

## 見えてきたゼニゴケゲノム

大和勝幸<sup>1</sup>・河内孝之<sup>2</sup>

<sup>1</sup>近畿大学生物理工学部

〒649-6493 和歌山県紀の川市西三谷 930

<sup>2</sup>京都大学大学院生命科学研究科

〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町

The “sneak” preview of the *Marchantia polymorpha* genome

Key words: bryophyte, genetic redundancy, liverwort

Katsuyuki T. Yamato<sup>1</sup>, Takayuki Kohchi<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Biotechnological Science

Kinokawa 649-6493, Japan

<sup>2</sup>Graduate School of Biostudies, Kyoto University

Kyoto 606-8502, Japan

新しいモデル植物として期待されている基部陸上植物ゼニゴケ (*Marchantia polymorpha* L.) のゲノム解読が進んでいる。これまでシロイヌナズナやイネなどの被子植物をはじめとする様々な植物種のゲノムが解読・比較され、陸上植物ゲノムのなりたちが明らかになってきた。しかし、植物の陸上進出を考える上で重要な位置にある基部陸上植物のゲノム情報は、今のところヒメツリガネゴケのものに限られている。本総説では、ゼニゴケゲノムの「スニーク・プレビュー」を行い、陸上植物ゲノムのなりたちを考察するための新たな材料を提供したい。

### 1. ゼニゴケにおける「ゲノム」研究

植物で初めてその全ゲノムが決定されたのはシロイヌナズナである (The Arabidopsis Genome Initiative 2000)。その後、イネ (International Rice Genome Sequencing Project 2005) などの作物のゲノムが順次明らかにされ、さらにはヒメツリガネゴケ (Rensing et al. 2008) といったモデル植物のゲノムについても解読されてきた。本稿執筆時点で 30 以上の陸上植物種のゲノム情報が公開されている (<http://www.phytozome.net/>, <http://www.plantgdb.org/>など) ことを考えると、ゼニゴケのゲノム研究は後塵を拝した感が否めない。しかし、オルガネラゲノムを含む広い意味でゲノムを捉えた場合、植物におけるゲノム研究においてゼニゴケはむしろ先陣を切っていたと見こともできる。

1986 年、ゼニゴケ (Ohyama et al. 1986) とタバコ (Shinozaki et al. 1986) の葉緑体ゲノムの全塩基配列が相次いで解読された。それぞれのサイズは約 120 kb と約 160 kb であり、当時既に明らか

になっていたヒトのミトコンドリアゲノムの約 16 kb (Anderson et al. 1981) や入フェージゲノムの約 50 kb (Sanger et al. 1982) と比較しても格段に大きい。葉緑体ゲノム初の解読は、葉緑体をもつ個々の遺伝子ではなく、遺伝情報の全体像に注目した点でいわゆるゲノム研究と同じ視点に立っていたと言える。

1992 年、植物としては初めてゼニゴケでミトコンドリアゲノムの全塩基配列が明らかになり (Oda et al. 1992), ゼニゴケは葉緑体およびミトコンドリア両方のゲノムが解読された初の生物種となった。このように、ゼニゴケでは植物細胞に存在する 3 種のゲノムのうち 2 種が最初に解読されており、ゼニゴケを用いたオルガネラゲノム研究は植物ゲノム研究の「はしり」と位置付けることができる。

2007 年、ゼニゴケがもつ染色体の中では最も小さい Y 染色体 (約 10 Mb) のゲノムが明らかになった (Yamato et al. 2007, 大和勝幸 2009)。これは植物性染色体としては初めて、半数体生物の性染色体としても初めて、Y 染色体としてもヒト (Skaletsky et al. 2003) およびチンパンジー (Kuroki et al. 2006) に次ぐ 3 番目であった。

2008 年、ゼニゴケの「残されたゲノム」(常染色体および X 染色体) の解読が始まった。これは米エネルギー省 Joint Genome Institute (JGI), 豪 Monash 大学の John Bowman ら, 京都大学の河内孝之らをコアとする国際共同研究である (<http://www.jgi.doe.gov/sequencing/why/99191.html>)。現在では、遺伝学研究所の中村保一らも加わり、ゲノム情報基盤の整備に向けて動きが加速している。

本総説では、ゼニゴケのモデル植物としての実験基盤がほぼ確立されていることを踏まえ (河内孝之・石崎公庸 2012), モデル植物としてのゼニゴケゲノムの特徴をゲノムプロジェクトの進捗状況やゲノムリソースとともに紹介する。

## 2. パイロット・クローンから見たゼニゴケゲノム

JGI では、対象ゲノムの基本情報を得るため、大規模シーケンシングを開始する前にパイロットスケールでシーケンシングを行っている。ゼニゴケの場合、雄株の P1 由来人工染色体 (PAC) ライブラリ (Okada et al. 2000) より選んだ 30 クローンについて塩基配列を決定し、ゼニゴケゲノムを評価した。これらのパイロット・クローンはいずれも常染色体に由来し、20 クローンは PAC ライブラリから任意に選ばれて JGI で解析された。残りの 10 クローンについては国内の研究者が各々の興味に基づいて選び、それぞれ分担で解析された。

パイロット・シーケンシングの結果を表 1 に示す。今回解析した PAC クローンのインサートサイズの合計は約 3.3 Mb であり、これは約 280 Mb と見積もられているゲノムサイズ (Okada et al. 2000) の約 1% に相当する。ゼニゴケゲノム DNA の GC 含量は 40% 前後であり、少なくとも今回解析した PAC クローン間では大きなばらつきはなかった。また、シーケンシングやアセンブリングの障害となる大小の反復配列もほとんど見られなかった。レトロトランスポゾンを中心とする転移因子も 1 クローンを除いて少なく、100 kb に 1 個程度の頻度であった。以上の結果より、ゼニゴケゲノムの解読に特段の困難はないと判断された。実際、筆者らも各クローンのショットガン・データをアセンブルしてみたが、多数の転移因子を含む 1 クローンを除いては良好な結果が得られている。

表1 パイロット・シーケンシングのまとめ

Clone	Length (kb)	GC%	Estimated number of genes	Gene density (per 10 kb)	TE* density (per 10 kb)	tRNA gene
pMM24-53F7	133	41.0	13	1.0	2	
pMM23-591A3	48	42.9	3	0.6	0	
pMM23-245C5	96	41.2	6	0.6	0	
pMM23-619A2	129	42.6	7	0.5	1	H(GTG)
pMM23-432E3	66	44.9	6	0.9	0	
pMM23-90H5	118	44.1	9	0.8	1	
pMM23-136B7	110	41.0	4	0.4	3	
pMM23-679E2	117	41.7	6	0.5	3	
pMM24-60A8	87	38.9	4	0.5	3	
pMM23-293A4	170	39.4	12	0.7	3	
pMM23-040-G3	97	41.3	12	1.2	0	
pMM23-065-F6	86	44.3	7	0.8	1	C(GCA)
pMM23-108-D2	118	41.9	10	0.8	1	
pMM23-163-G12	117	42.6	8	0.7	2	
pMM23-241-G5	54	47.1	3	0.6	1	
pMM23-298-A3	104	42.3	5	0.5	2	
pMM23-322-A9	77	38.4	6	0.8	1	
pMM23-493-F4	140	40.6	11	0.8	1	D(GTC)
pMM23-493-H3	131	41.7	12	0.9	2	
pMM23-493-H9	97	42.6	8	0.8	1	
pMM23-494-B9	120	39.0	8	0.7	1	
pMM23-494-D2	85	43.0	8	0.9	1	V(CAC), D(GTC), M(CAT)
pMM23-494-F10	106	41.8	9	0.8	1	
pMM23-494-F11	147	43.0	7	0.5	2	
pMM23-495-F10	119	43.6	9	0.8	0	
pMM23-498-C1	129	43.8	8	0.6	0	
pMM23-498-D12	116	41.7	14	1.2	0	
pMM23-498-F2	111	51.7	0	0.0	many	
pMM23-539-E1	119	40.5	13	1.1	2	
pMM24-013-G6	111	42.6	7	0.6	1	
	3,260	42.4	235	0.7	0.1	

\* transposable element

次に、データベースに登録されているアミノ酸配列に対する類似性検索およびゼニゴケ EST(表2)のマッピングを行い、タンパク質コード領域を推測した。多数の転移因子を含む1クローン以外では複数のタンパク質遺伝子が見いだされ、その密度は10 kb 当たり約0.7であった。これはシロイヌナズナの10 kb 当たり2.3 (TAIR10に基づく)より低い。パイロット・クローンの1つである pMM23-619A2 の遺伝子地図を図1に示すが、遺伝子の分布がやや「まばら」であることがわかる。ゼニゴケの総遺伝子数は明らかではないが、EST データからは18,000~20,000であると推測される。これは、パイロット・クローンのデータから推測される遺伝子密度約0.7/10 kb (=20,000 個/280 Mb) とよく一致する。

表2 EST リソース

ライブラリ	シーケンス法	系統	性別	組織	数
rlwa	dideoxy	Tak-1	♂	葉状体	17,592
rlwb, M01	dideoxy	Tak-1	♂	雄器托 (成熟)	16,130
F01	dideoxy	野生群落	♀	雌器托 (初期)	671
lwc <sup>1)</sup>	dideoxy	Tak-1	♂	葉状体	66,892
lwd <sup>1)</sup>	dideoxy	F <sub>1</sub> (Tak-2/Tak-1)	♂/♀	幼葉状体	66,750
lwe <sup>1)</sup>	dideoxy	Tak-1	♂	葉状体 (暗所)	65,741
lwf <sup>1)</sup>	dideoxy	BC4 <sup>3)</sup>	♀	葉状体 (遠赤色光補光)	66,140
CGGW <sup>2)</sup>	pyro	野生群落	♂/♀	雄器托+雌器托	1,243,241
CGGX <sup>2)</sup>	pyro	野生群落	♀	胞子体+雌器托	976,634
Anth	pyro	Tak-1	♂	雄器托	690,003

- 1) 完全長 c DNA クローンの両末端を決定
- 2) JGI による
- 3) Tak-2 株に Tak-1 株を 4 回戻し交配

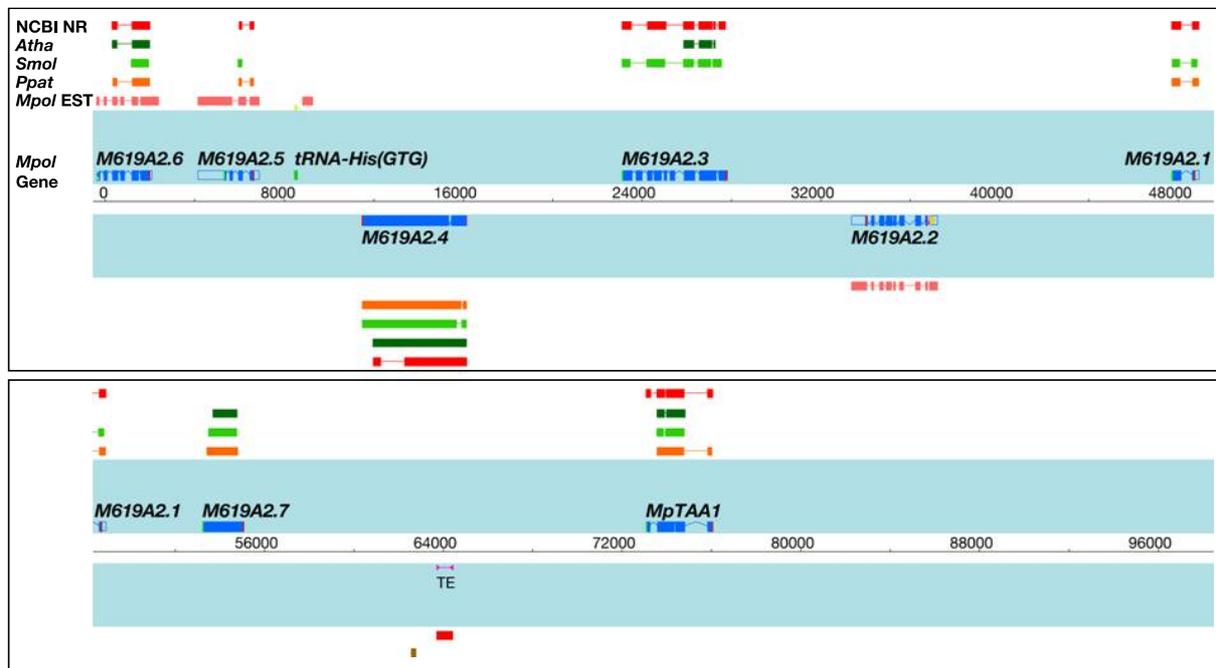


図1 パイロット・シーケンシングに用いられた pMM23-619A2 の概要

数字を付した横線は pMM23-619A2 の配列を示し、上下の水色の領域にあるボックスは推定エクソンを、推定エクソンのうち塗りつぶした部分はコード領域を示す。白色の領域にあるボックスは以下の配列に対する類似領域を示す: NCBI NR, NCBI non-redundant protein sequences; *Atha*, *Smol* および *Ppat*, シロイヌナズナ, イヌカタヒバおよびヒメツリガネゴケの遺伝子モデル; *Mpol* EST, ゼニゴケ EST。

パイロット・クローンのうち、4 クローンで合計 6 個の tRNA 遺伝子が見いだされた。ゼニゴケ核ゲノムに存在する tRNA 遺伝子の詳細については今後の解析が待たれる。また、遺伝子発現調節に関わる miRNA などの低分子 RNA についても、陸上植物で保存されているものが一部見いだされているが (Floyd and Bowman 2004) , 全容は明らかではない。なお、ゼニゴケの rRNA 遺伝子は、他の真核生物同様クラスターを形成しており、常染色体に 9 箇所、X 染色体に 1 箇所存在することが示されている (Fujisawa et al. 2003, Sone et al. 1999) 。

### 3. 遺伝地図

JGI によって提供されるゲノムデータの整理化や、変異体の遺伝子マッピングを行うため、標準系統 Takaragaike-1 株および Kitashirakawa-2 株 (河内孝之・石崎公庸 2012) に見られる多型を利用して遺伝地図を作成した (図 2)。この時、上記の 30 個のパイロット・クローンを含む PAC クローンより作成した多型マーカー 31 個、そしてゼニゴケ EST および遺伝子の配列より作成した dCAPS (derived cleaved amplified polymorphic sequences) および SSR (simple sequence repeats) マーカー 78 個を用いた (友金寛和ら, 未発表データ)。合計 109 個のマーカーは、ゼニゴケの常染色体数と同じである 8 個の連鎖群に収束し、それらの全長は約 900 cM となった。

遺伝地図の精度を上げるため、現在 JGI にて Takaragaike-1 株および Kitashirakawa-2 株を交配して得られた F<sub>1</sub> 集団の大規模シーケンシングが進行中である。さらに、国立遺伝学研究所において、対照系統である Kitashirakawa-2 株の次世代シーケンサによるデータが取得され、後述する JGI のゲノムデータとの比較が進められている。

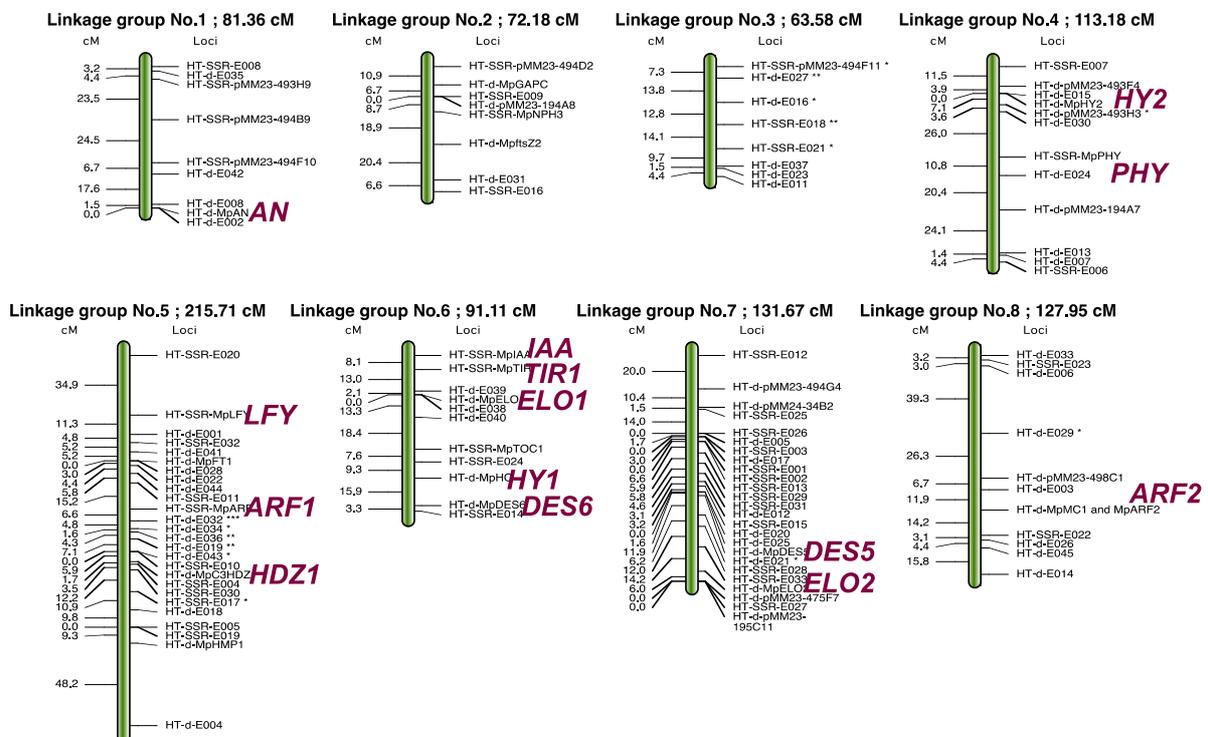


図 2 ゼニゴケの遺伝地図

標準系統 Takaragaike-1 株および Kitashirakawa-2 株に見られる多型を利用した遺伝地図。マーカーが作成されている一部の遺伝子についても地図中に示した。

#### 4. ドラフトゲノム

JGIによる大規模シーケンシングは、主に2種類のアプローチで実施されている。すなわち、サンガー法による Fosmid クローンの末端配列決定、そして次世代シーケンサ Roche GS-FLX による全ゲノムショットガンである。これまでに約 27x のゲノムカバレッジを達成し、2011年12月には暫定アセンブリ ver. 0.6 がコミュニティ内限定でリリースされている。アセンブリ ver. 0.6 におけるコンティグ数は約 8,400 で、その長さの合計は約 200 Mb、すなわちゲノムの約 70% がコンティグによってカバーされていることになる。また、遺伝地図作成に用いられた 109 個のマーカー、およびこれまでに単離している X 染色体連鎖マーカー 9 個の全てもマップすることができた。さらに、JGI で取得した EST の約 90% もマップできたことから、今回得られたアセンブリはゲノムの大半をカバーしていると期待することができる。

完全長 cDNA を暫定アセンブリにマッピングした予備的な解析により、ゼニゴケのタンパク質遺伝子の一般的な構造が見えてきた (表 3)。まず、エキソン-イントロン構造を見ると、遺伝子当たりのエキソン数はシロイヌナズナよりゼニゴケの方が少ない。これに関連して、ゼニゴケのエキソンはシロイヌナズナのものよりやや長い傾向を示している。しかし、筆者らがこれまで扱ってきた遺伝子を見る限り、ゼニゴケの遺伝子におけるイントロン挿入部位は、他の陸上植物遺伝子でも保存されているのが普通である。詳細は不明であるが、ゼニゴケではイントロンをもたない遺伝子の割合が多い可能性もある。一方で、イントロンおよび 5'/3' 非翻訳領域 (UTR) の長さはシロイヌナズナのものより顕著に大きく、その結果ゼニゴケの遺伝子の全長はシロイヌナズナのものより大きくなる傾向にある。これは、ゼニゴケゲノムにおける遺伝子密度がシロイヌナズナゲノムよりも低いことの一因となっている。

一般に、真核生物 mRNA の 5' 側から見て最初の AUG が開始コドンとなり、そこから翻訳が開始される。しかし、ゼニゴケの遺伝子では、他生物種オーソログとの比較から開始コドンであることが強く示唆される ATG の上流に、しばしば複数の ATG が見られる (図 3)。このような UTR-ATG には本来の読み枠にあるものもないものも含まれていることから、ゼニゴケの翻訳装置は正しい開始コドンを選ぶための何らかのしくみをもつと考えられる。現時点では、正しい開始コドン周辺の共通構造を含め、そのしくみは不明である。このことから、ゼニゴケの遺伝子の開始コドンを設定したり、5'UTR を含めた形で他生物種に導入する際には注意が必要である。

表 3 ゼニゴケおよびシロイヌナズナの遺伝子構造の比較

	ゼニゴケ <sup>1)</sup>	シロイヌナズナ <sup>2)</sup>
エキソン数/遺伝子	4.7	5.9
平均エキソン長 (bp)	351	296
平均イントロン長 (bp)	432	165
平均 5' 非翻訳領域長 (bp)	379	152
平均 3' 非翻訳領域長 (bp)	470	237

1) 6,406本の完全長cDNA配列をJGIドラフトゲノムにマップして推定。

2) TAIR10に基づく。

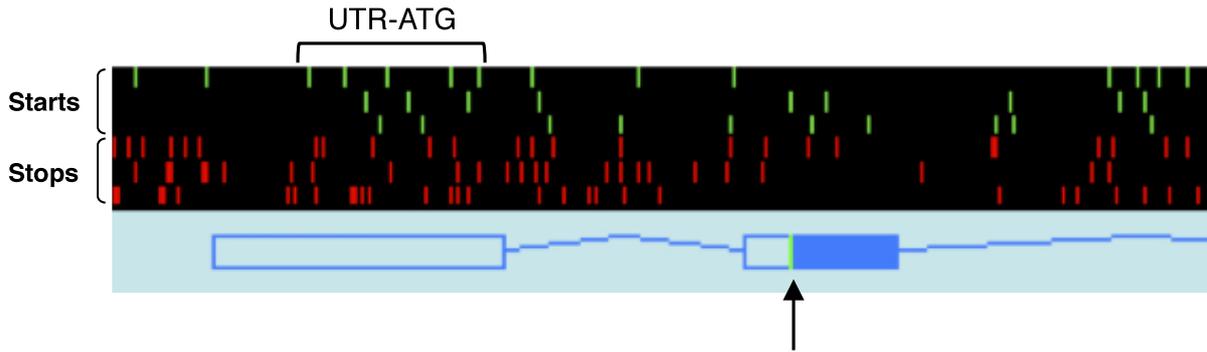


図3 ある遺伝子の5' 構造

この遺伝子の第2エクソンに、他生物種のオーソログとの類似性から推定される開始コドンが存在する（矢印）。しかし、推定開始コドンの上流には10個のATGが存在する。

## 5. 冗長性の低い遺伝子構成

これまでに得られたゼニゴケ EST およびゲノム情報から見てきたことの中で、モデル植物としておそらく最も重要かつ魅力的なものは、遺伝子重複の少なさである。遺伝子重複は生物のもつ遺伝子レパートリーを拡大し、より複雑で多様なしくみを生物に実装させてきた。しかしその反面、配列および機能が類似した複数の遺伝子の存在は、それらの機能解析の大きな障害となる。例えば、植物の主要な光受容体であるフィトクロムは、シロイヌナズナには5分子種存在するが、それぞれ互いに一部異なる機能を分担しつつも、重複的な機能も認められる（図4）。従って、重複する機能については単一変異体では観察しにくく、それを知るためには多重変異体を作成しなくてはならない (Strasser et al. 2010)。しかも、フィトクロムと相互作用するタンパク質の遺伝子の多くが遺伝子ファミリーを形成しているため (Leivar and Quail 2011)、フィトクロムを介したシグナル伝達系は複雑に並列化しており、その解析が困難となっている。このような遺伝子重複は、被子植物の他の遺伝子についても一般的に見られる。

一方、ヒメツリガネゴケは、植物で唯一高効率な相同組換えが可能な実験系であり (Schaefer 2001)、そのゲノムも明らかにされていることから (Rensing et al. 2008)、モデル植物として広く用いられている。しかし、セン類の系統あるいはヒメツリガネゴケでの遺伝子重複がある (Rensing et al. 2007)。例えばフィトクロム遺伝子は被子植物のものとは異なる遺伝子ファミリーを形成し、冗長性が高くなっている（図4）。また、被子植物では単一遺伝子である *LFY* も、ヒメツリガネゴケには2コピー存在する (荒木崇 2012)。そのため、遺伝子機能解析に関しては、基部陸上植物であるヒメツリガネゴケにおいてもシロイヌナズナと同様の問題を抱えていると言える。

これに対し、ゼニゴケに存在するフィトクロムは、被子植物フィトクロム・ファミリーが分岐する以前に分岐したと見られる1分子種のみである（図4）。さらに、フィトクロムを介したシグナル伝達で中心的な役割を果たすと考えられている *PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR* (PIF) は、ゼニゴケでは1分子種しか見つかっておらず、遺伝子破壊すると光応答が異常となる (井上佳祐ら, 未発表データ)。被子植物やヒメツリガネゴケではシグナル伝達や形態形成に関わる遺伝子の多くが遺伝子ファミリーを形成しているが、ゼニゴケゲノムにはその多くが単一遺伝

子として存在しているらしい (表4に一部を示す)。さらに、分裂組織の維持や形態形成に重要な役割を果たす *CLE* 遺伝子は、被子植物では32遺伝子からなる遺伝子ファミリーを形成しているが、ゼニゴケにはそれぞれの系統の基部で分岐したオーソログが1遺伝子ずつ見つかった (澤進一郎 2012)。同様の傾向が、他の制御系遺伝子について報告されている (Sasaki et al. 2007)。これは、単純な体制をもつゼニゴケが陸上植物に共通に見られるしくみを備えつつも、そのしくみを支える遺伝子構成が極めて単純、基本的である可能性を示す。つまり、ゼニゴケをモデルとすることで、被子植物に見られる制御系の機能的重複もしくは並列化による複雑さを回避しつつ、陸上植物に共通する基本的なしくみを解明できる可能性がある。相同組換えによる遺伝子破壊が可能になった現在 (河内孝之・石崎公庸 2012)、遺伝的冗長性の低さは、ゼニゴケのモデル植物としての大きな強みである。

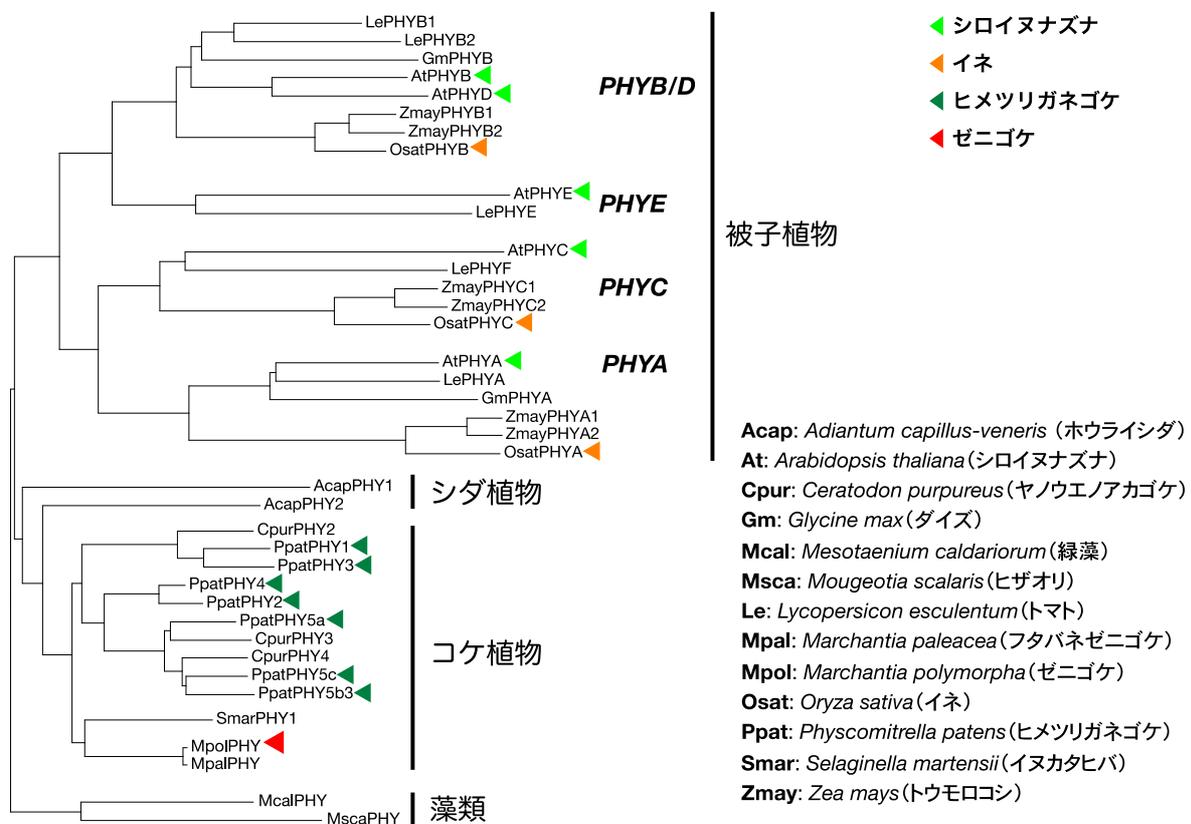


図4 フィトクロム遺伝子の分子系統樹

## 6. 性染色体

ゼニゴケは雌雄異株植物であり、常染色体8本に加え、性染色体として雌株ではX染色体 ( $n = 8 + X$ ), 雄株ではY染色体 ( $n = 8 + Y$ ) をもつ。Y染色体の塩基配列とX染色体の部分配列の比較から、ゼニゴケY染色体も、ヒトやチンパンジーのY染色体と同様に常染色体から分化したと考えられる (Yamato et al. 2007)。Y染色体の遺伝子密度は0.1/10 kb程度であり、常染色体の推定値0.7と比べて明らかに低い。これは、X染色体との組換えが抑制されたことで一部の遺伝子が欠失し、さらにレトロトランスポゾンや反復配列が蓄積したためと考えられる。なお、半数体

表4 ゼニゴケおよび他植物における遺伝子ファミリーの比較

遺伝子	シロイヌナズナ	イヌカタヒバ	ヒメツリガネゴケ	ゼニゴケ
<i>WOX</i>	16	6	3	1
<i>CLE</i>	28	6	4	2
<i>KANADI</i>	4	3	3	1
<i>PIN</i>	8	5	4	4
<i>AUX/LAX</i>	4	2	4	1
<i>ARF</i>	23	7	14	3
<i>AUX/IAA</i>	29	3	2	1
<i>TIR</i>	6	2	4	1
<i>TPL</i>	5	3	2	1
<i>YUCCA</i>	11	3	6	4
<i>TAA</i>	3	1	4	1

(Monash大学のBowman博士らとの共同研究)

においてはX染色体も組換えを起こさないので、Y染色体と同様の傾向（遺伝子の欠失、およびトランスポゾンや反復配列の蓄積）を示すと予測される。

ゼニゴケX染色体の配列情報を得るため、これまでに単離したX染色体連鎖マーカーを用いて、JGIアセンブリ ver. 0.6 より合計 3.9 Mb の配列を抽出した。Y染色体に見いだされた64個の遺伝子のうち、少なくとも20個のホモログがX染色体配列に見いだされた（図5）。これは、ゼニゴケX染色体とY染色体が同じ染色体に由来することを改めて支持している。しかし、それぞれの遺伝子の染色体上での位置関係はほとんど保存されておらず、X染色体とY染色体が分岐して以来、両者は染色体レベルの再編を繰り返してきたと推測される。また、ゼニゴケY染色体には、ヒト (Egydio de Carvalho et al. 2002)、マウス (Lorenzetti et al. 2004) および緑藻クラミドモナス (Ikeda et al. 2007) で鞭毛形成に必要とされる遺伝子や、植物および一部の動物で保存されている雄側受精関連遺伝子 (Hirai et al. 2008, Mori et al. 2006) のホモログなどが存在するが、これらの「雄遺伝子」の痕跡は今の所雌ゲノムに見つかっていない。今後、X染色体の配列が明らかにされれば、Y染色体および常染色体との比較を通して、性決定遺伝子や半数体生物における性染色体の成立過程が明らかになってくるものと期待される。

## 7. 今後の展望

ゼニゴケのゲノムデータは出そろいつつあり、それを利用できる形にして提供するのが急務である。JGIでのアセンブルが終了すれば、速やかにアノテーションを行い、同時にこれまでに蓄積したトランスクリプトームデータや対照系統であるKitashirakawa-2株由来のデータの統合も目指す。JGIでの標準的なデータ公開用ポータルに加え、遺伝学研究所の中村保一博士らと共により使い勝手のよい日本発データベースの構築を計画している。なお、ゲノムデータおよびトランスクリプトームデータの多くは現在未公開であるが、類似性検索のリクエストには個別に対応しているので、興味がある読者は連絡されたい。

現在までに多くの植物種についてそのゲノムが明らかにされてきた。しかし、利用できる情報量が格段に増えたことで、陸上植物に見られる様々な現象を分子や遺伝子に結びつけるプロセスは容易になったのだろうか。ゲノムの多様性や複雑さの方が前面に出てきたために、実は陸上植物ゲノムのなりたちが見えにくくなり、遺伝子レベルでのしくみも見えにくくなってしまっているのではないだろうか。様々なゲノムが出そろってきた今こそ、ゼニゴケゲノムがこの状況を打破するきっかけを与えてくれると著者らは信じている。

### 謝辞

本稿で取り上げたゲノムプロジェクトは、JGI, Monash 大学の John Bowman 博士および Sandra Floyd 博士との国際共同研究である。国内の研究については、文部科学省および学術振興会の科学研究補助金の助成を受けている。パイロット・クローンの解析は、名古屋大学の青木撰之博士、京都大学の荒木崇博士、東京大学の上田貴志博士との共同研究である。完全長 cDNA の解析は、京都大学の福澤秀哉博士およびゲノム特定支援班との共同研究である。データ解析では、遺伝学研究所の長崎英樹博士および中村保一博士より多大なる支援を頂いた。遺伝地図は、京都大学の友金寛和氏によるものである。最後に、本プロジェクトに関わってきた石崎公庸博士を始めとする筆者らの研究室（京都大学および近畿大学）のメンバーに深謝したい。

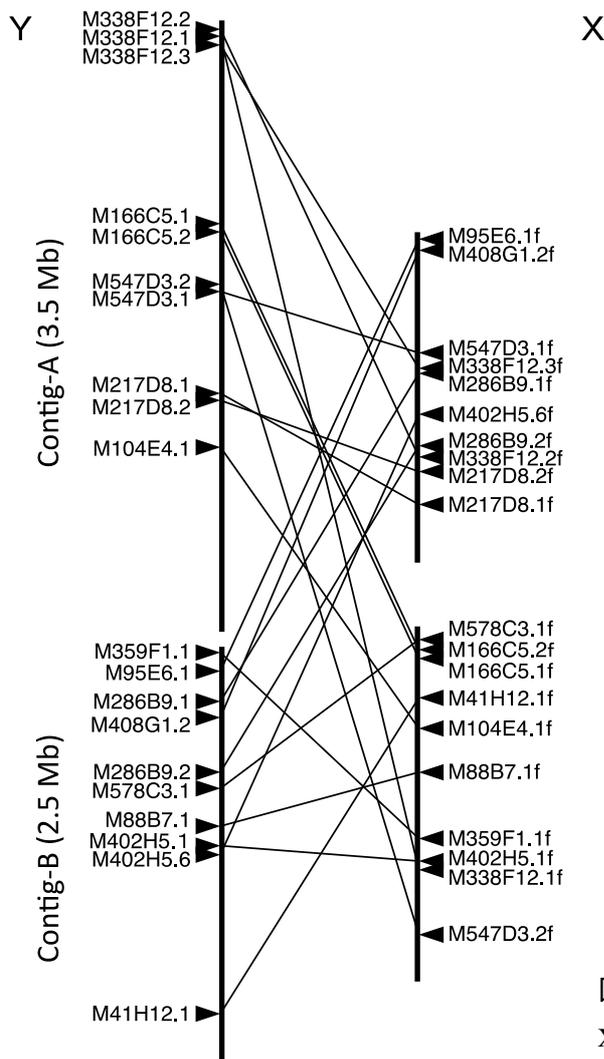


図5 X染色体とY染色体の相同遺伝子の分布  
X染色体とY染色体の対応する遺伝子を直線で結んだ。

## 引用文献

- Anderson, S., Bankier, A.T., Barrell, B.G., de Bruijn, M.H., Coulson, A.R., Drouin, J., Eperon, I.C., Nierlich, D.P., Roe, B.A., Sanger, F., Schreier, P.H., Smith, A.J., Staden, R., & Young, I.G. 1981. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature* 290: 457-465.
- Egydio de Carvalho, C., Tanaka, H., Iguchi, N., Ventela, S., Nojima, H., & Nishimune, Y. 2002. Molecular cloning and characterization of a complementary DNA encoding sperm tail protein SHIPPO 1. *Biol. Reprod.* 66: 785-795.
- Floyd, S.K., & Bowman, J.L. 2004. Gene regulation: Ancient microRNA target sequences in plants. *Nature* 428: 485-486.
- Fujisawa, M., Nakayama, S., Nishio, T., Fujishita, M., Hayashi, K., Ishizaki, K., Kajikawa, M., Yamato, K.T., Fukuzawa, H., & Ohyama, K. 2003. Evolution of ribosomal DNA unit on the X chromosome independent of autosomal units in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Chromosome Res.* 11: 695-703.
- Hirai, M., Arai, M., Mori, T., Miyagishima, S.Y., Kawai, S., Kita, K., Kuroiwa, T., Terenius, O., & Matsuoka, H. 2008. Male fertility of malaria parasites is determined by GCS1, a plant-type reproduction factor. *Curr. Biol.* 18: 607-613.
- Ikeda, K., Ikeda, T., Morikawa, K., & Kamiya, R. 2007. Axonemal localization of Chlamydomonas PACRG, a homologue of the human Parkin-coregulated gene product. *Cell Motility and the Cytoskeleton* 64: 814-821.
- International Rice Genome Sequencing Project 2005. The map-based sequence of the rice genome. *Nature* 436: 793-800.
- Kuroki, Y., Toyoda, A., Noguchi, H., Taylor, T.D., Itoh, T., Kim, D.S., Kim, D.W., Choi, S.H., Kim, I.C., Choi, H.H., Kim, Y.S., Satta, Y., Saitou, N., Yamada, T., Morishita, S., Hattori, M., Sakaki, Y., Park, H.S., & Fujiyama, A. 2006. Comparative analysis of chimpanzee and human Y chromosomes unveils complex evolutionary pathway. *Nat. Genet.* 38: 158-167.
- Leivar, P., & Quail, P.H. 2011. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends in Plant Science* 16: 19-28.
- Lorenzetti, D., Bishop, C.E., Justice, & M.J. 2004. Deletion of the Parkin coregulated gene causes male sterility in the *quaking*<sup>viable</sup> mouse mutant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 8402-8407.
- Mori, T., Kuroiwa, H., Higashiyama, T., & Kuroiwa, T. 2006. GENERATIVE CELL SPECIFIC 1 is essential for angiosperm fertilization. *Nature Cell Biol.* 8: 64-71.
- Oda, K., Yamato, K., Ohta, E., Nakamura, Y., Takemura, M., Nozato, N., Akashi, K., Kanegae, T., Ogura, Y., Kohchi, T., et al. 1992. Gene organization deduced from the complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* mitochondrial DNA. A primitive form of plant mitochondrial genome. *J. Mol. Biol.* 223: 1-7.
- Ohayama, K., Fukuzawa, H., Kohchi, T., Shirai, H., Sano, T., Sano, S., Umesono, K., Shiki, K., Takeuchi, M., Chang, Z., Aota, S., Inokuchi, H., & Ozeki, H. 1986. Chloroplast gene organization deduced from complete sequence of liverwort, *Marchantia polymorpha* chloroplast DNA. *Nature* 322: 572-574.
- Okada, S., Fujisawa, M., Sone, T., Nakayama, S., Nishiyama, R., Takenaka, M., Yamaoka, S., Sakaida, M.,

- Kono, K., Takahama, M., Yamato, K.T., Fukuzawa, H., Brennicke, A., & Ohyama, K. 2000. Construction of male and female PAC genomic libraries suitable for identification of Y-chromosome-specific clones from the liverwort, *Marchantia polymorpha*. *Plant J.* 24: 421-428.
- Rensing, S.A., Ick, J., Fawcett, J.A., Lang, D., Zimmer, A., De Peer, Y.V., & Reski, R. 2007. An ancient genome duplication contributed to the abundance of metabolic genes in the moss *Physcomitrella patens*. *BMC Evol. Biol.* 7:
- Rensing, S.A., Lang, D., Zimmer, A.D., Terry, A., Salamov, A., Shapiro, H., Nishiyama, T., Perroud, P.F., Lindquist, E.A., Kamisugi, Y., Tanahashi, T., Sakakibara, K., Fujita, T., Oishi, K., Shin-I, T., Kuroki, Y., Toyoda, A., Suzuki, Y., Hashimoto, S., Yamaguchi, K., Sugano, S., Kohara, Y., Fujiyama, A., Anterola, A., Aoki, S., Ashton, N., Barbazuk, W.B., Barker, E., Bennetzen, J.L., Blankenship, R., Cho, S.H., Dutcher, S.K., Estelle, M., Fawcett, J.A., Gundlach, H., Hanada, K., Heyl, A., Hicks, K.A., Hughes, J., Lohr, M., Mayer, K., Melkozernov, A., Murata, T., Nelson, D.R., Pils, B., Prigge, M., Reiss, B., Renner, T., Rombauts, S., Rushton, P.J., Sanderfoot, A., Schween, G., Shiu, S.H., Stueber, K., Theodoulou, F.L., Tu, H., Van de Peer, Y., Verrier, P.J., Waters, E., Wood, A., Yang, L.X., Cove, D., Cuming, A.C., Hasebe, M., Lucas, S., Mishler, B.D., Reski, R., Grigoriev, I.V., Quatrano, R.S., & Boore, J.L. 2008. The *Physcomitrella* genome reveals evolutionary insights into the conquest of land by plants. *Science* 319: 64-69.
- Sanger, F., Coulson, A.R., Hong, G.F., Hill, D.F., & Peterse, G.B. 1982. Nucleotide sequence of bacteriophage  $\lambda$  DNA. *J. Mol. Biol.* 162: 729-773.
- Sasaki, G., Katoh, K., Hirose, N., Suga, H., Kuma, K., Miyata, T., & Su, Z.H. 2007. Multiple receptor-like kinase cDNAs from liverwort *Marchantia polymorpha* and two charophycean green algae, *Closterium ehrenbergii* and *Nitella axillaris*: Extensive gene duplications and gene shufflings in the early evolution of streptophytes. *Gene* 401: 135-144.
- Schaefer, D.G. 2001. Gene targeting in *Physcomitrella patens*. *Current Opinion in Plant Biology* 4: 143-150.
- Shinozaki, K., Ohme, M., Tanaka, M., Wakasugi, T., Hayashida, N., Matsubayashi, T., Zaita, N., Chunwongse, J., Obokata, J., Yamaguchishinozaki, K., Ohto, C., Torazawa, K., Meng, B.Y., Sugita, M., Deno, H., Kamogashira, T., Yamada, K., Kusuda, J., Takaiwa, F., Kato, A., Tohdoh, N., Shimada, H., & Sugiura, M. 1986. The Complete Nucleotide-Sequence of the Tobacco Chloroplast Genome - Its Gene Organization and Expression. *EMBO J.* 5: 2043-2049.
- Skaletsky, H., Kuroda-Kawaguchi, T., Minx, P.J., Cordum, H.S., Hillier, L., Brown, L.G., Repping, S., Pyntikova, T., Ali, J., Bieri, T., Chinwalla, A., Delehaunty, A., Delehaunty, K., Du, H., Fewell, G., Fulton, L., Fulton, R., Graves, T., Hou, S.F., Latrielle, P., Leonard, S., Mardis, E., Maupin, R., McPherson, J., Miner, T., Nash, W., Nguyen, C., Ozersky, P., Pepin, K., Rock, S., Rohlfling, T., Scott, K., Schultz, B., Strong, C., Tin-Wollam, A., Yang, S.P., Waterston, R.H., Wilson, R.K., Rozen, S., & Page, D.C. 2003. The male-specific region of the human Y chromosome is a mosaic of discrete sequence classes. *Nature* 423: 825-837.
- Sone, T., Fujisawa, M., Takenaka, M., Nakagawa, S., Yamaoka, S., Sakaida, M., Nishiyama, R., Yamato, K.T., Ohmido, N., Fukui, K., Fukuzawa, H., & Ohyama, K. 1999. Bryophyte 5S rDNA was inserted into 45S rDNA repeat units after the divergence from higher land plants. *Plant Mol. Biol.* 41: 679-685.

- Strasser, B., Sanchez-Lamas, M., Yanovsky, M.J., Casal, J.J., & Cerdan, P.D. 2010. Arabidopsis thaliana life without phytochromes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 107: 4776-4781.
- The Arabidopsis Genome Initiative 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant Arabidopsis thaliana. *Nature* 408: 796-815.
- Yamato, K.T., Ishizaki, K., Fujisawa, M., Okada, S., Nakayama, S., Fujishita, M., Bando, H., Yodoya, K., Hayashi, K., Bando, T., Hasumi, A., Nishio, T., Sakata, R., Yamamoto, M., Yamaki, A., Kajikawa, M., Yamano, T., Nishide, T., Choi, S.H., Shimizu-Ueda, Y., Hanajiri, T., Sakaida, M., Kono, K., Takenaka, M., Yamaoka, S., Kuriyama, C., Kohzu, Y., Nishida, H., Brennicke, A., Shin-i, T., Kohara, Y., Kohchi, T., Fukuzawa, H., & Ohya, K. 2007. Gene organization of the liverwort Y chromosome reveals distinct sex chromosome evolution in a haploid system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 6472-6477.
- 河内孝之・石崎公庸 2012. 古くて新しいモデル植物としての苔類ゼニゴケの特徴. *BSJ Review* 3: 58-70.
- 荒木崇 2012. 植物固有の転写因子 LEAFY とゼニゴケの有性生殖. *BSJ Review* 3: 134-158.
- 大和勝幸 2009. 極小 Y 染色体—コケの性染色体に印された♂♀の設計図. *遺伝* 63: 36-41.
- 澤進一郎・本田紘章・田畑亮 2012. *MpCLE1* 遺伝子の機能解析. *BSJ Review* 3: 129-133.