

1 発生遺伝子の進化

Evolution of Developmental Genes

長谷部光泰^{†1,2,3}, 藤田知道⁴, 倉田哲也³, 佐藤良勝³, 久保稔³, 村田隆^{1,2}, 青山剛士^{1,2}, 三上浩司⁵, 石川雅樹³, 日渡祐二^{1,2}, 青野直樹¹, 篠原直貴³, 西山智明^{3,6}, 棚橋貴子^{1,2}

Mitsuyasu Hasebe, Tomomichi Fujita, Tetsuya Kurata, Yoshikatsu Sato, Minoru Kubo, Takashi Murata, Tsuyoshi Aoyama, Koji Mikami, Masaki Ishikawa, Yuji Hiwatashi, Naoki Aono, Naoki Shinohara, Tomoaki Nishiyama, Takako Tanahashi
[†] E-mail: mhasebe@nibb.ac.jp

KEY WORDS ● 遺伝子重複, ヒメツリガネゴケ, イヌカタヒバ

発生様式の進化は発生遺伝子の進化によって引き起こされた。被子植物のシロイヌナズナ, イネ, シダ植物小葉類のイヌカタヒバ, コケ植物セン類のヒメツリガネゴケ, 緑藻類クラミドモナス, 紅藻類シジンのゲノム配列がほぼ決定し, 陸上植物の発生関連遺伝子のゲノムワイドな比較解析が可能になった。本稿では, 陸上植物間で発生関連遺伝子がどのように保存され, あるいは多様化しているのかについて概説する。

はじめに

生物の大きな特徴の一つは多様な形態である。多様な形態を作り出すのは発生過程に違いがあるからである。では, 異なる発生過程はどのように進化してきたのだろうか? 外部形態に基づいた発生過程の研究から, 後生動物の発生過程はきわめて多様であることが知られていた。一方で分子発生学, ゲノム進化学の進展により, 発生過程を発生遺伝子のネットワークとして捉えたより還元的な解析が可能となった。その結果, 意外にも左右相称性後生動物は, ほとんど同じ発生遺伝子系を持つことが明らかになった¹⁾。前後・背腹軸形成, 循環器系, 神経系など多くの発生過程で, 同じ遺伝子族に属する遺伝子が生物種の違いを越えて機能していること, また遺伝

子が似た機能を持つ別の遺伝子に置き換わる場合, 遺伝子ネットワークは保存されていることもわかってきた²⁾。左右相称性後生動物の多様な発生過程は, 共通祖先の段階で確立された発生遺伝子系を少しずつ改変することによって生み出されてきたのではないかと推定されている。

では陸上植物(有胚植物)はどうであろうか? 陸上植物の胚発生過程は後生動物に比べて単純であるが, これまでの詳細な研究にもかかわらず異なる系統間で胚発生過程に相同性を見いだすことはできていない^{3), 4)}。『植物の胚発生学』という大著で陸上植物全般の胚発生過程を網羅的に観察したイギリスのWardlawは, 「陸上植物の異なる系統間では, 途中で存在していた中間的な生物が絶滅してしまったために, 現在生きている植物の発生過程の比較だけでは, 発生過程の相同性を見いだすことが難しい」と述べている³⁾。その後, 半世紀にわたる古生物学⁵⁾, 系統学(第1章・5参照), そして, 移植実験やホルモン投与実験などを駆使した比較実験発生学⁶⁾の進展は, 陸上植物の発生進化に多くの知見を与え, 発生進化についてさまざまな仮説が提唱されてきた^{7), 8)}。

発生過程に関する進化仮説の妥当性を検証するには, 発生過程を発生遺伝子のネットワークとして還元し, 異なる分類群間で比較

1. 自然科学研究機構 基礎生物学研究所, 2. 総合研究大学院大学 生命科学研究科, 3. 科学技術振興機構 ERATO, 4. 北海道大学大学院理学研究院 生命理学部門, 5. 北海道大学大学院水産科学研究院 海洋応用生命科学部門, 6. 金沢大学学際科学実験センター ゲノム機能解析分野

解析することが有効である。本稿では、発生遺伝子の比較解析を通して、陸上植物の発生過程がどのように進化してきたかについて議論したい。

◆ 1. 陸上植物の発生の基盤を担う 遺伝子の比較解析

左右相称性後生動物が多様化したのは約5億年前のカンブリア爆発の時代である。一方、緑色植物が陸上に進出したのが約4億8千万年前で、維管束植物は約4億3千万年前、種子植物は約3億年前、そして被子植物は約2億年前に進化したと推定されている。左右相称性後生動物には、マウス、ウニ、シヨウジョウバエ、線虫などの分子発生研究のモデルが、異なる分類群に分散し、ゲノム解析も終了しているため、発生遺伝子の進化研究が急速に進展した。一方、陸上植物の分子発生研究のモデルは被子植物に限られており、発生進化研究を行うことが難しかった。しかし近年、コケ植物セン類のヒメツリガネゴケ *Physcomitrella patens* において高効率の遺伝子ターゲティングが可能となり⁹⁾、分子発生研究が進展している¹⁰⁾、¹¹⁾。ヒメツリガネゴケ、小葉類のイヌカタヒバ *Selaginella moellendorffii*、緑藻類のクラミドモナス *Chlamydomonas reinhardtii* のほぼ全ゲノム配列が決定され、それぞれ大量のESTデータも公開された^{注1}。また、緑色植物の姉妹群である紅藻類のシゾン *Cyanidioschyzon merolae* の全ゲノム配列も決定されている¹²⁾。そこで、筆者らはシロイヌナズナの発生過程に関わる遺伝子の相同遺伝子をデータベースから収集し、その系統解析を行った。その結果、発生過程の多様性にもかかわらず、陸上植物全体において、これらの遺伝子が広く保存されているという予想外の結果が得られた。以下、個別の遺伝子について見てみたい。

● 1. 細胞周期

細胞分裂は、文字通り1つの細胞が2つの細胞に分裂することであり、生命の基本現象の一つである。多細胞生物では細胞分裂を制御することで、組織や器官を作り出していく。なかでも植物の細胞は細胞壁で囲まれており、それ自身が動くことができないため、細胞分

裂と形態形成が密接に結びついている¹³⁾、¹⁴⁾。細胞分裂は、G1期、S期、G2期、M期の4期からなる細胞周期を経て行われる。植物の細胞周期は動物や酵母と同じように、サイクリンとサイクリン依存性キナーゼ(CDK)によって制御されている¹⁵⁾。現在までにシロイヌナズナやイネなどの被子植物から、複数のタイプのサイクリンやCDKが見つかるが、ヒメツリガネゴケやイヌカタヒバのゲノム配列上にもこれらの遺伝子が存在していた。これら以外にも、細胞周期G1/S期の移行に関わるRbタンパク質やE2F転写因子、さらにはCDKインヒビターとして機能するKRP*1も、ヒメツリガネゴケとイヌカタヒバの両方に存在していた。このように細胞周期を制御している因子がセン類から被子植物に至る陸上植物に存在していたことから、基本的な細胞周期制御機構の陸上植物間での保存が示唆される。また、CDKの数はこれら4種の間ではほぼ同じであるのに対し、サイクリンB、サイクリンD、KRPは、イネとシロイヌナズナでその数が増えている。サイクリンやKRPは、CDKの標的因子を認識したり、その活性を制御したりする働きがあるので、それらの数の違いは細胞周期の制御を介した個体発生の複雑さを反映しているのかもしれない。

● 2. 細胞骨格

細胞骨格は細胞分裂や細胞極性の形成などを通じて植物の形態形成に働く¹⁶⁾、¹⁷⁾。アクチン繊維を構築するアクチンと微小管を構築する α 、 β チューブリンは、真核生物で保存されている。それでは、これらの構築を制御する因子はどうだろうか？多くの因子はシロイヌナズナ、イネ、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケで保存されているが、いくつかの違いが見られることがわかってきた。

微小管束化因子のMAP65遺伝子族はシロイヌナズナ、イネ、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケで独立に遺伝子増幅しており、特にイネ、シロイヌナズナで増幅が顕著だった。シロイヌナズナMAP65遺伝子族は遺伝子間での局在・機能の違いが示唆されているため、遺伝子増幅に伴い機能分化が起こっている可能性が考えられる。被子植物と一部の裸子植物で失われた形質である鞭毛形成に必須な

注1

それぞれのEST (expressed sequence tag) データは以下のウェブサイト参照。

イヌカタヒバ: [ftp://ftp.ncbi.nih.gov/pub/TraceDB/selaginella_moellendorffii](http://ftp.ncbi.nih.gov/pub/TraceDB/selaginella_moellendorffii)
ヒメツリガネゴケ: <http://moss.nibb.ac.jp>
クラミドモナス: <http://chlamy.pmb.lif.kyoto-u.ac.jp/chlamybase>

*1 KRP

動物のCDK (cyclin-dependent kinase) インヒビターであるp27^{Kip1}との類似性からKip-related protein (KRP)と名付けられた。シロイヌナズナでは、これまでに7種類のKRP (KRP1~7)が同定され、それぞれのKRPが異なったサイクリン/CDK複合体を標的にしている可能性が示されている。

δ チューブリン, ϵ チューブリン遺伝子は, ヒメツリガネゴケ, イヌカタヒバだけで見つかった。

アクチンに関与する因子のうち, グループ I フォルミン*2 は膜貫通ドメインを持ち, 細胞板形成や花粉管伸長への関与が示唆される¹⁸⁾。一方, 重合したアクチン繊維の脱重合には脱重合因子 ADF が働くと考えられる。これらの因子はシロイヌナズナ, イネにおいて顕著に遺伝子増幅していた。被子植物におけるアクチン重合・脱重合に関わる因子の遺伝子増幅がどのような意味を持つのか興味深い。

●3. ホスファチジルイノシトール類

ホスファチジルイノシトール (PI) 類は, そのイノシトール環の水酸基におけるリン酸化の数が異なるさまざまな PI ポリリン酸*3 の総称である。これまでにいくつかの PI キナーゼや PI ホスファターゼが, 植物の発生遺伝子として同定されている。そのうち, 胚発生に必須な PI3 キナーゼ TOR¹⁹⁾, アクチンやセロロースの構成を制御している PI3 ホスファターゼ ASC1²⁰⁾, さらに花粉の発芽に関わる PI リン酸化酵素 IPK2 α ²¹⁾ などは, 陸上植物で遺伝子数をほとんど変えることなく保存されていた。一方, 花粉形成に必要な PI3 ホスファターゼ PTEN²²⁾ は維管束植物でのみ存在し, 特に被子植物で遺伝子の増幅が見られた。

ホスファチジン酸は植物における重要なセカンドメッセンジャーであり, 2 種類の産生経路が知られている。一方はホスホリパーゼ D (PLD) による膜リン脂質の分解で, 他方はジアシルグリセロール (DG) の DG キナーゼ (DGK) によるリン酸化である²³⁾。PLD のうち 2 つのゼータ (ζ) タイプ (PLDP1 と PLDP2) が根の伸長と根毛の先端成長を調節する遺伝子として同定されており²⁴⁾, これらは陸上植物で同じ数だけ保存されていた。DGK は根の伸長と植物体の成長に関わるが²⁵⁾, クラミドモナスを含む緑色植物で広く保存されているもの, 被子植物で遺伝子の増幅が見られた。

以上のように, これまでに同定されている PI 関連発生遺伝子の多くは植物の陸上化以後に現れており, なかには維管束植物でのみ見られるものや被子植物で増幅したものがあ

る。よって, 植物の進化過程において, 体制の複雑化に関連する PI 関連発生遺伝子の増幅と機能的役割分担の精密化が行われてきたと推察される。

●4. エピジェネティック制御

配列情報の変化を伴わずに遺伝子発現変化を引き起こすクロマチンレベルでの制御であるエピジェネティック制御系は, 細胞分化・発生においても重要な機能を持つ。クロマチン動態への影響は, ヒストン修飾, DNA メチル化, クロマチンリモデリングを介していることが, 近年明らかにされてきた²⁶⁾。

ヒストンはその N 末端側において, 多くの修飾を受けることが知られており, これらの修飾がクロマチンのパッケージングを規定していると考えられている。これらの修飾に働くのが SET ドメインタンパク質*4 であるヒストンメチル基転移酵素やヒストンアセチル基転移酵素であり, これらは陸上植物においても保存性が高かった。また, DNA メチル基転移酵素や DNA グリコシダーゼはゲノム DNA のシトシンのメチル化に関わると報告されているが, 数の増減は見られるものの陸上植物において広く保存されていた。クロマチンの再配合に関わる CAF やクロマチンリモデリング因子も, 調べた限りほとんどの遺伝子が保存されていた。

ヘテロクロマチンの形成には, ヒストン修飾, DNA メチル化以外にも低分子 RNA *5 の一つ siRNA が関与することが, 酵母, 動物および植物の解析でピックアップされている²⁷⁾。Small RNA にはほかに, miRNA, tasiRNA 等が知られており, これらは標的 RNA の翻訳阻害・分解を介して機能している。この経路の因子は詳細に解析され²⁷⁾, 調べた因子に関しては陸上植物で保存されていた。

●5. 光シグナル

植物は発生過程の多くの局面において光シグナル系を用いている²⁸⁾。シロイヌナズナで光形態形成に関わる 53 遺伝子について系統解析を行った結果, ほとんどの遺伝子は陸上植物全体に保存されていたため, 光形態形成の基本メカニズムは共通している部分が多いと推測される。一方で, 光受容体 (フィトクロム, クリプトクロム, フォトトロピン) は, 系

*2 グループ I フォルミン
アクチン重合に働くタンパク質フォルミンの遺伝子亜族の一つ。フォルミンは既存のアクチンフィラメントに依存せずに単量体アクチンの重合開始を引き起こす。植物のフォルミンはアミノ酸配列によりグループ I, グループ II に分けられる。

*3 PI ポリリン酸

イノシトール環の 3 位, 4 位, 5 位の水酸基がそれぞれに特異的なキナーゼによりリン酸化される。例えば, 3 位の水酸基は PI3 キナーゼでリン酸化され, その産物は PI (3) P と表記される。PI (3) P, PI (4, 5) P₂, PI (3, 4, 5) P₃ などの PI ポリリン酸は, それぞれ特異的なタンパク質と結合することで形態形成に関わる細胞内輸送や細胞骨格の動的な制御あるいは環境応答の制御に関わっている。また, PI (4, 5) P₂ はホスホリパーゼ C による加水分解を受けてイノシトール 3 リン酸 (IP₃) とジアシルグリセロール (DG) に変換される。IP₃ は細胞内カルシウムイオンの一過的な上昇を促し, 発生や環境応答に関連するカルシウム依存的なシグナル伝達経路の活性化を行う。DG は, 動物ではプロテインキナーゼ C を活性化するが, 植物ではそのほとんどが DG キナーゼによりリン酸化されてホスファチジン酸に変換され, 具体的な機構は不明であるが発生や環境応答の制御に関わっている。

*4 SET ドメインタンパク質

SET ドメインとは, ショウジョウバエの *Su (var) 3-9*, *Enhancer-of zeste*, *Trithorax* 遺伝子群に保存されている機能ドメインとして同定されたものである。生化学的な解析より, SET ドメインタンパク質はヒストンの N 末端側のリジン残基 (K) のメチル化を介して, 遺伝子発現を促進的あるいは阻害的に制御している。

統ごとに遺伝子数が独自に増加している。特に、フィトクロムに関して *PHYA* 遺伝子は被子植物から生じており、*PHYA* 特異的なシグナル因子のなかには被子植物で数が増えているものが見られる。遺伝子重複による光受容体遺伝子数の増加とその後の機能分化が、それぞれの系統における光環境に対する機能多様性に結びついているのかもしれない。

●6. 生物時計

生物は、およそ24時間のリズムを刻む体内時計を持っている。植物では光環境の日周変動を利用して季節を知り、花を咲かせるタイミングを制御する因子が解明されてきた²⁹⁾ (第3章-2参照)。これらの因子について系統解析を行ったところ、ほとんどの因子は陸上植物全体に保存されていた。しかしながら、ヒメツリガネゴケゲノムには、時計機構の入力系で働くことされる *ZEITLUPE* (*ZTL*) 遺伝子族の遺伝子も、中心振動体の一つとして知られる *TIME OF CAB EXPRESSION1* (*TOC1*) 遺伝子のオルソログも見つからなかった。このことは、*ZTL*による *TOC1*の分解が *CCA1/LHY/TOC1* フィードバックループ*⁶を制御するという被子植物の時計のシステム³⁰⁾が、ヒメツリガネゴケには存在しないことを意味する。ヒメツリガネゴケでは、どのような概日リズムの制御機構でどのような反応を制御しているのかはまだわかっていない。

◆ 2. 植物ホルモン関連遺伝子の進化

●1. オーキシン

オーキシンは、細胞の分裂・分化・伸長を制御することで、多細胞レベルのさまざまな現象(胚発生、維管束分化、頂芽優勢、屈性成長など)に深く関与している。タンパク質レベルで見ると、オーキシン作用は、①生合成、代謝酵素、②流入、排出キャリアー、③受容体およびシグナル伝達因子、の働きの組合せで成り立っている³¹⁾。天然オーキシンであるインドール酢酸(*IAA*)は、これまで調べられた限りすべての陸上植物から見いだされており、オーキシン応答も陸上植物の広い系統にわたって認められている³²⁾。

イネ、シロイヌナズナゲノムに見られる

IAA 合成・代謝酵素のオルソログは、多くの場合、ヒメツリガネゴケやイヌカタヒバのゲノムにも見られた。例えば、*IAA* 合成の鍵酵素の1つと考えられている *YUCCA* 遺伝子のオルソログは、ヒメツリガネゴケやイヌカタヒバにも存在していた。一方で、*IAA* 合成副経路で働くと考えられているシロイヌナズナの *CYP83B1/SUR2* は、イネ、ヒメツリガネゴケ、イヌカタヒバには保存されていなかった。植物の進化過程で *IAA* 合成経路の修飾が起きたことがうかがえる。

オーキシンは植物体内で方向性を持って輸送されるが、これは他の植物ホルモンには見られない特徴である。この極性輸送に関与すると考えられている推定排出キャリアー *PIN*、*PGP/MDR*、および流入キャリアー *AUX1* のオルソログは、イネ、シロイヌナズナ、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケいずれでも小さな遺伝子族を形成しており、陸上植物に広く保存されていた。

オーキシンの受容体からシグナル伝達を経て応答性遺伝子の発現を誘起する経路は、ここ数年の間に急速に明らかになった³³⁾。オーキシン受容体である F-box タンパク質 *TIR1/AFB*、リプレッサータンパク質 *Aux/IAA*、転写因子 *ARF* の3つの主要シグナル伝達因子は、イネ、シロイヌナズナ、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケのいずれにもよく保存されており、このシグナル伝達経路は陸上植物の祖先で確立したシステムであるようだ。ただし *Aux/IAA* 遺伝子族の遺伝子数は、被子植物の系統で著しく増えていた。このような遺伝子数の増加が、植物の体制の複雑化に関連するのかもしれない。

●2. サイトカイニン

サイトカイニン(*CK*)は、細胞増殖のみならず組織・器官形成にも重要な役割を果たし、その受容と情報伝達系には二成分制御系*⁷が関与する³⁴⁾。*CK* 受容体であるヒスチジンキナーゼ(*His-K*)はすべての陸上植物で保存されているが、高い生理活性を示すトランスゼアチン、イソペンテニルアデニンに高感度に応答する *WOL/CRE1/AHK4* 型の *His-K* は、被子植物にのみ存在するようだ。またヒメツリガネゴケには *CK* 受容体に比較的似た機能未

*5 低分子RNA (small RNA)

miRNA (micro RNA) や *siRNA* (small interfering RNA) はその生成機構が異なるが、*mRNA* の翻訳阻害や分解、ヘテロクロマチン形成をガイドする21~24塩基数の低分子RNAである。*tasiRNA* (trans acting siRNA) は *siRNA* が派生元の遺伝子領域に作用するのに対し、異なる遺伝子座由来の *mRNA* の分解に働く。

*6 CCA1/LHY/TOC1 フィードバックループ

CCA1/LHY と *TOC1* の間にはフィードバック制御が見られる。*CCA1/LHY* は *TOC1* の発現を抑制的に制御する一方で、*TOC1* は *CCA1/LHY* の発現を促進的に制御する。*CCA1/LHY/TOC1* は植物特有の因子であるが、このような相反的フィードバック制御は、植物に限らず概日リズム制御機構共通に見られる特徴と言える。

*7 二成分制御系

細菌、酵母、細胞性粘菌、植物などで見られるシグナル受容・情報伝達機構。シグナルを受容する *His-K* から *Hpt*、*RR* にリン酸基を転移することにより転写活性等を制御する機構が報告されている。

知の His-K も存在した。His-K からの情報を伝達するリン酸転移タンパク質 (Hpt) やレスポンスレギュレーター (RR) も陸上植物で保存されていたが、その数はそれぞれの植物において増加していた。クラミドモナスにおいても CK 応答を示すことが報告されている³⁵⁾。この CK 受容体に相当する His-K はまだ見つからないが、陸上植物の CK 情報伝達系に関与する Hpt や RR に高い類似度を示すものが存在することから、同じような CK 情報伝達系が存在するのかもしれない。

CK の代謝・生合成経路で働く主要な酵素も近年明らかになってきた³⁶⁾。CK を酸化することにより不活化する CK オキシダーゼ (CKX) は陸上植物で保存されている。一方、生合成の律速段階で働くイソペンテニル基転移酵素 (IPT) は、陸上植物で保存されているグループと被子植物にのみ見られるグループに二分される³⁷⁾。前者は tRNA の修飾酵素として働くと考えられているが、最近シロイヌナズナでは CK の一種、シスゼアチン合成に関与することが示唆された³⁸⁾。後者は被子植物での主要な CK 合成経路で働くと考えられており、興味深いことにこれらの IPT の後の反応を触媒する CK 水酸化酵素 CYP735A に相当する P450 は、被子植物にのみ存在した。これらの結果は、CK の作用機構やそれによる植物発生の進化を考えるうえで重要な手がかりになるであろう。

●3. ジベレリン

コケ植物において、内生ジベレリン (GA) の存在や投与したジベレリンに対する応答はよくわかっていない³⁹⁾。GA 合成の前駆体である ent-カウレンの合成を司る酵素 CPS/KS や活性型 GA を合成する GA20 酸化酵素のそれぞれのオルソログが、ヒメツリガネゴケのゲノム中に見いだされた。ent-カウレンはシロイヌナズナでは 2 つの酵素 CPS と KS により合成されるが、ヒメツリガネゴケでは 1 つの酵素が 2 段階の反応を行っているようである⁴⁰⁾。このような二機能酵素*⁸ はイヌカタヒバにも存在し、被子植物へと進化する段階で遺伝子重複が起こりそれぞれが CPS と KS に機能分化したのではないかと推測できる。

GA 情報伝達系⁴¹⁾ に関しては、受容体

AtGID1 および下流の細胞内情報伝達因子 (GAI/RGA/RGL, SLY1, SPY) がイヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケでも保存されていた。しかし、ヒメツリガネゴケでは AtGID1, GAI/RGA/RGL, SLY1 それぞれのタンパク質の機能に重要なアミノ酸残基の変異やドメインの欠損が見いだされた。このことから、ヒメツリガネゴケにおいて明瞭な GA 応答性が見られないのは情報伝達系が未完成なためであろうと考えられた。

●4. アブシジン酸

アブシジン酸 (ABA) は、コケ植物から被子植物に至るまで多くの陸上植物において同定されている⁴²⁾。実際、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケのゲノム中にも生合成酵素群 (ABA1, NSY, NCED3, ABA2, AAO3) は保存されており、これまでの報告を裏付けるものであった。

ABA の情報伝達系は、受容体 (FCA, CHLH) やその下流の情報伝達に関わる因子 (FY, ABH1, ABI1, ABI4, ABI5, FUS3, ABI3 など) のオルソログがイヌカタヒバおよびヒメツリガネゴケで見いだされ、陸上植物間でよく保存されている。シダ植物やコケ植物において ABA が乾燥耐性に関わることが報告されており⁴³⁾、植物が陸上に出現した時点で ABA を用いる乾燥応答の分子基盤が整っていたのではないかと推測される。一方、シダ植物、コケ植物においては ABA による気孔開閉制御系が被子植物のものとは異なっている可能性がある。G タンパク質*⁹ 共役受容体はイヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケで見いだされるものの、イヌカタヒバでは 3 量体 G タンパク質の γ サブユニットが、ヒメツリガネゴケでは α サブユニットと γ サブユニットが見いだされなかった。

●5. エチレン

エチレンは陸上植物全般に存在するようであるが、その生合成系路は各分類群で異なっていると考えられている。シダ植物やコケ植物では ACC 非依存的エチレン合成系路*¹⁰ が働いており、種子植物の段階で ACC 依存的な合成系路が用いられるようになった⁴⁴⁾。実際、ACC 依存的合成系路を司る ACC 合成酵素と ACC 酸化酵素のオルソログは、イヌカタヒ

*8 二機能酵素

同一のポリペプチド上で 2 つの反応を触媒することができる酵素。また同一のポリペプチド上で 2 つ以上の反応を司る酵素を多機能酵素と呼ぶ。生物種により一連の反応が多機能酵素により触媒される場合と別々のポリペプチドに由来する多酵素複合体により触媒される場合などがある。

*9 G タンパク質

グアニンスクレオチド結合タンパク質のなかでも α , β , γ サブユニットのヘテロ 3 量体からなるタンパク質のことを、特に G タンパク質と呼ぶ。G タンパク質と共役して細胞内へのシグナル伝達に関わる 7 回膜貫通型受容体を、G タンパク質共役受容体と呼ぶ。

*10 ACC 非依存的エチレン合成系路

2 種類の ACC (アミノシクロプロパン-1-カルボン酸) 非依存的系路が細菌や菌類において知られているが、シダ植物やコケ植物の ACC 非依存的系路がこれらのどちらかと同じなのか、あるいは異なるものなのかは知られておらず、今回の系統解析からはっきりとしたオルソログを見いだせなかった。

バ、ヒメツリガネゴケから見いだされなかった。シダ植物やコケ植物におけるエチレンの生合成系路やその制御の理解は今後の課題である。

エチレンの情報伝達系に関しては、受容体から転写因子に至る情報伝達因子(ETR1, ERS1, EIN2, EBF1/2, EIN3, EIN1~EIN5)のオルソログが、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケに見いだされた。コケ植物ではエチレンが内生で存在し情報伝達系の因子が存在するにもかかわらず、エチレン応答や生理現象との関わりははっきりしていない。ヒメツリガネゴケオルソログの機能解析は、この問題に答えるための手がかりを与えてくれるだろう。

●6. ブラシノステロイド

ブラシノステロイドは広く陸上植物に存在している⁴⁵⁾。その生合成系路は複雑なネットワークを形成していることがシロイヌナズナなどの被子植物で明らかになっており、コケ植物ゼニゴケにおいても酵素学的研究から同様な系路の存在が示唆されてきた⁴⁶⁾。ブラシノステロイド生合成系*11の上流にあるステロール合成系における酵素群(SMT1, FK, HYD1, DWF5)は陸上植物間でよく保存されていた。一方、これより下流のブラシノステロイド合成系の酵素群の多く(CPD, DWF4, ROT3, BR6ox1, OR6ox2)は、ヒメツリガネゴケが分岐した後に遺伝子重複により数を増やしたと推測される。このことから、類似のブラシノステロイド合成系が陸上植物の祖先に存在したものの、被子植物の系統でこれら遺伝子が機能分化し、異なる反応を触媒するように複雑化したと推測できる。

情報伝達系の因子を調べてみると、受容体BRI1のオルソログがイヌカタヒバとヒメツリガネゴケで見つからなかった。しかしながら、これらの植物で他の受容体キナーゼがブラシノステロイド受容体として機能している可能性は現時点では否定できない。BRI1より下流の情報伝達因子(BAK1, TRIP1, BIN2, BIM1, BES1)は、イヌカタヒバとヒメツリガネゴケにおいて保存されていた。これまでのところ、シダ植物やコケ植物においてブラシノステロイドに対する応答性や生理的役割はよくわかっていないが、これはBRI1受容体の

欠損によるものなのであろうか？このとき、下流の情報伝達系はどのようなシグナルに回答しているのだろうか？シダ植物やコケ植物がブラシノステロイドに回答しないとすれば、なぜブラシノステロイドを合成しているのだろうか？いずれにせよブラシノステロイドが植物ホルモンとして利用されるようになる過程を考えた場合、光シグナルの場合と同様に受容体が鍵となり、既存の合成系と情報伝達系の統合が起こったのかもしれない。

◆ 3. 個別の組織・器官形成に関わる遺伝子の進化

●1. 種子

乾燥した陸上環境下において、種子の獲得は陸上植物の進化のなかでも重要な出来事である。種子の休眠や発芽は、複数の転写因子の協調的な相互作用により制御されている。種子の休眠はABAの制御を受けており、ここで働く主な転写因子(ABI3, FUS3, LEC2, HSI2, ABI4, ABI5)はイヌカタヒバやヒメツリガネゴケにも見いだされた。これらの転写因子のターゲットであるLEAタンパク質類似遺伝子がシダ植物やコケ植物においてABAで誘導される⁴⁷⁾。一方、発芽促進に関わるGA制御系の遺伝子のオルソログはイヌカタヒバに存在していたが、ヒメツリガネゴケの遺伝子のいくつかは必要なドメインを欠いていた("3.ジベレリン"の項参照)。種子植物が進化する過程で、シダ植物に既存のABAならびにGAの遺伝子制御系をそれぞれ流用することにより、種子の休眠や発芽を制御できるようになったのではないだろうか。

●2. 根・側根

根は栄養・水分の吸収、植物体の支持と植物の成長にとって欠かせない器官である。根の起源や進化に関しては、コケ植物や維管束植物の推定共通祖先が根を持たないこともあり、さまざまな議論がなされている^{7), 48)}。近年、シロイヌナズナを用いた研究によって、根の発生、特に根端分裂組織の形成・維持と側根形成の分子機構が明らかになってきた^{49)~51)}。シロイヌナズナの根では、転写因子PLT, SCR, SHRによって根端分裂組織が形成・維持される。SCR, SHRに関しては、系統特異

*11 ブラシノステロイド生合成系

植物ステロールの生合成産物であるカンベステロールから早期および後期C-6酸化系路などにより合成される。植物ステロールの生合成変異体にはブラシノステロイド欠損変異体と似た表現型を示し、ブラシノステロイドの投与で表現型が野生型に戻るものが知られている。

的な遺伝子重複が若干あるものの、イネ、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケでオルソログが保存されていた。一方、*PLT*に関しては、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケにオルソログ候補が存在するものの、被子植物の系統で非常に多様化していた。被子植物で多様化した*PLT*グループの遺伝子のうちいくつかは、それぞれ異なる器官で機能しており、被子植物における*PLT*グループ遺伝子の重複が器官・組織の多様化と関わっている可能性が示唆された。根の遺伝子ネットワークの進化を考えるうえで、これらの因子のイヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケにおける今後の機能解析が待たれる。

また、シロイヌナズナにおいては、NAC遺伝子族*12の一員である*NAC1*がオーキシシグナルの下流で働くことによって側根形成が行われる⁵²⁾。興味深いことに、側根形成に関わる因子のほとんどはイネ、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケにおいて保存されていたが、*NAC1* オルソログはイヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケには認められなかった。

●3. 茎頂分裂組織・腋芽

維管束植物の茎頂分裂組織は胞子体の茎頂に存在し、葉や茎といった栄養器官を無限に形成する。一方、セン類では茎頂分裂組織が配偶体の頂端部に存在し、茎葉構造を持つ茎葉体を作り出す。シロイヌナズナで同定された茎頂分裂組織の形成・維持を制御する因子は、そのほとんどがイネ、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケで保存されていた。しかしながら、*WUS*⁵³⁾とともにフィードバック調節*13をしながら機能する*CLV*遺伝子⁵⁴⁾のうち、*CLV1*はヒメツリガネゴケで、*CLV2*はイヌカタヒバとヒメツリガネゴケでそれぞれ見いだされなかった。また、クラスI *KNOX* 遺伝子⁵⁵⁾を制御する*ASI*⁵⁶⁾はヒメツリガネゴケで見いだされなかった。このことは、小葉類やセン類ではシロイヌナズナとは多少異なった制御系が茎頂分裂組織の形成・維持に働いている可能性を示している。茎頂分裂組織を形成・維持する分子機構は陸上植物間で多様化しているのかもしれない。ただし、*WUS*、*CLV*遺伝子についてはヒメツリガネゴケにもパラログは存在しているので、それらが分裂

組織の形成維持に寄与している可能性もある。

腋芽は種子植物胞子体の葉腋に生じる分裂組織である。胞子体の分枝は維管束植物に広く見られるが、コケ植物の胞子体は分枝しないことから、維管束植物に特徴的な形質である⁵⁷⁾。シロイヌナズナでは、*MAX* 遺伝子(*MAX1-4*)が腋芽形成を制御することが報告されており⁵⁸⁾、さらに腋芽形成に関与する*RAX*、*LAS*が同定されている⁵⁹⁾、⁶⁰⁾。これらの因子のうち、*MAX1*と*RAX*がヒメツリガネゴケで見いだされなかったものの、維管束植物では広く保存されていた。したがって、腋芽形成に関与する遺伝子は胞子体の分枝が進化する前から存在し、これらの遺伝子機能の変化により種子植物で腋芽形成を制御することになったと考えられる。

●4. 葉

葉の向軸背軸形成は転写因子のネットワークによって制御されている⁶¹⁾。向軸側の決定は*HD-ZipIII* 遺伝子族、背軸側の決定は*KANADI* 遺伝子族と*YABBY* 遺伝子族によって制御されている。*YABBY* 遺伝子は被子植物特異的遺伝子であるが、それ以外の遺伝子はイヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケゲノムにも存在していた。*HD-ZipIII* 遺伝子はmiRNAによる制御を受けるが、この制御系は陸上植物の共通祖先段階ですでに確立されていたことが知られている⁶²⁾。

●5. 表皮細胞分化

表皮細胞系の進化は、水環境から陸上へとその生育環境を移る進化の過程では必須であったと考えられている⁶³⁾。表皮細胞分化は*HD-Zip*遺伝子族*14内のサブファミリーIVのいくつかの転写制御因子によって制御されている^{64)~66)}。シロイヌナズナの胚発生過程における地上部の表皮形成は、*PDF2*と*ATML1*によって制御される。さらに、表皮細胞分化過程におけるアントシアニン蓄積を*ANL2*、トライコームや根毛形成を*GL2*が制御している。*HD-ZipIV* 遺伝子族はすべての陸上植物で保存されているが、これら4遺伝子は被子植物がイヌカタヒバに連なる系統から分岐した後に遺伝子重複によって生じたようである。被子植物以外の陸上植物も毛、根

*12 NAC遺伝子族
植物に特有の転写因子であり、NACドメインと呼ばれる保存されたDNA結合領域を持つ。NAC遺伝子族には、シロイヌナズナの茎頂分裂組織で機能する*CUC1*、*2*、*3* 遺伝子や、道管の分化を制御する*VND6*、*7* 遺伝子等、植物の発生において重要な役割を果たしている遺伝子が多数存在する。

*13 フィードバック調節
シグナル伝達系ではシグナル経路の下位因子が上位の因子の作用を調節することを指す。抑制的な調節は負のフィードバック制御、促進的な調節は正のフィードバック調節と呼ばれる。*CLV3*は*CLV1-CLV2*を介して*WUS*の発現領域を限定する一方、*WUS*は*CLV3*の発現を誘導することが知られる。

*14 *HD-Zip*遺伝子族
ホメオドメインにロイシンジッパーモチーフが隣接する構造を持つ植物に特有な転写因子で、I~IVの4つのサブファミリーに分けられる。光や植物ホルモンの情報伝達系や表皮細胞の分化など植物の発生において多様な機能を持つことが知られている。

毛など表皮細胞が変形した細胞を形成するが、これらが被子植物の上記4遺伝子のオルソログによって制御されているかどうかはわかっていない。さらに、表皮細胞を持たないクラミドモナスやシゾンゲノムにはHD-ZipIV遺伝子が見つからない。

表皮細胞の一部分は、一定のパターンでトライコームや根毛細胞へと分化する。シロイヌナズナにおいて、このパターン形成はWD40, R2-R3 MYB, bHLHの3種類のタンパク質の複合体が関与している⁶⁷⁾。この複合体を構成する因子のうちWD40とbHLHの遺伝子は陸上植物全体から見つかったが、R2-R3 MYB (subgroup 15)⁶⁸⁾, ⁶⁹⁾は双子葉類のゲノムにしか見つからなかった。さらに、トライコームや根毛の形成に関わるMYBのリピートを1つ持つR3-small MYB⁷⁰⁾は被子植物にしか見つからず、表皮細胞分化に用いる遺伝子系は陸上植物において多様であると考えられる。

●6. 維管束

維管束は維管束植物に特有の形質で、木部、篩部からなる組織で、水、養分や情報伝達因子を運ぶ通道組織としてだけでなく、植物体を支える支持組織としての役割も担っている⁷¹⁾。これまでの研究で維管束形成には植物ホルモンやさまざまな転写因子が関与することが報告されているが⁷²⁾、これらに関わる遺伝子のオルソログが維管束を持たないヒメツリガネゴケでも見つかった。コケ植物セン類はハイドロイド*15と呼ばれる通道組織を持つが、構造は維管束と大きく異なっている。ヒメツリガネゴケにおける維管束形成関連遺伝子の機能は、維管束の起源と進化を探るうえで興味深い。また、木部のリグニン沈着の原料となるモノリグノール*16の生合成に関わる遺伝子群も、被子植物にのみ見いだされているF5Hを除き、陸上植物で広く保存されていた。コケ植物にはリグニンは見られないが、モノリグノールの2~4量体であるリグニンの存在が報告されており⁷³⁾、被子植物とコケ植物で共通の遺伝子を用いてモノリグノールを生合成している可能性が高い。

●7. 相転移

陸上植物において初期発生後の成長に伴い

一定の特徴的な発生を行う期間(相)が見られる。この相の転換においては、大規模な遺伝子発現のリプログラムが起こると考えられている⁷⁵⁾。大規模な遺伝子発現変動(細胞記憶の変化)にはクロマチンレベルでの制御機構の存在が示唆されている。ポリコームグループ複合体*17は、このようなクロマチンの状態を変化させる機能を持ち、複合体を構成しているタンパク質群は広く後生動物から陸上植物に保存されている⁷⁴⁾。

被子植物において、栄養成長相から生殖成長相への転換である花成は多くの内的・外的要因により制御されている⁷⁵⁾, ⁷⁶⁾。いくつかの経路のうち、光周期依存促進経路で機能しているCOは花成促進因子FTの発現を誘導している。FTの姉妹遺伝子*18であるTFL1は、FTが花成に促進的であるのに対して阻害的な作用を示す。転写制御因子であるCOのオルソログは緑藻から陸上植物にかけて保存されていたが、FT/TFL1のオルソログは被子植物ゲノムからしか見つからなかった。茎頂分裂組織における花成シグナルへの応答性は、bZIP遺伝子FDやMADS-box遺伝子FLCやSOC1によって規定されている。MADS-box遺伝子群は、シダ類が分岐した後に被子植物の系統で遺伝子重複による機能多様化が生じ、その時期にFLCやSOC1が分化したと考えられる。FDオルソログはヒメツリガネゴケゲノムには見つからなかった。このように、花成のシステムは被子植物の系統で進化したようである。

●8. 花

花器官形成遺伝子のほとんどはMADS-box遺伝子である。MADS-box遺伝子には、イントロン、エクソン構造の違いから植物特異的なMIKC^c型とMIKC^{*}型が知られており⁷⁷⁾、花器官形成遺伝子は前者に属する。両型ともに、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケの両者のゲノム中に見つかるが、クラミドモナスとシゾンには見つからなかった。前述のように被子植物のMIKC^c型MADS-box遺伝子は多様化しており、ヒメツリガネゴケには単系統群を形成する6遺伝子、イヌカタヒバには2つの単系統群に分かれる3遺伝子しか見つからなかった。これらの機能はまだわかっていな

*15 ハイドロイド
コケ植物セン類の茎葉体の中心にある仮道管状の細胞群。細胞壁の二次肥厚は見られず、むしろ周りの細胞よりも細胞壁が薄い。

*16 モノリグノール
二次代謝産物であるフェニルプロパノイドの一種。フェニルアラニンからさまざまな酵素反応を経て合成され、複雑な重合反応によりリグニンを形成する。

*17 ポリコームグループ複合体(polycomb repressive complex 2; PRC2)
ショウジョウバエの初期胚におけるホメオティック遺伝子の発現抑制維持に関わるタンパク質複合体として同定された。ヒストンのメチル化に関与するExtra sex combs (ESC), Enhancer of zeste E (Z), Zinc-finger タンパク質のSu (z) 12, ヒストン結合タンパク質のp55から構成されている。

*18 姉妹遺伝子
2つの遺伝子が単系統群を形成するとき、それらは互いに姉妹遺伝子 sister genes である、あるいは姉妹関係にあるという。遺伝子以外に生物種(姉妹種)やグループ(姉妹群)にも用いる。

い、被子植物の花器官形成MADS-box 遺伝子を誘導する *LFY* は陸上植物全体に見つかるが、藻類からは見つからない。*LFY* は陸上植物の進化過程で大きく機能を進化させた^{78), 79)}。花器官形成遺伝子の発現制御因子である *HUA1*, *HUA2*, *ULT1* は、被子植物ゲノムにしか見つからなかった。

●9. 花粉

花粉は種子植物の雄性配偶体である。花粉管細胞中の精細胞が雌性配偶体である胚珠の卵細胞と受精することで次世代の個体が生ずる。花粉の形成は葯室の中で行われ、①胞原細胞の形成、②花粉母細胞と非生殖細胞(タペト組織)への分化、③減数分裂、④花粉体細胞分裂、⑤花粉壁*19 合成、を経て成熟花粉が形成される⁸⁰⁾。花粉は種子植物にしか存在しないが、コケ植物やシダ植物の胞子は、花粉と同様に胞子体組織から減数分裂によって生じる単相の細胞である。したがって、コケ植物やシダ植物の胞子形成過程は、種子植物の花粉形成過程と類似した機構であると考えられる。花粉は受粉・発芽後、花粉管伸長と呼ばれる先端成長を行うが、コケ植物やシダ植物の胞子も発芽後、原糸体の細胞が花粉管伸長に類似した先端成長を行う。これまでに報告されている花粉形成、花粉管伸長に関する因子は、イネ、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケで概ね保存されていた。

おわりに

いろいろな発生過程に分けて陸上植物における発生関連遺伝子の進化を概観した。陸上植物は各系統で発生過程が大きく異なっているわりには、約80%の発生遺伝子が各系統で

保存されていたことは予想外であった。では、どのような変化によって系統による発生過程の違いが引き起こされたのであろうか？ 各項でも何回か言及したが、各系統特異的に遺伝子の増減が起こっていることが一つの要因と考えられる。例えば、オーキシンのシグナル伝達に関わる Aux/IAA 遺伝子族の遺伝子はヒメツリガネゴケには2個、イヌカタヒバには4個しかないのに、シロイヌナズナでは29個、イネでは30個にも増えている。逆にヒメツリガネゴケやイヌカタヒバで増えている遺伝子もある。このように、同じグループの遺伝子を用いているが、各系統で遺伝子重複によって遺伝子数が増え、増えた遺伝子が系統特異的な機能を進化させているために、陸上植物は各系統で異なった発生様式を持つに至った可能性が高い。そして、遺伝子の増減が極端な場合には、花成に関連する遺伝子のように被子植物にだけ存在する遺伝子として、被子植物特異的な発生過程を担うように進化したのであろう。

比較ゲノム解析によって、陸上植物において多くの遺伝子族が分類群間で共通して存在していることが明らかになった。今後、これらの遺伝子の機能比較を行うことによって、陸上植物の発生過程がどのような遺伝子のどのような変化によって引き起こされたのかを明らかにすることができるだろう⁷⁹⁾。

謝辞

本稿に用いた系統解析の結果の一部は、岩田美根子、小栗康子、小野寺直子、小原真理、杉本渚、住川直美、程朝陽、橋本薫、平井正良、宮崎さおり、森長真一、若月幸子との共同研究によって行ったものである。また、ヒメツリガネゴケ解析にご協力いただいた多くの共同研究者に感謝する。

*19 花粉壁

花粉の表層は、セルロースを主成分とするインディン(内壁)とスポロポレニンを主成分とするエキシン(外壁)で覆われている。スポロポレニンは化学的に分解されにくい物質であり、無種子植物の胞子壁や、シャジクモ藻類の接合子壁にも存在する。

▽必読文献

- 1) Carroll, S. B. et al.: From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design. Blackwell. (2001), 上野直人, 野地澄晴 監訳: 「DNA から解き明かされる形づくりと進化の不思議」, 羊土社 (2003)
- 2) 佐藤矩行ほか: 「シリーズ進化学4 発生と進化」, 石川 統ほか編, 岩波書店 (2004)
- 3) Gifford, E.M. et al.: Morphology and Evolution of Vascular Plants. Freeman. (1988), 長谷部光泰ほか監修: 「維管束植物の形態と進化」, 文一総合出版 (2001)

引用文献

- 1) Carroll, S.B. et al.: *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*, 2nd ed. Blackwell (2005)
- 2) Davidson, E.H.: *Genomic Regulatory Systems: Development and Evolution*. Academic Press. (2001)
- 3) Wardlaw, C.W.: *Embryogenesis in Plants*. Methuen & Co. Ltd. (1955)
- 4) 長谷部光泰: 科学 74, 1227-1233 (2004)
- 5) Stewart, W.N. et al.: *Paleobotany and the Evolution of Plants*, 2nd ed. Cambridge University Press. (1993)
- 6) Taylor, A.S. et al.: *Patterns in Plant Development*, 2nd ed. Cambridge Univ. Press (1989)
- 7) Kenrick, P. et al.: *The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study*. Smithsonian Institution Press (1997)
- 8) Kenrick, P. et al.: *Nature*. 389, 33-39 (1997)
- 9) Cove, D.: *Annu. Rev. Genet.* 39, 339-358 (2005)
- 10) Quatrano, R.S. et al.: *Curr. Opin. Plant Biol.* (in press)
- 11) Cove, D.J. et al.: *Trends Plant Sci.* 2, 99-105 (1997)
- 12) Matsuzaki, M. et al.: *Nature* 428, 653-657 (2004)
- 13) Inze, D.: *EMBO J.* 24, 657-662 (2005)
- 14) Gutierrez, C.: *Nat. Cell Biol.* 7, 535-541 (2005)
- 15) Dewitte, W. et al.: *Annu. Rev. Plant Biol.* 54, 235-264 (2003)
- 16) Smith, L.G.: *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2, 33-39 (2001)
- 17) Wasteneys, G.O. et al.: *Plant Physiol.* 136, 3884-3891 (2004)
- 18) Staiger, C.J. et al.: *Curr. Opin. Plant Biol.* 9, 554-562 (2006)
- 19) Menand, B. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 6422-6427 (2002)
- 20) Zhong, R. et al.: *Plant Cell* 17, 1449-1466 (2005)
- 21) Xu, J. et al.: *Plant Physiol.* 137, 94-103 (2005)
- 22) Gupta, R. et al.: *Plant Cell* 14, 2495-2507 (2002)
- 23) Wang, X. et al.: *Prog. Lipid Res.* 45, 250-278 (2006)
- 24) Li, M. et al.: *Plant Physiol.* 140, 761-770 (2006)
- 25) Gómez-Merino, F.C. et al.: *J. Biol. Chem.* 280, 34888-34899 (2005)
- 26) Berger, F. et al.: *Chromosome Res.* 11, 277-304 (2004)
- 27) Brodersen, P. et al.: *Trends Genet.* 22, 268-80 (2006)
- 28) Chen, M.: *Annu. Rev. Genet.* 38, 87-117 (2004)
- 29) McClung, C.R.: *Plant Cell* 18, 792-803 (2006)
- 30) Más, P. et al.: *Nature* 426, 567-570 (2003)
- 31) Woodward, A.W. et al.: *Ann. Bot.* 95, 707-735 (2005)
- 32) Cooke, T.J. et al.: *Plant Mol. Biol.* 49, 319-338 (2002)
- 33) Nemhauser, J.L. et al.: *Cell* 121, 970-972 (2005)
- 34) Kakimoto, T.: *Annu. Rev. Plant Biol.* 54, 605-27 (2003)
- 35) Tian, B.J. et al.: *Physiol. Plant.* 127, 571-81 (2006)
- 36) Sakakibara, H.: *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 431-49 (2006)
- 37) Sakakibara, K. et al.: 投稿中
- 38) Miyawaki, K. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 16598-603 (2006)
- 39) 藤田知道: 細胞工学別冊 植物細胞工学シリーズ20「新版 植物ホルモンのシグナル伝達」, pp.233-238 (2004)
- 40) Hayashi, K. et al.: *FEBS Letters*, 580, 6175-6181 (2006)
- 41) Nakajima, M. et al.: *Plant J.* 46, 880-889 (2006)
- 42) Hartung et al.: *Prog. Bot.* 55, 157-173 (1994)
- 43) Nagao, M. et al.: *J. Plant Physiol.* 162, 169-180 (2005)
- 44) Arshad, M. et al.: *ETHYLENE, Agricultural Sources and Applications*, pp.36-50, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York (2002)
- 45) Choe, S.: *Plant hormones*, Davies, P.J. ed., pp.156-178, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (2004)
- 46) Kim, Y.S. et al.: *Bull. Korean Chem. Soc.* 24, 1385-1388 (2003)
- 47) Minami, A. et al.: *J. Plant Physiol.* 160, 475-483 (2003)
- 48) Raven, J.A. et al.: *J. Exp. Bot.* 52, 381-401 (2001)
- 49) Jiang, K. et al.: *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 21, 485-509 (2005)
- 50) Hardtke, C.S.: *Curr. Opin. Plant Biol.* 9, 66-71 (2006)
- 51) Smet, I.V. et al.: *Plant Mol. Biol.* 60, 871-887 (2006)
- 52) Xie, Q. et al.: *Genes Dev.* 14, 3024-3036 (2000)
- 53) Mayer, K.F. et al.: *Cell* 95, 805-815 (1998)
- 54) Williams, L. et al.: *Curr. Opin. Plant Biol.* 8, 582-586 (2005)
- 55) Scofield, S. et al.: *Plant Mol. Biol.* 60, 929-946 (2006)
- 56) Byrne, M.E. et al.: *Nature* 408, 967-71 (2000)
- 57) Gifford, E.M. et al.: *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. Freeman. pp.11-22 (1988)
- 58) Bennett, T. et al.: *Curr. Biol.* 16, 553-563 (2006)

- 59) Müller, D. et al.: *Plant Cell* 18, 586-597 (2006)
- 60) Greb, T. et al.: *Genes Dev.* 17, 1175-1187 (2003)
- 61) Tsukaya, H.: *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 477-496 (2006)
- 62) Floyd, S.K. et al.: *Nature* 428, 485-486 (2004)
- 63) Raven P.H. et al.: *Biology of Plants*. W.H. Freeman and Co. (2005)
- 64) Abe, M. et al.: *Development* 130, 635-43 (2003)
- 65) Kubo, H. et al.: *Plant Cell* 11, 1217-26 (1999)
- 66) Masucci, J.D. et al.: *Development* 122, 1253-60 (1996)
- 67) Larkin, L.C. et al.: *Annu. Rev. Plant Biol.* 54, 403-30 (2003)
- 68) Kranz, H.D. et al.: *Plant J.* 16, 263-76 (1998)
- 69) Stracke, R.: *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 447-56 (2001)
- 70) Wada, T. et al.: *Science* 277, 1113-1116 (1997)
- 71) Esau, K.: *Anatomy of seed plants*, 2nd ed. John Wiley & Sons, Inc. (1977)
- 72) Sieburth, L.E. et al.: *Curr. Opin. Plant Biol.* 9, 48-54 (2006)
- 73) Umezawa, T.: *Phytochem. Rev.* 2, 371-90 (2003)
- 74) Guitton, A.E. et al.: *Int. J. Dev. Biol.* 49, 707-716 (2005)
- 75) Bäurle, I. et al.: *Cell* 125, 655-664 (2006)
- 76) Blázquez, M.A. et al.: *Plant Mol. Biol.* 60, 855-70 (2006)
- 77) Henschel, K. et al.: *Mol. Biol. Evol.* 19, 801-814 (2002)
- 78) Tanahashi, T. et al.: *Development* 132, 1727-1736 (2005)
- 79) Maizel, A. et al.: *Science* 308, 260-263 (2005)
- 80) Ma, H.: *Annu. Rev. Plant Biol.* 56, 393-434 (2005)