

植物における日長による成長相転換制御のメカニズムとその進化

山岡尚平・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

Evolutionary insights into the molecular mechanism of day-length-dependent transition to reproductive growth in plants

Keywords: day length, evolution, growth-phase transition, land plants, *Marchantia polymorpha*, reproductive growth

Shohei Yamaoka and Takayuki Kohchi

Graduate School of Biostudies, Kyoto University

Kyoto, 606-8502, Japan

1. はじめに

植物は、約4億7千万年前に陸上に進出した (Edwards and Kenrick 2015, Rubinstein et al. 2010, Steemans et al., 2009, Wellman et al. 2003)。陸上では、光、温度、乾燥・湿潤が絶えず変化する。固着型の生活を営む陸上植物は、こうした環境の変動を適切に感知し、自身の生存と生殖を最適化するためのメカニズムを進化させてきた。なかでも、栄養成長から生殖成長への転換（成長相転換）をいつ行うかということは、植物の繁殖戦略にとってきわめて重要である。現生の陸上植物の多くは、主に日長を感知することで成長相転換のタイミングを決めている。日長の変化は、さまざまな環境の変化のうちで最も確実に予測することができ、それにより来たる季節を知ることができるからである。このメカニズムは、植物の進化のなかでいつ獲得され、その原形とはどのようなものだったのだろうか。本総説では、陸上植物の基部系統の一種である苔類ゼニゴケに、日長による成長相転換のメカニズムの原形が存在すると考えられることについて解説する。

2. 日長による花芽形成制御のメカニズム

被子植物の成長相転換は、花芽の形成として観察される。日長による花芽形成制御のメカニズムは、長日植物であるシロイヌナズナを使った分子遺伝学研究によって大きく理解が進んだ。シロイヌナズナでは、花芽形成のタイミングに異常が生じるとロゼット葉の数が異なってくる。これを指標に、長日の下で遅咲きとなる変異株が単離され、花芽形成を促進する役割を持つ遺伝子が明らかにされた。その主なものは、*FT*、*CONSTANS (CO)*、*FLAVIN-BINDING KELCH REPEAT F-BOX1 (FKF1)*、*GIGANTEA (GI)*である。

被子植物では、約80年前に、葉で日長を感知し、「フロリゲン（花芽形成ホルモン）」によってそのシグナルが伝達され、茎頂での花芽形成が開始されるという仮説が提唱された (Chailakhyan 1936,

S. Yamaoka & T. Kohchi-1

Garner and Allard 1920, Knott 1934)。ようやく最近になって、この「フロリゲン」の実体が FT タンパク質であることが明らかにされた。長日になると、転写因子 CO が活性化し FT 遺伝子の発現を促進する (Kobayashi et al. 1999, Kardailsky et al. 1999, Suárez-López et al. 2001)。葉の維管束の師部伴細胞でつくられた低分子量の FT タンパク質は、師管を通じて茎頂分裂組織へ運ばれる (Corbesier et al. 2007, Jaeger and Wigge 2007, Tamaki et al. 2007)。そこで FT は転写因子 FD などと転写複合体を形成し、転写因子 APETALA1 などの遺伝子を発現させることで花芽分裂組織の形成を開始させる (Abe et al. 2005, Wigge et al. 2005, Taoka et al. 2011)。したがって、花芽形成の開始は CO と FT の活性によって決まるといえる。

では、日長の変化はどのようにして CO と FT を活性化するのだろうか。最近の研究から、CO と FT の活性化は転写・翻訳後の段階で多重の調節を受けており、その調節には FKF1 と GI が中心的な役割を果たしていることが明らかになってきた。CO の転写は概日リズムを示し、長日の下では夕方に転写産物の蓄積量がピークを迎えるが、この調節に関わる分子が FKF1 と GI である (Suárez-López et al. 2001, Imaizumi et al. 2003)。FKF1 は、F-box とよばれる E3 ユビキチンリガーゼ複合体の形成に関わるドメインをもち、標的タンパク質をプロテアソームによる分解に導くタンパク質の一種である (Nelson et al. 2000, Imaizumi et al. 2003)。また N 末端側に LOV (Light, Oxygen, and Voltage sensing) とよばれるドメインをもち、発色団としてフラビン・モノヌクレオチドを非共有結合しており、青色光に対する感受性を示す (Nelson et al. 2000, Imaizumi et al. 2003)。さらに C 末端側には kelch リピートとよばれるドメインをもち、この部分を介して転写抑制因子 CYCLING DOF FACTOR 1 (CDF1) と相互作用し、その安定性を制御している (Imaizumi et al. 2005)。CDF1 は CO 遺伝子のプロモーターに結合することでその発現を抑制する働きをもつ (Imaizumi et al. 2005)。CDF1 はシロイヌナズナに少なくとも 3 つのホモログが存在し、これらも CO の発現調節に関わっている (Fornara et al. 2009)。一方、GI は陸上植物でのみ見られる分子量約 130 kDa のタンパク質である (Fowler et al. 1999, Park et al. 1999)。FKF1 と GI は青色光の下で安定なタンパク質複合体を形成し、CDF タンパク質を分解することで CO の転写を活性化する働きをもつ (Sawa et al. 2007, Fornara et al. 2009)。FKF1 と GI の遺伝子発現は概日時計に制御されており (Fowler et al. 1999, Park et al. 1999, Nelson et al. 2000)、長日下では FKF1 と GI の遺伝子発現のピークが夕方に一致する。さらにこのとき青色光により FKF1-GI 複合体がより安定化される。こうしたことが協調的に効くことで、夕方に FKF1-GI 複合体による CDF の分解が最も効率的に行われ、CO の転写活性化が起こると考えられている (Sawa et al. 2007)。さらに FKF1 は翻訳後調節にも関わっており、CO タンパク質と直接相互作用し、CO を安定化させることが明らかにされている (Song et al. 2012)。FT の転写自体も FKF1 と GI による調節を受けている。FT 遺伝子のプロモーターには CO と同様に CDF タンパク質が結合し、FKF1-GI 複合体による調節を受ける (Song et al. 2012)。また、GI は別の複数の転写抑制因子と相互作用することで FT の転写抑制に関わっていることも明らかにされている (Sawa and Kay 2011)。

3. 花芽形成と概日時計の制御に関わる FKF1/ZTL/LKP2 遺伝子ファミリー

シロイヌナズナには ZEITLUPE (ZTL)、LOV KELCH PROTEIN 2 (LKP2) という 2 つの FKF1 相同遺伝子が存在し、これらは遺伝子ファミリーを形成している (図 1)。ZTL と LKP2 の機能は FKF1 と異なり、主に概日時計の制御に関わっている。ZTL は、夜間において概日リズムの中心振動子である TIMING OF CAB EXPRESSION 1 (TOC1) と PSEUDO RESPONSE REGULATOR 5 (PRR5) との間で LOV

ドメインを介して相互作用し、これらをプロテアソームによる分解に導く (Más et al. 2003, Yasuhara et al. 2004, Kiba et al. 2007, Fujiwara et al. 2008, Baudry et al. 2010)。一方、日中においては、ZTL は FKF1 と同様に LOV ドメインを介して GI と結合し、青色光の下で安定なタンパク質複合体を形成する。GI の蓄積は概日リズムを示すため、ZTL-GI 複合体の形成は午後にあたる時間にピークを迎える (Kim et al. 2007)。このとき拮抗的に TOC1 と PRR5 との結合が阻害されるため、これらのタンパク質は安定化し、概日リズムがより明瞭に刻まれると考えられている (Fujiwara et al. 2008)。LKP2 は ZTL と比べてシロイヌナズナ植物体での発現量が極めて低いため、その変異だけでは概日リズムに異常が見られない (Schultz et al. 2001, Baudry et al. 2010)。しかし、過剰発現させると概日リズムが不整となり、ZTL プロモーター制御下で発現させると *ztl* 変異を相補できることから、LKP2 は ZTL とほぼ同様の分子機能をもつと考えられている (Schultz et al. 2001, Baudry et al. 2010)。

FKF1 もまた、概日時計の制御に関与している。*fkf1* 変異だけでは概日リズムに影響が見られないが、*ztl/fkf1* 二重変異株では *ztl* 変異株と比べて夜間での TOC1 と PRR5 の分解がより強く阻害され、概日リズムはより長周期化する (Baudry et al. 2010)。しかし、*FKF1* を ZTL プロモーター制御下で発現させても *ztl* 変異による概日リズム異常を相補できないことから、概日時計の制御における FKF1 の作用機序は ZTL・LKP2 と異なると考えられている (Baudry et al. 2010)。

一方で、ZTL と LKP2 は花芽形成にも関わっている。*ztl* 変異株は短日条件下で弱い早咲きの表現型を示し、*lkp2* との二重変異でより早咲きとなり、*CO* の発現は上昇する (Somers et al. 2004, Takase et al. 2011)。しかし、*fkf1 ztl lkp2* 三重変異株ではこの表現型が抑制され、*CO* の発現も抑制される (Fornara et al. 2009, Takase et al. 2011)。また、ZTL と LKP2 をそれぞれ過剰発現させると、*CO* の発現が抑制され、形質転換株は長日条件下で遅咲きとなる (Schultz et al. 2001, Somers et al. 2004)。この現象の説明のひとつとして、FKF1 と ZTL・LKP2 の細胞内局在の違いが挙げられる。FKF1 は核で機能するのに対し、ZTL と LKP2 は主に細胞質に局在する (Kim et al. 2007, Sawa et al. 2007, Takase et al. 2011, Kim et al. 2013)。LOV ドメインを含む ZTL タンパク質の N 末端側は GI との結合能をもつが、この部分だけを過剰発現させると、GI の核局在が阻害され、形質転換株が遅咲きとなる (Kim et al. 2013)。このことから、FKF1 と ZTL・LKP2 は GI を「共有」しており、これらが正常に機能するためには、核と細胞質での GI の分子数のバランスが重要であると考えられる。ZTL の N 末端部分の過剰発現株では、GI が細胞質でより多く使われてしまうために、核内の GI の分子数が減り、その結果 FKF1 の機能が抑制されて遅咲きになると考えられる (Kim et al. 2013)。FKF1 と ZTL・LKP2 の作用機序については他の仮説も提唱されており、今後の検証が待たれる (Ito et al. 2012, Suetsugu and Wada 2013)。

4. FKF1/ZTL/LKP2 の祖先型タンパク質は苔類ゼニゴケの成長相転換に関わる

FKF1/ZTL/LKP2 と GI は、ともに陸上植物進化の初期から存在していたと考えられる。シダ植物のうち最も古い分類群に属する小葉類イヌカタヒバ *Selaginella moellendorffii* では、*FKF1/ZTL/LKP2* と *GI* の相同遺伝子がそれぞれ 1 つずつ存在する (Holm et al. 2010, Banks et al. 2011)。しかしコケ植物のうち、蘚類ヒメツリガネゴケ *Physcomitrella patens* では、LOV ドメインだけをもつタンパク質と、F-box

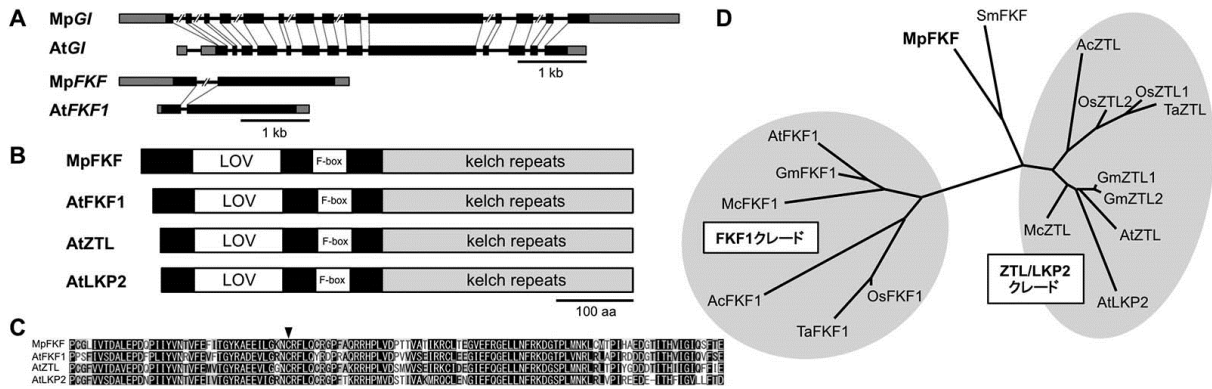


図 1. FKF1/ZTL/LKP2 の遺伝子・タンパク質の構造と系統樹

A, ゼニゴケおよびシロイヌナズナの *GI* および *FKF1* ホモログの遺伝子構造。黒のボックスはエキソン、灰色のボックスは非翻訳領域を示す。図は Kubota et al. (2014) より改変。B, ゼニゴケおよびシロイヌナズナの *FKF1/ZTL/LKP2* タンパク質の構造。LOV, LOV ドメイン, *kelch repeats*, *kelch* リピート。C, *FKF1/ZTL/LKP2* タンパク質の LOV ドメインのアミノ酸配列。矢尻は発色団の非共有結合に必要なシステイン残基を示す。D, *FKF1/ZTL/LKP2* タンパク質の系統樹。Mp: ゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*), Sm: イヌカタヒバ (*Selaginella moellendorffii*), Ac: タマネギ (*Allium cepa*), Os: イネ (*Oryza sativa*), Ta: コムギ (*Triticum aestivum*), Gm: ダイズ (*Glycine max*), At: シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*), Mc: アイスプラント (ハマミズナ科 *Mesembryanthemum crystallinum*)。図は Kubota et al. (2014) より改変。

と *kelch* リピートを含む部分配列をもつタンパク質の遺伝子は存在するが、*FKF1/ZTL/LKP2* の相同遺伝子は存在しない。また *GI* の相同遺伝子は見つからない (Holm et al. 2010)。さらに、水生の単細胞緑藻 *Chlamydomonas reinhardtii* と *Ostreococcus tauri* では *FKF1/ZTL/LKP2*・*GI* の相同遺伝子はいずれも見つからない (Mittag et al. 2005, Matsuo et al. 2008, Corellou et al. 2009)。このことから、従来は *FKF1/ZTL/LKP2*・*GI* による成長相転換のメカニズムは維管束植物の誕生以降に獲得されたものと考えられていた。

苔類ゼニゴケ *Marchantia polymorpha* は陸上植物進化の最も基部で分岐したコケ植物の一種である (Qiu et al. 2006, Chang and Graham 2011, Wickett et al. 2014)。最近ゼニゴケは分子遺伝学の基盤が整備され、制御系遺伝子の進化と多様性、あるいは植物の陸上化をもたらしたメカニズムを研究する上で優れたモデル植物として注目されている (Ishizaki et al. 2016, Berger et al. 2016, Bowman et al. 2007)。ゼニゴケは長日植物であり、葉状体の先端部に傘状の生殖器托を形成することで成長相転換を行う (Benson-Evans 1961, Benson-Evans 1964)。この相転換には遠赤色光に富む光質が必要である (Chiyoda et al. 2008, 河内・石崎 2012)。筆者らのグループは、ゼニゴケのゲノムに *FKF1/ZTL/LKP2* と *GI* の相同遺伝子がそれぞれ 1 個ずつ存在することを見出し、これらをそれぞれ MpFKF と MpGI と名付けた (Kubota et al. 2014)。シロイヌナズナの *FKF1* と *GI* の遺伝子とその構造を比較すると、イントロンの挿入位置がよく一致しており、これらは進化的に保存されていると考えられた (図 1A)。MpFKF は、他の *FKF1/ZTL/LKP2* タンパク質と同様、LOV ドメイン・F-box・*kelch* リピートをもっていた (図 1B)。また LOV ドメインでは発色団の非共有結合に必要なシステイン残基が保存されていた (図 1C)。系統解析によると、MpFKF はイヌカタヒバの相同遺伝子(SmFKF)と最も近縁であり、被子植物の *FKF1*, *ZTL/LKP2* のクレードからは独立していた (図 1D)。このことから、*FKF1/ZTL/LKP2* タンパク質は、MpFKF をはじめとするコケ・シダ植物のものを祖先とし、植物の進化が進むにつれ、遺伝子重複の後、

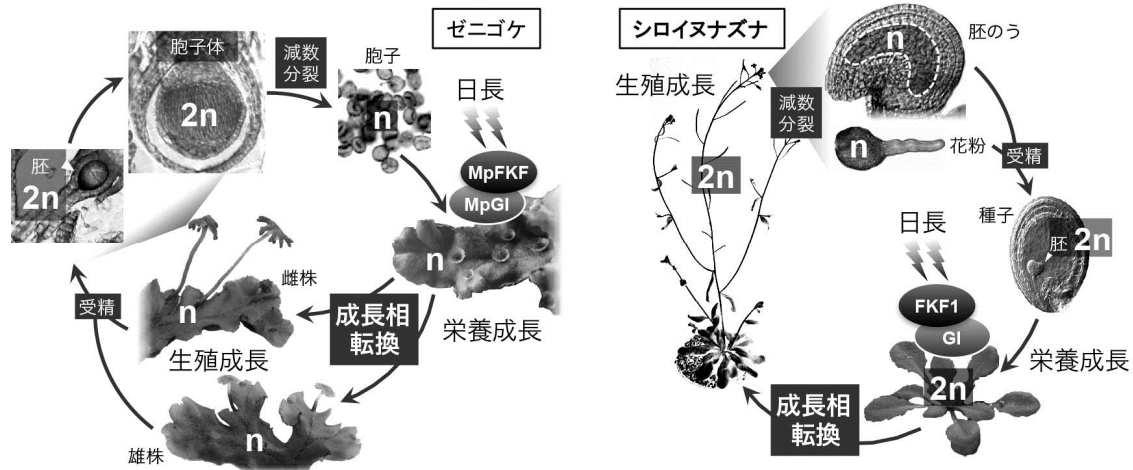


図2. ゼニゴケとシロイヌナズナの生活環と FKF1-GI 複合体の作用点

nは半数体世代を、2nは2倍体世代を示す。

FKF1 と ZTL/LKP2 に代表される2種類の分子に機能的に分化していったと考えられる (Kubota et al. 2014)。

ゼニゴケは、遠赤色光に富む光の下において、長日条件では生殖器托を形成して成長相転換するが、短日条件では葉状体のまま成長し続ける。MpFKF と MpGI の遺伝子ノックアウト株は、どちらも長日条件下で生殖器托の形成がみられなかった。またそれぞれの過剰発現株では、短日条件下でも、長日条件下とほとんど同じ時期に生殖器托を形成した。さらに、MpFKF と MpGI を同時に過剰発現させた株では、単独の過剰発現株とほとんど同じ時期に生殖器托を形成した。また MpFKF と MpGI のタンパク質は、少なくとも長日条件の明期では相互作用しうることにも明らかになった (Kubota et al. 2014)。これらのことから、MpFKF と MpGI はゼニゴケの成長相転換に必要な分子であり、複合体を形成して促進的に働くと考えられる。系統解析とあわせて考えると、この MpFKF-MpGI 複合体による制御が、陸上植物の成長相転換のメカニズムの原形であると考えられる (Kubota et al. 2014)。MpFKF-MpGI 複合体が下流の成長相転換の実行因子を直接制御しているのか、あるいはシロイヌナズナ ZTL-GI 複合体のように概日時計の制御を介して成長相転換に関わっているのか、今後の研究の進展が期待される。

MpFKF と MpGI の生理機能についての知見は、植物の生活環の進化を考える上でも示唆に富んでいる。図2に示すように、ゼニゴケの生活環の大部分は、半数体(n)の配偶体世代が占める。生殖器托の中で受精により胚が生じ、それが発達して胞子体となるが、この間の組織だけが2倍体(2n)の世代であり、そのサイズ・存続の期間ともに小さい。この配偶体世代—胞子体世代の関係は、陸上植物の進化が進むにつれ徐々に逆転する。シロイヌナズナなどの被子植物では、生活環の大半は胞子体世代が占める。配偶体世代は、花器官の中で形成される花粉と胚のうという小さな組織のみであり、それは受精とともに終わってしまう。FKF1/ZTL/LKP2 と GI による成長相転換が行われる時期は、ゼニゴケでは配偶体世代であり、被子植物では胞子体世代である (図2)。このことは、進化の過程で、本来は配偶体世代で機能していた成長相転換のメカニズムが、胞子体世代での制御に転用されたことを示している (Kubota et al. 2014)。

ゼニゴケでは、どのような分子が MpFKF-MpGI の下流で働き、成長相転換を実行するのだろうか。筆者らのグループによるゲノム・トランスクリプトーム解析から、ゼニゴケには少なくとも CDF の相同遺伝子が存在することが明らかにされている。この遺伝子は、ノックアウトにより生殖器托の形成が促進されることから、成長相転換に関与することが示されている（永山ら 日本植物学会第 78 回大会 2014, 河内・山岡ら 未発表）。また筆者らはこれまでに、遠赤色光を含まない光の下で、日長に関わらず生殖器托を常に形成することのできる変異株を単離している（Yamaoka et al. 2004）。この変異株の原因遺伝子を同定することで、ゼニゴケの成長相転換の実行因子が明らかになり、植物の成長相転換のメカニズムがどのように進化してきたか、その全容の解明につながることを期待される。

謝辞

本稿で述べた筆者らの研究について、京都大学大学院生命科学研究所の久保田茜（現・ワシントン大学）・永山啓太郎両氏と、文部科学省・科学研究費補助金の助成に謝意を表す。

引用文献

- Abe, M., Kobayashi, Y., Yamamoto, S., Daimon, Y., Yamaguchi, A., Ikeda, Y., Ichinoki, H., Notaguchi, M., Goto, K., & Araki, T. 2005. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science* 309: 1052-1056.
- Banks, J.A., et al. 2011. The Selaginella genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. *Science* 332: 960-963.
- Baudry, A., Ito, S., Song, Y.H., Strait, A.A., Kiba, T., Lu, S., Henriques, R., Pruneda-Paz, J.L., Chua, N.H., Tobin, E.M., Kay, S.A., & Imaizumi, T. 2010. F-box proteins FKF1 and LKP2 act in concert with ZEITLUPE to control *Arabidopsis* clock progression. *Plant Cell* 22: 606-622.
- Benson-Evans, K. 1961. Environmental factors and bryophytes. *Nature* 191: 255-260.
- Benson-Evans, K. 1964. Physiology of the reproduction of bryophytes. *Bryologist* 67: 431-445.
- Berger, F., Bowman, J.L., & Kohchi, T. 2016. *Marchantia*. *Curr. Biol.* 26: R186-R187.
- Bowman, J.L., Floyd, S.K., & Sakakibara, K. 2007. Green genes-comparative genomics of the green branch of life. *Cell* 129: 229-234.
- Chailakhyan, M.K. 1936. New facts in support of the hormonal theory of plant development. *C. R. (Dokl.) Acad. Sci. USSR*, 13: 79-83.
- Chang, Y. & Graham, S.W. 2011. Inferring the higher-order phylogeny of mosses (Bryophyta) and relatives using a large, multigene plastid data set. *Am. J. Bot.* 98: 839-849.
- 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.
- Corbesier, L., Vincent, C., Jang, S., Fornara, F., Fan, Q., Searle, I., Giakountis, A., Farrona, S., Gissot, L., Turnbull, C., & Coupland, G. 2007. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science* 316: 1030-1033.

- Corellou, F., Schwartz, C., Motta, J.P., Djouani-Tahri el, B., Sanchez, F., & Bouget, F.Y. 2009. Clocks in the green lineage: comparative functional analysis of the circadian architecture of the picoeukaryote *Ostreococcus*. *Plant Cell* 21: 3436-3449.
- Edwards, D., & Kenrick, P. 2015. The early evolution of land plants, from fossils to genomics: a commentary on Lang (1937) 'On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales'. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370: 20140343.
- Fomara, F., Panigrahi, K.C., Gissot, L., Sauerbrunn, N., Rühl, M., Jarillo, J.A., & Coupland, G. 2009. Arabidopsis DOF transcription factors act redundantly to reduce *CONSTANS* expression and are essential for a photoperiodic flowering response. *Dev. Cell* 17: 75-86.
- Fowler, S., Lee, K., Onouchi, H., Samach, A., Richardson, K., Morris, B., Coupland, G., & Putterill, J. 1999. *GIGANTEA*: a circadian clock-controlled gene that regulates photoperiodic flowering in *Arabidopsis* and encodes a protein with several possible membrane-spanning domains. *EMBO J.* 18: 4679-4688.
- Fujiwara, S., Wang, L., Han, L., Suh, S.-S., Salomé, P.A., McClung, C.R., & Somers, D.E. 2008. Post-translational regulation of the *Arabidopsis* circadian clock through selective proteolysis and phosphorylation of pseudo-response regulator proteins. *J. Biol. Chem.* 283: 23073-23083.
- Garner, W.W. & Allard, H.A. 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.* 18: 553-606.
- Holm, K., Kallman, T., Gyllenstrand, N., Hedman, H., & Lagercrantz, U. 2010. Does the core circadian clock in the moss *Physcomitrella patens* (Bryophyta) comprise a single loop? *BMC Plant Biol.* 10: 109.
- Imaizumi, T., Tran, H.G., Swartz, T.E., Briggs, W.R., & Kay, S.A. 2003. FKF1 is essential for photoperiodic-specific light signalling in *Arabidopsis*. *Nature* 426: 302-306.
- Imaizumi, T., Schultz, T.F., Harmon, F.G., Ho, L.A., & Kay, S.A. 2005. FKF1 F-box protein mediates cyclic degradation of a repressor of *CONSTANS* in *Arabidopsis*. *Science* 309: 293-297.
- Ishizaki, K., Nishihama, R., Yamato, K.T., & Kohchi, T. 2016. Molecular genetic tools and techniques for *Marchantia polymorpha* research. *Plant Cell Physiol.* 57: 262-270.
- 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.
- Jaeger, K.E., & Wigge, P.A. 2007. FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.* 17: 1050-1054.
- Kardailsky, I., Shukla, V.K., Ahn, J.H., Dagenais, N., Christensen, S.K., Nguyen, J.T., Chory, J., Harrison, M.J., & Weigel, D. 1999. Activation tagging of the floral inducer *FT*. *Science* 286: 1962-1965.
- Kiba, T., Henriques, R., Sakakibara, H., & Chua, N.H. 2007. Targeted degradation of PSEUDO-RESPONSE REGULATOR5 by an SCF^{ZTL} complex regulates clock function and photomorphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 19: 2516-2530.
- Kim, J., Geng, R., Gallenstein, R.A., & Somers, D.E. 2013. The F-box protein ZEITLUPE controls stability and nucleocytoplasmic partitioning of GIGANTEA. *Development* 140: 4060-4069.
- Kim, W.Y., Fujiwara, S., Suh, S.-S., Kim, J., Kim, Y., Han, L., David, K., Putterill, J., Nam, H.G., & Somers, D.E. 2007. ZEITLUPE is a circadian photoreceptor stabilized by GIGANTEA in blue light. *Nature* 449: 356-360.
- Knott, J.E. 1934. Effect of a localized photoperiod on spinach. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 31: 152-154.

- Kobayashi, Y., Kaya, H., Goto, K., Iwabuchi, M., & Araki, T. 1999. A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science* 286: 1960-1962.
- 河内孝之・石崎公庸 2012. 古くて新しいモデル植物としてのタイ類ゼニゴケの特徴. *BSJ-Review* 3: 58-70.
- Kubota, A., Kita, S., Ishizaki, K., Nishihama, R., Yamato, K.T., & Kohchi, T. 2014. Co-option of a photoperiodic growth-phase transition system during land plant evolution. *Nat. Commun.* 5: 3668.
- Más, P., Kim, W.Y., Somers, D.E., & Kay, S.A. 2003. Targeted degradation of TOC1 by ZTL modulates circadian function in *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 426: 567-570.
- Matsuo, T., Okamoto, K., Onai, K., Niwa, Y., Shimogawara, K., & Ishiura, M. 2008. A systematic forward genetic analysis identified components of the *Chlamydomonas* circadian system. *Genes Dev.* 22: 918-930.
- Mittag, M., Kiaulehn, S., & Johnson, C.H. 2005. The circadian clock in *Chlamydomonas reinhardtii*. What is it for? What is it similar to? *Plant Physiol.* 137: 399-409.
- Nelson, D.C., Lasswell, J., Rogg, L.E., Cohen, M.A., & Bartel, B. 2000. *FKF1*, a clock-controlled gene that regulates the transition to flowering in *Arabidopsis*. *Cell* 101: 331-340.
- Park, D.H., Somers, D.E., Kim, Y.S., Choy, Y.H., Lim, H.K., Soh, M.S., Kim, H.J., Kay, S.A., & Nam, H.G. 1999. Control of circadian rhythms and photoperiodic flowering by the *Arabidopsis* *GIGANTEA* gene. *Science* 285: 1579-1582.
- Qiu, Y.-L., et al. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 15511-15516.
- Rubinstein, C.V., Gerrienne, P., de la Puente, G.S., Astini, R.A., & Steemans, P. 2010. Early middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana). *New Phytol.* 188: 365-369.
- Sawa, M., & Kay, S.A. 2011. *GIGANTEA* directly activates *Flowering Locus T* in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 11698-11703.
- Sawa, M., Nusinow, D.A., Kay, S.A., & Imaizumi, T. 2007. *FKF1* and *GIGANTEA* complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis*. *Science* 318: 261-265.
- Schultz, T.F., Kiyosue, T., Yanovsky, M., Wada, M., & Kay, S.A. 2001. A role for *LKP2* in the circadian clock of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 13: 2659-2670.
- Somers, D.E., Kim, W.Y., & Geng, R. 2004. The F-box protein *ZEITLUPE* confers dosage-dependent control on the circadian clock, photomorphogenesis, and flowering time. *Plant Cell* 16: 769-782.
- Song, Y.H., Smith, R.W., To, B.J., Millar, A.J., & Imaizumi, T. 2012. *FKF1* conveys timing information for *CONSTANS* stabilization in photoperiodic flowering. *Science* 336: 1045-1049.
- Steeemans, P., Hérisse, A.L., Melvin, J., Miller, M.A., Paris, F., Verniers, J., & Wellman, C.H. 2009. Origin and radiation of the earliest vascular land plants. *Science* 324: 353.
- Suárez-López, P., Wheatley, K., Robson, F., Onouchi, H., Valverde, F., & Coupland, G. 2001. *CONSTANS* mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. *Nature* 410: 1116-1120.
- Suetsugu, N., & Wada, M. 2013. Evolution of three LOV blue light receptor families in green plants and photosynthetic stramenopiles: phototropin, *ZTL/FKF1/LKP2* and aureochrome. *Plant Cell Physiol.* 54: 8-23.
- Takase, T., Nishiyama, Y., Tanihigashi, H., Ogura, Y., Miyazaki, Y., Yamada, Y., & Kiyosue, T. 2011. *LOV KELCH*

- PROTEIN2* and *ZEITLUPE* repress *Arabidopsis* photoperiodic flowering under non-inductive conditions, dependent on *FLAVIN-BINDING KELCH REPEAT F-BOX1*. *Plant J.* 67: 608-621.
- Tamaki, S., Matsuo, S., Wong, H.L., Yokoi, S., & Shimamoto, K. 2007. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science* 316: 1033-1036.
- Taoka, K., Ohki, I., Tsuji, H., Furuita, K., Hayashi, K., Yanase, T., Yamaguchi, M., Nakashima, C., Purwestri, Y.A., Tamaki, S., Ogaki, Y., Shimada, C., Nakagawa, A., Kojima, C., & Shimamoto, K. 2011. 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen. *Nature* 476: 332-335.
- Wellman C.H., Osterloff P.L., & Mohiuddin U. 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature* 425: 282–285.
- Wickett, N.J. et al. 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: E4859-E4868.
- Wigge, P.A., Kim, M.C., Jaeger, K.E., Busch, W., Schmid, M., Lohmann, J.U., & Weigel, D. 2005. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science* 309: 1056-1059.
- Yamaoka, S., Takenaka, M., Hanajiri, T., Shimizu-Ueda, Y., Nishida, H., Yamato, K.T., Fukuzawa, H., & Ohyama K. 2004. A mutant with constitutive sexual organ development in *Marchantia polymorpha* L. *Sex. Plant Reprod.* 16: 253-257.
- Yasuhara, M., Mitsui, S., Hirano, H., Takanabe, R., Tokioka, Y., Ihara, N., Komatsu, A., Seki, M., Shinozaki, K., & Kiyosue, T. 2004. Identification of ASK and clock-associated proteins as molecular partners of LKP2 (LOV kelch protein 2) in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 55: 2015-2027.