genet* 16: e1008566. doi.org/10.1371/journal.pgen.100884
- Akagi T, Jung K, Masuda K, Shimizu KK. (2022a) Polyploidy before and after domestication of crop species. *Curr Opin Plant Biol* 69: 102255. doi.org/10.1016/j.pbi.2022.102255
- Akagi T, Masuda K, Kuwada E, Takeshita K, Kawakatsu T, Ariizumi T, Kubo Y, Ushijima K, Uchida S. (2022b) Genome-wide *cis*-decoding for expression design in tomato using cistrome data and explainable deep learning. *Plant Cell* 34: 2174–2187. doi.org/10.1093/plcell/koac079
- Chen ZJ, Sreedasyam A, Ando A, Song Q, De Santiago LM, Hulse-Kemp AM, Ding M, Ye W, Kirkbride RC, Jenkins J. et al (2020) Genomic diversifications of five *Gossypium* allopolyploid species and their impact on cotton improvement. *Nature Genet* 52: 525–533. doi.org/10.1038/s41588-020-0614-5
- Comai L. (2005) The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Rev Genet* 6: 836–846. doi.org/10.1038/nrg1711
- Flagel LE, Wendel JF. (2009) Gene duplication and evolutionary novelty in plants. *New Phytol* 183: 557–564. doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02923

- Jumper J, Evans R, Pritzel A, Green T, Figurnov M, Ronneberger O, Tunyasuvunakool K, Bates R, Žídek A, Potapenko A. (2021). Highly accurate protein structure prediction with AlphaFold. *Nature* 596: 583–589. doi.org/10.1038/s41586-021-03819-2
- Kataoka I, Mizugami T, Kim JG, Beppu K, Fukuda T, Sugahara S, Tanaka K, Satoh H, Tozawa K. (2010) Ploidy variation of hardy kiwifruit (*Actinidia arguta*) resources and geographic distribution in Japan. *Scientia Horti* 124: 409–414. doi.org/10.1016/j.scienta.2010.01.016
- Lynch M, Conery JS. (2000) The evolutionary fate and consequences of duplicate genes. *Science* 290: 1151–1155. doi: 10.1126/science.290.5494.1151
- Masuda K, Ikeda Y, Matsuura T, Kawakatsu T, Tao R, Kubo Y, Ushijima K, Henry IM, Akagi T. (2022) Reinvention of hermaphroditism via activation of a *RADIALIS*-like gene in hexaploid persimmon. *Nature Plants* 8: 217–224. doi.org/10.1038/s41477-022-01107-z
- Meng X, Liang Z, Dai X, Zhang Y, Mahboub S, Ngu DW, Roston RL, Schnable JC. (2021) Predicting transcriptional responses to cold stress across plant species. *Proc Nat Acad Sci USA* 118: e2026330118. doi.org/10.1073/pnas.2026330118
- Murrell B, Weaver S, Smith MD, Wertheim JO, Murrell S, Aylward A, Eren K, Pollner T, Martin DP, Smith DM et al. (2015) Gene-wide identification of episodic selection. *Mol Biol Evol* 32: 1365–1371.
- Ohno (1970) *Evolution by gene duplication*. SpringerVerlag, New York.
- Olsen JL, Rouzé P, Verhelst B, Lin YC, Bayer T, Collen J, Dattolo E, De Paoli E, Dittami S, Maumus F. et al. (2016) The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea. *Nature* 530: 331–335. doi.org/10.1038/nature16548
- Roulin A, Auer PL, Libault M, Schlueter J, Farmer A, May G, Stacey G, Doerge RW, Jackson SA. (2013) The fate of duplicated genes in a polyploid plant genome. *Plant J* 73: 143–153. doi.org/10.1111/tpj.12026
- Saul F, Scharmann M, Wakatake T, Rajaraman S, Marques A, Freund M, Bringmann G, Channon L, Becker D, Carroll E. (2023). Subgenome dominance shapes novel gene evolution in the decaploid pitcher plant *Nepenthes gracilis*. *Nature Plants* 9: 2000–2015. doi.org/10.1038/s41477-023-01562-2
- Salman-Minkov A, Sabath N, Mayrose I. (2016) Whole-genome duplication as a key factor in crop domestication. *Nature Plants* 2: 1–4. doi.org/10.1038/nplants.2016.115
- Teh BT, Lim K, Yong CH, Ng CCY, Rao SR, Rajasegaran V, Lim WK, Ong CK, Chan K, Cheng VKY et al. (2017) The draft genome of tropical fruit durian (*Durio zibethinus*). *Nature Genet* 49: 1633–1641. doi.org/10.1038/ng.3972
- Tomato Genome Consortium. (2012). The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature* 485: 635. doi: 10.1038/nature11119
- Unver T, Wu Z, Sterck L, Turktas M, Lohaus R, Li Z, Yang M, He L, Deng T, Escalante FJ et al. (2017) Genome of wild olive and the evolution of oil biosynthesis. *Proc Nat Acad Sci USA* 114: E9413–E9422 doi.org/10.1073/pnas.1708621114
- Van de Peer Y, Mizrachi E, Marchal K. (2017) The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Rev Genet* 18: 411–424. doi.org/10.1038/nrg.2017.26

- Vrebalov J, Ruezinsky D, Padmanabhan V, White R, Medrano D, Drake R, Schuch W, Giovannoni J. (2002) A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato *ripening-inhibitor (rin)* locus. *Science* 296: 343–346. doi: 10.1126/science.1068181
- Wang Z, Yang J, Cheng F, Li P, Xin X, Wang W, Yu Y, Zhang D, Zhao X, Yu S (2022). Subgenome dominance and its evolutionary implications in crop domestication and breeding. *Hort Res* 9: uhac090. doi.org/10.1093/hr/uhac090
- Wei N, Cronn R, Liston A, Ashman TL. (2019) Functional trait divergence and trait plasticity confer polyploid advantage in heterogeneous environments. *New Phytol* 221: 2286–2297. doi.org/10.1111/nph.15508
- Wu JH, Ferguson AR, Murray BG, Jia Y, Datson PM, Zhang J. (2012) Induced polyploidy dramatically increases the size and alters the shape of fruit in *Actinidia chinensis*. *Ann Bot* 109: 169–179. doi.org/10.1093/aob/mcr256
- Yang Z. (2007) PAML 4: phylogenetic analysis by maximum likelihood. *Mol Biol Evol* 24: 1586–1591. doi.org/10.1093/molbev/msm088
- Yoshida H, Tanimoto E, Hirai T, Miyanoiri Y, Mitani R, Kawamura M, Takeda M, Takehara S, Hirano K, Kainosho M et al. (2018) Evolution and diversification of the plant gibberellin receptor *GID1*. *Proc Nat Acad Sci USA* 115: E7844–E7853. doi.org/10.1073/pnas.1806040115