

현생 기저 피자식물에 대한 끝나지 않는 논쟁

김상태*

성신여자대학교 생명과학대학부, 기초과학연구소

Endless debates on the extant basal-most angiosperm

Sangtae Kim*

School of Biological Sciences and Chemistry and Basic Science Research Institute, Sungshin Women's University, Seoul 136-742, Korea

(Received 1 February 2010 : Accepted 19 March 2010)

적 요: 한 분류군의 진화의 역사를 파악하기 위해서는 분류군 내에서 가장 먼저 분지한 군(기저군)을 알아 내는 것이 중요하다. 피자식물의 계통과 진화를 이해하고자 많은 식물학자들은 형태적 연구와 화석적 증거에 의해 현존하는 피자식물들 중 가장 먼저 분지하여 다른 모든 피자식물들과 자매군을 형성하는 분류군을 파악하려고 노력해 왔다. 최근 분자계통학의 기술적 발달과 자료의 축적으로 현생 기저 피자식물군에 대한 객관적 증거들이 제시되고 있다. 여전히 논쟁의 여지는 있지만, 대부분의 식물계통학자들은 1) 다수의 유전자들의 계통분석적 접근, 2) 복제된 두 유전자군의 계통수 네트워크 형성법, 3) 유전자의 구조적 접근 등의 분자적 증거에 의해 현생 기저 피자식물이 뉴칼레도니아에 자생하는 1과 1속 1종 식물인 *Amborella trichopoda* Baill. 임에 동의하고 있다. 그러나 또 다른 가능성으로 Nymphaeaceae (수련과)와 *A. trichopoda*가 하나의 분계조를 형성하고 형성된 분계조가 다른 모든 피자식물의 자매군임을 지지하는 증거들도 일부 제시되어 현생 기저 피자식물에 대한 논쟁은 계속되고 있다. 현대 분자생물학적인 신기술의 발달은 대량의 분자적 자료를 제공하고 있어 이들 논쟁 해결의 실마리를 제공해 주고 있고, 진화적 모델식물로서의 *Amborella* 전체 유전체의 염기서열 결정과 이에 대한 파생연구는 Darwin이 지독하게 풀리지 않는 미스터리라 표현한 피자식물의 기원과 분화에 대한 해답을 제시해 줄 수 있을 것으로 기대된다.

주요어: 기저 피자식물, *Amborella*, Amborellaceae, 진화적 모델식물, 유전체 결정

ABSTRACT: Recognizing a basal group in a taxon is one of the most important factors involved in understanding the evolutionary history of that group of life. Many botanists have suggested a sister to all other angiosperms to understand the origin and rapid diversification of angiosperms based on morphological and fossil evidence. Recent technical advances in molecular biology and the accumulation of molecular phylogenetic data have provided evidence of the extant basal-most angiosperm which is a sister to all other angiosperms. Although it is still arguable, most plant taxonomists agree that *Amborella trichopoda* Baill., a species (monotypic genus and monotypic family) distributed in New Caledonia, is a sister to all other extant angiosperms based on evidence from the following molecular approaches: 1) classical phylogenetic analyses based on multiple genes (or DNA regions), 2) analyses of a tree network of duplicated gene families, and 3) gene-structural evidence. As an alternative hypothesis with relatively minor evidence, some researchers have also suggested that *Amborella* and Nymphaeaceae form a clade that is a sister to all other angiosperms. Debate regarding the basal-most angiosperms is still ongoing and is currently one of the hot issues in plant evolutionary biology. We expect that sequencing of the whole genome of *Amborella* as an evolutionary model plant and subsequent studies based on this genome sequence will provide information regarding the origin and rapid diversification of angiosperms, which is Darwin's so called abominable mystery.

Keywords: basal angiosperm, *Amborella*, Amborellaceae, evolutionary model plant, genome sequencing

*Author for correspondence: amborella@sungshin.ac.kr

왜 “기저군”에 주목하는가?

지구가 탄생한 후 생명체의 진화에 있어서 일어난 가장 급격한 변화들 중 하나가 피자식물의 출현과 이들의 급격한 진화이다. 이에 대하여 Charles Darwin은 그의 식물학자 친구인 Sir Joseph Dalton Hooker에게 쓴 편지에서 이를 “지독하게 풀리지 않는 불가사의(abominable mystery)”라고 표현한 바 있는데(Darwin, 1903), 그것은 그가 고민하였던 피자식물의 기원과 진화를 추정 할 수 있는 증거들이 거의 없었기 때문이다. 피자식물에 대한 최초의 화석 기록은 백악기 초기인 약 1억3,000만년 전이라고 보고된 바 있고 (Friis et al., 2006), 이들의 주요 계통들은 1억3천 만년~9천 만년 전에 형성되어(Labandeira et al., 1994; Crane et al., 1995), 1억년~7천 만년 전에 지상을 급격히 우점 했다고 생각되며 (Barrett and Willis, 2001), 화석 및 분자계통학적 연구 결과들은 이러한 폭발적 진화양상을 잘 반영하고 있다(Crane et al., 1995; Magallón et al., 2005). 현재 지구상에는 약 250,000종의 피자식물이 보고되어있고, 실체는 약 400,000 종이 존재하리라 추정된다(Soltis et al., 2008).

한 분류군의 진화의 역사를 파악하기 위해서 많은 학자들은 그 분류군 내에서 가장 먼저 분지한 그룹(a sister to all other members)에 대하여 파악하고자 노력한다. 그것은 우리가 시간여행을 하지 않는 한 오래 전에 존재했던 공동조상에 대하여 직접 조사할 방법은 없고, 대신 현존하는 생물들 중 가장 먼저 분지하여 원시적 특성을 많이 간직한 그룹을 파악 함으로써 그 분류군의 공동조상의 형질들 즉 원시적 형질들에 대한 추론이 가능하기 때문이다. 예를 들면, Darwin이 말한 피자식물의 기원과 급격한 다양화에 대한 의문을 풀기 위해서는 피자식물의 공동조상의 형태적, 유전적 형질 상태를 이해해야 하고, 이를 위한 우리의 가능한 접근법은 현생 피자식물들 중 공동조상으로부터 다른 전체 피자식물들과 가장 먼저 분지된 그룹을 파악하여 이에 대한 형태적, 기능적, 유전적, 유전체적 연구 등 다양한 접근의 연구를 하고, 이를 나자식물 및 다른 피자식물들과 비교하는 것일 것이다(Soltis et al., 2008).

생물의 진화를 논할 때 특정 분류군에 대하여 “basal”이라는 용어를 사용하는데(예: basal angiosperm), 이를 직역하면 “기저(의)”가 되지만, 통상적으로 “원시(적인)”라고 더 많이 번역 되고 있는 실정이다(예: 원시 피자식물). 기저군 또는 원시군(basal group)은 엄밀하게 말하면 특정 분류군에 대하여 과거에 존재했던 공동조상을 의미하지만, 현존하는 생물 중 가장 먼저 분지하여 원시적인 특징을 유지하고 있는 군이라는 의미로도 흔히 사용되고 있다. 피자식물에 대한 본 총설에서는 이러한 혼란을 피하고 그 의미를 더욱 정확히 하고자 전자에 대해서는 “기저 피자식물”, 후자에 대하여 “현생 기저 피자식물”이라는 용어로 구분하여 사용하고자 한다.

최근 유전자 염기서열 결정기술과 분석기술의 발달로

피자식물의 계통에 대한 분자계통학적 정보들이 급격하게 축적되고 있다. 이로서 피자식물 및 피자식물 내부의 단계통군들의 기원과 분화를 추론하는데 가장 중요한 요소인 각 분류군 내의 기저군과 이들의 자매군(sister group)들 또한 점점 명확해지고 있다. 지금까지 축적된 분자계통학적 결과들(Soltis et al., 1999; Qiu et al., 1999; Soltis, D. E. et al., 2000, 2003; Kim et al., 2004a; Moore et al., 2007 등)을 종합하면 (Fig. 1), 피자식물군 내에 단자엽식물(monocots), 진정쌍자엽식물(eudicots), 핵심진정쌍자엽식물(core-eudicots) 등의 주요 단계통군(monophyletic group)이 인식되고 있다. 여전히 많은 논란이 있는 부분이 있지만, 현재까지 다른 전체 피자식물의 기저군으로 가장 가능성 있는 현생 식물은 뉴칼레도니아에 분포하는 1과 1속 1종의 식물인 *Amborella trichopoda* Baill. 이다(이것은 본 총설의 주제로 이후 계속 논의됨). *Amborella* 다음으로는 *Nymphaeaceae* (수련과)가, 그 다음으로는 우리나라에 자생하는 붓순나무와 오미자를 포함하는 그룹인 *Austrobaileales* 식물들이 일련의 grade를 이룬다(Fig. 1). 그 다음으로 *Canellales*, *Piperales* (후추목), *Magnoliales* (목련목), *Laurales* (녹나무목)가 포함된 *magnoliids*와, *Chloranthaceae* (홀아비꽃대과), 단자엽식물군, *Ceratophyllum* (붕어마름속), 그리고 진정쌍자엽식물군이 거의 동시(매우 짧은 마디를 형성하며)에 분지하여 이들간의 유연관계가 모호하였는데, 최근 전체 엽록체 유전체 자료에 의한 연구(Moore et al., 2007)는 *Chloranthaceae*가 *magnoliid*식물들의 자매군임을 그리고 *Ceratophyllum*이 진정쌍자엽식물의 자매군임을 명확히 하였다(Fig. 1). 단자엽식물군 내에서의 기저군은 *Acorus* (창포속) 이었으며(Soltis, D. E., et al., 2000), 진정쌍자엽식물 내에서는 *Ranunculales* (미나리아재비목)가 가장 먼저 분지하였고(Kim et al., 2004a), *Ranunculales*의 기부에는 *Euptelea*가, 핵심진정쌍자엽류의 기부에는 *Gunnera*가 위치하였다(Fig. 1.; Soltis, et al., 2003). 최근 새롭게 밝혀진 피자식물의 분자계통 연구의 가장 놀라운 결과들 중 하나는 *Hydatellaceae*의 계통적 위치이다. *Hydatellaceae*는 호주 등지에 서식하는 식물로 지금까지의 모든 전통적 피자식물 분류에서 단자엽식물군에 속하고 있다(예, Takhtajan, 1997; Cronquist, 1981). 하지만 최근 수행된 연구는 *Hydatellaceae*가 *Nymphaeaceae*와 자매군을 형성하는 현생 기저 피자식물들 중 하나임을 강력히 지지하는 결과를 보여 주었다 (Fig. 1; Saarela et al., 2007; Friedman, 2008).

이렇게 피자식물의 주요 계통과 이들에 대한 기저군 및 자매군이 명확해 짐으로써 피자식물의 형질 진화에 대한 견해도 많은 영향을 미치게 되었다. 예를 들면, 피자식물 전체의 목본/초본 생육형에 대한 형질진화를 재구성함에 있어서 미나리아재비목에 속한 목본성인 *Euptelea*의 목 내 위치에 따라 피자식물 진화의 backbone을 이루는 형질상태가 달라지게 된다. Kim et al. (2004a)은 미나리아재비목의 기부에는 *Euptelea*가 위치함을 밝혀 피자식물 진화의 근간은 목본성 식물로부터 초본성 식물로 여러 차례에 걸쳐

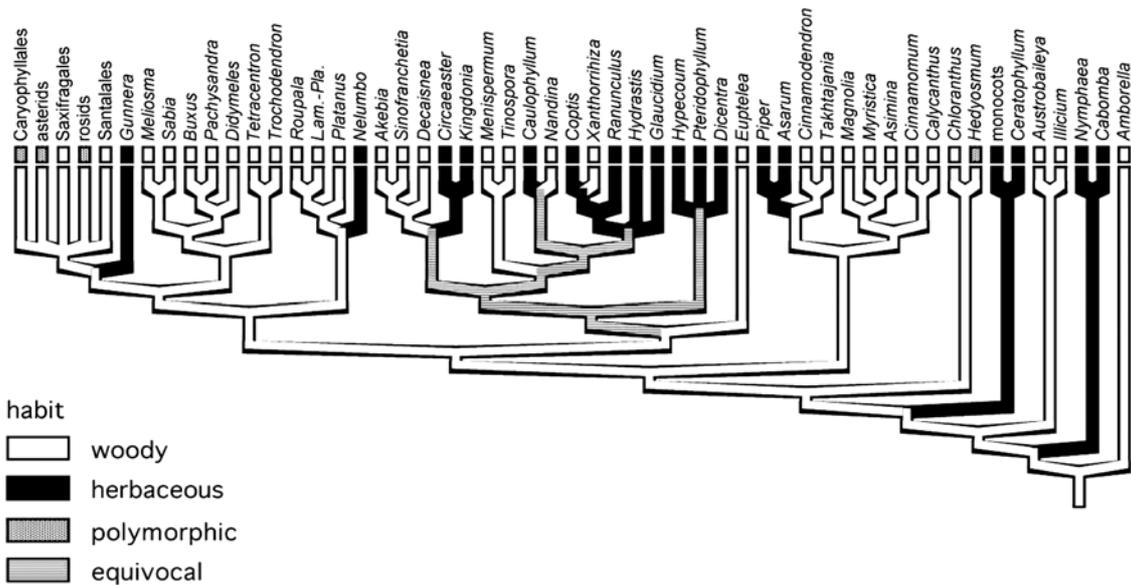


Fig. 2. MacClade reconstruction of the evolution of plant habit (data from Kim et al., 2004a). Lam.-Pla, *Lambertia-Placospermum*.

각각 진화했음을 보여주었다(Fig. 2).

유전자 발현 연구에서도 분류군 내의 기저군과 자매군들의 명확한 관계 인식이 있어야만 이들 결과의 진화적 해석이 가능하다. B-class MADS-box 유전자인 *PISTILLATA* (*PI*)는 핵심진정쌍자엽류인 애기장대에 있어서 꽃잎(꽃의 각 부분들 중 밖으로부터 두 번째 원을 이루는 구조)과 수술(세 번째 원을 이루는 구조)의 형태발생을 결정하는 유전자들인데(Coen and Meyerowitz, 1991), 이들의 발현정보는 계통정보와 합쳐진 진화적 해석의 좋은 예다. 피자식물 대표적 계통을 대변하는 다양한 꽃들로부터 *PI*의 정관계 유전자들(orthologs)이 밝혀졌고, 꽃의 각 부분에 있어서 이들 유전자들의 발현이 각각 조사되었다(Kim et al., 2005). 이들 유전자의 발현 정보를 계통진화적으로 분석한 결과에서 피자식물의 공동조상에서는 *PI*가 꽃 전체(꽃받침, 꽃잎, 수술, 암술)에서 발현되고, *Amborella*와 *Nuphar* (*Nymphaeaceae*)가 다른 피자식물들과 분지된 이후에 암술에서의 발현이 없어지고, 핵심진정쌍자엽류의 공동조상에서 꽃받침에서의 발현이 사라져 결과적으로 현생 핵심진정쌍자엽류에 있어서 *PI*는 꽃잎과 수술에서 제한된 발현양상을 보이게 됨을 설명하고 있다(Fig. 3; Kim et al., 2005). 이는 피자식물의 정확한 계통과약을 통해 각 분류군의 기저군과 자매군이 명확해 짐으로서 가능한 일이었다.

기저 피자식물에 대한 형태학적 논쟁

식물분류학의 역사에 있어서 분류체계가 자연분류(natural classification)에서 진화를 바탕으로 한 계통분류(phylogenetic classification)로 바뀌는 시기부터 학자들은 피자식물의 원시형에 대한 추론과 함께 현생 기저 피자식

물을 제시하였다. Engler는 *Syllabus der Pflanzenfamilien* (Engler, 1964)에서 쌍자엽식물을 단자엽식물 앞에 배열하였고, 유이화서(catkin = ament inflorescence)를 갖는 유이화서군(amentiferae group; 화서축이 연하여 늘어지며, 단성화로 구성된 화서를 갖는 분류군; 자작나무과, 참나무과, 가래나무과 등)을 쌍자엽식물의 가장 앞에 위치시켰다. 이러한 개념은 꽃잎이 없는 “단순한” 유이화서군 식물들이 “원시적”인 형질을 유지하고 있는 것이라는 철학을 갖는 Engler 학파를 형성하게 된다. Engler 학파에서는 화관이 없는 단성화를 원시적 꽃으로 인식했고, 바람에 의한 수분을 원시적인 수분기작으로 인식하였다. 그러나 현대의 분자계통학적 증거들이 나오기 시작하기 이전에도 유이화서군은 더 이상 계통분류의 단위가 될 수 없는 이질적인 집단이라는 것이 널리 받아들여지게 되는데, 이것은 단순함이 퇴화(reduction)의 결과로 해석될 수 있었기 때문이었다.

Bessey의 분류체계(Bessey, 1915)로 대변되는 Bessey 학파에서는 “ranalian complex”를 가장 원시적인 피자식물의 형태로 취급하였는데, 이들은 양성화를 갖고, 꽃의 각 부분에 있어서 독립된 같은 모양의 많은 수의 부분들이 나선상 배열을 하는 특징을 갖는다. 또한 원시적인 수분방법이 곤충에 의한 수분이라 생각하였다. 이러한 생각으로 Bessey는 그의 선인장형 분류체계 그림에서 목련과와 미나리아재비과를 포함한 Ranales를 가장 하부의 중앙에 배열시키고 이를 가장 원시적 피자식물 그룹으로 인식하였다.

Bessey의 생각을 이어받아 러시아 식물학자인 Takhtajan은 영어로 번역되어 널리 알려진 그의 저서 “Die Evolution oder Angiospermen” (1959)에서 피자식물을 단계분류군으로 인식하고 목련을 포함한 목련목 식물을 피자식물의 가장 기부에 위치시켰는데, 다만 Bessey의 Ranales에 속했었던 미나리아

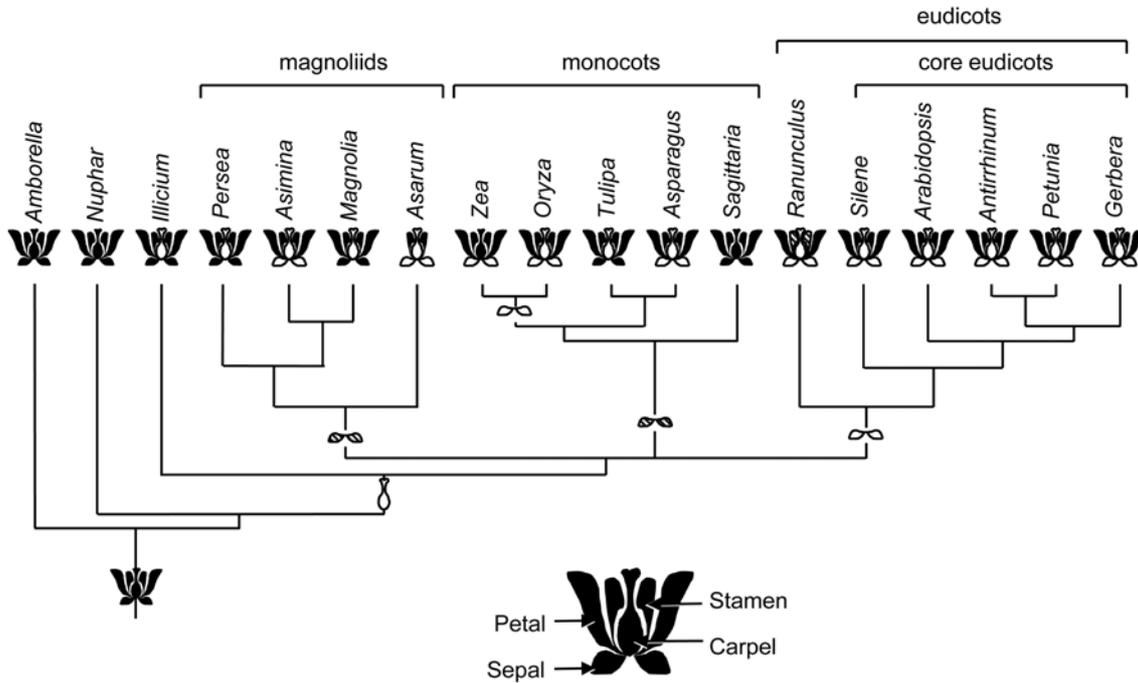


Fig. 3. Evolution of gene expression pattern of *PI* homolog genes in angiosperms (data from Kim et al., 2005). The icon indicates the flower and character states are indicated for each floral part: Black colored floral parts represent ‘strongly expressed’ genes; open floral parts indicate that the genes are ‘not expressed/weakly expressed’. Dashed organs in the nodes indicate ‘equivocal’ status, and those in the terminals indicate ‘uncertain (contain both character states)’ status. Sympleisomorphic character states are indicated at each node. In *Asarum*, petals are absent.

아재비목은 같이 Ranales에 속해 있던 목련목 보다 발달한 군으로 보았다. 미국의 식물학자인 Cronquist 또한 Bessey의 생각에 근본을 두고, Takhtajan의 분류체계를 수용하여 변형시키고 정교화 하였는데, 마찬가지로 목련목(그의 체계에서는 목련아강에 해당)을 가장 원시적 피자식물군으로 취급하였다(1980, 1997). Takhtajan과 Cronquist의 분류체계는 근래에 전 세계적으로 가장 널리 받아들여져 오면서 목련목(특히 목련과) 식물이 원시적 피자식물이라는 개념을 널리 전파하는데 기여하였다.

근래의 형태학적 연구로서 피자식물의 원시적 형질에 대하여 목련과 식물이 갖는 형질 이외의 또 다른 견해도 제시되었는데, 1) 대포자엽과 소포자엽이 형태적으로 매우 비슷한 점, 2) 심피와 수술이 단면성(unifacial)인 점, 3) 오랜 진화의 역사를 반영하는 것으로 생각되는 많은 염색체 수, 4) 나자식물에서 볼 수 있는 도관이 없는 목부의 특징으로 몇몇 학자들은 한때 Winteraceae를 원시적인 형질들을 많이 유지하고 있는 현생 기저 피자식물로 주장하기도 하였다(Ehrendorfer et al., 1968). 또한 모두 딱정벌레에 의해 수분되는 목련과 식물과 Winteraceae의 *Drymis*를 비교할 때 목련과 식물에서 딱정벌레를 유인하는 보다 많은 기능적 변화들이 일어났다고 생각하여 Winteraceae의 형질들이 보다 원시적이라고 주장하기도 하였다(Gottsberger, 1974).

현존하는 피자식물의 형태연구에 의한 형질의 진화방

향에 대한 논쟁 외중에 *Archaeanthus linnenbergeri* Dilcher and Crane 화석의 발견(Dilcher and Crane, 1984)은 현생 기저 피자식물로서의 목련의 위치를 확고히 해 주는 계기가 되었다. 이 화석은 미국 Kansas 주 Russell County에 있는 Dakota 지층에서 발견되었는데, 중생대 백악기의 Cenomanian 초기에서 Albian 말기의 지층으로 추정되고(Dilcher and Crane, 1984), 이들 지층의 정확한 연대는 9천7백 만년 전으로 알려져 왔으나 최근 수정되어 지금으로부터 약 1억 2백 만년 전으로 추정되고 있다(David Dilcher, pers. Comm.). 이 화석은 과실과 잎의 형태가 현존하는 목련과 식물과 매우 유사하여 그 당시까지 “magnoliid floral theory”로 알려진 피자식물의 원형(archetype)과 밀접하게 연관되어 있다고 제시되었다. *Archaeanthus*는 생식구조로 보아 다른 화석 피자식물들에 비해 가장 먼저 나타났다고 생각되지는 않았지만 피자식물 진화 초기에 목련과 유사한 식물이 존재하였다는 사실을 명확히 보여주었다(Dilcher and Crane, 1984).

피자식물의 기원을 밝힐 중요한 화석으로 백악기 초기(1억 천 5백 만 년-1억 2천 5백 만 년 전)의 화석으로 매우 작은 수련과 식물인 *Microvictoria*가 보고되어 피자식물의 기원이 수생식물이 아니었을까 하는 논의가 있었다(Friis et al., 2001). 최근에는 지금까지 알려진 것들 중 가장 오래된 피자식물의 화석으로 여겨지는 *Archaeofructus liaoningensis*와 *A. sinensis*는 중국 Liaoning의 Yixian 지층에서 잇달아 발견되었는데(Sun

et al., 1998; Sun et al., 2002), 이 지층은 약 1억 2천 5백 만년 전에 형성된 것이다. *A. sinensis*는 수술과 폐쇄된 심피 내에 종자를 갖고 있으나, 꽃잎과 꽃받침이고, 초본성으로 보이며, 어류 화석과 함께 발견되고 있다. 나자식물과 피자식물의 포함한 분자계통학적 자료와 *A. sinensis*를 포함한 형태적 자료를 결합한 분자분석에서는 *Archaeofructus*는 전체 피자식물의 기부에 위치하였고, *Archaeofructus*+피자식물은 나자식물과 자매군을 형성하였는데, 이는 *Archaeofructus*가 지금까지 발견된 화석종들 중 현존하는 피자식물들과 가장 유연관계가 가깝다는 것을 보여주었다(Sun et al., 2002). 이것이 사실이라면 피자식물의 조상형이 목본성이 아니라 초본성이고, 또한 수생식물일 수 있다는 가능성을 제시하고 있지만 이러한 견해에 대해서 여러 학자들간의 합의는 아직 이루어지지 않고 있다.

현생 기저 피자식물에 대한 분자적 접근

현생 기저 피자식물에 대한 추론은 대부분 현존하는 생물에 대한 비교형태학적 연구와 화석연구에 의한 것이었는데, 최근 급격히 발달한 분자계통학적 방법들은 보다 객관적인 증거들을 제시하고 있다. 아래와 같은 세가지 방법으로 현생 기저 피자식물의 추론에 대한 분자적 접근이 이루어 졌다.

일반적인 분자계통학적 접근

최근 20여 년 동안 분자계통학(molecular phylogenetics)은 디지털화된 객관적인 수많은 형질들을 제공하였고, 이들 연구로 얻어진 결과의 축적은 피자식물의 계통과 분류에 대한 이해를 급격히 변화시켜왔다. 염기서열 분석에 의한 분자계통학 도입 초기에 시도된 단일 유전자(또는 DNA 구간)에 대한 분석은(예를 들면 핵의 ITS, 엽록체의 *rbcL*) 전통적인 피자식물의 계통에 대한 추론에 대하여 객관적인 자료를 제시한 시도였다. 하지만 단 하나의 유전자(또는 DNA 구간)가 갖는 유용형질(informative character)들의 부족 또는 적은 분류군의 수에 의해 잘못된 또는 불충분한 계통 유연관계를 제시하기도 하였다.

Chase et al. (1994)은 피자식물을 대표하는 약 500종에 대하여 엽록체의 *rbcL*유전자를 분석하여 최초로 분자계통학적 방법에 의한 피자식물의 주요 계통의 유연관계들을 보여주었다. 이 분석의 결과 피자식물의 기본적 분류가 자엽의 수로 구분되는 것이 아니라 화분의 발아구의 수(한 개 또는 세 개)와 관계 있으며, Doyle and Hotton (1991)이 제시한 세 개의 발아구를 갖는 진정쌍자엽류(eudicots)가 분자계통학적으로 잘 지지됨을 보여주었다. 또한 피자식물의 기부에는 *Ceratophyllum* (붕어마름속)이 위치하여 다른 모든 피자식물과 자매군을 형성하였지만, 수행된 다양한 분석에서(여러 가지 데이터 셋과 다른 옵션들) 전부 동일한 결과를 보여주지는 못했고, 얻어진 분계조(clade)에 대한 통계적 지지도 산출 분석도 미흡하였다.

이 후, 이와는 독립적으로 Soltis et al. (1997)은 핵 유전체

의 18S rDNA 염기서열에 의한 분석을 수행하였다. 이 연구에서는 *Illicium* (붓순나무속)/*Schisandra* (오미자속)/*Austrobaileya*와 *Amborella*가 다른 모든 피자식물의 기부에 일렬의 grade를 형성하였고, 마찬가지로 이들의 관계는 매우 낮은 분계조 지지 값을 나타내었지만(50% 이하의 parsimony jackknife 값), 현생 기저 피자식물로서 *Illicium*, *Schisandra*, *Austrobaileya*, *Amborella*의 가능성을 제시하고 있다.

현생 기저 피자식물을 찾기 위한 분자계통학적 접근에 있어서 계통수가 분해되지 않거나 통계적 지지를 받지 못하는 계통수의 문제를 극복하고자 보다 많은 유전자들을 포함한 통합분석이 경쟁적으로 진행되었다. 이에 대해 높은 통계적 지지값을 갖는 명확한 결과들이 1999년 10월에 Science 지(Mathews and Donoghue, 1999)와 11월에 Nature 지의 연속된 두 개의 논문(Qiu et al., 1999; Soltis et al., 1999)으로 가장 먼저 발표되었는데, 현생 기저 피자식물은 *Amborella*였고, 이는 기저 피자식물의 인식에 대한 큰 전환점이 되었다.

중복된 유전자군들의 계통수 네트워크 분석

되도록 많은 유전자와 피자식물의 주요 계통을 모두 포함하는 샘플들에 의한 엄밀한 계통분석적 접근과는 별도로 중복된 유전자군들에 대한 계통수 네트워크 분석은 또 다른 방향에서 현생 기저 피자식물의 의문에 대한 접근을 가능하게 하였다. Mathews and Donoghue (1999)는 모든 피자식물에서 중복이 일어난 phytochrome 유전자들(*PHYA*와 *PHYC*)을 이용하여 각각의 유전자군이 형성한 계통수를 외군을 설정하는 대신 서로 연결시켜(서로가 서로의 외군이 됨) 두 유전자군 간의 네트워크를 형성하였다. 이 결과는 네트워크 상에서 한 분류군에 대한 *PHYA*와 *PHYC*유전자간의 거리가 가장 짧은 분류군이 다른 모든 피자식물로부터 가장 먼저 분지한 분류군임을 제시하였고, 그 분류군은 *Amborella* 였다. 이러한 방법은 계통분석을 위한 외군의 설정에 대한 문제점을 해결해 주어 Qiu et al. (1999)과 Soltis et al. (1999)에 의한 일반적 계통분석의 방법에 의한 결과와는 독립적인 방법으로 피자식물 진화에 있어서의 *Amborella*의 위치와 중요성을 확인해 주었다.

피자식물의 기원 이전에 중복이 일어난 또 다른 유전자군의 연구(Kim et al., 2004b)에 있어서도 Mathews and Donoghue (1999)와 같은 방법의 분석을 통해 동일한 결과를 보여 주었다. 꽃의 꽃잎과 수술 형성에 관여하는 B-class 유전자들은 피자식물 기원 이전에 단일 유전자가 중복되어 *PISTILLATA* (*PI*)와 *APETALA3* (*AP3*) 유전자군을 이루고 있는데(Soltis et al., 2002), Kim et al. (2004b)은 그때까지 알려져 있는 모든 B-class 유전자들과 피자식물의 주요 계통에서 새로 검출해 낸 103개의 B-class 유전자들에 대한 계통 분석을 실시하였다(Fig. 4). 그 결과, 중복이 일어난 두 유전자군을 연결시켜주는 중앙으로부터 가장 가까운 곳에 *Amborella*의 *PI*와 *AP3*가 위치하였다(Kim et al., 2004b).

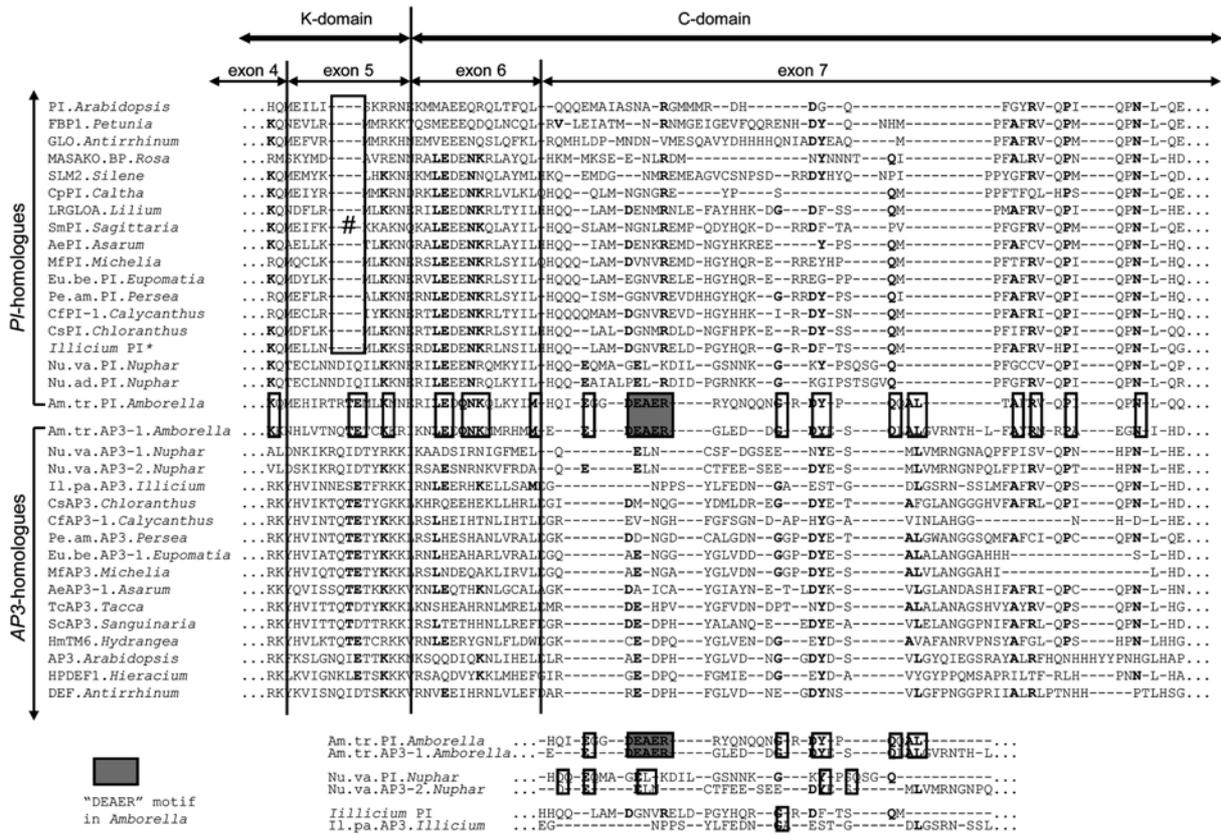


Fig. 5. Amino acid alignment of AP3 and PI of *Amborella* (Am.tr.AP3 and Am.tr.PI) show several shared amino acid strings, including a prominent “DEAER motif” (gray box) in exon 7, the most variable part of the gene. Shared amino acid residues between Am.tr.AP3 and Am.tr.PI (hollow boxes) are highlighted in bold. “#” indicates a four-amino acid deletion found in exon 5 of all PI-homologs except *Amborella* and *Nuphar*. PI and AP3 of *Amborella*, *Nuphar* (Nymphaeaceae), and *Illicium* (Austrobaileyales), respectively, are compared in detail at the bottom of the figure. The figure is modified from Kim et al. (2004b).

심피를 갖고, 형태적으로는 완벽한 수술이지만 불염성인 가 수술을 갖는다(Fig. 6B). 수술에서는 많은 수술을 갖는데, 약과 화사가 다소 구분되지 않고, 심피가 퇴화된 작은 돌기가 관찰된다(Fig. 6C). 종자는 작은 배와 많은 배유를 갖는다(Floyd and Friedman, 2001; Judd et al., 2008).

*Amborella*는 Baillon (1869)에 의해 최초로 발표되었다. 그는 *Amborella*를 Monimiaceae (Laurales)에 위치시켰는데, *Amborella*의 수술이 *Hedycarya*와 매우 유사하였기 때문이었고, 이후 Bentham and Hooker (1880), Pax (1889), Perkins and Gilg (1901), Perkins (1925) 등이 그의 견해를 따랐다. *Amborella*의 암꽃은 Bailey and Swamy (1948)에 의해 보고되기 전까지 알려지지 않았었고, 이들은 *Amborella*가 도관이 없는 목부를 갖는다는 사실도 보고하였다. 이들의 제시에 따라 Pichon (1948)은 *Amborella*를 Laurales의 독립된 과인 Amborellaceae로 승격시켰다. 이후 *Amborella*가 독립된 새로운 과라는 것은 Money et al. (1952)에 의한 Monimiaceae의 자세한 형태적 연구에 의해서 다시 지지되었고, 이들은 hippocrepiform의 보강세포(sclereid)들을 갖고 화분의 형태가

유사한 점으로 *Amborella*가 Monimiaceae와 가까운 분류군임을 제시하였다.

Takhtajan (1966)은 무도관성 목부를 피자식물의 원시적 형질상태로 생각하였다. 그는 Magnoliales를 가장 오래된 목으로 취급하였는데, 무도관성 분류군인 Winteraceae의 형태로부터 나머지 Magnoliales가 방사진화했으며, Laurales는 이들 Magnoliales의 무도관성 무리로부터 발달하였다고 기술하여 결과적으로 *Amborella*를 Laurales의 가장 기부에 위치시켰다. 이러한 견해는 Cronquist (1981)에 의해서도 지지되었다.

*Amborella*가 현생 기저 피자식물로 대두되기 이전에도 많은 형태적 연구가 이루어졌지만, 최근에는 새롭게 *Amborella*의 형태, 해부학적 연구들이 다시 이루어지면서 현생 기저 식물로서의 *Amborella*의 형태의 진화적 의미의 재해석과 다른 피자식물과의 비교연구가 활발하게 이루어지고 있다(Poslusznay and Tomlinson, 2003; Buzgo et al., 2004a and 2004b). 꽃의 형태적 연구에서는 완전히 닫히지 않고 분비물질로 막혀있는 심피구조와, 포와 화피, 수술과 암술의 형

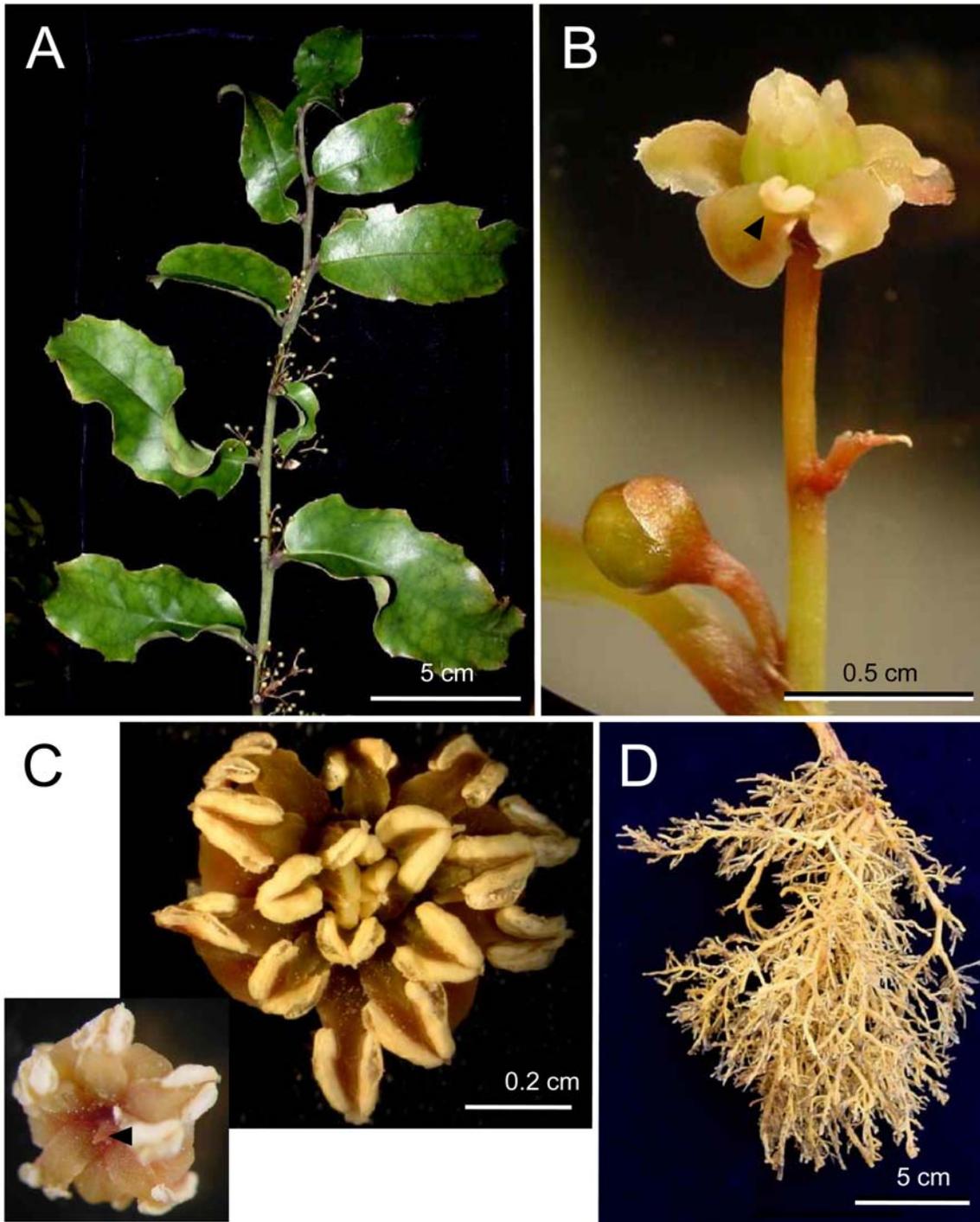


Fig. 6. *Amborella trichopoda* Baill., a putative sister to all other angiosperms. A, A twig with determinate axillary inflorescence. B, Female flower with staminodes (◄). C, Male flower; note degenerated carpels (◄) in the fully opened flower (small picture). D, Roots.

태적 연속성이 다시 주목 받고 있고(Buzgo et al., 2004a), 발생해부학적 연구에서는 다른 전체 피자식물들에 비해 *Amborella*가 특별한 구조의 암배우체, 즉 다른 전체 피자식물이 두 개의 조세포를 갖는 반면 *Amborella*는 세 개의 조

세포를 갖는다는 사실이 새롭게 밝혀져 이는 피자식물의 초기 진화에 있어서 다양한 발생학적 시도와 발생적 불안정성이 있었다는 가설을 지지하는 결과였다(Friedman, 2008).

*Amborella*는 자용이주식물로 보고되어 있지만(Takhtajan,

1966; Cronquist, 1981), 수 년 간에 걸친 온실에서 재배로 같은 개체가 수 그루에서 암 그루로의 암수 전환이 일어남이 관찰되었다(Buzgo et al., 2004b). *Amborella*는 현재 뉴칼레도니아의 자생지 이외에 하와이의 National Tropical Botanical Garden, University of California, Santa Cruz, University of Florida Dept. of Botany, Tokyo Botanical Garden 등의 극히 일부 기관의 온실에만 식재되어 있으며, 이것들은 전세계의 피자식물 진화계통분야 연구의 재료로 제공되어지고 있다.

현생 기저 피자식물에 대한 계속되는 논쟁

*Amboerlla*가 분자적 증거에 의해 현생 기저 피자식물로서 처음 제시된 이후(Mathews and Donoghue, 1999; Qiu et al., 1999; Soltis et al., 1999) 여러 학자들은 동시 다발적으로 더 많은 분류군/데이터를 첨가하거나 또는 새로운 자료분석 방법을 이용하여 이를 검증하였다. Parkinson et al. (1999)은 51 분류군을 대상으로 mtSSU rDNA, *cox1*, *rps2*, *rbcL*, 그리고 nuclear SSU rDNA를 분석하였는데, Maximum Parsimony (MP) bootstrap, Maximum Likelihood (ML) bootstrap, MP decay 값이 각각 89, 94, d9로 *Amborella*가 기저 피자식물이라는 것을 강력히 지지하는 결과를 보였다.

같은 시기에 이루어진 Savolainen et al. (2000)의 연구는 357 분류군에 대하여 *atpB*와 *rbcL*를 분석하였는데, Chase et al. (1994)에서의 결과와 마찬가지로 *Ceratophyllum*이 나머지 피자식물에 대한 자매군을 형성하였다. 그러나 *psbA* 유전자를 독자적으로 분석했을 때에는 *Amborella*, *Nymphaeaceae*, *Illiciaceae*/*Schisandraceae*가 일렬의 grade를 형성하면서 피자식물의 기부에 위치하였다. 하지만 두 분석에 있어서 모두 자매군 형성을 지지하는 bootstrap 값은 모두 50% 이하였다(Savolainen et al., 2000). Soltis, D. E. et al. (2000)의 연구는 560 분류군에 대한 *atpB*, *rbcL*, 그리고 18S rDNA를 분석하였는데, *Amborella*가 가장 기부에 위치하였고, MP jackknife 값은 65%로 비교적 낮은 수치였다.

위와 같이 계통수 상에서 *Amborella*가 가장 먼저 분지하였음을 지지하는 통계적 지지도 (bootstrap 값 등)는 MP 분석의 몇몇 경우에 있어서 70%이하로 나타났다. 이를 검증하기 위하여 여러 가지 새로운 분석기술이 도입되기도 하였는데, 예를 들어 Soltis, P. S. et al. (2000)은 Mishler (Mishler, 1994; Mishler et al., 1998)가 개발한 분획화법(compartmentalization)을 시도한 바 있으며, 이 방법에 의한 분석 결과 *Amborella*가 현생 기저 피자식물임을 지지하는 bootstrap 값이 70% 이상으로 향상되었다.

Qiu et al. (2000, 2005)은 105종의 대표적 피자식물에 대하여 미토콘드리아 유전체의 *atp1*과 *matR*, 엽록체 유전체의 *atpB*와 *rbcL*, 핵유전체의 18S rDNA를 통합 분석하였는데(정렬된 길이는 8,733 bp), 비교적 높은 통계적 지지도로(MP bootstrap 값은 88%, jackknife 값은 89%) *Amborella*가 다른 전체 피자식물의 자매군임을 보여주었다. Graham and

Olmstead (2000)는 *Amborella*와 *Nymphaeaceae*를 제외한 선별된 19 분류군에 대한 선행된 연구에서 얻어진 3개의 엽록체 유전자 염기서열과 함께 14개의 천천히 진화하는 엽록체 유전체를 새롭게 추가하여 17개 유전자들을 통합분석 하였는데, *Illicium* (붓순나무속)이 나머지 피자식물들의 자매군이였다. 여기에 *Amborella*와 *Nymphaeaceae*의 기존의 자료만을 첨가하여 분석하였더니, 65%의 MP bootstrap 값으로 *Amborella*가 나머지 피자식물들과 자매군임을 지지하였다.

이들 통합분석들과는 별도로 새롭게 제시된 단일 유전자(*matK*; Hilu et al., 2003) 또는 noncoding DNA 구역(*trnT-trnF*; Borsch et al., 2003)의 분석은 각각 비교적 높은 통계적 지지도로 *Amborella*를 지지하고 있다. *matK* 연구의 MP 방법으로는 *Amborella*가, Bayesian Inference (BI) 방법으로는 *Amborella*+*Nymphaeaceae*가 각각 다른 모든 피자식물들의 자매군이였지만, *Amborella*+*Nymphaeaceae*에 대한 posterior probability는 0.42로 매우 낮았다(Hilu et al., 2003). *trnT-trnF* noncoding spacer에서는 가장 먼저 분지된 *Amborella*가 99% bootstrap 값으로 강력히 지지되었다(Borsch et al., 2003).

Barkman et al. (2000)은 여섯 유전자들로부터 계통적 잡음이 제거된 통합분석(noise-reduced NJ tree)을 통하여 *Amborella*+*Nymphaeaceae*가 전체 피자식물의 기부에 위치함이 강력히 지지되는 분석결과(99%의 bootstrap 값)를 얻어 이로서 기저 피자식물에 대한 또 다른 견해가 대두되었다(Fig. 1B).

피자식물의 기부 분류군이 *Amborella* 혼자인지 또는 *Amborella*+*Nymphaeaceae*인지를 검증하고자 Zanis et al. (2002)은 1) 16 분류군에 대하여 11개의 유전자들의 동일한 데이터 셋으로 MP, ML, Bayesian 분석을 하여 비교하였고, 2) 일부 유전자들로 104개의 분류군을 분석하고, 3) 여러 가지 다른 외군 설정을 통해 분석하였다. 그 결과 *Amborella*+*Nymphaeaceae*를 부정하지는 못했지만 대부분의 경우 *Amborella*가 독자적으로 피자식물의 기부에 위치하는 경우가 더 많았다.

결론적으로 엽록체, 미토콘드리아, 그리고 핵에 존재하는 다수의 유전자들을 이용한 이들 대부분의 연구 결과는 거의 모두 공통적으로 *Amborella*가 가장 기부에 위치하며, 그 다음에 *Nymphaeaceae*, *Austrobaileyales*가 피자식물의 기부에 일렬의 grade를 형성하는 결과를 보여주지만(Fig. 1A; Parkinson et al., 1999; Qiu et al., 1999; Soltis et al., 1999 등), *Amborella*가 *Nymphaeaceae*와 하나의 분계조를 형성하여 전체 피자식물의 기부에 위치하는 가설(Fig. 1B) 또한 몇몇 연구에서 지지되어(Barkman et al., 2000; Graham and Olmstead 2000 등) 이에 대한 갑론을박이 현재까지 지속되고 있다.

이러한 논쟁 외중에 *Amborella*와 *Nymphaea*의 전체 엽록체 유전체가 결정되어 그때 까지 전체 엽록체 유전체가 결정된 13개의 육상식물과 함께 유전체수준의 분석이 가능하게 되었다(Goremykin et al., 2003, 2004). 그 결과는 놀랍게도 전체 피자식물이 Eichler (1883) 이래 고전적으로 받아들여온 분류군인 쌍자엽 식물들과 단자엽 식물들로 명확히

구분되었고(즉 단자엽 식물들이 피자식물의 기부에 위치함), *Amborella*는 피자식물의 기부에 위치하지 않았을 뿐 아니라 쌍자엽 식물의 기부에조차 위치하지 않았다. 이 연구에서 여러 가지 다양한 분석방법에 의해 도출된 모든 계통수들은 모두 같은 결과를 보였고, 이러한 관계를 지지하는 bootstrap 값들도 매우 높았다. 이 연구는 자료의 크기 면에서 그 때까지의 연구들과 비교할 수 없는 많은 염기서열 자료의 분석으로서 그 결과는 식물 계통학계에 큰 파장을 일으켰다. 하지만 이 결과는 전형적인 긴가지친화현상(Felsenstein, 1978)에 의한 오류임이 제기되면서 즉시 반박되었다(Soltis et al., 2004; Stefanović et al., 2004). 이 분석은 비록 막대한 자료에 의한 분석이었지만 포함된 분류군 수가 매우 적었고 특히 분석에 포함된 세 개의 단자엽 식물 분류군들(*Zea*, *Triticum*, *Oryza*)이 모두 빠른 진화가 일어난 벼과 식물들로서 계통수 상에서 매우 긴 가지를 형성하고 있었다. 이를 증명하기 위해 Soltis and Soltis (2004)는 벼과 이외의 단자엽 식물인 *Oncidium*을 분석에 첨가하여 세 개의 벼과 식물 분류군들이 형성하는 긴 가지를 끊는 분석을 수행하였다. 그 결과 *Amborella*는 전체 피자식물의 기부에 위치하였으며, 그 위에 모든 단자엽 식물들은 하나의 분계조를 이루었다. 이후 Stefanović et al. (2004)은 단자엽 식물군의 기부 분류군인 *Acorus* 자료를 첨가하여 동일한 결과를 얻었다.

신기술에 의한 유전체적 접근

분류군의 수를 증가시킴으로써 긴가지친화현상에 의한 왜곡을 줄이고, 되도록 많은 유전자 구간을 통합 분석하여 불충분한 자료에 의한 불완전계통정렬(incomplete lineage sorting) 효과를 줄이고자 하는 노력은 최근까지 계속되고 있다. 특히 염기서열 결정에 있어서 신기술의 개발(Margulies et al., 2005)은 피자식물 계통추론 및 기저 피자식물의 논쟁을 빠른 시간 내에 종식시킬 것으로 기대되었으며, 엽록체 전체 유전체 결정에 이들 신기술이 적용되고 있다. 획기적인 기술적 도약은 454 Life Science사에서 개발된 방법으로(현재 Roche사가 인수), 이것은 1) 미세한 방울 내에서 모든 PCR 반응을 수행할 수 있는 emulsion PCR, 2) DNA가 합성되면서 발하는 형광을 이용한 (sequencing-by-synthesis) 염기서열 결정법인 pyrosequencing, 3) 광섬유들을 평행하게 붙여 가공한 plate의 미세구멍에서 모든 반응을 가능하게 하는 pico-titer plate 기술이 결합한 것이고, 상용화된 기계인 GS-20 시스템에는 반응당 20 Kb의 염기서열을 얻을 수 있다. 현재 새로이 업그레이드된 시스템(GS-FLX Titanium)에서는 반응 당 400~600Mb의 염기서열을 얻을 수 있고, 여러 경쟁사들의 비슷한 개념의 염기서열 결정 시스템들은 한번에 각각 4 Gb~10 Gb의 염기서열을 결정하고 있다. 또한 하나의 반응에 여러 개의 시료를 섞어서 분석할 수 있는 multiplex 기술이 도입되었는데, 예를 들면 엽록체 유전체의 길이를 평균 150Kb로 가정하면 유전체 당 50X의 염기를 얻을 경우

400 Mb를 얻을 수 있는 시스템에서 이론적으로 50개 이상의 엽록체 유전체들을 단 한번의 반응으로 결정할 수 있다. 이들 신기술에 의한 염기서열 결정 속도는 하루가 다르게 가속화 되어가고 있고, 멀지 않은 시기에 전체 핵 유전체를 통한 계통학적 연구도 가능하리라 예상된다.

피자식물 전반에 대한 계통분석을 위해 각각의 분류군에 대한 엽록체 전체 유전체들이 지속적으로 결정되어 왔고, 최근 두 그룹의 연구가 동시에 발표되었다(Moore et al., 2007; Jansen et al., 2007). Jansen et al. (2007)은 지난 10여 년 간 고전적 엽록체 유전체 결정방법인 BAC cloning 후 sequence walking에 의해 지속적으로 얻어진 64개 엽록체 유전체에 의한 분석을 실시하였다. 그런데, Moore et al. (2007)은 이와는 별개로 새로운 염기서열 결정 기술(Margulies et al., 2005)을 적용하여 신속히 얻은 유전체들을 포함한 45개의 엽록체 유전체를 분석하였다. 이들 두 연구에서 모두 *Amborella*는 전체 피자식물의 기부에 위치하여 현생 기저 피자식물로서의 위치를 다시 확고히 하게 되었다. 그러나 가장 최근에는 엽록체 유전체 전체 자료의 분석에 있어서 비계통적 노이즈 제거에 대한 새로운 견해가 제기되어, 이에 따른 새로운 계통분석으로는 *Amborella* 단독으로 보다는 *Amborella+Nymphaeaceae*가 나머지 피자식물들에 대한 자매군임이 지지되고 있어(Goremykin et al., 2009), 여전히 이에 대한 논쟁은 지속되고 있다.

Amborella 유전체: 피자식물 연구에 대한 진화적 참고서

유전체에 대한 연구는 현재 진화학, 계통학, 형태학, 생리학, 유전학, 발생학, 생태학 등 생물학 전반에 지대한 영향을 미치고 있고, 각 분야를 연결하는 연결고리가 되고 있다. *Arabidopsis* (애기장대)와 벼의 유전체 결정 프로젝트(<http://arabidopsis.org>; <http://rad.dna.affrc.go.jp>; Arabidopsis Genome Initiative, 2000; IRGSP, 2005) 이후 완료된 유전체 연구에 대한 중요성이 부각되어 모델 식물들을 중심으로한 주요 피자식물들에 대한 유전체 결정사업들이 연이어 진행되고 있다. 최근까지 *Populus* (포플러나무; Tuskan et al., 2006; <http://ornl.gov/sci/ipgc>; http://genome.jgi-psf.org/Poptr1_1), *Vitis* (포도; Jaillon et al., 2007; The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization, 2007; <http://vitaceae.org>; http://genoscope.cns.fr/externe/English/Projects/Projet_ML), *papaya* (*Carica papaya* L.; <http://asgpb.mhpc.hawaii.edu/papaya/>; Ming et al., 2008)의 유전체 결정이 완료되어 보고 되었고, *Zea* (옥수수), *Sorghum* (수수), *Brachypodium* (야생잔디), 콩(*Glysin*), *Medicago* (자주개자리속), *Lotus* (별노랑이속), *Mimulus* (물파리아재비속), 토마토(*Lycopersicon*) 등이 진행 중에 있어 이들은 피자식물 전체의 비교유전체 연구를 위한 좋은 샘플들로서의 역할을 하고 있다. 하지만 최근 밝혀진 피자식물의 상세한 계통을 고려할 때(Fig. 1) 위의 모든 분류군들은 형태

적으로 매우 일정한 피자식물 내의 두 개의 큰 그룹인 단자엽식물군과 진정쌍자엽식물군에 속한다. 그러므로 전체 피자식물의 가장 최근의 공동조상(most recent common ancestor; MRCA)의 형질상태를 이해하기 위해서는 유전체가 이미 보고된 또는 염기서열 결정이 진행중인 이들 분류군들 만으로는 불충분하다. 최초의 피자식물에서는 꽃과 열매가 나타났고, 많은 양의 물을 운반할 수 있는 도관, 발생의 각 단계를 조절하는 특수화된 유전자 등 많은 새로운 변화들이 일어났다(예를 들면, Soltis et al., 2002; 2005; Williams and Friedman 2002). 이러한 많은 새로운 변화가 일어난 피자식물의 폭발적 진화의 유전적 기초를 이해하기 위해서는 기저 피자식물을 대변하는 새로운 모델식물에 대한 유전체 연구가 절실한 실정이다.

여전히 기저 피자식물에 대한 논란이 존재하지만, 현재 가장 가능성이 높은 분류군은 *Amborella*로 받아들여지고 있으며, *Amborella*에 대한 유전체 결정은 피자식물의 폭발적 진화라는 의문에 대한 접근뿐 아니라 전체 피자식물의 비교유전체학적 연구의 기초를 제공하게 될 것이다. *Amborella*의 염색체 숫자는 $2n=26$ 으로 Stebbins et al. (1950)은 배수화가 일어난 상태라고 생각하였지만, 최근 *Amborella* Expressed Sequencing Tag (EST)들의 K_s 분석에 의하면 배수화가 일어나지 않은 상태임을 제시하고 있다(Cui et al., 2006). 비교적 많은 염색체 수를 갖고 있음에도 불구하고 *Amborella*의 유전체 크기는 870 Mb 정도로 *Arabidopsis*의 5.5배 정도 밖에 되지 않는다.

지금까지 *Amborella*의 유전체는 미국 NSF에서 740만불의 연구비를 지원받은 The Floral Genome Project (FGP; <http://fgp.bio.psu.edu/>; Soltis et al. 2002, Albert et al., 2005)의 결과 및 후속 연구를 통하여 일부 결정 되었지만 본격적인 유전체 염기서열 결정은 아직 시도 되지 않고 있다. FGP에서는 여러 조직으로부터 cDNA library를 제작하였고, 약 20,000개의 Sanger EST들 및 약 800,000개의 454 EST들, BAC, fosmid, small-insert plasmid genomic library들이 구축되어 있다(<http://fgp.bio.psu.edu/>).

*Arabidopsis*는 지금까지 가장 많이 연구되고 있는 피자식물의 유전적, 기능적 모델 식물이지만, *Amborella*는 피자식물의 비교유전체적 연구를 통괄하기 위한 궁극적인 진화적 모델식물이다(Soltis et al., 2008). 그것은 *Amborella*의 유전체와 이에 대한 파생연구가 피자식물의 유전적, 기증적, 형태적, 생리적 중요한 특징들의 기원과 분화에 대한 해답을 제시해 줄 수 있을 것으로 기대되기 때문이다. 그러므로 *Amborella*의 유전체에 대한 집중적인 연구가 하루빨리 이루어지길 기대한다.

사 사

본인에게 *Amborella*에 대한 여러 가지 연구를 할 수 있는 기회를 주신 U. of Florida의 Dr. Douglas E. Soltis와 Dr. Pamela S. Soltis에게 진심으로 감사드립니다.

인용문헌

- Arabidopsis Genome Initiative. 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature 408: 796-815.
- Albert, V. A., D. E. Soltis, J. E. Carlson, W. G. Farmerie, P. K. Wall, D. C. Ilut, T. M. Solow, L. A. Mueller, L. L. Landherr, Y. Hu, M. Buzgo, S. Kim, M-J. Yoo, M. W. Frohlich, R. Perl-Treves, S. E. Schlarbaum, B. J. Bliss, X. Zhang, S. D. Tanksley, D. G. Oppenheimer, P. S. Soltis, H. Ma, C. W. dePamphilis and J. H. Leebens-Mack. 2005. Floral gene resources from basal angiosperms for comparative genomics research. BMC Plant Biol. 5: 1-15.
- Bailey, I. W. and B. G. L. Swamy. 1948. *Amborella trichopoda* Baill.: a new morphological type of vesselless dicotyledons. J. Arnold Arb. 29: 245-254.
- Baillon, H. 1869. Histoire des Plantes. Vol. I. L. Hachette and Cie, Paris, London, Leipzig.
- Barkman, T. J., G. Chenery, J. R. McNeal, J. Lyons-Weile, W. J. Ellisens, G. Moore, A. D. Wolfe and C. W. dePamphilis. 2000. Independent and combined analyses of sequences from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97: 13166-13171.
- Barrett, P. M. and K. J. Willis. 2001. Did dinosaurs invent flowers? Dinosaur-angiosperm coevolution revisited. Biol. Rev. 76: 411-447.
- Bentham, G. and J. D. Hooker. 1880. Genera Plantarum, III(1). Teeve and Company, London.
- Bessey, C. E. 1915. Phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Mo. Bot. Gard. 2: 19-50.
- Borsch, T., K. W. Hilu, D. Quandt, V. Wilde, C. Neinhuis and W. Barthlott. 2003. Non-coding plastid *trnT-trnF* sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. J. Evol. Biol. 16: 558-576.
- Buzgo, M., D. E. Soltis, P. S. Soltis and H. Ma. 2004a. Towards a comprehensive integration of morphological and genetic studies of floral development. Trends Plant Sci. 9: 164-173.
- Buzgo, M., P. S. Soltis and D. E. Soltis. 2004b. Floral developmental morphology of *Amborella trichophoda* (Amborellaceae). Int. J. Plant Sci. 165: 925-947.
- Chase, M. W., D. E. Soltis, R. G. Olmstead, D. Morgan, D. H. Les, B. D. Mishler, M. R. Duvall, R. A. Price, H. G. Hills, Y.-L. Qiu, K. A. Kron, J. H. Rettig, E. Conti, J. D. Palmer, J. R. Manhart, K. J. Sytsma, H. J. Michael, W. J. Kress, K. G. Karol, W. D. Clark, M. Hedrén, B. S. Gaut, R. K. Jansen, K.-J. Kim, C.-F. Wimpee, J. F. Smith, G. R. Furnier, S. H. Strauss, Q. Y. Xiang, G. M. Plunkett, P. S. Soltis, S. M. Swensen, S. E. Williams, P. A. Gadek, C. J. Quinn, L. E. Eguiarte, E. Golenberg, G. H. Learn Jr., S. W. Graham, S. C. H. Barrett, S. Dayanandan and V. A. Albert. 1993.

- Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.
- Coen, E. S. and E. M. Meyerowitz. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353: 31-37.
- Crane, P. R., E. M. Friis and K. J. Pedersen. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Cui, L., P. K. Wall, J. H. Leebens-Mack, B. G. Lindsay, D. E. Soltis, J. J. Doyle, P. S. Soltis, J. E. Carlson, K. Arumuganathan, A. Barakat, V. A. Albert, H. Ma and C. W. dePamphilis, 2006. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Res.* 16: 738-749.
- Darwin, F. and A. C. Seward eds. 1903. *More Letters of Charles Darwin*. Vol. 2. John Murray, London.
- Dilcher, D. L. and P. R. Crane. 1984. *Archaeanthus*: An early angiosperm from the Cenomanian of the western interior of North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 351-383.
- Doyle, J. A. and C. L. Hotton. 1991. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. *In* *Pollen and Spores. Patterns of Diversification*. Blackmore, S. and S. H. Barnes (eds.), Clarendon, Oxford. Pp. 169-195.
- Ehrendorfer, F., F. Krendl, E. Habeler and W. Sauer. 1968. Chromosome numbers and evolution in primitive angiosperms. *Taxon* 17: 337-353.
- Eichler, A. W. 1883. *Syllabus der Vorlesungen über Phanerogamenkunde*. 3rd Ed. Berlin.
- Engler, A. 1964. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. 12th ed. Vol. 2, H. Melchior and E. Werdermann (eds.), Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Felsenstein, J. 1978. Case in which parsimony and compatibility methods will be positively misleading. *Syst. Zool.* 27: 401-410.
- Floyd, S. K. and W. E. Friedman. 2001. Developmental evolution of endosperm in basal angiosperms: evidence from *Amborella* (Amborellaceae), *Nuphar* (Nymphaeaceae), and *Illicium* (Illiciaceae). *Plant Syst. Evol.* 228: 153-169.
- Friedman, E. F. 2008. Hydatellaceae are water lilies with gymnospermous tendencies. *Nature* 453: 94-97.
- Friis, E. M., K. R. Pedersen and P. R. Crane. 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature* 410: 357-360.
- Friis, E. M., K. R. Pedersen and P. R. Crane. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 232: 251-293.
- Goremykin V. V., K. I. Hirsch-Ernst, S. Wölfl and F. H. Hellwig. 2004. The chloroplast genome of *Nymphaea alba*: Whole-genome analyses and the problem of identifying the most basal angiosperm. *Mol. Biol. Evol.* 21:1445-1454.
- Goremykin, V. V., Viola, R. and F. H. Hellwig. 2009. Removal of noisy characters from chloroplast genome-scale data suggests revision of phylogenetic placement of *Amborella* and *Ceratophyllum*. *J. Molec. Evol.* 68: 197-204.
- Goremykin, V. V., K. I. Hirsch-Ernst, S. Wölfl and F. H. Hellwig. 2003. Analysis of the *Amborella trichopoda* chloroplast genome sequence suggests that *Amborella* is not a basal angiosperm. *Mol. Biol. Evol.* 20: 1499-1505.
- Gottsberger, G. 1974. The structure and function of the primitive angiosperm flower—a discussion. *Acta Bot. Neerl.* 23: 461-471.
- Graham, S. W. and R. G. Olmstead. 2000. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of the basal angiosperms. *Amer. J. Bot.* 87: 1712-1230.
- Hilu, K. W., T. Borsch, K. Muller, D. E. Soltis, P. S. Soltis, V. Savolainen, M. W. Chase, M. Powell, L. Alice, R. Evans, H. Sauquet, C. Heinhuis, T. A. B. Slotta, J., Rohwer, C. S. Campbell and L. W. Chatrou. 2003. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information. *Amer. J. Bot.* 90:1758-1776.
- International Rice Genome Sequencing Project. 2005. The map-based sequence of the rice genome. *Nature* 436: 793-800.
- Jaillon, O., J.-M. Aury, B. N., A. Policriti, C. Clepet, A. Casagrande, N. Choisne, S. Aubourg, N. Vitulo, C. Jubin, A. Vezzi, F. Legeai, P. Huguene, C. Dasilva, D. Horner, E. Mica, D. Jublot, J. Poulain, C. Bruyère, A. Billault, B. Segurens, M. Gouyvenoux, E. Ugarte, F. Cattonaro, V. Anthouard, V. Vico, C. D. Fabbro, M. Alaux, G. D. Gaspero, V. Dumas, N. Felice, S. Paillard, I. Juman, M. Moroldo, S. Scalabrin, A. Canaguier, I. L. Clainche, G. Malacrida, E. Durand, G. Pesole, V. Laucou, P. Chatelet, D. Merdinoglu, M. Delledonne, M. Pezzotti, A. Lecharny, C. Scarpelli, F. Artiguenave, M. E. Pè, G. Valle, M. Morgante, M. Caboche, A.-F. Adam-Blondon, J. Weissenbach, F. Qué-tier and P. Wincker. 2007. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449: 463-467.
- Jansen, R. K., Z. Cai, L. A. Raubeson, H. Daniell, C. W. dePamphilis, J. Leebens-Mack, K. F. Müller, M. Guisinger-Bellian, R. C. Haberle, A. K. Hansen, T. W. Chumley, S.-B. Lee, Rhiannon Peery, J. R. McNeal, J. V. Kuehl and J. L. Boore. 2007. Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome-scale evolutionary patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 49: 19369-19374.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens and M. J. Donoghue. 2008. *Plant Systematics-A Phylogenetic Approach*. Third ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Kim, S., D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. J. Zanis and Y. Suh. 2004a. Phylogenetic relationships among early-diverging eudicots based on four genes: Were the eudicots ancestrally woody? *Mol. Phylogenet. Evol.* 31: 16-30.
- Kim, S., J. Koh, M.-J. Yoo, Hongzhi Kong, Y. Hu, H. Ma, P. S. Soltis

- and D. E. Soltis. 2005. Expression of floral MADS-box genes in basal angiosperms: implications on evolution of floral regulators and the perianth. *Plant J.* 43: 724-744.
- Kim, S., M.-J. Yoo, V. A. Albert, J. S. Farris, P. S. Soltis and D. E. Soltis. 2004b. Phylogeny and diversification of B-function MADS-box genes in angiosperms: evolutionary and functional implications of a 260-million-year-old duplication. *Amer. J. Bot.* 91: 2102-2118.
- Labandeira, C. C., D. L. Dilcher, D. R. Davis and D. L. Wagner. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91: 12278-12282.
- Magallón, S. A. and M. J. Sanderson. 2005. Angiosperm divergence times: the effect of genes, codon positions, and time constraints. *Evolution* 59: 1653-1670.
- Margulies, M., M. Egholm, W. E. Altman, S. Attiya, J. S. Bader, L. A. Bemben, J. Berka, M. S. Braverman, Y.-J. Chen, Z. Chen, S. B. Dewell, L. Du, J. M. Fierro, X. V. Gomes, B. C. Godwin, W. He, S. Helgesen, C. H. Ho, G. P. Irzyk, S. C. Jando, M. L. I. Alenquer, T. P. Jarvie, K. B. Jirage, J.-B. Kim, J. R. Knight, J. R. Lanza, J. H. Leamon, S. M. Lefkowitz, M. Lei, J. Li, K. L. Lohman, H. Lu, V. B. Makhijani, K. E. McDade, M. P. McKenna, E. W. Myers, E. Nickerson, J. R. Nobile, R. Plant, B. P. Puc, M. T. Ronan, G. T. Roth, G. J. Sarkis, J. F. Simons, J. W. Simpson, M. Srinivasan, K. R. Tartaro, A. Tomasz, K. A. Vogt, G. A. Volkmer, S. H. Wang, Y. Wang, M. P. Weiner, P. Yu, R. F. Begley and J. M. Rothberg. 2005. Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. *Nature* 437: 376-380.
- Mathews, S. and M. J. Donoghue. 1999. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochrome genes. *Science* 286: 947-949.
- Ming, R., S. Hou, Y. Feng, Q. Yu, A. Dionne-Laporte, J. H. Saw, P. Senin, W. Wang, B. V. Ly, K. L. T. Lewis, S. L. Salzberg, L. Feng, M. R. Jones, R. L. Skelton, J. E. Murray, C. Chen, W. Qian, J. Shen, P. Du, M. Eustice, E. Tong, H. Tang, E. Lyons, R. E. Paull, T. P. Michael, K. Wall, D. W. Rice, H. Albert, M.-L. Wang, Y. J. Zhu, M. Schatz, N. Nagarajan, R. A. Acob, P. Guan, A. Blas, C. M. Wai, C. M. Ackerman, Y. Ren, C. Liu, J. Wang, J. Wang, J.-K. Na, E. V. Shakhov, B. Haas, J. Thimmapuram, D. Nelson, X. Wang, J. E. Bowers, A. R. Gschwend, A. L. Delcher, R. Singh, J. Y. Suzuki, S. Tripathi, K. Neupane, H. Wei, B. Irikura, M. Paidi, N. Jiang, W. Zhang, G. Presting, A. Windsor, R. Navajas-Pérez, M. J. Torres, F. A. Feltus, B. Porter, Y. Li, A. M. Burroughs, M.-C. Luo, L. Liu, D. A. Christopher, S. M. Mount, P. H. Moore, T. Sugimura, J. Jiang, M. A. Schuler, V. Friedman, T. Mitchell-Olds, D. E. Shippen, C. W. dePamphilis, J. D. Palmer, M. Freeling, A. H. Paterson, D. Gonsalves, L. Wang and M. Alam. 2008. The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature* 452: 991-997.
- Mishler, B. D. 1994. Cladistic analysis of molecular and morphological data. *Am. J. Phys. Anthropol.* 94: 143-156.
- Mishler, B. D., P. S. Soltis and D. E. Soltis. 1998. *Compartmentalization in Phylogeny Reconstruction: Philosophy and Practice*. DIMACS Report, Princeton.
- Money, L. L., I. W. Bailey and B. G. L. Swamy. 1952. The morphology and relationships of the Monimiaceae. *J. Arnold Arb.* 31: 372-404.
- Moore, M. J., C. D. Bell, P. S. Soltis and D. E. Soltis. 2007. Using plastid genome-scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104: 19363-19368.
- Parkinson, C. L., K. L. Adams and J. D. Palmer. 1999. Multigene analyses identify the three earliest lineages of extant flowering plants. *Curr. Biol.* 9: 1485-1448.
- Pax, F. 1889. Monimiaceae. *In Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, III(2). Englar, A. and K. Prantl (eds.), W. Engelmann, Leipzig. Pp. 94-105.
- Perkins, J. 1925. Übersicht über die Gattungen der Monimiaceae. W. Engelmann, Leipzig.
- Perkins, J. and E. Gilg. 1901. Monimiaceae. *In Das Pflanzenreich*, V(101). Engler, A. (ed.), W. Engelmann, Leipzig. Pp. 1-122.
- Pichon, P. 1948. Les Monimiacées, famille hétérogène. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* 20: 383-384.
- Posluszny, U. and B. P. Tomlinson. 2003. Aspects of inflorescence and floral development in the putative basal angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Can. J. Bot.* 81: 28-39.
- Qiu, Y.-L., J. Lee, F. Bernasconi-Quadroni, D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. Zanis, E. A. Zimmer, Z. Chen, V. Savolainen and M. W. Chase. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404-407.
- Qiu, Y.-L., J. Lee, F. Bernasconi-Quadroni, D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. Zanis, E. A. Zimmer, Z. Chen, V. Savolainen and M. W. Chase. 2000. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes. *Int. J. Plant. Sci.* 161: S3-S27.
- Qiu, Y.-L., O. Dombrowska, J. Lee, L. Li, B. A. Whitlock, R. Bernasconi-Quadroni, J. S. Rest, C. C. Davis, T. Borsch, K. W. Hilu, S. S. Renner, D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. J. Zanis, J. J. Cannone, R. R. Gutell, M. Powell, V. Savolainen, L. W. Chatrou and M. W. Chase. 2005. Phylogenetic analyses of basal angiosperms based on nine plastid, mitochondrial, and nuclear genes. *Int. J. Plant Sci.* 166: 815-842.
- Sarrela, J. M., H. S. Rai, J. A. Doyle, P. K. Endress, S. Mathews, A. D. Marchant, B. G. Briggs and S. W. Graham. 2007. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree. *Nature* 446: 312-315.
- Savolainen, V., M. W. Chase, S. B. Hoot, C. M. Morton, D. E. Soltis, C. Bayer, M. F. Fay, A. Y. de Bruijn, S. Sullivan and Y.-L. Qiu. 2000. Phylogenetics of flowering plants based upon a combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. *Syst.*

- Biol. 49: 306-362.
- Soltis, D. E., A. E. Senter, M. J. Zanis, S. Kim, J. D. Thompson, P. S. Soltis, L. P. Ronse de Craene, P. K. Endress and J. S. Farris. 2003. Gunnerales are sister to other core eudicots and exhibit some floral features of early-diverging eudicots. *Amer. J. Bot.* 90: 461-470.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis, D. L. Nickrent, L. A. Johnson, W. J. Hahn, S. B. Hoot, J. A. Sweere, R. K. Kuzoff, K. A. Kron, M. W. Chase, S. M. Swensen, E. A. Zimmer, S. M. Chaw, L. J. Gillespie, W. J. Kress and K. J. Sytsma. 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 1-49.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis, M. W. Chase, M. E. Mort, D. C. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W. H. Hahn, S. B. Hoot, M. F. Fay, M. Axtell, M. S. M. Swensen, L. M. Prince, W. J. Kress, K. C. Nixon and J. S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 381-461.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis, V. A. Albert, D. G. Oppenheimer, C. W. dePamphilis, H. Ma, M. W. Frohlich and G. Theissen. 2002. Missing links: the genetic architecture of flower and floral diversification. *Trends Plant Sci.* 7: 22-31.
- Soltis, D. E., V. A. Albert, J. Leebens-Mack, J. D. Palmer, R. A. Wing, C. W. dePamphilis, H. Ma, J. E. Carlson, N. Altman, S. Kim, P. K. Wall, A. Zuccolo and P. S. Soltis. 2008. The *Amborella* genome: an evolutionary reference for plant biology. *Genome Biol.* 9: 402.
- Soltis, P. S., D. E. Soltis and M. W. Chase. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402: 402-403.
- Soltis, P. S., D. E. Soltis, M. J. Zanis and S. Kim. 2000. Basal lineages of angiosperms: relationships and implications for floral evolution. *Int. J. Plant Sci.* 161: S97-S107.
- Soltis, P. S. and D. E. Soltis. 2004. *Amborella* not a "basal angiosperm"? Not so fast. *Amer. J. Bot.* 91: 997-1001.
- Soltis, D. E., V. A. Albert, S. Kim, M.-J. Yoo, P. S. Soltis, M. W. Frohlich, J. Leebens-Mack, H. Kong, K. Wall, C. W. dePamphilis and H. Ma. 2005. Evolution of the flower. *In Plant Diversity and Evolution: Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants*. Henry, R. (ed), CABI Publishing, Cambridge.
- Stebbins, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- Stefanović, S., D. W. Rice and J. D. Palmer. 2004. Long branch attraction, taxon sampling, and the earliest angiosperms: *Amborella* or monocots? *BMC Evol. Biol.* 4: 35.
- Sun, G., D. L. Dilcher, S. Zheng and Z. Shou. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science* 282: 1692-1695.
- Sun, G., Q. Li and D. L. Dilcher. 2002. Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family. *Science* 296: 899-904.
- Sworfford, D. L. 2001. PAUP* 4.0b10: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland.
- Takhtajan, A. 1959. *Die Evolution der Angiospermen*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Takhtajan, A. 1966. *Systema et phylogenia Magnoliophytorum*. Nauka, Moscow, Leningrad.
- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 255-359.
- Takhtajan, A., 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Tuskan, G. A., S. DiFazio, S. Jansson, J. Bohlmann, I. Grigoriev, U. Hellsten, N. Putnam, S. Ralph, S. Rombauts, A. Salamov, J. Schein, L. Sterck, A. Aerts, R. R. Bhalerao, R. P. Bhalerao, D. Blaudez, W. Boerjan, A. Brun, A. Brunner, V. Busov, M. Campbell, J. Carlson, M. Chalot, J. Chapman, G.-L. Chen, D. Cooper, P. M. Coutinho, J. Couturier, S. Covert, Q. Cronk, R. Cunningham, J. Davis, S. Degroove, A. Déjardin, C. dePamphilis, J. Detter, B. Dirks, I. Dubchak, S. Duplessis, J. Ehling, B. Ellis, K. Gendler, D. Goodstein, M. Gribskov, J. Grimwood, A. Groover, L. Gunter, B. Hamberger, B. Heinze, Y. Helariutta, B. Henrissat, D. Holligan, R. Holt, W. Huang, N. Islam-Faridi, S. Jones, M. Jones-Rhoades, R. Jorgensen, C. Joshi, J. Kangasjärvi, J. Karlsson, C. Kelleher, R. Kirkpatrick, M. Kirst, A. Kohler, U. Kalluri, F. Larimer, J. Leebens-Mack, J.-C. Leplé, P. Locascio, Y. Lou, S. Lucas, F. Martin, B. Montanini, C. Napoli, D. R. Nelson, C. Nelson, K. Nieminen, O. Nilsson, V. Pereda, G. Peter, R. Philippe, G. Pilate, A. Poliakov, J. Razumovskaya, P. Richardson, C. Rinaldi, K. Ritland, P. Rouzé, D. Ryaboy, J. Schmutz, J. Schrader, B. Segerman, H. Shin, A. Siddiqui, F. Sterky, A. Terry, C.-J. Tsai, E. Uberbacher, P. Unneberg, J. Vahala, K. Wall, S. Wessler, G. Yang, T. Yin, C. Douglas, M. Marra, G. Sandberg, Y. Van de Peer and D. Rokhsar. 2006. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science* 313: 1596-1604.
- The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization. 2007. A high quality draft consensus sequence of the genome of a heterozygous grapevine variety. *PLoS ONE* 2: e1326.
- Williams, J. H. and W. E. Friedman. 2002. Identification of diploid endosperm in an early angiosperm lineage. *Nature* 415: 522-526.
- Zanis, M. J., D. E. Soltis, P. E. Soltis, S. Mathews and M. J. Donoghue. 2002. The root of the angiosperms revisited. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99: 6848-6853.