

陸上植物の細胞分裂の光制御とその進化

西浜 竜一, 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

Photoregulation of cell division and its evolution in land plants

Keywords: light signaling, photosynthesis, phytochrome, regeneration, sugar

Ryuichi Nishihama & Takayuki Kohchi

Graduate School of Biostudies, Kyoto University

Kitashirakawa-oiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan

1. はじめに

光独立栄養生活を営む植物は、光環境と栄養状態を見極めながら成長や発生を調節する。例えば、土中の暗所で発芽した芽生え、いわゆる黄化芽生えは子葉が展開せず、本葉も形成されない。貯蔵エネルギーの有無に関わらず器官発生を行わないのは、光が不足していると判断した結果、積極的に細胞分裂を停止させ、代わりに長軸方向への胚軸細胞の伸長にエネルギーを配分する戦略をとっているからである。このとき、光受容体が重要な役割を果たす。地上に現れた後は、胚軸細胞の伸長を抑制し、光合成由来のエネルギーを用いて細胞増殖と適切な方向への細胞成長を行い、本葉形成と横方向への器官展開を促進する戦略（光形態形成）に切り替えて、さらなる光合成効率の上昇を目指す。ここでは光受容体由来の情報だけでなく、光合成産物の糖も、エネルギー状態を反映するシグナル物質として機能する。

光と増殖や成長の共役機構は、植物の共通祖先がシアノバクテリアを取り込むことで光独立栄養成長を獲得して以来、それぞれの種に適応した形で進化してきた。紅藻植物門 (Rhodophyta) のシズン (*Cyanidioschyzon merolae*) や緑藻植物門 (Chlorophyta) のクラミドモナス (*Chlamydomonas reinhardtii*) などでは、明暗サイクル下においては、明期には光合成で得た炭素源を用いて細胞成長を行い、暗期に細胞分裂を行う (Spudich & Sager 1980, Miyagishima et al. 2014)。この戦略は、光合成由来の酸化ストレスや紫外光による DNA 損傷を回避する形で細胞周期進行を行える点で細胞には一番安全であり、

R. Nishihama & T. Kohchi-1

比較的移動が自由な水生の単細胞藻類にとっては十分である。一方、固着生活を営む陸上植物は、光を求めて他の植物と競合しなければならず、より好条件の光環境においてより盛んに細胞増殖と器官発生を行うように適応した。コケ植物やシダ植物などの基部陸上植物から種子植物に至るまで同様の適応が観察されており、少なくとも植物が陸上化したころには共通の機構が獲得されていたと考えられる。さらに基部陸上植物では個体の切断により再生が頻度よく誘導されるが、この過程においても光は重要な働きをすることが古くから知られている。本稿では、陸上植物の発生および再生過程において、光が光受容体と糖のシグナルを介してどのように細胞周期と細胞成長を制御するのかについて代表的な知見を概説し、その普遍性と多様性を考察する。

2. 陸上植物の光受容体

植物は光の強度、方向、照射時間、波長などを正確に感知する様々な光受容体を獲得してきた。陸上植物の光受容体は以下の5種類、赤色光 (R) / 遠赤色光 (FR) 受容体フィトクロム、青色光 (BL) 受容体クリプトクロム、BL 受容体フォトトロピン、ZEITLUPE/FLAVIN BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX1/LOV KELCH PROTEIN2 を含むBL 受容体ファミリー、紫外光 (UV) B 受容体 UV RESISTANCE LOCUS8 に大別される (Christie 2007, Franklin & Quail 2010, Liu et al. 2011, Ito et al. 2012, Fraikin et al. 2013, Jenkins 2014)。中でもフィトクロムとクリプトクロムとが光形態形成に重要な働きをしている。フィトクロムは、R を受容すると活性型の Pfr 型に、FR を受容すると不活性型の Pr 型に、光可逆的に変換する (Franklin & Quail 2010)。クリプトクロムは BL を受容することで活性化され、暗所で不活性化される (Liu et al. 2011)。どちらの光受容体も遺伝子発現の調節を行い、細胞および個体レベルの応答を引き起こす (Franklin & Quail 2010, Liu et al. 2011)。

3. 基部陸上植物における光による成長制御

種子植物の種子の光発芽と同様に、陸上植物の進化的に基部に位置するコケ植物 (苔類, 蘚類, ツノゴケ類の3分類群に分けられる) やシダ植物の解析されたほとんどすべての種において、R 照射が胞子の発芽を促進することが知られている。その中でも、R 照射直後の FR 照射により発芽が抑制される、つまり胞子発芽の制御にフィトクロムが関与する例が、蘚類のヒョウタンゴケ (*Funaria hygrometrica*) とヤノウエノアカゴケ (*Ceratodon purpureus*)、ツノゴケ類ミヤベツノゴケ (*Anthoceros miyabeanus*)、シダ植物のセイヨウオシダ (*Dryopteris filix-mas*)、リチャードミズワラビ (*Ceratopteris richardii*)、ホウライシダ (*Adiantum capillus-veneris*) など多数知られている (Mohr 1956, Bauer & Mohr

1959, Valanne 1966, Wada et al. 1984, Cooke et al. 1987)。Wada & Kadota (1989) に詳しいので参照されたい。

一方、フィトクロム非依存的な例も知られている。苔類ゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*) の胞子の発芽においては、胞子が非対称な第1分裂を行った後に、小さい娘細胞から仮根が伸長する。UVA から R までの波長の全領域で発芽誘導がかかるが、FR による打ち消しは見られない (Nakazato et al. 1999)。また、光合成阻害剤 3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea (DCMU) 処理によって発芽が阻害され、そこにさらにグルコースを添加することで発芽が誘導される (Nakazato et al. 1999)。このように、ゼニゴケ胞子の発芽誘導は光合成産物の糖に依存的に起こることが示されている。

ハウライシダの発芽においても、非対称な第1分裂が起こり、原糸体が伸長する。しかしこの第1分裂は、糖ではなくフィトクロム依存的である (Furuya et al. 1997)。他の多くのシダ植物と同様、R 照射の直後に BL を照射することで発芽が阻害される (Furuya et al. 1997)。この阻害効果は核に BL を照射した時に顕著に見られることから、核に存在する BL 受容体クリプトクロムが関与していると予想されている (Imaizumi et al. 2000)。ハウライシダやモエジマシダ (*Pteris vittata*) では、発芽後の発生過程における光の影響も詳細に調べられている。非対称分裂で生じる大きい娘細胞は伸長成長して原糸体となる。原糸体は、フィトクロム依存的に細胞周期を G₁ 期で停止させ、伸長成長を行い、暗処理、または FR 照射により細胞周期進入が誘導される (Wada et al. 1984, Wada 1985)。さらに、暗処理直前の FR 照射により G₂ 期が長くなり、この効果は R 照射により打ち消されることから、Pfr 型フィトクロムは G₂/M 期移行を促進する機能を持つことが推測される。また、BL 照射が細胞周期進行を促進する効果を持つことも報告されており (Ito 1970, Miyata et al. 1979)、発芽の場合と同様に核に存在する BL 受容体が機能することが示されている (Kadota et al. 1986)。

光は細胞周期進行だけでなく、原糸体の分枝パターンにも影響を及ぼす。コケ植物蘚類のヒメツリガネゴケ (*Physcomitrella patens*) の原糸体は、1 方向から弱い R を照射するとその方向に向かって成長し、ほとんどすべての分裂面は成長方向と垂直な面に形成され、1 列に細胞が連結した形態をとる (Kadota et al. 2000)。その状態から BL 下に移すと、基部側の複数の細胞においてその頂端側から突起を形成し、そこで成長方向に平行に分裂面を形成することで、分枝を行う。ヒメツリガネゴケがもつ 2 つのクリプトクロム遺伝子の二重変異体では BL による分枝頻度が劇的に減少することから、クリプトクロムが分枝パターン制御に関与している (Imaizumi et al. 2002)。同じ蘚類でもヤノウエノアカゴケは、R がフィトクロム依存的に分枝を誘導することが報告されている (Kagawa et al. 1997)。

胞子や原糸体だけでなく、茎葉体や葉状体の成長ももちろん光による制御を受ける。ヒメツリガネ

ゴケ茎葉体では、BLはクリプトクロムを介して葉の成長を促進し、茎の成長を抑制する (Imaizumi et al. 2002)。苔類のキビノダンゴゴケ (*Sphaerocarpos donnellii*) の葉状体の成長は、DCMUを含む培地では糖存在下でも遅くなるが、それでも暗所より明所のほうが早く、この光の効果は短時間のR照射で再現され、FRで打ち消されることからフィトクロムにより仲介されている (Miller & Machlis 1968)。ゼニゴケ葉状体を用いた我々の解析においても、恒常活性型フィトクロムの発現により暗所でも糖存在下では成長可能となること、G₁/SサイクリンであるサイクリンD遺伝子 (CYCD) のプロモーター活性がショ糖処理により上昇すること、さらにフィトクロムが別の経路を介して細胞周期進入を促進する機能をもつことが見出されている (未発表データ)。今後、フィトクロムの制御標的を同定することで、光による細胞分裂制御機構の理解が進むであろう。また、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) においても、糖により CYCD2;1 および CYCD3;1 遺伝子の発現が上昇することが知られている (Riou-Khamlichi et al. 2000)。糖による細胞周期進行の調節は、陸上植物に共通の機構で行われていると推測されるが、その詳細な仕組みはまだわかっていない。

4. 種子植物における制御機構

オーキシンのアベナ屈曲試験で著名な Went (1941) は、暗所で育てたエンドウ (*Pisum sativum*) の芽生えに1日1分の光照射を行うだけで、葉の拡大が著しく促進されることを見出した。またLow (1970) は、一連の実験により、暗所で新しい葉の形成が抑制され、明所で促進されることを示した。光がどのように遺伝子発現やタンパク質機能を変化させることで、細胞周期進入や細胞成長を促すのか、その分子機構の解析は最近になって進みだした。López-Juez et al. (2008) はシロイヌナズナの黄化芽生えに光を照射することにより速やかにロゼット葉が形成されること、さらにそれがフィトクロムとクリプトクロム依存的事であることを示した。マイクロアレイ解析により、この過程で発現変動する遺伝子が同定された。興味深いことに、G₁/S および G₂/M サイクリン、DNA合成・有糸分裂・細胞質分裂関連遺伝子などが、いずれも光照射から約6時間後にピーク発現を示した (López-Juez et al. 2008)。このことから、黄化芽生え茎頂はG₁期またはG₂期で停止した細胞が混在している可能性が考えられ、それが正しければ、光はどの細胞周期においても細胞周期遺伝子のグローバルな発現を引き起こすことができるかと推測される。

他の植物の陰では、R:FR比が日なたに比べて小さくなり、活性型フィトクロムの存在量は低下する。これが引き金となって、避陰応答と呼ばれる様々な発生の変化—主茎の伸長、葉柄の伸長、葉の長軸:短軸比の上昇、葉形成や側枝の減少など—が引き起こされる (Casal 2013)。側枝の減少は、腋芽メリ

ステムの細胞増殖を抑制することで起こる。シロイヌナズナにおいて、腋芽の成長抑制に関与する遺伝子として同定された、II型TCP (for TEOSINTE BRANCHED1, CYCLOIDEA, and PROLIFERATING CELL FACTORS 1 and 2) 転写因子をコードする *BRANCHED1* (*BRC1*) の発現が、低 R:FR 比の環境でフィトクロム依存的に誘導されることが明らかとなった (González-Grandío et al. 2013)。II型TCP転写因子には細胞周期遺伝子群の発現を抑制する機能を持つものが知られている (Martín-Trillo & Cubas 2010)。*BRC1* も、腋芽において多くの細胞周期遺伝子の発現を抑制することが示された (González-Grandío et al. 2013)。フィトクロムがどのように *BRC1* の発現を調節するのか、今後の解析が待たれる。

最近の研究から、光による細胞分裂制御においては、植物ホルモンが関与することもわかってきている。トマト (*Solanum lycopersicum*) の茎頂にサイトカイニンを局所的に添加すると、暗所でも糖存在下ではメリステム細胞の増殖が引き起こされること (Yoshida et al. 2011) から、光シグナルをサイトカイニンが仲介する可能性があり、以前から知られているサイトカイニンが脱黄化効果を示すこと (Chaudhury et al. 1993, Chory et al. 1994) と矛盾しない。またシロイヌナズナにおいて、低 R:FR 比になると葉原基の細胞周期進行が急激に停止するが、このとき TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1 (オーキシン依存的に転写抑制因子を分解に導くオーキシン受容体) 依存的なオーキシン応答が惹起され、その結果として *CYTOKININ OXIDASE6* 遺伝子 (サイトカイニン不活性化酵素をコードする) の発現が誘導される (Carabelli et al. 2007)。この仕組みにより活性型サイトカイニンレベルが低下し、細胞周期停止が起こりやすくなることが考えられる。サイトカイニンが *CYCD3;1* 遺伝子発現の活性化を介して細胞分裂を促進することが、シロイヌナズナにおいて示されている (Soni et al. 1995, Riou-Khamlichi et al. 1999)。このように、光シグナルの下流でサイトカイニン量の変動し、その応答として細胞周期進行が調節される可能性がみえてきた。

光は、地上部だけでなく、地下部の成長も調節している。糖を含まない培地で発芽したシロイヌナズナは、暗所または光合成阻害条件に置かれると、貯蔵されていた内在の糖を消費した後に、根の成長を停止する (Kircher & Schopfer 2012)。最近になって、根においてグルコースが TARGET OF RAPAMYCIN (TOR) を活性化し、TOR が S 期遺伝子発現を司る転写因子 E2Fa を直接のリン酸化により活性化することで、細胞周期進行を促進する機構が存在することが報告された (Xiong et al. 2013)。このように、地上部で受けた光の情報は、光合成により生産された糖として長距離輸送され、根端メリステムを活性化する図式が推測される。茎頂メリステムは糖だけでは増殖を活性化できない (Yoshida et al. 2011) ので、この糖依存的かつ光非依存的な細胞分裂活性化機構は根端メリステムに

特異的なものかもしれない。根という光が届かない環境で成長する器官が発明された背景には、このような仕組みの獲得が寄与したのかもしれない。

5. 光と再生の関係

多くの被子植物は様々な組織や器官に分化した細胞が、傷や切断などの刺激を受けると、適切な成長調節因子（オーキシンとサイトカイニン）の条件下でカルスを形成する。その後の再生を目的としたカルス化誘導実験は、通常暗所で行われる。その場合、白色、すなわち葉緑体が分化していない細胞が形成される。このことは、カルス形成には光は不要であることを意味する。キクイモ (*Helianthus tuberosus*) 塊茎のように、むしろ暗所のほうが切断片からの細胞増殖が速い例も知られている (Yeoman & Davidson 1971)。

コケ植物は再生能力が非常に高いことが古くから知られている。ごく簡単に研究史を振り返ると、遡ること 1774 年に、Necker (1774) がその著書で複数の苔類の再生を記述した。それから約一世紀後の 1885 年に、Vöchting (1885) は、主に苔類ミカヅキゼニゴケ (*Lunularia vulgaris [=cruciata]*) とゼニゴケの葉状体と無性芽を用いて、頂端メリステムが切除されることが再生に必要であること、切断片のもとと頂端側かつ腹側から再生体が形成されることなどを報告した。また様々な組織の再生実験から、配偶体世代のほぼすべての細胞種が再生しうるのではないかと予測した。その後複数の研究者により同様の再生実験が数多くの種で行われ、Vöchting の予測が裏づけられた (Schostakowitsch 1894, Cavers 1903, Kreh 1909)。Kreh (1909) は、多種の苔類の様々な部位からの再生を確認したものの、唯一、造精器からは再生体が得られなかったと記載している。蘚類の再生能力も非常に高く、1898 年に Heald (1898) による多種の蘚類の再生についての報告がある。蘚類の再生の大きな特徴は、分化細胞からリプログラミングにより原糸体が直接生じることである (Heald 1898, Giles 1971, Ishikawa et al. 2011)。苔類の再生では、*Preissia commutata* において原糸体様の伸長した細胞が見られることが報告されているものの、他のほとんどの種はそのような形態の細胞は生じず、sporeling (胞子が発芽してから葉状体になるまでのステージを指す) 様の発生段階に戻るとされている (Schostakowitsch 1894, Kreh 1909)。つまり、蘚類、苔類のどちらの再生過程においても、少なくとも胞子が発芽した直後の細胞分化状態まで初期化されると言える。

ここで、再生の光依存性に話を戻す。Heald (1898) によれば、蘚類では明所でしか原糸体を再生しない種もあれば、明所でも暗所でも再生する種もあると記載されている。ヒメツリガネゴケは前者であり、プロトプラストからの再生において光が絶対的に必要であることが示されている (Jenkins &

Cove 1983)。蘚類のチョウチンゴケの一種 (*Mnium affine*) においても、原糸体再生に光が促進的に働く (Giles & von Maltzahn 1967)。蘚類スギゴケ (*Polytrichum juniperinum*) は暗所でも再生が見られるが、明所のほうが格段に効率は高い (Gay 1984)。苔類におけるほとんどの報告は明所で行われた実験結果であるが、Heald (1898) は暗所におけるゼニゴケの再生を記述し、さらに Cavers (1903) は、ゼニゴケ、ミカツキゼニゴケ、ジンガサゴケ (*Reboulia hemispherica*)、ジャゴケ (*Fegatella conica* [= *Conocephalum conicum*]) が、成長は弱々しいものの暗所においても再生可能であることを記載した。我々の解析においても、ゼニゴケは暗所において細い再生体を形成しうることが確認された。しかしながら、明所では横方向に成長した葉状体を頻度よく再生し、その差は歴然である。

多くのコケ植物において、暗所で再生が起こりにくいのはどうしてであろうか。その答えはまだ得られていないが、一つの可能性として、初期化の標的とされている原糸体や sporeling の細胞が、葉緑体をもつ光独立栄養細胞であるため、光を必要とするのではないだろうか。前述したように、被子植物でのカルス化は暗所でも効率よく起こるが、生じるカルスは葉緑体の発達していない白色カルスであることが多い。また、シロイヌナズナでは胚軸や根からのカルス誘導を明所で行なっても白色カルスが形成される。このように、暗所で見られるカルス誘導は、白色細胞を含む組織片を用いた場合や、緑色細胞からでも白色細胞に分化状態が変化しうる場合に起こることが多い。それに一致して、緑色カルスの誘導にはやはり光を必要とする (佐藤&山田 1987)。グルコース-TOR-E2F 経路のような、暗所でも糖依存的に細胞増殖を活性化できる機構が関与しているのかもしれない。

コケ植物の再生に光を必要とする理由として、もう一つの可能性がある。初期化により原糸体や sporeling に分化状態が戻ったように見えているが、それが直接的に起こったのか、あるいは1段階前の孢子まで戻ってから発生を開始したのかはわかっていない。後者が正しいならば、再生は「発芽」に相当する過程を経なければならない。上述したように、発芽は R によるフィトクロム制御を受けている場合がほとんどである。そのような種においては、光が再生に必須になるであろう。一方、ゼニゴケの孢子発芽は、光そのものは必須ではなく、光合成に由来する糖に依存する (Nakazato et al. 1999)。そのため、暗所でも残存性の糖を利用できる範囲で再生体が形成されうるのかもしれない。孢子発芽や再生の光による調節は、植物が陸上化した当初は光合成依存的であったものが、進化にともなって光受容体依存的な制御へと切り替わっていったことが想像され、興味深い。

5. おわりに

植物種によって、光が細胞分裂に促進的に働く場合と抑制的に働く場合があったり、R と BL で効

果が反対であったり、ホウライシダのように孢子と原糸体で R への応答が真逆に切り替わる植物もあったりする。また、糖への依存性も植物種、あるいは細胞種によって異なっている。これはそれぞれの植物が光の利用戦略を変化させることで、生育環境や生活環に最適な適応を果たしてきた結果であろう。また、上で述べたように、光非依存的な細胞分裂活性化機構の獲得が、維管束植物における根という地下器官の発明に貢献したかもしれない。

別の見方をすれば、光受容と細胞分裂・成長を結ぶインターフェースは可塑的であると言える。それでも進化の過程で受け継がれてきた基本形があるはずであり、それをもとに改変を加えることで適応したと考えるのが自然であろう。植物の成長を普遍的に理解するためには、まずその基本形を解明することが重要である。進化的に様々な段階で分岐した植物を用いた、比較システム生物学的アプローチが有効であろう。

本稿では光合成の効果として糖のみを取り上げたが、光合成の過程においては、ATP, NADPH, レトログレードシグナルなど様々な生成物が生み出される。これらが細胞分裂や細胞成長に及ぼす影響も、総合的に考慮する必要がある。今後の研究の展開に期待したい。

なお拙著 (Nishihama & Kohchi 2013) において、植物細胞分裂の光制御に関して本稿で取り上げていない植物種や応答についても解説した。参考にしていただければ幸甚である。

6. 謝辞

本稿の執筆にあたり、Monash 大学の John Bowman 氏、および Tom Dierschke 氏には、コケ植物の多くの古典文献情報、独語文献の解説、および貴重な助言を頂き、感謝に絶えない。また、京都大学の末次憲之氏には、数多くの有用なコメントを頂いた。ここに感謝の意を表す。本稿で取り上げた我々の研究は、文部科学省の科学研究費補助金による助成のもと行われた。

引用文献

- Bauer, L. & Mohr, H. 1959. Der Nachweis des reversiblen Hellrot-Dunkelrot-Reaktionssystems bei Laubmoosen. *Planta* 54: 68-73.
- Carabelli, M., Possenti, M., Sessa, G., Ciolfi, A., Sassi, M., Morelli, G., & Ruberti, I. 2007. Canopy shade causes a rapid and transient arrest in leaf development through auxin-induced cytokinin oxidase activity. *Genes Dev.* 21: 1863-1868.
- Casal, J.J. 2013. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64: 403-427.

- Cavers, F. 1903. On asexual reproduction and regeneration in hepaticae. *New Phytol.* 2: 121-133.
- Chaudhury, A.M., Letham, S., Craig, S., & Dennis, E.S. 1993. *amp1* - a mutant with high cytokinin levels and altered embryonic pattern, faster vegetative growth, constitutive photomorphogenesis and precocious flowering. *Plant J.* 4: 907-916.
- Chory, J., Reinecke, D., Sim, S., Washburn, T., & Brenner, M. 1994. A role for cytokinins in de-etiolation in *Arabidopsis* (*det* mutants have an altered response to cytokinins). *Plant Physiol.* 104: 339-347.
- Christie, J.M. 2007. Phototropin blue-light receptors. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58: 21-45.
- Cooke, T.J., Racusen, R.H., Hickok, L.G., & Warne, T.R. 1987. The photocontrol of spore germination in the fern *Ceratopteris richardii*. *Plant Cell Physiol.* 28: 753-759.
- Fraikin, G.Y., Strakhovskaya, M.G., & Rubin, A.B. 2013. Biological photoreceptors of light-dependent regulatory processes. *Biochemistry (Mosc)* 78: 1238-1253.
- Franklin, K.A. & Quail, P.H. 2010. Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *J. Exp. Bot.* 61: 11-24.
- 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.
- Gay, L. 1984. Effect of light during regeneration from leaves of *Polytrichum juniperinum*. *Physiol. Plant.* 61: 95-101.
- Giles, K.L. 1971. Dedifferentiation and regeneration in bryophytes: a selective review. *N.Z. J. Bot.* 9: 689-694.
- Giles, K.L. & von Maltzahn, K.E. 1967. Interaction of red, far-red, and blue light in cellular regeneration of leaves of *Mnium affine*. *Bryologist* 70: 312-315.
- González-Grandío, E., Poza-Carrion, C., Sorzano, C.O., & Cubas, P. 2013. *BRANCHED1* promotes axillary bud dormancy in response to shade in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 25: 834-850.
- Heald, F.d.F. 1898. A study of regeneration as exhibited by mosses. *Bot. Gaz.* 26: 169-210.
- Imaizumi, T., Kadota, A., Hasebe, M., & Wada, M. 2002. Cryptochrome light signals control development to suppress auxin sensitivity in the moss *Physcomitrella patens*. *Plant Cell* 14: 373-386.
- Imaizumi, T., Kanegae, T., & Wada, M. 2000. Cryptochrome nucleocytoplasmic distribution and gene expression are regulated by light quality in the fern *Adiantum capillus-veneris*. *Plant Cell* 12: 81-95.
- Ishikawa, M., Murata, T., Sato, Y., Nishiyama, T., Hiwatashi, Y., Imai, A., Kimura, M., Sugimoto, N., Akita, A., Oguri, Y., Friedman, W.E., Hasebe, M., & Kubo, M. 2011. *Physcomitrella* cyclin-dependent kinase A links cell cycle reactivation to other cellular changes during reprogramming of leaf cells. *Plant Cell* 23: 2924-2938.

- Ito, M. 1970. Light-induced synchrony of cell division in the protonema of the fern, *Pteris vittata*. *Planta* 90: 22-31.
- Ito, S., Song, Y.H., & Imaizumi, T. 2012. LOV domain-containing F-box proteins: light-dependent protein degradation modules in *Arabidopsis*. *Mol. Plant* 5: 573-582.
- Jenkins, G.I. 2014. The UV-B photoreceptor UVR8: from structure to physiology. *Plant Cell* 26: 21-37.
- Jenkins, G.I. & Cove, D.J. 1983. Light requirements for regeneration of protoplasts of the moss *Physcomitrella patens*. *Planta* 157: 39-45.
- Kadota, A., Fushimi, Y., & Wada, M. 1986. Intracellular photoreceptive site for blue light-induced cell division in protonemata of the fern *Adiantum*—further analyses by polarized light irradiation and cell centrifugation. *Plant Cell Physiol.* 27: 989-995.
- 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.
- 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.
- Kircher, S. & Schopfer, P. 2012. Photosynthetic sucrose acts as cotyledon-derived long-distance signal to control root growth during early seedling development in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109: 11217-11221.
- Kreh, W. 1909. Über die regeneration der lebermoose. vol 90: Halle, Druck von E. Karras.
- Liu, H., Liu, B., Zhao, C., Pepper, M., & Lin, C. 2011. The action mechanisms of plant cryptochromes. *Trends Plant Sci.* 16: 684-691.
- López-Juez, E., Dillon, E., Magyar, Z., Khan, S., Hazeldine, S., de Jager, S.M., Murray, J.A., Beemster, G.T., Bögre, L., & Shanahan, H. 2008. Distinct light-initiated gene expression and cell cycle programs in the shoot apex and cotyledons of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 20: 947-968.
- Low, V.H.K. 1970. Effects of light and darkness on the growth of peas. *Aust. J. Biol. Sci.* 24: 187-196.
- Martín-Trillo, M. & Cubas, P. 2010. TCP genes: a family snapshot ten years later. *Trends Plant Sci.* 15: 31-39.
- Miller, D.H. & Machlis, L. 1968. Effects of light on the growth and development of the liverwort, *Sphaerocarpos donnellii* Aust. *Plant Physiol.* 43: 714-722.
- Miyagishima, S.Y., Fujiwara, T., Sumiya, N., Hirooka, S., Nakano, A., Kabeya, Y., & Nakamura, M. 2014. Translation-independent circadian control of the cell cycle in a unicellular photosynthetic eukaryote. *Nat. Commun.* 5: 3807.

- Miyata, M., Wada, M., & Furuya, M. 1979. Effects of phytochrome and blue-near ultraviolet light-absorbing pigment on duration of component phases of the cell cycle in *Adiantum* gametophytes. *Dev. Growth Differ.* 21: 577-584.
- Mohr, H. 1956. Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. *Planta* 46: 534-551.
- Nakazato, T., Kadota, A., & Wada, M. 1999. Photoinduction of spore germination in *Marchantia polymorpha* L. is mediated by photosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 40: 1014-1020.
- Necker, N.J. 1774. *Physiologia Museorum. Manhemii*, Schwan, C.F.
- Nishihama, R. & Kohchi, T. 2013. Evolutionary insights into photoregulation of the cell cycle in the green lineage. *Curr. Opin. Plant Biol.* 16: 630-637.
- Riou-Khamlichi, C., Huntley, R., Jacqmar, A., & Murray, J.A.H. 1999. Cytokinin activation of *Arabidopsis* cell division through a D-type cyclin. *Science* 283: 1541-1544.
- Riou-Khamlichi, C., Menges, M., Healy, J.M.S., & Murray, J.A.H. 2000. Sugar control of the plant cell cycle: differential regulation of *Arabidopsis* D-type cyclin gene expression. *Mol. Cell. Biol.* 20: 4513-4521.
- Schostakowitsch, W. 1894. Ueber die Reproductions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. *Flora* 79: 350-384.
- 佐藤文彦, 山田康之 1978. 緑化培養細胞の光独立栄養性. 植物の化学調節 13: 75-86.
- Soni, R., Carmichael, J.P., Shah, Z.H., & Murray, J.A. 1995. A family of cyclin D homologs from plants differentially controlled by growth regulators and containing the conserved retinoblastoma protein interaction motif. *Plant Cell* 7: 85-103.
- Spudich, J.L. & Sager, R. 1980. Regulation of the *Chlamydomonas* cell cycle by light and dark. *J. Cell Biol.* 85: 136-145.
- Valanne, N. 1966. The germination phases of moss spores and their control by light. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 1.
- Vöchting, H. 1885. Über die regeneration der Marchantieen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 16: 367-414.
- Wada, M. 1985. Photoresponses in cell cycle regulation. *Proc. R. Soc. Edinb. Biol.* 86: 231-235.
- Wada, M., Hayami, J., & Kadota, A. 1984. Returning dark-induced cell cycle to the beginning of G1 phase by red light irradiation in fern *Adiantum* protonemata. *Plant Cell Physiol.* 25: 1053-1058.
- Wada, M. & Kadota, A. 1989. Photomorphogenesis in lower green plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol.*

- Biol.* 40: 169-191.
- Went, F.W. 1941. Effects of light on stem and leaf growth. *Am. J. Bot.* 28: 83-95.
- Xiong, Y., McCormack, M., Li, L., Hall, Q., Xiang, C., & Sheen, J. 2013. Glucose-TOR signalling reprograms the transcriptome and activates meristems. *Nature* 496: 181-186.
- Yeoman, M.M. & Davidson, A.W. 1971. Effect of light on cell division in developing callus cultures. *Ann. Bot.* 35: 1085-1100.
- Yoshida, S., Mandel, T., & Kuhlemeier, C. 2011. Stem cell activation by light guides plant organogenesis. *Genes Dev.* 25: 1439-1450.