

植物の比較ゲノム解析からみえてきたもの

Evolution of genes involved in development in land plants

長谷部光泰

ヒメツリガネゴケはコケ植物セン類に属し、陸上植物のなかでもっとも遺伝子ターゲティングが容易なモデル生物である。これまで、陸上植物のゲノム解析は約2億年前に起源をもつ被子植物に限られており、約4億8千万年前に起源をもつ陸上植物全体におけるゲノムの多様性は不明であった。このたび、国際コンソーシアムを中心としてヒメツリガネゴケのゲノム概要配列が明らかとなり、陸上植物全体におけるゲノム比較が可能となった。本稿では、ゲノム概要配列の決定までの道のりを概説するとともに、比較ゲノム解析から明らかになった、植物の発生システムの多様性と進化について考察する。

Key words ● ヒメツリガネゴケ ● 比較ゲノム ● 発生システム ● 発生進化

はじめに

“普遍性”(generality)とは、いくつかの現象に共通な性質のことである。現在、生きている生物の研究から導き出すことのできる普遍性には2種類がある。ひとつは、共通祖先のもっていた性質である。いくつかの現生生物の祖先をたどっていけば、必ず共通の祖先生物にたどりつくはずである。その共通祖先のもっていたいくつかの性質が子孫に受け継がれているとすると、それらの性質は子孫のあいだで共通に見いだされるので、普遍性のある性質ということになる。このタイプの普遍性は、対象とする生物の共通祖先がもっていた性質に限られる。したがって、生物全般につじむような普遍性をいうときには、生物の共通祖先である原核生物のもっていた性質以外のものはありえない。後生動物の分子発生学の進展により、その発生システムにおいて、この共通祖先に由来する普遍性が明らかになってきた。左右相称性後生動物においては、前後軸および背腹軸の形成、循環器系、神経系など、多くの発生過程において同じ遺伝子族に属する遺伝子が生物種の違いをこえて機能していることがわかってきた¹⁾。そして、これらの性質は左右相称性後生動物の祖先である原左右相称性動物

Urbilateria がもっていた発生システムであろうと考えられている。この発生システムでは、パーツである遺伝子はしばしば変化するものの、システム自体としてはよく保存されていることもわかってきた²⁾。また、セントラルドグマやsmall RNAによる制御システムにも、このタイプの普遍性がある。

一方、生物にはこれとは別のタイプの普遍性も存在している。たとえば、後生動物と被子植物(いわゆる、花の咲く植物)にみられる、多細胞発生システムの普遍性である。後生動物と被子植物とは、単細胞の共通祖先からそれぞれ独自に多細胞化した³⁾。したがって、多細胞体制のつくり方、すなわち、発生過程には、さきほど述べたようなタイプの普遍性のあるはずがない。しかし、後生動物と被子植物、両方の分子発生学の進展により、両者に似たような発生システムが存在する場合のあることがわかってきた。たとえば、後生動物はホメオボックス遺伝子を中心とした転写因子の発現様式によってからだの区分けを行なっている。一方、被子植物の花でも転写因子をコードするMADSボックス遺伝子の区画ごとの発現パターンの違いによって花器官(ガク片、花弁、雄しべ、雌しべ)が形成される。しかし、後生動物と被子植物とで用いている転写因子の種類は異なっており、似ているのは、転写因子の発現様式によって区画化を行なっているという点だけである。このように、共通祖先には存在せず、子孫において独立に生じた性質のなかにも、普遍性が見いだせるのである。このタイプの普遍性が生じる原因は、ほとんどわかっていないといってよいのではないだろうか。しいていえば、生物が多細胞体制

Mitsuyasu Hasebe

基礎生物学研究所 進化多様性生物学領域生物進化研究部門

E-mail : mhasebe@nibb.ac.jp

URL : <http://www.nibb.ac.jp/evodevo>

をつくる場合あるいは複雑化する場合に、まだわれわれが解いていないようななんらかの制約があり、それは遺伝子ネットワーク自体のもつ特性や多細胞体の空間的な制約かもしれないが、それらの制約のため、たとえ何回独立に進化したとしても似たようなシステム、もちろん、少しは違うけれども、総体としては類似したシステムをとらざるをえないのかもしれない。

近代の自然科学においては、意外性のある現象とともに、普遍性のある現象が好まれる傾向にある。普遍性のある現象が好まれるのには、より多くの研究者が興味をもつからという多数決の原理、多様なものをすべて理解しきれないという記憶力の限界など、さまざまな理由があると考えられる。しかし、理由はともあれ、そして、対象とする現象が先述のどちらのタイプの普遍性であるにせよ、普遍的であるかどうかの判断は異なった生物を比較しないとわからない。しかし、現状において、われわれは生物の普遍性を知るにはあまりにも偏った生物の情報しか知りえていない。系統的にある程度まで離れた分類群、あるいは、現在、研究の進んでいる生物の中間に位置するような分類群におけるさまざまな研究が進展することによって、われわれが予想できなかったような普遍性がみえてくるのではないだろうか。

筆者らは、このようなスタンスで、コケ植物セン類ヒメツリガネゴケ、および、シダ植物小葉類イヌカタヒバのゲノム解析、ならびに、植物全体における比較ゲノム解析をとおして、発生に関連する遺伝子の進化について研究を行っている。本稿では、コケ植物セン類ヒメツリガネゴケのゲノム概要配列解読の道のり⁴⁾、植物全体における比較ゲノム解析からわかってきた発生に関連する遺伝子の進

化、そして、今後の課題について概説する。

I ヒメツリガネゴケ研究の略歴

ヒメツリガネゴケ *Physcomitrella patens* subsp. *patens* の自生地は、川沿いの土手や牧場の土が露出した部分である。わが国には近縁のニセツリガネゴケ *Physcomitrella patens* subsp. *californica* が分布し、灌漑用ため池が干上がったあとの池底の土などに生えている (図1)。ヒメツリガネゴケは1950年代から英国で遺伝学の材料として用いられてきた⁵⁻⁷⁾。これは、コケ植物が生活史の大部分を1倍体ですごし、突然変異体などの解析がしやすいからである。1990年代初頭にポリエチレングリコールを用いた安定形質転換法が確立し⁸⁾、おって、スイスLausanne大学Zrydグループの博士課程大学院生だったSchaeferが、ヒメツリガネゴケの相同組換えが高頻度で起こることを偶然に発見し⁹⁾、これは出芽酵母と同程度の相同組換え率をもつことがわかった。当時、シロイヌナズナでも相同組換えが可能であるという実験結果がとりざたされており、Schaeferらの“植物でも相同組換えが容易にできるようになった”という衝撃的な論文は紆余曲折をへることとなって、1年以上ものちになってようやく日の目をみることとなった⁹⁾。結局、現在になっても高頻度で相同組換えができる陸上植物はヒメツリガネゴケだけである。

この遺伝子ターゲティングの容易さにくわえ、ヒメツリガネゴケは進化的に重要な位置にある (図2)。従来、陸上植物の分子発生的研究およびゲノム解析は被子植物に限られてきた。ヒメツリガネゴケは植物が陸上化した初期段階で被子植物と分岐しており、陸上植物全般における発生システムの普遍性と多様性を知るうえで、もっともよい材料のひとつなのである。

1990年代後半になって、ヒメツリガネゴケのゲノムワイドな研究がはじまった。基礎生物学研究所において西山智明らが、出芽酵母で実用化されていたシャトル突然変異誘発法をヒメツリガネゴケに導入することに成功した¹⁰⁾。そして、遺伝子トラップ系統、エンハンサートラップ系統、ならびに、タグ付き突然変異体が、2万系統ほど作出された¹¹⁾。総合研究大学院大学の日渡祐二らは、遺伝子トラップ系統からターゲット遺伝子をクローニングすることに成功し¹¹⁾、いくつかの遺伝子トラップ系統の解析が進んだ。西山らの方法をドイツFreiburg大学のReskiグループが採用し、ドイツ大手製薬会社の多額の援助のもと、網羅的タ



図1 自生しているニセツリガネゴケ (岡山県)

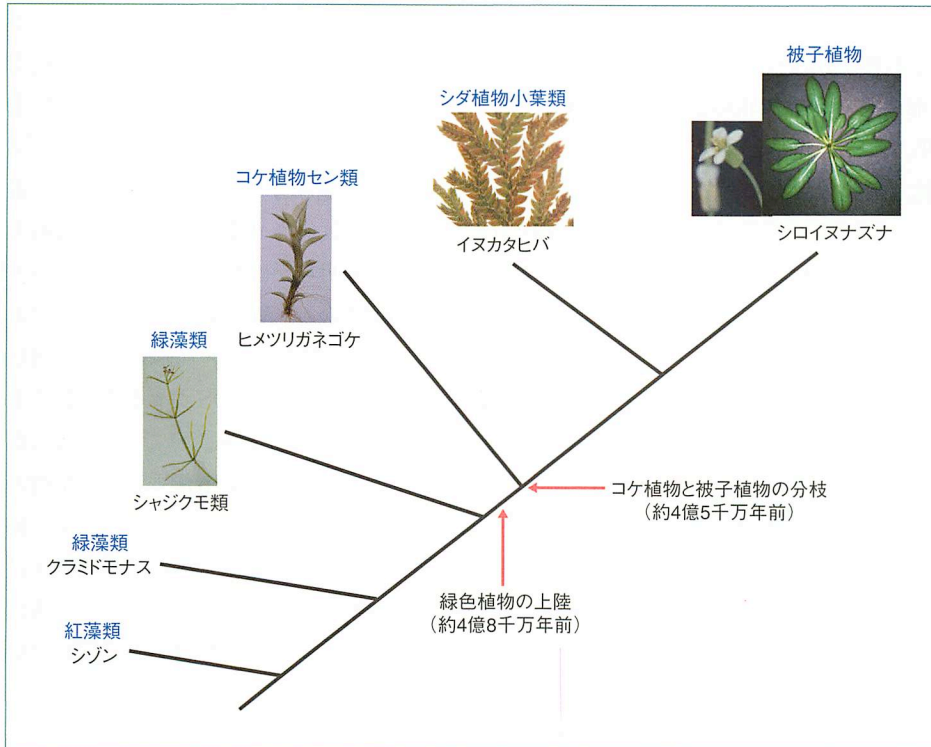


図2 植物の系統関係

これまでゲノム配列は、単細胞紅藻類シゾン *Cyanidioschyzon merolae*、単細胞緑藻類クラミドモナス *Chlamydomonas reinhardtii*、ならびに、約2億年前に起源をもつ被子植物の数種で明らかになっているのみで、クラミドモナスと被子植物のあいだはゲノム情報のミッシングリンクとなっていた。

ギング法が行なわれた。また、cDNAを用いた網羅的遺伝子ターゲティング、および、EST解析も進んだ。ただし、製薬会社からの援助によるということ、突然変異体や配列情報が一般に公開されることはなかった。

II ヒメツリガネゴケのEST解析と発生に関連する遺伝子の機能

2000年になって、わが国ではミレニアムプロジェクトにより、文部省科学研究費補助金特定領域研究“統合ゲノム”が開始した。公募研究としてヒメツリガネゴケのゲノム解析が採択され、特定領域ならではの共同研究により、基礎生物学研究所の藤田知道ら、理化学研究所の関原明・篠崎一雄グループによって、完全長cDNAライブラリーが作製され、国立遺伝学研究所の小原雄治グループによって、約4万クロンの両末端EST配列の決定が行なわれた。その結果、約1万6千の独立した転写産物がカタログ化された¹²⁾。EST配列は部分的なものであり、解析がむずかしい。西山智明らを中心として、この部分配列がどのような遺伝子グループに属するのか、そして、そのグループがシロイヌナズナにも存在するのかが調べられた。その結果、カタログ化されたヒメツリガネゴケの転写産物のうち、

約66%はシロイヌナズナに類似する遺伝子が存在することがわかった。残りの転写産物の多くは、部分配列であったり保存的でない領域であったりして、よくわからなかった。このことから、ヒメツリガネゴケにも被子植物と似たような発生に関連する遺伝子が存在し、両者に共通の発生システムが存在するのではないかと推定された。

しかし、EST解析と並行して進行した、ヒメツリガネゴケにおけるシロイヌナズナ発生関連遺伝子ホモログの機能解析の結果は、この推定とは異なっていた。総合研究大学院大学の榊原恵子らは、被子植物の茎葉形成に必須なホメオボックス遺伝子であるクラス1 KNOX 遺伝子について、ヒメツリガネゴケのオルソログである *MKN2* 遺伝子、*MKN4* 遺伝子、*MKN5* 遺伝子の機能解析を行なった。シロイヌナズナ2倍体は茎の先端で茎葉をつくりつづけるが、クラス1 KNOX 遺伝子の破壊体では双葉ができるだけで、茎葉の形成は止まってしまう¹³⁾。したがって、これらの遺伝子は茎の先端部分での幹細胞形成の維持に必須な遺伝子であると考えられている。ヒメツリガネゴケは1倍体世代に茎葉を形成し、2倍体世代に茎葉をつくらぬ棍棒状の体制をもつ。当初、ヒメツリガネゴケの茎葉形成にはクラス1 KNOX 遺伝子が機能しているものと予想されていたが、*MKN* 遺伝子の転写産物は茎葉では検出できず、*MKN2* 遺伝子、*MKN4*

遺伝子、*MKN5* 遺伝子をすべて欠失させた三重遺伝子欠失体でも茎葉形成の維持にはまったく影響がみられなかった¹⁴⁾ (図3)。一方、茎葉をまったく形成しない棍棒状の2倍体世代で *MKN* 遺伝子の発現が検出され、三重遺伝子欠失体の2倍体組織では、細胞分裂回数、細胞分裂方向、細胞伸長に異常が生じた (図3)。

シロイヌナズナのクラス1 KNOX 遺伝子は、植物ホルモンであるサイトカイニンやジベレリンの代謝にかかわる遺伝子の発現を制御することによって、茎頂分裂組織の制御にかかわっていることがわかってきたが¹⁵⁻¹⁷⁾、ヒメツリガネゴケの *MKN* 遺伝子はサイトカイニン合成遺伝子やジベレリン分解酵素遺伝子を制御していないらしいことがわかった¹⁴⁾。これらのことから、ヒメツリガネゴケのクラス1 KNOX 遺伝子の機能は、幹細胞形成の維持には必須でないこととともに、茎葉形成にかかわらないという点で、被子植物における機能とはかなり異なっていることがわかった。また、藤田知道らの研究により、被子植物の茎葉形成に必要な植物ホルモンであるオーキシンの極性輸送についても、ヒメツリガネゴケの茎葉形成の過程では被子植物とはかなり異なっていることがわかってきている¹⁸⁾。

クラス1 KNOX 遺伝子にくわえ、被子植物の花器官形成に必要な転写因子をコードする *LEAFY* (*LFY*) 遺伝子の機

能においても、ヒメツリガネゴケではずいぶん異なっていることがわかってきた。シロイヌナズナ *LFY* 遺伝子は、花器官形成ホメオティック遺伝子である MADS ボックス遺伝子を転写誘導する¹⁹⁾。一方、東京大学の棚橋貴子らは、ヒメツリガネゴケの2つの *LFY* 遺伝子オルソログ (*PpLFY1* 遺伝子と *PpLFY2* 遺伝子) を欠失させると、受精卵の最初の細胞分裂が停止することを明らかにした²⁰⁾。さらに、ドイツ Max-Planck 研究所の Maizel, Weigel らと筆者らのグループの共同研究から、裸子植物およびシダ植物の *LFY* 遺伝子オルソログはシロイヌナズナの MADS ボックス遺伝子を誘導できるが、*PpLFY* 遺伝子はこれを誘導できないことがわかった²¹⁾。これらのことから、*LFY* 遺伝子はコケ植物の段階では MADS ボックス遺伝子を制御できなかったが、陸上植物への進化の段階で MADS ボックス遺伝子を制御下にくわえ、そののち、MADS ボックス遺伝子の遺伝子重複による機能分化を介して²²⁾、花器官を進化させたのではないかと推定された²¹⁾。

III ヒメツリガネゴケのゲノム解析

このように、ヒメツリガネゴケと被子植物とのあいだでは、ともに保存されている遺伝子でも機能がずいぶん異な

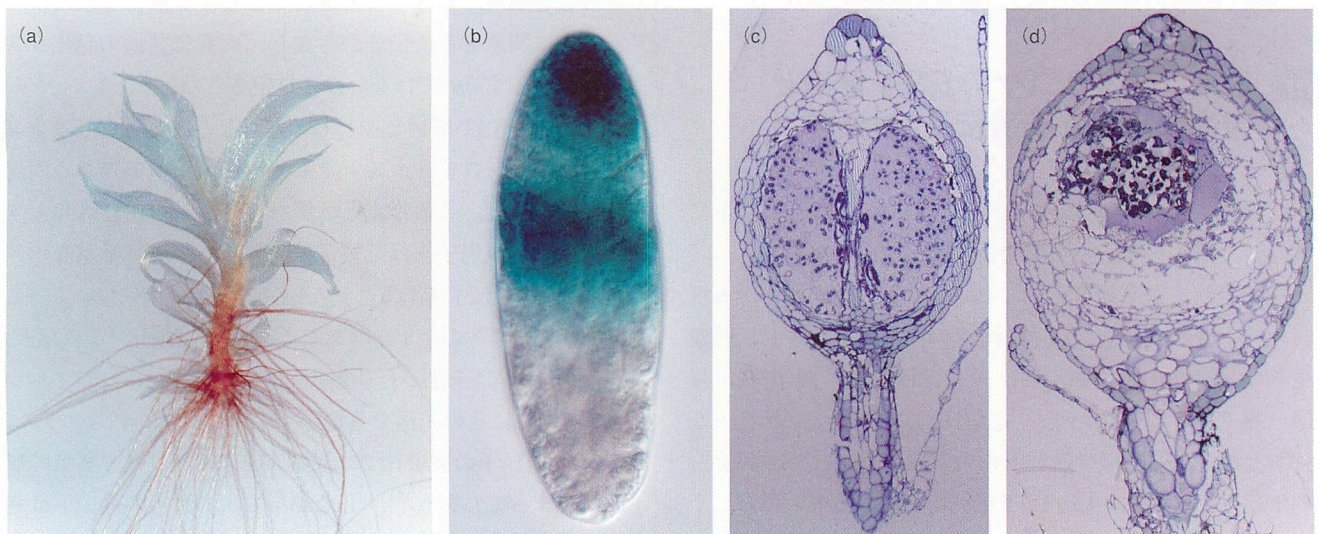


図3 *MKN4-GUS* 融合蛋白質の発現と3つの *MKN* 遺伝子すべてを欠失した三重欠失変異体の2倍体植物体

MKN4 遺伝子座の終止コドンの直前に *uidA* 遺伝子をノックインし、*MKN4-GUS* 融合蛋白質の発現を青色のシグナルとして検出した。

- (a) 1倍体植物体である茎葉体ではシグナルが観察できない。
- (b) 棍棒状の2倍体植物体(孢子体)発生過程では、細胞分裂活性の高い部分でシグナルが検出できる。
- (c) 野生型の成熟した2倍体植物体。
- (d) 三重欠失変異体の成熟した2倍体植物体。野生型に比べいびつなかたちをしており、細胞分裂、細胞伸長ともに影響をうけたことがわかる。

[写真は、榊原恵子博士(オーストラリア Monash 大学)提供]

分担して系統解析を行なった^{23,24)}。その結果、EST解析で推定されたように、シロイヌナズナ発生関連遺伝子のほとんどについて、ヒメツリガネゴケゲノムにもホモログがみつかった。また、系統解析の結果、約85%のシロイヌナズナ遺伝子についてはそのオルソログもみつかった。

しかし、驚いたことに、遺伝子族のなかの構成遺伝子数が、シロイヌナズナとヒメツリガネゴケとでは大きく異なっていた。たとえば、先述の花器官形成にかかわるMADSボックス遺伝子は、シロイヌナズナゲノムには38個存在するのに対し²⁵⁾、ヒメツリガネゴケゲノムには6個しか存在しなかった。また、オーキシンのシグナル伝達系で機能するAux/IAA遺伝子は²⁶⁾、シロイヌナズナゲノムの29個に対してヒメツリガネゴケゲノムには3個しかみつからなかった。MADSボックス遺伝子の場合、シロイヌナズナでは多くのパラログが機能分化し、異なった遺伝子ネットワークにおいて、発生段階のいろいろな場面で機能している。したがって、ヒメツリガネゴケのように少数の遺伝子で、シロイヌナズナにみられるのと同じような発生ネットワークをつくりあげるのはむずかしいのではないかと考えられる。一方、Aux/IAA遺伝子はオーキシンスイグナル系で機能しており、ヒメツリガネゴケにおいて同じシグナル系のほかの因子がすべてみつまっていることから、このシグナル系は陸上植物全体で保存されているのかもしれない。ただし、発生システムのなかでの使われ方は、ヒメツリガネゴケと被子植物とでは異なっている可能性が高い。

もちろん、ヒメツリガネゴケとシロイヌナズナの双方において、似たような数のオルソログが存在する遺伝子族も多くみうけられた。これらについては、先述のクラス1 KNOX遺伝子やLEAFY遺伝子のようにオルソログのあいだで機能が異なっているのか、あるいは、同じ機能のものが含まれているのかは、今後の個々の遺伝子の発生過程における機能解析によって明らかになっていくだろう。

一方、約15%の遺伝子のオルソログは被子植物あるいは維管束植物(被子植物、裸子植物、シダ植物を含む群)に特異的な遺伝子であり、ヒメツリガネゴケゲノムには存在しないことがわかった。これらの遺伝子のなかには、花形成シグナルであるフロリゲンの遺伝子²⁷⁾、細胞分裂制御などにかかわる植物ホルモンであるサイトカイニン合成するADP/ATP型サイトカイニン合成酵素の遺伝子²⁸⁾、エチレン合成酵素の遺伝子²⁹⁾、ジベレリン受容体の遺伝子³⁰⁾、などが含まれていた。これらの遺伝子は被子植物の発生過程に必須な遺伝子であり、被子植物とコケ植物の発生過程の

違いの一部分が、これらの遺伝子の有無によってひき起こされていることはまちがいない。

従来、研究が進んでいた被子植物とは約4億5千万年ほど前に分岐したヒメツリガネゴケのゲノム解析を行なうことにより、陸上植物全体では、発生に関連する遺伝子、ひいては、発生システムがかなり異なっている可能性が明らかになってきた。約4億5千万年という、魚類と哺乳類とが分岐した程度の年代である。魚類と哺乳類は同じ脊椎動物であり、両者の発生過程はかなり似ているし、多くの遺伝子が共有されている。そのことを考えると、植物の系統間にみられる発生に関連する遺伝子の多様性は、筆者らにとって、予想外のことだった。

おわりに

陸上植物においては、左右相称性動物で明らかになってきたような、発生システムの普遍性¹⁾は存在しないのだろうか。さきほど、クラス1 KNOX遺伝子について下流の遺伝子が異なっている可能性が高いことを示したが、ヒメツリガネゴケでも、KNOX遺伝子を制御する遺伝子については、もしかすると共通の制御機構があるのかもしれない。オーキシンの極性輸送についても、ヒメツリガネゴケの原系体とよばれる組織ではオーキシンの極性輸送が報告されている³¹⁾。今後、被子植物とヒメツリガネゴケの双方における分子発生学的研究の進展によって、陸上植物に普遍的な発生遺伝子ネットワーク、あるいは、発生システムを明らかにすることができるのではないだろうか。

一方、ヒメツリガネゴケと被子植物の共通祖先は莖葉構造をもたなかったことから³²⁾、ヒメツリガネゴケと被子植物の莖葉構造は独立に進化してきた可能性が高い。では、莖葉体と被子植物のシュートのあいだには共通性はないのだろうか。最初に述べたように、なんらかの共通性が見いだせれば、それは、植物の基本体制である莖葉構造をつくるというなんらかの制約を見いだすことにつながるかもしれない。

今後、被子植物における発生システムの研究が進むことはもちろんであるが、ヒメツリガネゴケにかぎらず、被子植物とそれ以外の植物の発生システムと比較することによって、いったい何が陸上植物すべてに共通の発生システムなのか、陸上植物に普遍的な発生システムとは何なのか、明らかにできるのではないだろうか。

っており、両者に共通の発生システムがあるのかどうか疑問に思えてきた。そして、もし両者で発生システムがかなり異なっているのだとすると、シロイヌナズナの発生にかかわる遺伝子は、本当にすべてヒメツリガネゴケに保存されているのだろうかという疑問が生じてきた。しかし、この疑問を解決するには、ヒメツリガネゴケのゲノム配列を決定する必要がある。

そのチャンスは意外と早くおとずれた。ヒメツリガネゴケの研究では新参者であるわが国からの大量のESTデータの公開を端緒に¹²⁾、国際的にゲノム解読への機運が高まったのである。そして、2003年夏にドイツで開かれたコケ植物の国際会議において、日米独英8人をコアメンバーとするヒメツリガネゴケのゲノム解読のための国際コンソーシアムが結成された(図4)。2004年初頭に公募が予定されていた米国エネルギー省Join Genome Instituteでのコミュニティプログラムに応募するためには、国際協力のもとゲノム解析を遂行することが求められていたからである。

会議後、米国民であるQuatranoとMishlerをPrincipal Investigator (PI)として、わずか数ページからなる申請書が作成され、2004年2月末に申請が行なわれた。7月17日には、Join Genome Instituteにおけるヒメツリガネゴケゲノムのショットガン法による解析開始決定の内示があった。そして、ときを同じくして、わが国でも新しい文部科学省科学研究費補助金特定領域研究“比較ゲノム”の採択が決まり、国立情報学研究所・理化学研究所の藤山秋佐夫グループ、国立遺伝学研究所の小原雄治グループ、東京大学の菅野純夫・鈴木 穰・橋本真一グループの支援のもと、さらなる完全長cDNAライブラリーの作製、EST解析にもとづいてカタログ化したcDNAの全長配列の決定、転写開始点同定のための5' SAGE解析、BACライブラリーの作製および末端配列の決定などがはじまることになった。

そのうち、国際コンソーシアムコアメンバー内では、国際協力の枠組みや進行状況の確認を、ほぼ連日の電子メール、ならびに、毎月の電話会議によって行なっていた。2004年冬には、基準株としたGransden2004株から抽出されたDNAがJoin Genome Instituteに送られた。翌2005年6月に、ゲノムサイズ約500 Mbに対し約4倍の配列決定が終了し、仮アセンブリーを行なった。ヒメツリガネゴケは自家和合性であり、純系系統が整っていたことからアセンブリーは順調で、さらにゲノムサイズの4倍の配列決定を行なうこととなり、2006年春には、ゲノムサイズの8倍の配列決定が終了した。その夏には、カリフォルニアで定例



図4 ヒメツリガネゴケ国際コンソーシアムのコアメンバー

左から、Stefan Rensing (ドイツ)、Andrew Cuming (英国)、西山智明(日本)、Ralf Reski (ドイツ)、筆者(日本)、Ralph Quatrano (米国)、Brent Mishler (米国)、David Cove (英国)。

の国際会議直前にゲノムアノテーションジャンボリーを開き、約100人がアノテーションに協力した。ジャンボリーの途中で、ゲノム配列に細菌の配列が混入していることが指摘され、2007年初頭までにドイツグループによって混入配列の除去作業が行なわれ、その春には、再アセンブリーが行なわれた。

その結果をもとに、コアメンバーで論文を作成した。2007年7月にシカゴで開かれた米国植物学会中に論文投稿先の編集者と掲載の可能性について交渉し、8月にソウルで開かれた国際会議中、ホテルで夜を徹して原稿のすりあわせを行なった。9月21日に投稿を完了、10月23日にはこれまで見たことがないほどポジティブな審査結果を受け取り、2007年末までに論文がオンラインで公開された。本稿をしたためるにあたり、この間の電子メールをみかえしたのだが、まさに“私家版プロジェクトX”でなかなか楽しかった。

IV 植物の比較ゲノム解析からわかったこと

ヒメツリガネゴケのゲノム概要配列が明らかになったので、シロイヌナズナの発生にかかわる約700遺伝子のオルソログが、ヒメツリガネゴケにあるかどうかを調べてみた。オルソログ関係を調べるには系統解析が必須である。そこで、西山智明が系統樹の作成を自動化したプログラムを作成し、彼の指導のもと、筆者の研究グループのメンバーが

ヒメツリガネゴケのゲノム解析, 発生関連遺伝子の系統解析は, 文中で名前をあげた方々以外にも, 国内外のたいへん多くの方々の共同研究によって行なわれたものです. 誌面の関係ですべての方々のお名前をあげられないことをおわびするとともに, ここに心より感謝申し上げます. また, 青山剛士氏, 榊原恵子氏, 西山智明氏, 倉田哲也氏には, 原稿にコメントをいただき, 感謝申し上げます.

文 献

- 1) Carroll, S. B., Grenier, J. K., Weatherbee, S. D.: *in* From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design, 2nd Ed., Blackwell, Malden (2005)
- 2) Davidson, E. H., Erwin, D. H.: *Science*, **311**, 796-800 (2006)
- 3) Douzery, E. J. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101**, 15386-15391 (2004)
- 4) Rensing, S. A. *et al.*: *Science*, **319**, 64-69 (2008)
- 5) Cove, D.: *J. Plant Growth Regul.*, **19**, 275-283 (2000)
- 6) Cove, D., Bezanilla, M., Harries, P., Quatrano, R.: *Annu. Rev. Plant Biol.*, **57**, 497-520 (2006)
- 7) Quatrano, R. S. *et al.*: *Curr. Opin. Plant Biol.*, **10**, 182-189 (2007)
- 8) Schaefer, D., Zryd, J. -P., Knight, C. D., Cove, D. J.: *Mol. Gen. Genet.*, **226**, 418-424 (1991)
- 9) Schaefer, D. G., Zryd, J. -P.: *Plant J.*, **11**, 1195-1206 (1997)
- 10) Nishiyama, T. *et al.*: *DNA Res.*, **7**, 1-9 (2000)
- 11) Hiwatashi, Y., Nishiyama, T., Fujita, T., Hasebe, M.: *Plant J.*, **28**, 105-116 (2001)
- 12) Nishiyama, T. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100**, 8007-8012 (2003)
- 13) Long, J. A., Moan, E. I., Medford, J. I., Barton, M. K.: *Nature*, **379**, 66-69 (1996)
- 14) Sakakibara, K., Nishiyama, T., Deguchi, H., Hasebe, M.: *Evol. Dev.*, **10**, *in press* (2008)
- 15) Jasinski, S. *et al.*: *Curr. Biol.*, **15**, 1560-1565 (2005)
- 16) Yanai, O. *et al.*: *Curr. Biol.*, **15**, 1566-1571 (2005)
- 17) Sakamoto, T. *et al.*: *Plant Physiol.*, **142**, 54-62 (2006)
- 18) Fujita, T. *et al.*: *Evol. Dev.*, **10**, 176-186 (2008)
- 19) Weigel, D., Meyerowitz, E. M.: *Science*, **261**, 1723-1726 (1993)
- 20) Tanahashi, T., Sumikawa, N., Kato, M., Hasebe, M.: *Development*, **132**, 1727-1736 (2005)
- 21) Maizel, A. *et al.*: *Science*, **308**, 260-263 (2005)
- 22) Tanabe, Y. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102**, 2436-2441 (2005)
- 23) 長谷部光泰: 比較ゲノム学から読み解く生命システム (藤山秋佐 夫 監修), pp.139-145, 秀潤社 (2007)
- 24) 清水健太郎・長谷部光泰 (監修): 植物の進化, 秀潤社 (2007)
- 25) Kofuji, R. *et al.*: *Mol. Biol. Evol.*, **20**, 1963-1977 (2003)
- 26) Benjamins, R., Scheres, B.: *Annu. Rev. Plant Biol.*, **59**, 443-465 (2008)
- 27) Turck, F., Fornara, F., Coupland, G.: *Annu. Rev. Plant Biol.*, **59**, 573-594 (2008)
- 28) Sakakibara, H.: *Annu. Rev. Plant Biol.*, **57**, 431-449 (2006)
- 29) Osborne, D. J. *et al.*: *Phytochemistry*, **42**, 51-60 (1996)
- 30) Hirano, K. *et al.*: *Plant Cell*, **19**, 3058-3079 (2007)
- 31) Rose, S., Rubery, P. H., Bopp, M.: *Physiol. Plant.*, **58**, 52-56 (1983)
- 32) Kenrick, P., Crane, P. R.: *Nature*, **389**, 33-39 (1997)

長谷部光泰

略歴: 1991年 東京大学大学院理学系研究科 植物学専攻博士課程 中退, 同年 同大学理学部附属植物園 助手, 1993~1995年 日本学術振興会 海外特別研究員として米国 Purdue 大学に留学, 1997年 基礎生物学研究所 助教授, 2000年より同 教授, 総合研究大学院大学生命科学研究科 教授, 科学技術振興機構 ERATO 長谷部分化全能性進化プロジェクト 研究総括を兼任.
研究テーマ: 植物学, 進化学. とくに, 発生進化, 生殖様式や分化全能性の進化.