

---

# 植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理

---

領域番号：3903

平成29年度～令和3年度  
科学研究費助成事業（科学研究費補助金）  
（新学術領域研究（研究領域提案型））  
研究成果報告書

令和5年6月

領域代表者 梅田 正明  
奈良先端科学技術大学院大学・  
先端科学技術研究科・教授

## はしがき

数千年生き続ける樹木があるように、植物は適切な環境条件が整えば延々と生き続けることができる。また、その間成長を続け、個体は巨大化し、さらに個体の一部から新たなクローンを生み出す。このような永続的かつ旺盛な生命力の源は、植物がもつ幹細胞（以下、植物幹細胞）にある。植物幹細胞は多様な細胞に分化する能力（多能性）をもち、一生を通じて体内の様々な部位で維持される。また、幹細胞集団が別の幹細胞集団を生み出し、それらが起点となり新たな器官を創り出す。このような植物特有の幹細胞の存在様式が、長寿命性や持続的な成長を可能にする原動力となっている。

植物科学分野では、主にモデル植物のシロイヌナズナやイネを用いて、器官発生におけるメリステムの機能について精力的に研究が進められてきた。しかし、これらの研究は個々の発生現象における鍵遺伝子の機能とそれらの相関解析に主眼が置かれ、メリステムに存在する幹細胞の実体に迫ろうとする研究は殆どなかった。一方で、発生生物学、細胞生物学、生理学、生化学、生態学、数理生物学といった様々な分野で植物を対象とした研究が急速に進展し、これらの分野で世界を先導する成果をあげてきた研究者が連携を組み、植物幹細胞の理解に向けて共同プロジェクトを組めば、研究を飛躍的に発展させることができる時期を迎えていた。

そこで、本領域では世界をリードする第一線の研究者が強力な連携をとりながら研究を進めることで、植物幹細胞の増殖性や多能性を制御する基盤システムを解明することを目標とした。また、分野横断的な研究領域を開拓することにより、植物生存の永続性や旺盛な繁殖力を支える幹細胞システムを統合的に理解する、新たな学術領域を創成することを目指した。研究項目 A01 では幹細胞の増殖に、研究項目 A02 では幹細胞性の維持に着目して研究を推進したが、項目を跨いだ共同研究も数多く行った。

## 研究組織

### **【計画研究】**

領域代表者 梅田 正明（奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授）

### **（総括班）**

研究代表者 梅田 正明（奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授）

研究分担者 五島 剛太（名古屋大学・理学研究科・教授）

研究分担者 林 誠（理化学研究所・環境資源科学研究センター・チームリーダー）

研究分担者 榊原 均（名古屋大学・生命農学研究科・教授）

研究分担者 山口 信次郎（京都大学・化学研究所・教授）

研究分担者 経塚 淳子（東北大学・生命科学研究科・教授）

研究分担者 鳥居 啓子（名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・客員教授）

研究分担者 佐竹 暁子（九州大学・理学研究院・教授）

研究分担者 蓑田 亜希子（理化学研究所・生命医科学研究センター・チームリーダー）

研究分担者 豊岡 公德（理化学研究所・環境資源科学研究センター・上級技師）

## (計画班)

- 研究代表者 五島 剛太 (名古屋大学・理学研究科・教授)  
研究分担者 佐藤 豊 (国立遺伝学研究所・ゲノム・進化研究系・教授)
- 研究代表者 林 誠 (理化学研究所・環境資源科学研究センター・チームリーダー)  
研究分担者 石崎 公庸 (神戸大学・大学院理学研究科・教授)
- 研究代表者 榑原 均 (名古屋大学・生命農学研究科・教授)  
研究協力者 木羽 隆敏 (名古屋大学・生命農学研究科・准教授)
- 研究代表者 山口 信次郎 (京都大学・化学研究所・教授)  
研究協力者 桧原 健一郎 (吉備国際大学・農学部・准教授)  
研究協力者 増口 潔 (京都大学・化学研究所・助教)
- 研究代表者 経塚 淳子 (東北大学・生命科学研究科・教授)  
研究分担者 豊岡 公德 (理化学研究所・環境資源科学研究センター・上級技師)
- 研究代表者 鳥居 啓子 (名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・客員教授)  
研究分担者 近藤 侑貴 (神戸大学・大学院理学研究科・准教授)  
研究協力者 萩原 伸也 (理化学研究所・環境資源科学研究センター・チームリーダー)
- 研究代表者 梅田 正明 (奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授)  
研究分担者 坪内 知美 (基礎生物学研究所・准教授)  
研究分担者 蓑田 亜希子 (理化学研究所・生命医科学研究センター・チームリーダー)
- 研究代表者 佐竹 暁子 (九州大学・理学研究院・教授)  
研究分担者 陶山 佳久 (東北大学・大学院農学研究科・教授)  
研究分担者 谷 尚樹 (国際農林水産業研究センター・主任研究員)  
研究協力者 日浦 勉 (東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授)  
研究協力者 手島 康介 (九州大学・理学研究院・助教)

## 【公募研究】

- 研究代表者 杉山 宗隆 (東京大学・大学院理学系研究科・教授)  
研究代表者 伊藤 正樹 (金沢大学・理工研究域・教授)  
研究代表者 嶋田 知生 (京都大学・理学研究科・講師)  
研究代表者 西浜 竜一 (東京理科大学・理工学部・教授)  
研究代表者 吉田 聡子 (奈良先端科学技術大学院大学・研究推進機構・特任准教授)  
研究代表者 榑原 恵子 (立教大学・理学部・准教授)  
研究代表者 石川 雅樹 (基礎生物学研究所・生物進化研究部門・助教)  
研究代表者 岩瀬 哲 (理化学研究所・環境資源科学研究センター・上級研究員)  
研究代表者 藤田 知道 (北海道大学・理学研究院・教授)  
研究代表者 有村 慎一 (東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授)

研究代表者 北口 哲也（東京工業大学・科学技術創成研究院・准教授）  
 研究代表者 武内 秀憲（名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・特任助教）  
 研究代表者 柿本 辰男（大阪大学・理学研究科・教授）  
 研究代表者 伊藤 寿朗（奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授）  
 研究代表者 澤 進一郎（熊本大学・先端科学研究部・教授）  
 研究代表者 相田 光宏（熊本大学・国際先端科学技術研究機構・教授）  
 研究代表者 木村 成介（京都産業大学・生命科学部・教授）  
 研究代表者 津田 勝利（国立遺伝学研究所・遺伝形質研究系・助教）  
 研究代表者 遠藤 真咲（農業・食品産業技術総合研究機構・生物機能利用研究部門・主任研究員）  
 研究代表者 田中 若奈（広島大学・統合生命科学研究科・助教）  
 研究代表者 打田 直行（名古屋大学・遺伝子実験施設・教授）  
 研究代表者 池内 桃子（新潟大学・理学部・准教授）  
 研究代表者 柴田 淳史（群馬大学・未来先端研究機構・准教授）  
 研究代表者 下遠野 明恵（名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・特任講師）

#### 交付決定額（配分額）

	合計	直接経費	間接経費
平成 29 年度	307,450,000 円	236,500,000 円	70,950,000 円
平成 30 年度	306,540,000 円	235,800,000 円	70,740,000 円
令和元年度	329,290,000 円	253,300,000 円	75,990,000 円
令和 2 年度	302,250,000 円	232,500,000 円	69,750,000 円
令和 3 年度	302,250,000 円	232,500,000 円	69,750,000 円
総計	1,547,780,000 円	1,190,600,000 円	357,180,000 円

## 研究発表

### 雑誌論文

(研究代表者には二重下線、研究分担者には一重下線、責任著者には\*印を付す)

#### 研究項目 A01: 幹細胞増殖

##### 【計画研究: 五島班】

1. \*Kozgunova E, Yoshida MW, Reski R, \*Goshima G. (2022) Spindle motility skews division site determination during asymmetric cell division in *Physcomitrella*. *Nat. Commun.* 13, 2488.
2. \*Molines AT, Lemière J, Gazzola M, Steinmark IE, Edrington CH, Hsu CT, Real-Calderon P, Suhling K, Goshima G, Holt LJ, Thery M, Brouhard GJ, \*Chang F. (2022) Physical properties of the cytoplasm modulate the rates of microtubule polymerization and depolymerization. *Dev. Cell* 57, 466-479.
3. \*Tonosaki K, Ono A, Kunisada M, Nishino M, Nagata H, Sakamoto S, Kijima ST, Furuumi H, Nonomura KI, Sato Y, Ohme-Takagi M, Endo M, Comai L, Hatakeyama K, Kawakatsu T, \*Kinoshita T. (2021) Mutation of the imprinted gene OsEMF2a induces autonomous endosperm development and delayed cellularization in rice. *Plant Cell* 33, 85-103.
4. Tsuchimatsu T, Kakui H, Yamazaki M, Marona C, Tsutsui H, Hedhly A, Meng D, Sato Y, Städler T, Grossniklaus U, Kanaoka MM, Lenhard M, Nordborg M, \*Shimizu KK. (2020) Adaptive reduction of male gamete number in the selfing plant *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Commun.* 11, 2885.
5. Yamada M, \*Goshima G. (2018) The KCH kinesin drives nuclear transport and cytoskeletal coalescence to promote tip cell growth in *Physcomitrella patens*. *Plant Cell* 30, 1496-1510.
6. Kosetsu K, Murata T, Yamada M, Nishina M, Boruc J, Hasebe M, \*Van Damme D, \*Goshima G. (2017) Cytoplasmic MTOCs control spindle orientation for asymmetric cell division in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114, E8847-E8854.

##### 【計画研究: 林班】

1. \*Shimoda Y, Nishigaya Y, Yamaya-Ito H, Inagaki N, Umehara Y, Hirakawa H, Sato S, Yamazaki T, Hayashi M. (2020) The rhizobial autotransporter determines the symbiotic nitrogen fixation activity of *Lotus japonicus* in a host-specific manner. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 117, 1806-1815.
2. Kato H, Mutte SK, Suzuki H, Crespo I, Das S, Radoeva T, Fontana M, Yoshitake Y, Hainiwa E, van den Berg W, Lindhoud S, Ishizaki K., Hohlbein J, Borst JW, Boer DR, Nishihama R, Kohchi T, \*Weijers D. (2020) Design principles of a minimal auxin response system. *Nat. Plants* 6, 473-482.
3. \*Soyano T, Shimoda Y, Kawaguchi M, \*Hayashi M. (2019) A shared gene drives lateral root development and root nodule symbiosis pathways in *Lotus*. *Science* 366, 1021-1023.
4. Yasui Y, Tsukamoto S, Sugaya T, Nishihama R, Wang Q, Kato H, Yamato KT, Fukaki H, Mimura T, Kubo H, Theres K, Kohchi T, \*Ishizaki K. (2019) GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB1, an ortholog of axillary meristem regulators, is essential in vegetative reproduction in *Marchantia polymorpha*. *Curr. Biol.* 29, 3987-3995.
5. Hiwatashi T, Goh H, Yasui Y, Koh LQ, Takami H, Kajikawa M, Kirita H, Kanazawa T, Minamino N, Togawa T, Sato M, Wakazaki M, Yamaguchi K, Shigenobu S, Fukaki H, Mimura T, Toyooka K, Sawa S, Yamato KT, Ueda T, Urano D, Kohchi T, \*Ishizaki K. (2019) The RopGEF KARAPPO is essential for the initiation of vegetative reproduction in *Marchantia polymorpha*. *Curr. Biol.* 29, 3525-3531.

##### 【計画研究: 榊原均班】

1. \*Hachiya T, Inaba J, Wakazaki M, Sato M, Toyooka K., Miyagi A, Kawai-Yamada M, Sugiura D, Nakagawa T, Kiba T, Gojon A, Sakakibara H. (2021) Excessive ammonium assimilation by plastidic glutamine synthetase causes ammonium toxicity in *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Commun.* 12, 4944.
2. Nagai K, Mori Y, Ishikawa S, Furuta T, Gamuyao R, Niimi Y, Hobo T, Fukuda M, Kojima M, Takebayashi Y, Fukushima A, Himuro Y, Kobayashi M, Ackley W, Hisano H, Sato K, Yoshida A, Wu J, Sakakibara H., Sato Y, Tsuji H, Akagi T, \*Ashikari M. (2020) Antagonistic regulation of the gibberellic acid response during stem growth in rice. *Nature* 584, 109-114.

- Mamidi S, Healey A, Huang P, Grimwood J, Jenkins J, Barry K, Sreedasyam A, Shu S, Lovell JT, Feldman M, Wu J, Yu Y, Chen C, Johnson J, Sakakibara H, Kiba T, Sakurai T, Tavares R, Nusinow DA, Baxter I, Schmutz J, Brutnell TP, \*Kellogg EA. (2020) A genome resource for green millet *Setaria viridis* enables discovery of agronomically valuable loci. *Nat. Biotechnol.* 38, 1203-1210.
- \*Kuroha T, Nagai K, Gamuyao R, Wang DR, Furuta T, Nakamori M, Kitaoka T, Adachi K, Minami A, Mori Y, Mashiguchi K, Seto Y, Yamaguchi S, Kojima M, Sakakibara H, Wu J, Ebana K, Mitsuda N, Ohme-Takagi M, Yanagisawa S, Yamasaki M, Yokoyama R, Nishitani K, Mochizuki T, Tamiya G, \*McCouch SR, \*Ashikari M. (2018) Ethylene-gibberellin signaling underlies adaptation of rice to periodic flooding. *Science* 361, 181-186.
- \*Kiba T, Inaba J, Kudo T, Ueda N, Konishi M, Mitsuda N, Takiguchi Y, Kondou Y, Yoshizumi T, Ohme-Takagi M, Matsui M, Yano K, Yanagisawa S, Sakakibara H. (2018) Repression of nitrogen starvation responses by members of the Arabidopsis GARP-type transcription factor NIGT1/HRS1 subfamily. *Plant Cell* 30, 925-945.
- Osugi A, Kojima M, Takebayashi Y, Ueda N, Kiba T, \*Sakakibara H. (2017) Systemic transport of trans-zeatin and its precursor have differing roles in Arabidopsis shoots. *Nat. Plants* 3, 17112.

#### 【計画研究: 山口班】

- Mashiguchi K, Seto Y, Onozuka Y, Suzuki S, Takemoto K, Wang Y, Dong L, Asami K, Noda R, Kisugi T, Kitaoka N, Akiyama K, Bouwmeester H, \*Yamaguchi S. (2022) A carlactonoic acid methyltransferase that contributes to the inhibition of shoot branching in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 119, e2111565119.
- Li W, Nguyen KH, Chu HD, Watanabe Y, Osakabe Y, Sato M, Toyooka K, Seo M, Tian L, Tian C, Yamaguchi S, Tanaka M, Seki M, \*Tran LP. (2020) Comparative functional analyses of DWARF14 and KARRIKIN INSENSITIVE 2 in drought adaptation of Arabidopsis thaliana. *Plant J.* 103, 111-127.
- \*Seto Y, Yasui R, Kameoka H, Tamiru M, Cao M, Terauchi R, Sakurada A, Hirano R, Kisugi T, Hanada A, Umehara M, Seo E, Akiyama K, Burke J, Takeda-Kamiya N, Li W, Hirano Y, Hakoshima T, Mashiguchi K, Noel JP, Kyozuka J, \*Yamaguchi S. (2019) Strigolactone perception and deactivation by a hydrolase receptor DWARF14. *Nat. Commun.* 10, 191.
- Fujikura U, Jing R, Hanada A, Takebayashi Y, Sakakibara H, Yamaguchi S, Kappel C, \*Lenhard M. (2018) Variation in splicing efficiency underlies morphological evolution in *Capsella*. *Dev. Cell* 44, 192-203.
- Ito S, Yamagami D, Umehara M, Hanada A, Yoshida S, Sasaki Y, Yajima S, Kyozuka J, Ueguchi-Tanaka M, Matsuoka M, Shirasu K, Yamaguchi S, \*Asami T. (2017) Regulation of strigolactone biosynthesis by gibberellin signaling. *Plant Physiol.* 174, 1250-1259.

#### 【公募研究: 相田班】

- Ishihara H, \*Sugimoto K, Tarr PT, Temman H, Kadokura S, Inui Y, Sakamoto T, Sasaki T, Aida M, Suzuki T, Inagaki S, Morohashi K, Seki M, Kakutani T, Meyerowitz EM, \*Matsunaga S. (2019) Primed histone demethylation regulates shoot regenerative competency. *Nat. Commun.* 10, 1786.

#### 【公募研究: 石川班】

- Gu N, Tamada Y, Imai A, Palfalvi G, Kabeya Y, Shigenobu S, Ishikawa M, Angelis KJ, \*Chen C, \*Hasebe M. (2020) DNA damage triggers reprogramming of differentiated cells into stem cells in *Physcomitrella*. *Nat. Plants* 6, 1098-1105.
- \*Ishikawa M, Morishita M, Higuchi Y, Ichikawa S, Ishikawa T, Nishiyama T, Kabeya Y, Hiwatashi Y, Kurata T, Kubo M, Shigenobu S, Tamada Y, Sato Y, \*Hasebe M. (2019) *Physcomitrella* STEMIN transcription factor induces stem cell formation with epigenetic reprogramming. *Nat. Plants* 5, 681-690.

#### 【公募研究: 伊藤正樹班】

- Nomoto Y, Takatsuka H, Yamada K, Suzuki T, Suzuki T, Huang Y, Latrasse D, An J, Gombos M, Breuer C, Ishida T, Maeo K, Imamura M, Yamashino T, Sugimoto K, Magyar Z, Bögre L, Raynaud C, Benhamed M, \*Ito M. (2022) A hierarchical transcriptional network activates specific CDK inhibitors that regulate

G2 to control cell size and number in Arabidopsis. *Nat. Commun.* 13, 1660.

【公募研究:岩瀬班】

1. \*Iwase A, Kondo Y, Laohavisit A, Takebayashi A, Ikeuchi M, Matsuoka K, Asahina M, Mitsuda N, Shirasu K, Fukuda H, \*Sugimoto K. (2021) WIND transcription factors orchestrate wound-induced callus formation, vascular reconnection and defense response in Arabidopsis. *New Phytol.* 232, 734-752.

【公募研究:榊原恵子班】

1. \*Li FW, Nishiyama T, Waller M, Frangedakis E, Keller J, Li Z, Fernandez-Pozo N, Barker MS, Bennett T, Blázquez MA, Cheng S, Cuming AC, de Vries J, de Vries S, Delaux PM, Diop IS, Harrison CJ, Hauser D, Hernández-García J, Kirbis A, Meeks JC, Monte I, Mutte SK, Neubauer A, Quandt D, Robison T, Shimamura M, Rensing SA, Villarreal JC, Weijers D, Wicke S, Wong GK, Sakakibara K, \*Szövényi P. (2020) Anthoceros genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. *Nat. Plants* 6, 259-272.

【公募研究:嶋田班】

1. Shimada TL, Shimada T, Okazaki Y, Higashi Y, Saito K, Kuwata K, Oyama K, Kato M, Ueda H, Nakano A, Ueda T, Takano Y, \*Hara-Nishimura I. (2019) HIGH STEROL ESTER 1 is a key factor in plant sterol homeostasis. *Nat. Plants* 5, 1154-1166.

【公募研究:西浜班】

1. Monte I, Franco-Zorrilla JM, García-Casado G, Zamarreño AM, García-Mina JM, Nishihama R, Kohchi T, \*Solano R. (2019) A single JAZ repressor controls the jasmonate pathway in *Marchantia polymorpha*. *Mol. Plant* 12, 185-198.
2. Monte I, Ishida S, Zamarreño AM, Hamberg M, Franco-Zorrilla JM, García-Casado G, Gouhier-Darimont C, Reymond P, Takahashi K, García-Mina JM, Nishihama R, Kohchi T, \*Solano R. (2018) Ligand-receptor co-evolution shaped the jasmonate pathway in land plants. *Nat. Chem. Biol.* 14, 480-488.
3. Higo A, Kawashima T, Borg M, Zhao M, López-Vidriero I, Sakayama H, Montgomery SA, Sekimoto H, Hackenberg D, Shimamura M, Nishiyama T, Sakakibara K, Tomita Y, Togawa T, Kunimoto K, Osakabe A, Suzuki Y, Yamato KT, Ishizaki K, Nishihama R, Kohchi T, Franco-Zorrilla JM, Twell D, \*Berger F, \*Araki T. (2018) Transcription factor DUO1 generated by neo-functionalization is associated with evolution of sperm differentiation in plants. *Nat. Commun.* 11, 5283.

【公募研究:吉田班】

1. Cui S, Kubota T, Nishiyama T, Ishida JK, Shigenobu S, Shibata TF, Toyoda A, Hasebe M, Shirasu K, \*Yoshida S. (2020) Ethylene signaling mediates host invasion by parasitic plants. *Sci. Adv.* 6, eabc2385.

**研究項目 A02:幹細胞性維持**

【計画研究:経塚班】

1. Miao Y, Xun Q, Taji T, Tanaka K, Yasuno N, \*Ding C, \*Kyozuka J. (2022) ABERRANT PANICLE ORGANIZATION2 controls multiple steps in panicle formation through common direct-target genes. *Plant Physiol.* 189, 2210-2226.
2. Mizuno Y, Komatsu A, Shimazaki S, Naramoto S, Inoue K, Xie X, Ishizaki K, Kohchi T, \*Kyozuka J. (2021) Major components of the KARRIKIN INSENSITIVE2-dependent signaling pathway are conserved in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell* 33, 2395-2411.
3. Toriba T, Tokunaga H, Nagasawa K, Nie F, Yoshida A, \*Kyozuka J. (2020) Suppression of leaf blade development by BLADE-ON-PETIOLE orthologs is a common strategy for underground rhizome growth. *Curr. Biol.* 30, 509-516.
4. Toriba T, Tokunaga H, Shiga T, Nie F, Naramoto S, Honda E, Tanaka K, Taji T, Itoh JI, \*Kyozuka J. (2019) BLADE-ON-PETIOLE genes temporally and developmentally regulate the sheath to blade ratio of rice leaves. *Nat. Commun.* 10, 619.
5. \*Cui Y, Cao W, He Y, Zhao Q, Wakazaki M, Zhuang X, Gao J, Zeng Y, Gao C, Ding Y, Wong HY, Wong

WS, Lam HK, Wang P, Ueda T, Rojas-Pierce M, Toyooka K, Kang BH, \*Jiang L. (2019) A whole-cell electron tomography model of vacuole biogenesis in Arabidopsis root cells. *Nat. Plants* 5, 95-105.

6. Atarashi K, Suda W, Luo C, Kawaguchi T, Motoo I, Narushima S, Kiguchi Y, Yasuma K, Watanabe E, Tanoue T, Thaïss CA, Sato M, Toyooka K, Said HS, Yamagami H, Rice SA, Gevers D, Johnson RC, Segre JA, Chen K, et al. (2017) Ectopic colonization of oral bacteria in the intestine drives TH1 cell induction and inflammation. *Science* 358, 359-365.

#### 【計画研究:鳥居班】

1. Han SK, Herrmann A, Yang J, Iwasaki R, Sakamoto T, Desvoyes B, Kimura S, Gutierrez C, Kim ED, \*Torii KU. (2022) Deceleration of the cell cycle underpins a switch from proliferative to terminal divisions in plant stomatal lineage. *Dev. Cell* 57, 569-582.
2. \*Nishimura K, Yamada R, Hagihara S, Iwasaki R, Uchida N, Kamura T, Takahashi K, Torii KU, \*Fukagawa T. (2020) A super-sensitive auxin-inducible degron system with an engineered auxin-TIR1 pair. *Nucleic Acids Res.* 48, e108.
3. Miyashima S, Roszak P, Sevilem I, Toyokura K, Blob B, Heo JO, Mellor N, Help-Rinta-Rahko H, Otero S, Smet W, Boekschoten M, Hooiveld G, Hashimoto K, Smetana O, Siligato R, Wallner ES, Mähönen AP, Kondo Y, Melnyk CW, Greb T, et al. (2019) Mobile PEAR transcription factors integrate positional cues to prime cambial growth. *Nature* 7740, 490-494.
4. Putarjunan A, Ruble J, Srivastava A, Zhao C, Rychel AL, Hofstetter AK, Tang X, Zhu JK, Tama F, Zheng N, \*Torii KU. (2019) Bipartite anchoring of SCREAM enforces stomatal initiation by coupling MAP kinases to SPEECHLESS. *Nat. Plants* 5, 742-754.
5. \*Takahashi F, Suzuki T, Osakabe Y, Betsuyaku S, Kondo Y, Dohmae N, Fukuda H, Yamaguchi-Shinozaki K, \*Shinozaki K. (2018) A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signalling. *Nature* 556, 235-238.
6. Perraki A, DeFalco TA, Derbyshire P, Avila J, Séré D, Sklenar J, Qi X, Stransfeld L, Schwessinger B, Kadota Y, Macho AP, Jiang S, Couto D, Torii KU, Menke FLH, \*Zipfel C. (2018) Phosphocode-dependent functional dichotomy of a common co-receptor in plant signalling. *Nature* 561, 248-252.
7. Uchida N, Takahashi K, Iwasaki R, Yamada R, Yoshimura M, Endo TA, Kimura S, Zhang H, Nomoto M, Tada Y, Kinoshita T, Itami K, \*Hagihara S, \*Torii KU. (2018) Chemical hijacking of auxin signaling with an engineered auxin-TIR1 pair. *Nat. Chem. Biol.* 14, 299-305.

#### 【計画研究:梅田班】

1. Takahashi N, Inagaki S, Nishimura K, Sakakibara H, Antoniadi I, Karady M, Ljung K, \*Umeda M. (2021) Alterations in hormonal signals spatially coordinate distinct responses to DNA double-strand breaks in Arabidopsis roots. *Sci. Adv.* 7, eabg0993.
2. Shimotohno A, Aki SS, Takahashi N, \*Umeda M. (2021) Regulation of the plant cell cycle in response to hormones and the environment. *Annu. Rev. Plant Biol.* 72, 273-296.
3. Watanabe S, Takahashi N, Kanno Y, Suzuki H, Aoi Y, Takeda-Kamiya N, Toyooka K, Kasahara H, Hayashi KI, Umeda M, \*Seo M. (2020) The Arabidopsis NRT1/PTR FAMILY protein NPF7.3/NRT1.5 is an indole-3-butyric acid transporter involved in root gravitropism. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 117, 31500-31509.
4. Hashimoto K, Kouno T, Ikawa T, Hayatsu N, Miyajima Y, Yabukami H, Terooatea T, Sasaki T, Suzuki T, Valentine M, Pascarella G, Okazaki Y, Suzuki H, Shin JW, Minoda A, Taniuchi I, Okano H, Arai Y, \*Hirose N, \*Carninci P. (2019) Single-cell transcriptomics reveals expansion of cytotoxic CD4 T cells in supercentenarians. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 116, 24242-24251.
5. Chen P, Takatsuka H, Takahashi N, Kurata R, Fukao Y, Kobayashi K, Ito M, \*Umeda M. (2017) Arabidopsis R1R2R3-Myb proteins are essential for inhibiting cell division in response to DNA damage. *Nat. Commun.* 8, 635.
6. Argunhan B, Leung WK, Afshar N, Terentyev Y, Subramanian VV, Murayama Y, Hochwagen A, Iwasaki H, \*Tsubouchi T, \*Tsubouchi H. (2017) Fundamental cell cycle kinases collaborate to ensure timely destruction of the synaptonemal complex during meiosis. *EMBO J.* 36, 2488-2509.



7. Bowman JL, Kohchi T, Yamato KT, Jenkins J, Shu S, Ishizaki K, Yamaoka S, Nishihama R, Nakamura Y, Berger F, Adam C, Aki SS, Althoff F, Araki T, Arteaga-Vazquez MA, Balasubramanian S, Barry K, Briginshaw L, et al. (2017) Insights into land plant evolution garnered from the Marchantia polymorpha genome. *Cell* 171, 287-304.

#### 【計画研究:佐竹班】

1. Nota K, Klaminder J, Milesi P, Bindler R, Nobile A, van Steijn T, Bertilsson S, Svensson B, Hirota SK, Matsuo A, Gunnarsson U, Seppä H, Välijanta MM, Wohlfarth B, Suyama Y, \*Parducci L. (2022) Norway spruce postglacial recolonization of Fennoscandia. *Nat. Commun.* 13, 1333.
2. \*Satake A, Nagahama A, Sasaki E. (2022) A cross-scale approach to unravel the molecular basis of plant phenology in temperate and tropical climates. *New Phytol.* 233, 2340-2353.
3. Usami K, Niimi K, Matsuo A, Suyama Y, Sakai Y, Sato S, Fujihashi K, Kiyono H, Uchino S, Furukawa M, Islam J, Ito K, Moriya T, Kusumoto Y, Tomura M, Hovey RC, Sugawara J, Yoneyama H, et al. (2021) The gut microbiota induces Peyer's-patch-dependent secretion of maternal IgA into milk. *Cell Rep.* 36, 109655.
4. \*Aoyagi YB, Kusumi J, \*Satake A (2021). Copy number analyses of DNA repair genes reveal the role of poly (ADP-ribose) polymerase (PARP) in tree longevity. *iScience* 24, 102779.
5. \*Webb AAR, Seki M, Satake A, Caldana C. (2019) Continuous dynamic adjustment of the plant circadian oscillator. *Nat. Commun.* 10, 550.

#### 【公募研究:有村班】

1. Nakazato I, Okuno M, Yamamoto H, Tamura Y, Itoh T, Shikanai T, Takanashi H, Tsutsumi N, \*Arimura SI. (2021) Targeted base editing in the plastid genome of Arabidopsis thaliana. *Nat. Plants* 7, 906-913.

#### 【公募研究:伊藤寿朗班】

1. \*Yamaguchi N, Matsubara S, Yoshimizu K, Seki M, Hamada K, Kamitani M, Kurita Y, Nomura Y, Nagashima K, Inagaki S, Suzuki T, Gan ES, To T, Kakutani T, Nagano AJ, Satake A, \*Ito T. (2021) H3K27me3 demethylases alter HSP22 and HSP17.6C expression in response to recurring heat in Arabidopsis. *Nat. Commun.* 12, 3480.
2. Xu Y, Prunet N, Gan ES, Wang Y, Stewart D, Wellmer F, Huang J, Yamaguchi N, Tatsumi Y, Kojima M, Kiba T, Sakakibara H, Jack TP, Meyerowitz EM, \*Ito T. (2018) SUPERMAN regulates floral whorl boundaries through control of auxin biosynthesis. *EMBO J.* 37, e97499.

#### 【公募研究:柿本班】

1. Qian P, Song W, Zaizen-Iida M, Kume S, Wang G, Zhang Y, Kinoshita-Tsujimura K, Chai J, \*Kakimoto T. (2022) A Dof-CLE circuit controls phloem organization. *Nat. Plants* 8, 817-827.
2. Zhang Y, Mitsuda N, Yoshizumi T, Horii Y, Oshima Y, Ohme-Takagi M, Matsui M, \*Kakimoto T. (2021) Two types of bHLH transcription factor determine the competence of the pericycle for lateral root initiation. *Nat. Plants* 7, 633-643.
3. Qian P, Song W, Yokoo T, Minobe A, Wang G, Ishida T, Sawa S, \*Chai J, \*Kakimoto T. (2018) The CLE9/10 secretory peptide regulates stomatal and vascular development through distinct receptors. *Nat. Plants* 4, 1071-1081.

#### 【公募研究:北口班】

1. Arai S, Kriszt R, Harada K, Looi LS, Matsuda S, Wongso D, Suo S, Ishiura S, Tseng YH, Raghunath M, Ito T, Tsuboi T, \*Kitaguchi T. (2018) RGB-color intensimetric indicators to visualize spatiotemporal dynamics of ATP in single cells. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* 57, 10873-10878.

#### 【公募研究:澤班】

1. Tsai AY, Iwamoto Y, Tsumuraya Y, Oota M, Konishi T, Ito S, Kotake T, Ishikawa H, \*Sawa S. (2021) Root-knot nematode chemotaxis is positively regulated by l-galactose sidechains of mucilage carbohydrate rhamnogalacturonan-I. *Sci. Adv.* 7, eabh4182.
2. Oota M, Tsai AY, Aoki D, Matsushita Y, Toyoda S, Fukushima K, Saeki K, Toda K, Perfus-Barbeoch L, Favery B, Ishikawa H, \*Sawa S. (2020) Identification of naturally occurring polyamines as root-knot

nematode attractants. *Mol. Plant* 13, 658-665.

【公募研究:柴田班】

1. Uchihara Y, Permata TBM, Sato H, Kawabata-Iwakawa R, Katada S, Gu W, Kakoti S, Yamauchi M, Kato R, Gondhowiardjo S, Hosen N, Yasuhara T, and \*Shibata A. (2022) DNA damage promotes HLA class I presentation by stimulating a pioneer round of translation associated antigen production. *Mol. Cell* 82, 2557-2570.

【公募研究:武内班】

1. Motomura K, Takeuchi H., Notaguchi M, Tsuchi H, Takeda A, Kinoshita T, Higashiyama T, \*Maruyama D. (2021) Persistent directional growth capability in Arabidopsis thaliana pollen tubes after nuclear elimination from the apex. *Nat. Commun.* 12, 2331.

【公募研究:藤田班】

1. Bao L, Inoue N, Ishikawa M., Gotoh E, Teh OK, Higa T, Morimoto T, Ginanjar EF, Harashima H, Noda N, Watahiki M, Hiwatashi Y, Sekine M, Hasebe M, Wada M, \*Fujita T. (2022) A PSTAIRE-type cyclin-dependent kinase controls light responses in land plants. *Sci. Adv.* 8, eabk2116.

主催シンポジウム等

1. 第 63 回日本植物生理学会シンポジウム「Toward understanding the unique features of plant stem cells」Zoom (オンライン)、日時：2022 年 3 月
2. 第 45 回日本分子生物学会ワークショップ「細胞間コミュニケーションのあり方から問い直す動物と植物の多細胞体制」パシフィコ横浜、日時：2021 年 12 月
3. 国際シンポジウム「Secrets of stem cells underlying longevity and persistent growth in plants」Zoom (オンライン)、日時：2021 年 4 月
4. 第 6 回幹細胞研究会 Zoom (オンライン)、日時：2020 年 11 月
5. TFC 国際シンポジウム Workshop1「Stem cells and plant reproduction」, Workshop2「Auxin and plant stem cells」東北大学、日時：2019 年 5 月
6. TFC 国際シンポジウム「Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality」東北大学、日時：2019 年 5 月
7. 第 82 回日本植物学会シンポジウム「Apical stem cell(s): evolutionary basis for 3D body plans in land plants」広島国際会議場、日時：2018 年 9 月
8. 第 59 回日本植物生理学会シンポジウム「植物と動物における幹細胞性の維持と分化運命決定」札幌コンベンションセンター、日時：2018 年 3 月
9. 第 3 回幹細胞研究会 理化学研究所 (横浜)、日時：2017 年 11 月

## 研究成果

### 研究項目 A01: 幹細胞増殖

#### 【計画研究: 五島班】

##### ・植物の非対称分裂を制御する仕組みを発見

動物細胞では中心体が細胞分裂の非対称性を保証することが証明されているが、植物は進化の過程で中心体を失っており、細胞分裂の対称性・非対称性を制御する仕組みは謎だった。本研究ではコケ植物の幹細胞などを使い、動物の中心体に相当する構造体（ガメトソームと命名）を発見した。ガメトソームを人為的に破壊すると、幹細胞に特徴的な非対称分裂が認められなくなった。植物はガメトソームを形成する場を操ることで幹細胞性を維持している可能性が示唆された (PNAS 2017)。その他、コケ幹細胞の細胞質分裂における動原体の重要性を解明し (eLife 2019)、コケ幹細胞で核を運搬するキネシンを同定し (J Cell Biol 2017, Plant Cell 2018)、分裂期に先立ち微小管と GTPase ROP の働きにより細胞の極性が確立されることを明らかにした (Curr Biol 2020)。また、イネ胚において茎頂幹細胞の形成と接合子の非対称分裂が独立に制御されていることを示した (Development 2019)。

#### 【計画研究: 林班】

##### ・根粒の発生機構を解明

マメ科植物の根粒形成では、分化した皮層細胞のごく一部が幹細胞性を獲得し、根粒の由来となる。これまで根粒形成の中核的転写因子 NIN が直接発現制御する転写因子として NF-Y を同定していたが、NIN の一過的発現誘導による RNA-seq と NIN の ChIP-seq を用いて、新たに側根形成に重要な転写因子 ASL18/LBD16 を同定した。ASL18 と NF-Y は複合体を形成し、NIN の下流で根粒形成を正に制御していると考えられた (Science 2019, Curr Opin Plant Biol 2021)。

##### ・コケ植物ゼニゴケの無性増殖の仕組みを解明

陸上植物の祖先の特徴をもつコケ植物ゼニゴケの全ゲノム構造を解明した。ゼニゴケは他の植物種と比べて、植物の発生過程や生理機能に関わる遺伝子の重複が非常に少なく、陸上植物がもつ制御系の祖先型をもつことが明らかとなった (Cell 2017) (梅田班、経塚班との共同研究)。ゼニゴケは栄養成長期に杯状体という器官を形成し、内部に多数のクローン個体（無性芽）を形成することで無性的に増殖する。R2R3-MYB 型転写因子 GCAM1 が杯状体底部で幹細胞の新生と維持を制御して、杯状体と無性芽の発生に不可欠な機能をもつことを明らかにした (Curr Biol 2019)。また、ROP GTPase の活性化を担う PRONE 型 RopGEF の KARAPPO が、杯状体底部における無性芽発生の開始に必須であることを発見した (Curr Biol 2019) (経塚班との共同研究)。

#### 【計画研究: 榊原均班】

##### ・サイトカイニンの輸送と作用の仕組みを解明

植物は根や葉など、離れた器官間で成長バランスを調節する仕組みを備えており、サイトカイニンは根と地上部間の情報伝達に関わるシグナル分子として重要な役割を担っている。本研究では、道管内を輸送されるサイトカイニンに前駆体と活性型の二種類の輸送形態があり、これらが地上部の成長制御において異なる役割をもっていることを明らかにした。植物はこの制御システムを通して茎頂における幹細胞の増殖を調節し、外環境の変化

に応答して地上部の成長を巧みにコントロールしていることが示唆された (Nat Plants 2017, Sci Rep 2019)。

・浮きイネが節間幹細胞の増殖を急激に活性化する仕組みを解明

浮きイネと呼ばれるイネは、冠水すると急激に茎葉を伸長させ、葉を水面上に出すことで呼吸を確保し、溺死を回避する。本研究では、浮きイネの水没に応答した草丈の伸長に関わる鍵遺伝子として *SEMIDWARF1* (*SD1*) を発見した。イネは水没すると植物ホルモンのエチレンを発生し、体内に蓄積する。これが *SD1* 遺伝子に働きかけて *SD1* タンパク質を多量に生産させることが明らかになった。*SD1* タンパク質は、節間幹細胞の増殖を促進する植物ホルモンであるジベレリンの合成酵素である。浮きイネの *SD1* タンパク質の酵素活性は、一般的なイネのものよりも圧倒的に高いことも判明した。また、ジベレリンによる茎伸長のアクセル役である *ACE1* とブレーキ役である *DECI* を同定した。以上のような巧妙なメカニズムにより、浮きイネは水没するとジベレリンを効率良く生産し、節間幹細胞を急激に増殖させることが明らかになった (Science 2018, Nature 2020)。

【計画研究:山口班】

・ストリゴラクトンの生合成および受容の仕組みを解明

ストリゴラクトン (SL) は腋芽幹細胞の活性を抑制するホルモンである。以前の研究で、SL 受容体候補として見出されたイネの *DWARF14* (*D14*) は、 $\alpha$ ,  $\beta$ -ヒドロラーゼファミリーに属する加水分解酵素様タンパク質で、実際に SL を分解することがわかっていた。本研究では、*D14* は (加水分解される前の) SL そのものを認識して信号を伝達すること、また *D14* による SL の加水分解は役割を終えたホルモンの不活性化であることを示した (Nat Commun 2019, New Phytol 2021, PNAS 2022) (経塚班との共同研究)。

【公募研究:杉山班】

・トレニアのシュート再生メカニズムを解明

トレニアの再生系において、培養開始直後に遺伝子発現プロファイル全体の大きな変動が起き、その後サイトカイニンに依存してリボソーム生合成系や細胞周期、シュート頂分裂組織関連の遺伝子発現が上昇することなどを明らかにした (Plant Cell Physiol 2021) (岩瀬班、池内班との共同研究)。

【公募研究:田中班】

・イネ花幹細胞の促進因子を同定

シロイヌナズナの *WUSCHEL* 遺伝子はシュート頂分裂組織において幹細胞維持に働くが、それに最も近縁なイネの *TILLERS ABSENT1* (*TAB1*) 遺伝子が、心皮分化後の花分裂組織においては幹細胞運命の促進因子として働いていることを明らかにした (Development 2021)。

【公募研究:西浜班】

・コケ植物ゼニゴケの幹細胞機能を制御する機構を解明

被子植物の幹細胞は CLE ペプチドを介した細胞間コミュニケーションによって制御されている。本研究ではゼニゴケの TDIF 型 CLE ペプチド MpCLE1 が幹細胞の増殖を抑制し、メリステムサイズを小さくする機能をもつことを明らかにした (PLoS Genet 2019) (鳥居

班、林班との共同研究)。また、頂端切除後の葉状体の切断面において内生オーキシン量が一過的に減少し、それが AP2/ERF 転写因子 *LOW-AUXIN RESPONSIVE* (MpLAXR) の発現を誘導することで細胞リプログラミングを引き起こすことを明らかにした。この発見から、内生オーキシンの減少が細胞リプログラミングを引き起こすという新たな概念が提示された (Plant Cell Physiol 2022) (榊原班との共同研究)。

#### 【公募研究:相田班】

##### ・胚発生時の子葉原基形成におけるオーキシンの役割を解明

幹細胞を含む子葉原基境界部の形成に働く CUC 転写因子群が、オーキシン生合成遺伝子である *YUC1* および *YUC4* の発現活性化に必須であることを明らかにした (Plant Biotechnol 2022)。また、CUC の制御下にあることが予想されたシグナルペプチド遺伝子 *EPFL2* が子葉原基の成長を促進するとともに、原基先端部におけるオーキシン応答の促進にも必要であることを明らかにした (Plant Biotechnol 2021)。

#### 【公募研究:石川班】

##### ・幹細胞誘導因子 *STEMIN* を発見

ヒメツリガネゴケにおいて、遺伝子特異的にヒストン修飾変化を引き起こすことで、体細胞の幹細胞化に必要な遺伝子群の発現を統御する転写因子 *STEMIN1* を発見した (Nat Plants 2019, Nat Plants 2020, Curr Opin Plant Biol 2022)。

#### 【公募研究:岩瀬班】

##### ・カルス再生因子 *WIND1* の新たな機能を解明

実用作物のナタネを用いて、転写因子 *WIND1* の活性化度合いを調節することで、カルス誘導のみならず、カルスから茎葉や根の再生も誘導できることを明らかにした (Dev Biol 2018) (榊原班との共同研究)。また、*WIND1* が幹細胞新生、傷の修復、防御応答などを統合的に制御するマスターレギュレーターであることを示した (New Phytol 2021)。

#### 【公募研究:池内班】

##### ・シュート再生の抑制因子を同定

植物の再生能力を制限する内生的な機構として、*WOX13* 遺伝子がオーキシンによって発現誘導され、茎頂の幹細胞維持に必要な *WUSCHEL* 遺伝子の発現抑制を介してシュート再生を抑制することを明らかにした (Plant Physiol 2022) (岩瀬班、経塚班との共同研究)。

#### 【公募研究:伊藤正樹班】

##### ・細胞サイズの決定の仕組みを解明

植物細胞の大きさに強く影響を与える転写因子 *SCL28* を同定し、*SCL28* が *SMR* 遺伝子群の発現制御を介して細胞分裂を抑制していることを明らかにした (Nat Commun 2022)。

#### 【公募研究:吉田班】

##### ・寄生植物の寄生メカニズムを解明

寄生植物ストライガはトウモロコシやイネに寄生し収穫量を大幅に減らし、アフリカを中心に甚大な農業被害をもたらしている。本研究ではストライガの全ゲノムを解読し、進化の過程で二度の全ゲノム重複を経験していることや、水平伝播によって宿主植物から得た遺伝子やレトロトランスポゾンの存在を明らかにした (Curr Biol 2019) (山口班、榊原班と

の共同研究)。また、寄生植物コシオガマの変異体を単離して解析した結果、植物ホルモンであるエチレンが寄生器官である吸器の伸長と宿主への侵入（吸器幹細胞の生成）を制御していることを明らかにした（Sci Adv 2020）。

## 研究項目 A02: 幹細胞性維持

### 【計画研究: 経塚班】

#### ・葉の形態が成長に応じて変化する仕組みを解明

イネ科植物の葉は、幹細胞を起点として基部側から分化する葉鞘と、先端側の葉身と呼ばれる二つのパーツから構成されている。本研究では、イネの *BLADE ONPETIOLE (BOP)* 遺伝子が葉鞘の形成を決定するマスター遺伝子であることを明らかにした。さらに、植物の幼若期の特徴を決定する *miR156* が *BOP* の機能を調節することも明らかになった。本研究により、幹細胞から作られる葉の形態が成長に応じて変化する仕組みが初めて明らかになった（Nat Commun 2018, Curr Biol 2020）。また、ゼニゴケ *TAWI* オーソログの *LATERAL ORGAN SUPPRESSOR 1 (MpLOS1)* は、頂端の幹細胞では発現せず、側生器官で発現して細胞分裂を抑制し、これにより頂端細胞の幹細胞性の維持に関わることを明らかにした（PLoS Biol 2019）（林班、西浜班との共同研究）。さらに、シロイヌナズナ *LEAFY* のオーソログであるイネ *ABBERRANT PANICEL ORGANIZATION2 (APO2)* は、花序形成の複数の過程において共通の転写因子群を制御することを明らかにした（Plant Physiol 2022）。

### 【計画研究: 鳥居班】

#### ・気孔の分化過程で対称分裂を行う仕組みを解明

植物の気孔が機能するためには、一对の孔辺細胞が穴を囲む形の構造を作ることが必須である。本研究では、気孔幹細胞の分化過程において、気孔分化のマスター転写因子 *MUTE* が対称分裂に必要な細胞周期因子を誘導し、さらにこれら細胞周期因子を抑制する転写因子を直接誘導することにより、細胞分裂が対称的に一回のみ起こり孔辺細胞が作られることを発見した（Dev Cell 2018）。また、気孔幹細胞が分化状態へと切り替わる際には、*MUTE* によって直接発現誘導される細胞周期阻害因子 *SMR4* によって幹細胞の非対称分裂が遅延し、分化状態での対称分裂へと誘導される仕組みを解明した（Dev Cell 2022）。

#### ・維管束幹細胞の維持と分化における運命制御機構の解明

維管束分化誘導系 *VISUAL* を用いた解析から、光がシグナルとして維管束幹細胞の確立に重要であることを見出した（Plant J 2018）（榊原班との共同研究）。また、*VISUAL* を用いた遺伝学的解析から、維管束幹細胞の未分化性の維持に *BES/BZR* 転写因子ファミリーが働くことを明らかにし、*BES/BZR* 転写因子間の競合関係がその機能発現に重要であることを示した（Plant Cell 2021）（佐竹班との共同研究）。さらに、新たに篩部伴細胞を人工的に誘導できる分化系 *VISUAL-CC* を確立し、篩部組織の中で篩管細胞と篩部伴細胞の運命を切り替える分子スイッチ *GSK3* を発見した（Commun Biol 2020）（経塚班との共同研究）。

### 【計画研究: 梅田班】

#### ・DNA 損傷に応答した細胞周期停止と幹細胞死の誘導機構を解明

植物のほとんどの分裂細胞は DNA 損傷に応答して細胞周期を G2 期で停止させ、DNA 修復を行う。しかし、幹細胞だけは細胞死を起こし、傷ついたゲノムをもつ幹細胞を残さな

いようにする。本研究では、シロイヌナズナにおいて DNA 損傷シグナルの伝達に機能する転写因子 SOG1 の直接の標的遺伝子 146 個を同定した (Plant J 2018)。この中にはオーキシシンシグナルを抑制する因子や、SOG1 と最も近縁な転写因子 ANAC044/085 などが含まれ、ANAC044/085 の下流で安定化される 3R 型 MYB 転写因子 MYB3R3, MYB3R5 が、細胞周期の G2 期停止と幹細胞死に必須な役割をもつことを明らかにした (Nat Commun 2017, eLife 2019, Curr Opin Plant Biol 2019) (伊藤正樹班との共同研究)。また、SOG1 の下流ではサイトカニン生合成遺伝子の発現も誘導され、その影響で根端のサイトカニンシグナルが活性化されオーキシシンレベルが低下すること、これも G2 期停止や幹細胞死に必要であることが示された (Sci Adv 2021) (榊原班との共同研究)。

#### ・ゼニゴケの器官形成におけるサイトカイニンの役割の解明

陸上植物進化の基部に位置するゼニゴケにおいて、サイトカニンが無性生殖器官である杯状体の形成を促進すること、また仮根の形成を抑制することを明らかにした。サイトカニンはこれらの器官形成の元となる幹細胞の維持あるいは分化に重要な役割をもっていることが示唆された (Plant Cell Physiol 2019) (経塚班、榊原班、林班、西浜班との共同研究)。

#### 【計画研究:佐竹班】

##### ・植物の DNA 修復と寿命の進化の理解

長寿命植物において幹細胞ゲノムが安定的に維持されているかを調べるために、赤道直下に生息する樹齢 400 年を超える熱帯産樹木 *Shorea laevis* から高品質ゲノムを作成し、1600 年代に生じた芽生えから 400 年かけて蓄積した体細胞変異を検出することにより、次世代集団が受ける自然選択や遺伝的浮動の前に生じた突然変異の速度を正確に推定することに成功した。また、比較ゲノム解析によって、樹木はポリ ADP リボースポリメラーゼ遺伝子 (*PARP*) のコピー数が多年草や一年草よりも多く、樹木が DNA 損傷や病原体の感染から長期間身を守り、生存を維持するのに貢献していることを明らかにした (iScience 2021)。

#### 【公募研究:藤田班】

##### ・コケ幹細胞の細胞間コミュニケーションの抑制機構を解明

アブシジン酸 (ABA) により誘導されるストレス耐性の幹細胞間では、原形質連絡を介した物質移動が抑制されていることを見出した (Plant Cell Physiol 2019) (経塚班、榊原班との共同研究)。また、この細胞間コミュニケーションの抑制には、被子植物と共通の ABA シグナル伝達因子である SnRK2 及び ABI3 が関与することを見出した (Plant Cell Physiol 2020)。この他に、サイクリン依存性キナーゼが細胞骨格制御を介して光応答に関わることを明らかにし、この機能が陸上植物に保存されていることを示した (Sci Adv 2022) (石川班との共同研究)。

#### 【公募研究:柿本班】

##### ・気孔幹細胞と道管前駆細胞の増殖及び篩部形成の制御機構を解明

植物の道管と気孔は共に水の通り道である。本研究では、CLE9/10 ペプチドが受容体 HSL1・共受容体 SERK 複合体に結合して気孔幹細胞の増殖を制御するとともに、受容体 BAM と結合して道管前駆細胞の数を調節していることを明らかにした。CLE9/10 は別々の受容体を介して、植物体の水輸送機能を最適化していると考えられる (Nat Plants 2018) (澤班と

の共同研究)。また、Dof 転写因子-CLE25/26/45-BAM 受容体を介した制御ループが節部形成を制御していることも明らかにした (Nat Plants 2022)。

・ **内鞘細胞のみが持つ側根形成コンピテンスの仕組みを解明**

シロイヌナズナの根では内鞘細胞のみが脱分化を介した側根形成開始能力をもっており、自発的に発生するオーキシンのピークに応答して不等分裂を起こし、側根メリステムを形成する。本研究において、内鞘細胞の性質を付与する bHLH 型の転写因子 PFA/PFB 複合体を明らかにした (Nat Plants 2021)。

【公募研究:伊藤寿朗班】

・ **花における幹細胞増殖活性の停止メカニズムを解明**

花において幹細胞の増殖活性を停止し、生殖器官を分化させる仕組みについて解析した。花幹細胞の増殖抑制に機能する SUP は、ポリコム因子 CLF と結合することでオーキシン合成を抑制すること (EMBO J 2018)、また CRC によるクロマチン構造制御を介したオーキシン合成酵素遺伝子の発現制御機構を明らかにした (Nat Commun 2018) (榊原班との共同研究)。また、花幹細胞の細胞自立的な増殖抑制経路について、エピジェネティック制御を介した遺伝子ネットワークを解明した (Plant Cell 2019)。

【公募研究:津田班】

・ **節・節間パターンの形成機構と節間の起源の解明**

茎発生過程における節・節間の起源と運命決定時期を探るため、イネ用に改良した形質転換ベクター系を構築し (Plant Biotechnol 2022)、それを用いてクローナル解析系を確立した。細胞系譜解析の結果、節は節間よりも先に運命が決定されること、また節間は茎の発生過程の後期にごく限られた幹細胞集団から生み出されることが明らかになった。