

基部陸上植物の光応答戦略 -フィトクロムを介した光形態形成の分子機構-

石崎公庸・井上佳祐・河内孝之
京都大学大学院 生命科学研究科 遺伝子特性学分野
〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

Phytochrome-mediated photomorphogenesis in basal land plants

Keywords: *Marchantia polymorpha*; liverwort; nuclear translocation; bryophyte; phytochrome

Kimitsune Ishizaki, Keisuke Inoue, Takayuki Kohchi
Graduate School of Biostudies, Kyoto University
Kyoto, 606-8502, Japan

光は光合成のエネルギー源として植物の生存に必須である。動物とは違い地面に根を下ろして移動することのできない植物は、自分の置かれた光環境を認識して、光合成を最適化するように形態を変化させる。フィトクロムは、環境からの光情報を受けとるために必要な光受容体の1種である。フィトクロムの関わる陸上植物の光応答と分子機能の進化について解説する。

1. フィトクロムとは

1-1. フィトクロムによる光受容の意義

フィトクロムは、赤色光 (R: 660 nm) に吸収極大をもつ Pr 型と、遠赤色光 (FR: 730 nm) に吸収極大を持つ Pfr 型を可逆的に相互転換するというユニークな特徴を持つ光受容体である (図 1 A)。クロロフィルなどの光合成系色素は、R 領域に強い吸収を持つ。光合成を行う植物にとって R を感知することは重要であると考えられる。しかしなぜ R/FR 可逆的な受容体が必要だったのか? 理由の1つとして、R/FR の比により他の植物の日陰を感知できることが挙げられる。植物の葉の陰では、R が吸収され R/FR の比が相対的に低くなる。夕暮れの地表でも R が相対的に減少することから、R/FR 比により「夕暮れ」も検知することができる。つまり植物は R/FR の比を細胞内のフィトクロム Pfr 型/Pr 型の量比として測定することにより、光合成に必要な光エネルギーを競合する他の植物との相対的な位置情報と時間情報を感知することができる。

1-2. フィトクロムの構造

陸上植物に見られる典型的なフィトクロムは、単量体で分子量約 120 kDa の水溶性色素タンパク質であり、生理的条件下では二量体を形成する。アポフィトクロム 1 分子に対して開環状テトラピロール化合物が発色団として 1 分子結合することでホロフィトクロムとなり光受容能をもつ。

フィトクロムは一次構造上、N末端領域とC末端領域に大別できる(図1B)(Nagatani 2010)。N末端領域には発色団が結合するシステイン残基や光可逆性に必要なチロシン残基を含むGAFドメインが存在し、N末端領域のみで核内におけるシグナル伝達を引き起こすことが報告されている(Matsushita et al. 2003)。一方C末端領域にはPASドメイン、ヒスチジンキナーゼ様モチーフ(HKRD)が存在し、核移行および二量体化に必須であると考えられている(Li et al. 2011)(図1)。

フィトクロムは真核生物に固有の光受容体だと考えられてきたが、原核生物であるシアノバクテリアからもフィトクロム様受容体が見つかった。シアノバクテリア *Synechocystis* sp. から見つけれられたフィトクロム様受容体 *cph1* は、C末端領域に機能的な2成分制御系のヒスチジンキナーゼドメイン(HKD)をもち、そのキナーゼ活性が光によって制御されることが示されている(Yeh et al. 1997)。一方で植物フィトクロムの場合、C末端のHKRDはキナーゼ活性を失って

いることが示されており(Fankhauser 2001)、2成分制御系がシグナル伝達に参与する可能性は示されていない。*cph1*の発見の後にも、非光合成型バクテリアの緑膿菌や放射線耐性菌(Davis et al. 1999)、根粒菌(Giraud et al. 2002)などからもフィトクロム様遺伝子が次々と見つかる。原核生物のフィトクロム様受容体はバクテリオフィトクロムと呼ばれ、植物フィトクロムのN末端側の構造によく似た光受容ドメインを持つが、C末端側については前述の機能的なヒスチジンキナーゼドメインや2成分系のレスポンスレギュレータードメイン、走化性受容体のシグナル伝達に関わるMCPシグナルドメインなど多様性に富んでいる。フィトクロムの光受容の仕組みは太古の昔に原核生物が獲得し、真核生物への共生や水平伝播を介して植物に広がったと考えられている(Mathews 2006)。

興味深いことに陸上植物でも、典型的なフィトクロムの他に一部のシダ植物や緑藻類では、N末端側にフィトクロムの光受容ドメイン、C末端側に青色光受容体であるフォトトロピン全長を持つ *neochrome* (*neo*) という特徴的な構造をもつフィトクロム(Kawai et al. 2003, Suetsugu et al. 2005)が存在し、また蘚類のヤノウエノアカゴケ(*Ceratodon purpureus*)にはC末端部に機能的なセリン/スレオニン/チロシンキナーゼドメインを持つ、少し変わったフィトクロム *Cpphy1* が存在する(Mittmann et al. 2009)。

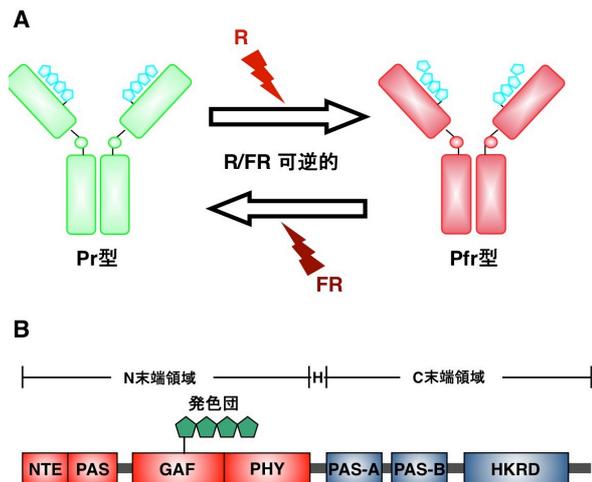


図1 フィトクロム分子の模式図

A. 2量体化したフィトクロムの機能模式図、フィトクロムは光可逆性を持ち、R吸収型(Pr型)とFR吸収型(Pfr型)を相互変換する。B. フィトクロムのドメイン構造、フィトクロムは発色団を結合ドメインを含むN末端領域、構造的に柔軟性を有するヒンジ部位(H)を通じて連結されたC末端領域により構成されている。発色団はGAFドメイン内にある保存されたシステイン残基に結合する。NTE, N-terminal extension; PAS, Per (period circadian protein), Arnt (Ah receptor nuclear translocator protein) and Sim (single-minded protein); GAF, cGMP-stimulated phosphodiesterase, *Anabaena* adenylate cyclases and *Escherichia coli* FhlA; PHY, HKRD, histidine kinase-related domain.

2. 種子植物におけるフィトクロムの介する光応答

種子植物のフィトクロムは大別すると、光分解を受けやすく光に対して不安定な I 型と、光に対して安定な II 型に分けられる。例えば研究材料としてよく用いられているシロイヌナズナは、phyA から phyE まで 5 分子種のフィトクロムをもつ。I 型の phyA は、他のフィトクロム分子種とは異なった性質を示す。phyA は暗所で高レベルに蓄積し、光照射によって速やかに分解される。このため明所での生育にはほとんど関わらず、主に暗所における微弱な光に対する高感度の光センサーとして働き、種子発芽や脱黄化調節に関わっている (Franklin & Quail 2010)。phyA による敏感な光応答は紫外線から FR までの植物が受容しうる全ての波長域で誘導され、R/FR の光可逆性は見られない (Shinomura et al. 1996)。系統解析からも phyA タイプのフィトクロムは、進化上、種子植物以降に獲得され、機能が特殊化したと考えられている (Mathews 2006)。

一方で、phyB に代表される II 型のフィトクロムは光に対して安定で明暗にかかわらず一定量存在し、明所での比較的強い光に対する感度の低い光応答を担っている。phyB は、R による発芽や脱黄化、子葉の展開、胚軸伸長抑制、花成まで幅広い光応答を制御し (Franklin & Quail 2010)、それらの反応においては典型的なフィトクロム反応の特徴である R/FR による可逆性が見られる。フィトクロムによる生理応答の多くが遺伝子転写制御を介しており、最近の研究によってその制御メカニズムが明らかになってきた。まずシロイヌナズナにおいてフィトクロムが光に応じて細胞質から核内へ移行し顆粒状構造体を形成することが明らかにされた (Sakamoto & Nagatani 1996, Yamaguchi et al. 1999)。さらに核内局在性の bHLH 型転写因子である Phytochrome-interacting Factor (PIF) が単離され (Ni et al. 1998)、フィトクロムと光依存的に相互作用することが示された (Ni et al. 1999)。現在、フィトクロムが核内で転写因子と相互作用し、リン酸化や分解を調節することで遺伝子発現を制御するモデルが考えられている (Chen & Chory 2011, Leivar & Quail 2011)。他にもフィトクロムを含めた光形態形成全般に関与するタンパク質分解調節因子 CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1 (COP1) を介する経路についても研究が進んでいる (Li et al. 2011)。

3. シダ植物、コケ植物におけるフィトクロムに関するこれまでの知見

陸上植物は水生の多細胞緑藻から進化した。最も基部に位置するグループとして苔類・蘚類・ツノゴケ類を含むコケ植物、次に維管束を持つシダ植物、そして種子植物が分岐したと考えられている (Qiu et al. 2006)。コケ植物は配偶体世代優占の生活環を持ち、孢子体は配偶体に寄生する形を取る。一方シダ植物は孢子体世代優占であり、孢子から前葉体までの配偶体世代は比較的短い。シダおよびコケ植物における配偶体世代は、半数体であり単純な体制をもちつつ陸上植物に共通する基本的な生理応答を持つことから、光応答の観察において優れたモデルである。従って種子植物のみならずコケ植物 (Lamparter 2006) やシダ植物 (Wada 2007) においても、半数体である配偶体を材料に、光応答が精力的に研究されている。

シダ植物のハウライシダ (*Adiantum capillus-veneris* L.) やモエジマシダ (*Pteris vittata*) では、孢子発芽が R で誘導され FR で打ち消されることからフィトクロムにより制御されることが示唆されている (Furuya et al. 1997, Sugai & Furuya 1967)。ハウライシダでは、孢子発芽後の原糸体における光屈性 (Kadota et al. 1982) や葉緑体光定位運動 (Yatsuhashi et al. 1985) が R 依存的に引き

起こされ、前述の特徴的なフィトクロム neo により制御されることが示された (Kawai et al. 2003)。ホウライシダは neo の他に 3 つの典型的な構造を持つフィトクロム遺伝子を持つが、それらの機能については未だ確認されていない (Wada 2007)。

シダと同様にヤノウエノアカゴケやヒメツリガネゴケ (*Physcomitrella patens*) などの蘚類、およびツノゴケ類のミヤベツノゴケ (*Anthoceros miyabeanus*) でも孢子発芽にフィトクロムが関与することが示唆されている (Cove et al. 1978, Wada et al. 1984)。さらにヒメツリガネゴケとヤノウエノアカゴケにおいて、原糸体における光屈性 (Brücker et al. 2005, Hartmann et al. 1983, Mittmann et al. 2004) および分枝位置決定 (Brücker et al. 2005, Kagawa et al. 1997, Uenaka et al. 2005)、クロロフィル蓄積 (Mittmann et al. 2009)、葉緑体定位運動 (Kadota et al. 2000, Uenaka & Kadota 2007) に、フィトクロムが関与することが報告された。ヒメツリガネゴケやヤノウエノアカゴケには neo 様光受容体は同定されていないが、葉緑体定位運動にフィトクロムが細胞質で機能することが示されている (Mittmann et al. 2004, Mittmann et al. 2009, Uenaka & Kadota 2007)。光屈性についても細胞膜に局在するフィトクロムによる制御が示唆されている (Rösler et al. 2010, Suetsugu & Wada 2007)。

ヒメツリガネゴケにはフィトクロムが 7 分子種ある。興味深いことに *Ppphy1* から *Ppphy4* までの 4 分子種において R 照射後でも主に細胞質に局在することが示されている (Uenaka & Kadota 2007)。またヒメツリガネゴケに 4 つある青色光受容体フォトトロピンのうち 3 つを破壊した *photA2photB1photB2* 変異体では、R で誘導される葉緑体定位運動が著しく低下した (Kasahara et al. 2004)。このことからヒメツリガネゴケにおけるフィトクロムに受容される R による葉緑体定位運動の制御は細胞質のフォトトロピンを介すると考えられている (Rösler et al. 2010, Suetsugu & Wada 2007)。現在のところシダやコケ植物で詳しく調べられているのは、フィトクロムの細胞質における働きとされる葉緑体定位運動や光屈性などであり、核における遺伝子発現制御を伴う機能については知見が少ない。

4. 基部陸上植物-苔類ゼニゴケにおけるフィトクロム

それでは種子植物に見られる核における転写制御を介したフィトクロムのシグナル伝達の仕組みは、植物進化のどの時点で獲得されたのであろうか？陸上植物におけるフィトクロムを介する光応答メカニズムの原形と進化を解析するため、我々は苔類ゼニゴケに着目している。苔類は、陸上植物進化の基部に位置し (Bowman et al. 2007, Qiu et al. 2006)、根・茎・葉を持

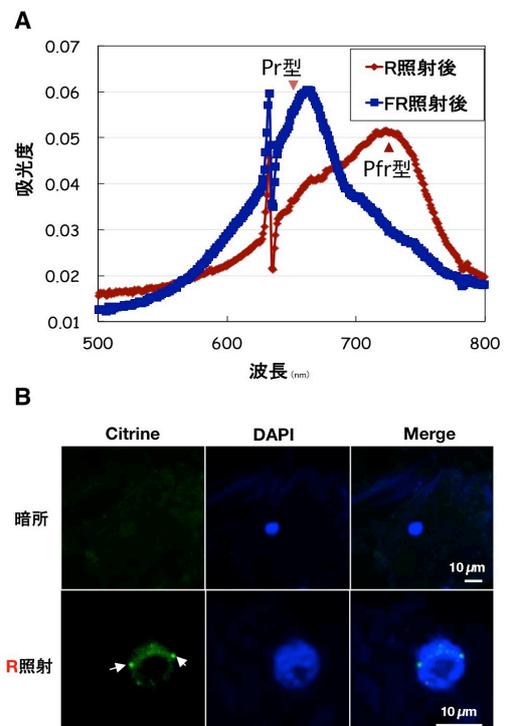


図2 ゼニゴケフィトクロムの性質
A. *Mpphy* の光可逆性。フィトクロム遺伝子を発色団生成酵素遺伝子と共発現させる大腸菌発現系 (Mukougawa et al. 2006) を用い、発色団として PΦB が結合した *Mpphy* の N 末端領域タンパク質の精製溶液を得た。得られた *Mpphy*(N612)PΦB に R または FR を照射した際のそれぞれの吸収スペクトルを示す。FR 照射後には 662nm, R 照射後には 727nm にそれぞれ吸収極大が見られた。B. *Mpphy* の核移行性。*Mpphy* の C 末端領域に蛍光タンパク質である citrine を融合させたものを発現する形質転換ゼニゴケを作成し、細胞内局在を暗所と R 照射条件下で観察した。暗所においては、核に citrine 蛍光が観察されないが、R 照射により、DAPI で染色された核内において顆粒状構造を形成した。

たない単純な体制を持つ。苔類ゼニゴケは進化上の位置づけの重要性から米国エネルギー省 JGI による全ゲノム配列決定プロジェクトが進行中であり、現時点（2012年12月）においてEST情報と大まかなゲノム配列情報が得られている。また近年我々の研究室で、実験室環境下での交配法（Chiyoda et al. 2008）や、アグロバクテリウムを介した簡便かつ高頻度の形質転換法（Ishizaki et al. 2008）が確立されたことで実験モデルとしても基盤が整えられつつある。

これまでに苔類ゼニゴケからフィトクロム遺伝子（*MpPHY*）が単離され、光可逆性を備えているフィトクロムタンパク質をコードすることが示されている（図2A）。全ゲノム配列情報の解析から、ゼニゴケにはフィトクロム遺伝子がこの1分子種のみ存在することが確認された。ゼニゴケフィトクロムは光に対して安定であること、さらに蛍光タンパク質との融合型フィトクロム発現株の解析から、活性型フィトクロムが核において顆粒状構造体を形成することが観察された（図2B）。これらの結果は、苔類ゼニゴケにおけるフィトクロムが種子植物におけるII型フィトクロムと同様の性質を持つことを示している。過去の知見から、苔類ゼニゴケでは、赤色光および遠赤色光による光可逆的な生理応答として、クロロフィル量の調節や葉状体の上方向への伸長成長（避陰応答とされる）などが確認されている（De Greef et al. 1971, De Greef & Fredericq 1969, Fredericq & Degreef 1966）。近年我々は、蛍光灯に加えFRを補光した条件下で、ゼニゴケが栄養成長相から生殖成長相へと転換し、生殖器を形成することを見出した（Chiyoda et al. 2008）。さらにRNAiによる*MpPHY*の発現抑制株および恒常活性型フィトクロム発現株の解析から、活性型フィトクロムが栄養成長から生殖成長への成長相転換を抑制することが明らかとなった。これらの光応答に加え、ゼニゴケの胞子発芽後の形態形成における細胞分裂の促進と伸長生長の抑制、葉状体の扁平な形態形成、葉状体切断面からの再生など生活環の様々な段階の形態形成にフィトクロムが関与することを示すデータを得ている（図3）。このように我々のこれまでの解析から、基部陸上植物ゼニゴケにおいて、フィトクロムが核で機能し、ゼニゴケの生活環を通して多様な形態形成を制御することが示唆されている。

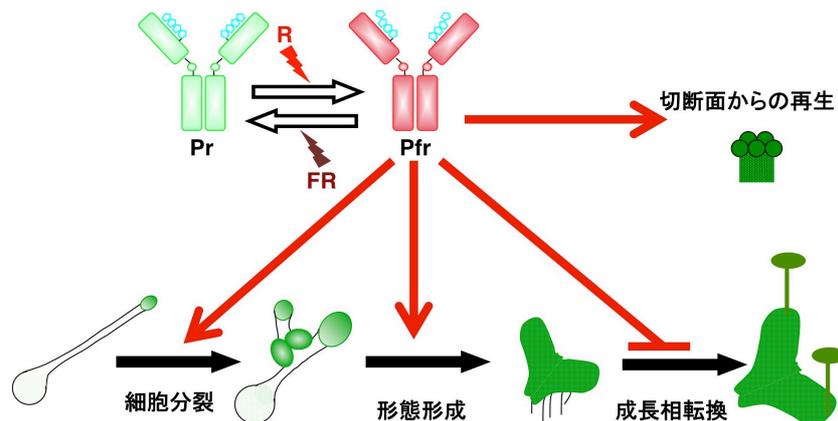


図3 ゼニゴケフィトクロム (*Mpphy*) が制御する光応答

5. 今後の展望

ここまで陸上植物におけるフィトクロムが制御する光応答とその仕組みについて、その進化に着目して解説してきた。シダ植物やコケ植物においても、フィトクロムの関わる光応答についての報告が古くからあり、近年では形質転換が可能で分子レベルの解析が可能な蘚類のヒメツリガ

ネゴケやヤノウエノアカゴケでも、フィトクロムの機能に関する解析が進められている。しかしフィトクロム分子種の冗長性などが障害となり、これまでに明らかにされたのはフィトクロムの細胞質における機能に関するものに偏っている (Rösler et al. 2010, Suetsugu & Wada 2007)。種子植物においてフィトクロム機能の主要な部分とされる核における遺伝子発現制御については、シダ植物およびコケ植物においてほとんど知見がない。このため被子植物とコケ植物では、フィトクロム下流のシグナル伝達系がかなり異なっているという見方さえ出始めている (Rösler et al. 2010)。

一方で、陸上植物進化の基部に位置し、分子遺伝学の基盤が急速に進められている苔類ゼニゴケをモデルとした研究からは、種子植物と共通するフィトクロムの核における遺伝子発現を伴う応答について、分子レベルの知見が得られ始めている。ゲノム解析の進展により、ゼニゴケが冗長性の低い制御システムを持つことが明らかになりつつある。今後、苔類ゼニゴケを用い、逆遺伝学と順遺伝学の双方向からの更なるアプローチをすすめることにより、陸上植物全般に共通するフィトクロムの機能とその進化についての理解が深まると期待される。

引用文献

- Bowman, J.L., Floyd, S.K., & Sakakibara, K. 2007. Green genes-comparative genomics of the green branch of life. *Cell* 129: 229-234
- Brücker, G., Mittmann, F., Hartmann, E., & Lamparter, T. 2005. Targeted site-directed mutagenesis of a heme oxygenase locus by gene replacement in the moss *Ceratodon purpureus*. *Planta* 220: 864-874
- Chen, M., & Chory, J. 2011. Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends Cell Biol.* 21: 664-671
- Chiyoda, S., Ishizaki, K., Kataoka, H., Yamato, K.T., & Kohchi, T. 2008. Direct transformation of the liverwort *Marchantia polymorpha* L. by particle bombardment using immature thalli developing from spores. *Plant Cell Rep.* 27: 1467-1473
- Cove, D.J., Schild, A., Ashton, N.W., & Hartmann, E. 1978. Genetic and physiological studies of the effect of light on the development of the moss, *Physcomitrella patens*. *Photochem. Photobiol.* 27: 249-254
- Davis, S.J., Vener, A.V., & Vierstra, R.D. 1999. Bacteriophytochromes: phytochrome-like photoreceptors from nonphotosynthetic eubacteria. *Science* 286: 2517-2520
- De Greef, J., Butler, W.L., & Roth, T.F. 1971. Control of senescence in *Marchantia* by phytochrome. *Plant Physiol.* 48: 407-412
- De Greef, J., & Fredericq, H. 1969. Photomorphogenic and chlorophyll studies in the bryophyte *Marchantia polymorpha* I. Photobiological responses to terminal irradiations with different red / far-red ratios. *Physiol. Plant.* 22: 462-468
- Fankhauser, C. 2001. The phytochromes, a family of red/far-red absorbing photoreceptors. *J. Biol. Chem.* 276: 11453-11456
- Franklin, K.A., & Quail, P.H. 2010. Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *J. Exp. Bot.* 61: 11-24
- Fredericq, H., & De Greef, J. 1966. Red (R), far-red (Fr) photoreversible control of growth and chlorophyll

- content in light-grown thalli of *Marchantia polymorpha* L. *Naturwissenschaften* 53: 337
- Furuya, M., Kanno, M., Okamoto, H., Fukuda, S., & Wada, M. 1997. Control of mitosis by phytochrome and a blue-light receptor in fern spores. *Plant Physiol.* 113: 677-683
- Giraud, E., Fardoux, J., Fourrier, N., Hannibal, L., Genty, B., Bouyer, P., Dreyfus, B., & Vermeglio, A. 2002. Bacteriophytochrome controls photosystem synthesis in anoxygenic bacteria. *Nature* 417: 202-205
- Hartmann, E., Klingenberg, B., & Bauer, L. 1983. Phytochrome-mediated phototropism in protonemata of the moss *Ceratodon purpureus* Brid. *Photochem. Photobiol.* 38: 599-603
- Ishizaki, K., Chiyoda, S., Yamato, K.T., & Kohchi, T. 2008. *Agrobacterium*-mediated transformation of the haploid liverwort *Marchantia polymorpha* L., an emerging model for plant biology. *Plant Cell Physiol.* 49: 1084-1091
- Kadota, A., Sato, Y., & Wada, M. 2000. Intracellular chloroplast photorelocation in the moss *Physcomitrella patens* is mediated by phytochrome as well as by a blue-light receptor. *Planta* 210: 932-937
- Kadota, A., Wada, M., & Furuya, M. 1982. Phytochrome-mediated phototropism and different dichroic orientation of Pr and Pfr in protonemata of the fern *Adiantum capillus-veneris* L. *Photochem. Photobiol.* 35: 533-536
- Kagawa, T., Lamparter, T., Hartman, E., & Wada, M. 1997. Phytochrome-mediated branch formation in protonemata of the moss *Ceratodon purpureus*. *J. Plant Res.* 110: 363-370
- Kasahara, M., Kagawa, T., Sato, Y., Kiyosue, T., & Wada, M. 2004. Phototropins mediate blue and red light-induced chloroplast movements in *Physcomitrella patens*. *Plant Physiol.* 135: 1388-1397
- Kawai, H., Kanegae, T., Christensen, S., Kiyosue, T., Sato, Y., Imaizumi, T., Kadota, A., & Wada, M. 2003. Responses of ferns to red light are mediated by an unconventional photoreceptor. *Nature* 421: 287-290
- Lamparter, T. 2006. Photomorphogenesis in mosses. In: Schäfer E. & Nagy F. (eds.) *Photomorphogenesis in plants and bacteria*. -3rd edition- pp. 537-560. Springer, Netherlands.
- Leivar, P., & Quail, P.H. 2011. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends Plant Sci.* 16: 19-28
- Li, J., Li, G., Wang, H., & Deng, X.W. 2011. Phytochrome signaling mechanisms. *The Arabidopsis Book*: e0148
- Mathews, S. 2006. Phytochrome-mediated development in land plants: red light sensing evolves to meet the challenges of changing light environments. *Mol. Ecol.* 15: 3483-3503
- Matsushita, T., Mochizuki, N., & Nagatani, A. 2003. Dimers of the N-terminal domain of phytochrome B are functional in the nucleus. *Nature* 424: 571-574
- Mittmann, F., Brücker, G., Zeidler, M., Repp, A., Abts, T., Hartmann, E., & Hughes, J. 2004. Targeted knockout in *Physcomitrella* reveals direct actions of phytochrome in the cytoplasm. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101: 13939-13944
- Mittmann, F., Dienstbach, S., Weisert, A., & Forreiter, C. 2009. Analysis of the phytochrome gene family in *Ceratodon purpureus* by gene targeting reveals the primary phytochrome responsible for photo- and polarotropism. *Planta* 230: 27-37
- Mukougawa, K., Kanamoto, H., Kobayashi, T., Yokota, A., & Kohchi, T. 2006. Metabolic engineering to

- produce phytochromes with phytochromobilin, phycocyanobilin, or phycoerythrobilin chromophore in *Escherichia coli*. *FEBS Lett.* 580: 1333-1338
- Nagatani, A. 2010. Phytochrome: structural basis for its functions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13: 565-570
- Ni, M., Tepperman, J.M., & Quail, P.H. 1998. PIF3, a Phytochrome-Interacting Factor Necessary for Normal Photoinduced Signal Transduction, Is a Novel Basic Helix-Loop-Helix Protein. *Cell* 95: 657-667
- Ni, M., Tepperman, J.M., & Quail, P.H. 1999. Binding of phytochrome B to its nuclear signalling partner PIF3 is reversibly induced by light. *Nature* 400: 781-784
- Qiu, Y.L., Li, L., Wang, B., Chen, Z., Knoop, V., Groth-Malonek, M., Dombrowska, O., Lee, J., Kent, L., Rest, J., Estabrook, G.F., Hendry, T.A., Taylor, D.W., Testa, C.M., Ambros, M., Crandall-Stotler, B., Duff, R.J., Stech, M., Frey, W., Quandt, D., & Davis, C.C. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103: 15511-15516
- Rösler, J., Jaedicke, K., & Zeidler, M. 2010. Cytoplasmic phytochrome action. *Plant Cell Physiol.* 51: 1248-1254
- Sakamoto, K., & Nagatani, A. 1996. Nuclear localization activity of phytochrome B. *Plant J.* 10: 859-868
- Shinomura, T., Nagatani, A., Hanzawa, H., Kubota, M., Watanabe, M., & Furuya, M. 1996. Action spectra for phytochrome A- and B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 93: 8129-8133
- Suetsugu, N., Mittmann, F., Wagner, G., Hughes, J., & Wada, M. 2005. A chimeric photoreceptor gene, NEOCHROME, has arisen twice during plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102: 13705-13709
- Suetsugu, N., & Wada, M. 2007. Phytochrome-dependent Photomovement Responses Mediated by Phototropin Family Proteins in Cryptogam Plants†. *Photochem. Photobiol.* 83: 87-93
- Sugai, M., & Furuya, M. 1967. Photomorphogenesis in *Pteris vittata* I. Phytochrome-mediated spore germination and blue light interaction. *Plant and cell physiology* 8: 737-748
- Uenaka, H., & Kadota, A. 2007. Functional analyses of the *Physcomitrella patens* phytochromes in regulating chloroplast avoidance movement. *Plant J.* 51: 1050-1061
- Uenaka, H., Wada, M., & Kadota, A. 2005. Four distinct photoreceptors contribute to light-induced side branch formation in the moss *Physcomitrella patens*. *Planta* 222: 623-631
- Wada, K., Hirabayashi, Y., & Saito, W. 1984. Light germination of *Anthoceros miyabeanus* spores. *J. Plant Res.* 97: 369-379
- Wada, M. 2007. The fern as a model system to study photomorphogenesis. *J. Plant Res.* 120: 3-16
- Yamaguchi, R., Nakamura, M., Mochizuki, N., Kay, S.A., & Nagatani, A. 1999. Light-dependent translocation of a phytochrome B-GFP fusion protein to the nucleus in transgenic *Arabidopsis*. *J. Cell Biol.* 145: 437-445
- Yatsushashi, H., Kadota, A., & Wada, M. 1985. Blue- and red-light action in photoorientation of chloroplasts in *Adiantum protonemata*. *Planta* 165: 43-50
- Yeh, K.C., Wu, S.H., Murphy, J.T., & Lagarias, J.C. 1997. A cyanobacterial phytochrome two-component light sensory system. *Science* 277: 1505-1508