

令和 5 年 5 月 11 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03247

研究課題名(和文)コケ植物繁殖子の休眠を制御する分子メカニズムの解明

研究課題名(英文)Molecular mechanisms for dormancy of clonal propagules in a bryophyte

研究代表者

石崎 公庸 (Ishizaki, Kimitsune)

神戸大学・理学研究科・教授

研究者番号：00452293

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：陸上植物は生存に適さない環境を成長を停止させた状態で乗り越え、好ましい環境下で生育を再開させる休眠という生存戦略を進化させてきた。コケ植物ゼンゴケは、杯状体内部に休眠したクローン繁殖子である無性芽を形成する。本研究では、無性芽の休眠を促進するbHLH型転写因子MpHYPNOS (MpHYP)に着目し、その休眠制御機構を解析した。MpHYP機能欠損変異体とMpHYP機能誘導株を用いて様々な分子生理学的解析を行ったところ、MpHYPはABA生合成遺伝子の発現誘導や細胞周期関連遺伝子の直接的な発現抑制を介して、ABA依存적と非依存적経路で複合的に休眠を促進していることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の種子や芽の休眠は農業や園芸の分野において重要な形質であり、主に作物やモデル被子植物を用いて研究が進められてきた。本研究は、コケ植物のクローン繁殖子における休眠が転写因子を介した精緻な遺伝子発現制御の仕組みによってコントロールされていることを世界で初めて示したものである。本研究で発見した休眠制御因子の作用点は植物に共通する植物ホルモン生合成や細胞周期制御因子であることから、植物共通の休眠操作系の開発、将来的には作物や有用植物の種子や芽の長期保存手法の開発に繋がる基盤的知見を提供することが期待される。

研究成果の概要(英文)：Dormancy is a key process employed by land plants to adapt to harsh terrestrial environments. The liverwort *Marchantia polymorpha* produces dormant propagules called gemmae for asexual reproduction. The plant hormone abscisic acid (ABA) plays important roles in regulating dormancy in both the seeds of flowering plants and the gemmae of *M. polymorpha*. We identified the transcription factor MpHYP/MpbHLH40 as a key regulator of gemma dormancy. Knock-out mutants of MpHYP showed much higher germination rates of gemmae in gemma cups than ABA-related mutants. Transient induction of MpHYP caused growth arrest of gemmae and thalli. Transcriptome and RT-qPCR analyses revealed that MpHYP represses the expression of cell cycle-related genes and induces ABA biosynthesis and ABA-responsive genes. Our results have suggested that MpHYP regulates gemma dormancy mainly through the ABA-independent pathway, providing clues about ABA-dependent and independent regulation of dormancy in land plants.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：休眠 クローン繁殖子 コケ植物 アブシシン酸 細胞周期 進化

1. 研究開始当初の背景

(1) 芽生えた後に移動することができない植物にとって、芽が発芽する環境(季節や場所)を決定することは、個体および生物種としての生存を大きく左右する。植物は、成長に適さない環境を、環境ストレス耐性の高い種子や冬芽などの成長を停止させた状態で乗り越え、好ましい環境で成長を再開させる強力な生存戦略「休眠」を進化させてきた。休眠の制御は農業や園芸の重要なターゲットである。例えばトウモロコシやイネ、小麦などでは、収穫前の穂に実った種子が休眠から覚醒し、穂の中で出芽してしまう「穂発芽」という現象が知られており、収穫減や品質低下の原因となる。種子の休眠は植物ホルモンの ABA と GA の内生量や感受性のバランスにより制御されていることが知られ、その制御メカニズムの研究が盛んに行われている。また多年生の植物は、冬や乾季の前に芽の分裂組織の活性を休止して休眠状態を確立する能力を持つ。休眠において、光や温度などの外的環境情報が種々の植物ホルモンなどの内的因子を調節する複雑な制御機構については知見が蓄積しつつある。しかし、これらの外的・内的因子の情報がどのように統合されて胚や芽の成長が停止し、休眠に至るのか? その仕組みは十分に解析されておらず、休眠現象の全容解明には多くの謎が残されている。

(2) 植物は約 5 億年前頃に、比較的安定した水中の環境から、激しい気温変動や乾燥など過酷な陸上へと進出した。陸上植物進化の基部で分岐したコケ植物苔類に属するゼニゴケは、葉状体背側にある杯状体からクローン繁殖子の無性芽を形成し、栄養繁殖を行う。無性芽は杯状体の中では成長を停止し休眠しているが、杯状体外に散布され吸水すると、光依存的に発芽し成長を開始する(図1)。応募者らを含む国際共同研究から、オーキシンがゼニゴケ杯状体内の無性芽休眠を促進する機能を持ち、オーキシン生合成酵素遺伝子の発現が低下した変異体では杯状体内部で無性芽の一部が発芽する(以後、杯内発芽と呼ぶ)ことが発見されていた。また ABA も被子植物とほぼ同様のシグナル伝達系を介して無性芽休眠を促進する作用をもつことも明らかにしていた。

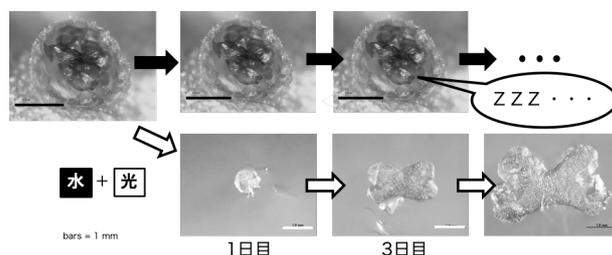


図1: ゼニゴケ無性芽の休眠と発芽
無性芽は杯状体内では休眠し、杯状体外に散布され吸水すると光依存的に発芽して成長する。

(3) 研究開始当初、ゼニゴケ無性芽の休眠を正に制御する bHLH 型転写因子 MpbHLH40 (研究途中で MpHYPNOS と命名、以降 MpHYP と表記する)を同定した。MpHYP の機能解析を行い、以下の事が明らかになっていた。

①MpHYP の発現(転写レベル)は休眠した無性芽を含む杯状体で顕著に高い。

②MpHYP 機能欠損変異体の無性芽は、杯内発芽の表現型を示す(図2)。しかし無性芽の杯内発芽についての定量的な評価は確立されなかった。

以上より MpHYP は、無性芽や葉状体の成長を可逆的に停止させる能力を有し、休眠を促進する主要な因子であると考えられた。

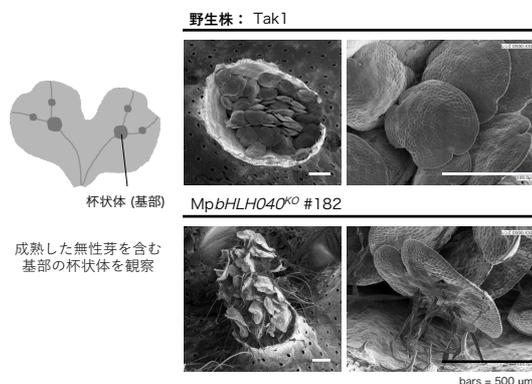


図2: MpbHLH40(MpHYP)機能欠損変異体の表現型
MpHYP 機能欠損変異体の無性芽は休眠せず、杯内発芽する。成長や器官形成には異常が認められない。

2. 研究の目的

本研究では、ゼニゴケをモデルとし、①繁殖子(無性芽)の成長停止と環境耐性付与における分子メカニズムの実体を解明する。植物における休眠の研究は、モデル被子植物のシロイヌナズナや、トウモロコシやイネなどの作物を対象としたものがほとんどであり、コケやシダ植物などの基部系統における休眠のメカニズムはほとんど解析されていない。本研究の成果と被子植物における休眠制御機構と比較解析することで、植物進化の過程で獲得され多様化した休眠制御の普遍的な仕組みとその進化の道筋が明らかになると考えられる。

3. 研究の方法

(1) 無性芽の休眠と発芽時における MpHYP タンパク質動態の解析

GUS レポーターを用いた解析と RT-qPCR 結果より、MpHYP は杯状体と発生中の無性芽で高発現することが分かっていたが、その発現パターンの詳細は明らかになっていなかった。そこでまず、MpHYP のタンパク質動態をモニターできる形質転換体を作成し、休眠した無性芽が発芽する過程での MpHYP の動態を解析した。MpHYP のタンパク質コード領域の C 末端に蛍光タンパク質 Citrine 遺伝子を MpHYP 機能欠損変異体に導入し、無性芽休眠異常の表現型を相補した形質転換体を作成し、杯状体内の無性芽の成熟過程および発芽過程における機能的な MpHYP タンパク質の動態を詳細に検証した。

(2) MpHYP 下流で成長を停止させ休眠を促進する遺伝子制御ネットワークの解明

A. MpHYP 欠損変異体における杯内発芽した無性芽のトランスクリプトーム解析

MpHYP 下流で無性芽休眠を促進する遺伝子を網羅的に解析するため、杯状体内で休眠している野生株の無性芽と、杯内発芽した MpHYP 欠損変異体の無性芽で、次世代シーケンサー (Illumina HiSeq4000) による RNAseq 解析を行った。

B. MpHYP 機能誘導株における無性芽発芽抑制時のトランスクリプトーム解析

MpHYP の下流にグルココルチコイド受容体ドメイン (GR) を融合した MpHYP-GR コンストラクトを導入した形質転換体は、MpHYP の機能をデキサメタゾン (DEX) 依存的に誘導できる形質転換体である。この MpHYP-GR 形質転換体の無性芽を発芽条件 (吸水+光) で生育させると、DEX 処理なしでは野生株と同様に発芽し成長するが、DEX 処理下では発芽が抑制され成長が停止する。MpHYP の制御下で、無性芽の成長を停止させる遺伝子制御ネットワークを網羅的に解析するため、DEX 処理の有無で無性芽を発芽条件で生育させた MpHYP-GR 株の RNAseq 解析を行った。

4. 研究成果

(1) 無性芽の休眠と発芽時における MpHYP タンパク質動態の解析

GUS レポーターを用いた解析と RT-qPCR 結果より、MpHYP は杯状体と発生中の無性芽で高発現することが分かっていたが、休眠している成熟した無性芽では MpHYP のプロモーター活性が弱いことが示されていた。MpHYP のタンパク質レベルの発現動態を解析するため、MpHYP-Citrine コンストラクトを MpHYP 機能欠損変異体に導入した形質転換体 MpHYP-Citrine Mphyp を作出した。MpHYP-Citrine/Mphyp では、Mphyp で観察される無性芽の杯内発芽はほぼ見られないことから MpHYP-Citrine は機能的であると考えられた。発生中から成熟して休眠状態の無性芽における MpHYP-Citrine の動態を共焦点レーザー顕微鏡 (オリンパス FV1000) で観察したところ、MpHYP-Citrine の蛍光が成熟した無性芽の成長点付近と仮根原器あたりで観察された。

(2) 無性芽の休眠と発芽時における MpHYP タンパク質動態の解析

GUS レポーターを用いた解析と RT-qPCR 結果より、MpHYP は杯状体と発生中の無性芽で高発現することが分かっていたが、休眠している成熟した無性芽では MpHYP のプロモーター活性が弱いことが示されていた。MpHYP のタンパク質レベルの発現動態を解析するため、MpHYP-Citrine コンストラクトを MpHYP 機能欠損変異体に導入した形質転換体 MpHYP-Citrine/Mphyp を作出した。MpHYP-Citrine/Mphyp では、MpHYP で観察される無性芽の杯内発芽はほぼ見られないことから MpHYP-Citrine は機能的であると考えられた。発生中から成熟して休眠状態の無性芽における MpHYP-Citrine の動態を共焦点レーザー顕微鏡 (オリンパス FV1000) で観察したところ、MpHYP-Citrine の蛍光が成熟した無性芽の成長点付近と仮根原器あたりで観察された。

(3) MpHYP 下流で制御される遺伝子制御ネットワークの解明

MpHYP は bHLH 型転写因子をコードしている。MpHYP 下流で無性芽休眠を促進するメカニズムを明らかにするため、① Mphyp と野生型の無性芽におけるトランスクリプトーム比較解析、と、② MpHYP-GR 形質転換体を用い、MpHYP の機能誘導後 2 時間におけるトランスクリプトーム変化の解析、を行った。その結果、MpHYP-GR の機能誘導 2 時間で発現が上昇し、且つ、Mphyp の無性芽で発現が低下している 492 遺伝子を同定した。これらは MpHYP の働きで発現が上昇し無性芽休眠を促進する機能をもつ遺伝子候補である。また MpHYP-GR の機能誘導 2 時間で発現が低下し、且つ、MpHYP 機能欠損変異体の無性芽で発現が上昇している 517 遺伝子を同定した。これらは発芽を促進するなど無性芽休眠を負に制御する機能をもち、MpHYP の働きで発現が抑制される遺伝子候補である。

(4) MpHYP による ABA 生合成の促進

上記 (3) のトランスクリプトーム解析の結果、MpHYP の働きで発現が上昇する遺伝子の中に ABA 関連遺伝子が多く存在していた。具体的には、ABA 生合成経路の 9-エポキシカロテノイドジオキシゲナーゼ (NCED) をコードする MpNCED 遺伝子や ABA シグナル伝達の下流に位置する LATE EMBRYO ABUNDANT PROTEIN Like タンパク質 (LEAL) をコードする MpLEALs 遺伝子である。そこで翻訳阻害剤の CHX を処理を組み合わせ RT-qPCR により発現解析し、解析結果から MpHYP は MpNCED の

発現を直接誘導することが示唆された。MpHYP は MpNCED の発現を誘導することで ABA 生合成を促進させると考えた。次に ABA 量の定量を行った結果、MpHYP を機能誘導した MpHYP-GR 葉状体では ABA 含有量が高かった。さらに、Mphyp の無性芽では ABA 含有量が低かった。これらの結果から、MpHYP は ABA 生合成を促進していることが明らかになった。

(5) MpHYP による無性芽発芽/成長停止における ABA 経路の寄与

これまでの(3および4)の結果から MpHYP は ABA 経路を介して無性芽の休眠を促進していることが示唆された。しかし、仮根が伸長しているかどうかを指標として杯状体内の無性芽の発芽率を測定すると、ABA 受容体遺伝子の *Mppyl1* の変異体や ABA 生合成遺伝子の *MpNCED* の変異体の発芽率は *Mphyp* 変異体の発芽率よりも低くなりました。この結果から、無性芽休眠時の成長停止は、ABA 経路以外の経路を介して主に制御されていることが示唆された。

そこで *MpbHLH40* による無性芽発芽成長停止における ABA 経路の寄与を解析するため、MpHYP-GR 株背景で ABA 受容体遺伝子 *MpPYL1* をゲノム編集で破壊した MpHYP-GR/*Mppyl1* を作成した。MpHYP-GR 株を DEX 処理すると無性芽発芽が抑制され葉状体の成長が停止する。ABA 受容体が欠損した MpHYP-GR/*Mppyl1* でも DEX 処理により無性芽発芽の抑制と葉状体の成長も停止したことから、MpHYP による無性芽発芽抑制と葉状体成長停止への ABA 経路の寄与は限定的であると考えられる。

(6) MpHYP 下流で ABA 非依存的に成長を停止させる遺伝子制御ネットワークの解明

MpHYP による無性芽発芽抑制の仕組みを解明するため、MpHYP 下流で ABA 非依存的に制御される遺伝子発現を網羅的に解析した。具体的には(5)で作成した MpHYP-GR/*Mppyl1* 株と MpHYP-GR 株を用い、DEX 処理 2 時間で変動するトランスクリプトームを比較解析した。その結果、MpHYP の機能誘導で発現が上昇する 2,700 遺伝子のうち 1,456 遺伝子は ABA 受容体が欠損しても発現が上昇する、また MpHYP の機能誘導で発現が低下する 1,854 遺伝子のうち 891 遺伝子は ABA 受容体が欠損しても発現が低下すること、が明らかとなった。これらの遺伝子は MpHYP 下流で ABA 経路非依存的に制御される遺伝子と考えられる。

(7) MpHYP による細胞周期制御遺伝子の発現抑制

上記(6)のトランスクリプトーム解析の結果、MpHYP の働きで ABA 非依存的に発現が低下する遺伝子の中に細胞周期関連遺伝子が多く存在していた。具体的には、細胞周期の主要な調節因子である幾つかのタイプのサイクリン (CYCs) やサイクリン依存性キナーゼ (CDKs) をコードする *MpCYCD* 遺伝子や *MpCDKB* 遺伝子である。そこで翻訳阻害剤の CHX を処理を組み合わせた RT-qPCR により発現解析し、解析結果から MpHYP は *MpCYCD* の発現を直接抑制することが示唆する結果を得た。次に MpHYP による無性芽の成長停止について、チミジンの類縁体 Edu (5-ethynyl-2'-deoxyuridine; 5-エチニル-2'-デオキシウリジン) を使って細胞周期の進行を評価したところ、MpHYP の機能誘導により細胞周期の進行が顕著に抑制されること、その際に *MpCYCD* の発現も顕著に抑制されることが明らかになった。これらの結果から、MpHYP は主に *MpCYCD* 等の細胞周期調節因子の発現を抑制することで、無性芽発芽を抑制し成長を停止していることが示唆された。

(8) まとめ：MpHYP による無性芽休眠の制御機構

MpHYP は ABA 生合成遺伝子である *MpNCED* の発現を直接誘導することで ABA 生合成を促進し、そのことにより ABA シグナリング下流因子の発現が上昇すると考えられる。しかし MpHYP は主に ABA 経路以外の経路を介して無性芽の発芽を抑制し成長停止を制御していると考えられる。MpHYP は、細胞周期の腫瘍調節因子である *MpCYCD* 等の発現を抑制して、細胞周期の進行を停止させると考えられる。一方、無性芽休眠時の成長停止における寄与が限定的と考えられる ABA は無性芽のストレス耐性の付与などに機能する可能性を示唆する結果も得られている。今後、MpHYP による下流遺伝子の発現制御機構を明らかにするとともに、被子植物など他の植物の種子や芽の休眠制御において MpHYP のオーソログが機能する可能性や MpHYP のような休眠の統合制御因子の存在についても研究を展開させていくことが期待される。

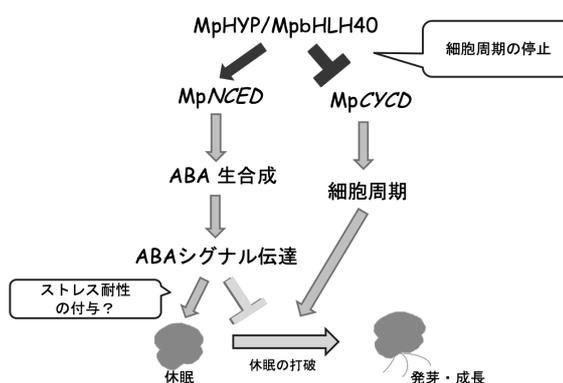


図3：MpHYPによる休眠促進機構のモデル

本研究より、MpHYP は ABA 非依存的な細胞周期関連遺伝子の発現抑制と ABA 生合成酵素遺伝子の発現促進を介して複合的に無性芽休眠を制御することが明らかとなった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Kohchi Takayuki, Yamato Katsuyuki T., Ishizaki Kimitsune, Yamaoka Shohei, Nishihama Ryuichi	4. 巻 72
2. 論文標題 Development and Molecular Genetics of Marchantia polymorpha	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Annual Review of Plant Biology	6. 最初と最後の頁 677 ~ 702
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1146/annurev-arplant-082520-094256	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Sakai Yuuki, Higaki Takumi, Ishizaki Kimitsune, Nishihama Ryuichi, Kohchi Takayuki, Hasezawa Seiichiro	4. 巻 39
2. 論文標題 Migration of prospindle before the first asymmetric division in germinating spore of Marchantia polymorpha	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 5 ~ 12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.21.1217b	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kato Hiroataka, Yasui Yukiko, Ishizaki Kimitsune	4. 巻 228
2. 論文標題 Gemma cup and gemma development in Marchantia polymorpha	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 459 ~ 465
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.16655	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kato Hiroataka, Mutte Sumanth K., Suzuki Hidemasa, Crespo Isidro, Das Shubhajit, Radoeva Tatyana, Fontana Mattia, Yoshitake Yoshihiro, Hainiwa Emi, van den Berg Willy, Lindhoud Simon, Ishizaki Kimitsune, Hohlbein Johannes, Borst Jan Willem, Boer D. Roeland, Nishihama Ryuichi, Kohchi Takayuki, Weijers Dolf	4. 巻 6
2. 論文標題 Design principles of a minimal auxin response system	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 473 ~ 482
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-0662-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 安居佑季子、石崎公庸	4. 巻 58
2. 論文標題 庭の厄介者ゼニゴケがクローン個体をつくり繁殖する仕組み	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 化学と生物	6. 最初と最後の頁 502-504
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hiwatashi, H., Goh, H., Yasui, Y., Koh, L.Q., 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, K.T., Ueda, T., Urano, D., Kohchi, T. and Ishizaki, K.	4. 巻 29
2. 論文標題 The RopGEF KARAPPO Is Essential for the Initiation of Vegetative Reproduction in <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3525 ~ 3531.e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.08.071	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Yasui Yukiko, Tsukamoto Shigeyuki, Sugaya Tomomi, Nishihama Ryuichi, Wang Quan, Kato Hiroataka, Yamato Katsuyuki T., Fukaki Hidehiro, Mimura Tetsuro, Kubo Hiroyoshi, Theres Klaus, Kohchi Takayuki, Ishizaki Kimitsune	4. 巻 29
2. 論文標題 GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB1, an Ortholog of Axillary Meristem Regulators, Is Essential in Vegetative Reproduction in <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3987 ~ 3995.e5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.10.004	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kato Hiroataka, Yoshimura Nami, Yoshikawa Mikako, Matsuura Hideyuki, Takahashi Kosaku, Takezawa Daisuke, Furuya Tomoyuki, Kondo Yuki, Fukaki Hidehiro, Mimura Tetsuro, Ishizaki Kimitsune	4. 巻 -
2. 論文標題 The bHLH transcription factor MpHYPNOS regulates gemma dormancy in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/2022.04.25.488978	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計16件（うち招待講演 5件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 芳村 那美, 吉川 実樺子, 安田 有沙, 加藤 大貴, 酒井 友希, 三村 徹郎, 近藤 侑貴, 深城 英弘, 石崎 公庸
2. 発表標題 ゼニゴケ無性芽におけるMpHYPNOSを介した休眠制御
3. 学会等名 第63回 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Kimitsune Ishizaki
2. 発表標題 Evolutionary conserved mechanisms of stem cell proliferation in land plants
3. 学会等名 第63回 日本植物生理学会年会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 酒井 友希, 近藤 侑貴, 深城 英弘, 石崎 公庸
2. 発表標題 ゼニゴケ胞子における非対称分裂メカニズム
3. 学会等名 第63回 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 酒井友希, 高見英幸, 山岡尚平, 近藤侑貴, 深城英弘, 三村徹郎, 石崎公庸
2. 発表標題 ゼニゴケ器官形成におけるR2R3-MYB 転写因子SHOTGLASS の機能
3. 学会等名 日本植物学会 第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 田中涼葉, 加藤大貴, 安居佑季子, 近藤侑貴, 深城英弘, 石崎公庸
2. 発表標題 ゼニゴケの葉状体再生におけるGCAM1 およびGC1L の機能
3. 学会等名 日本植物学会 第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 芳村那美, 吉川実禰子, 安田有沙, 加藤大貴, 酒井友希, 三村徹郎, 近藤侑貴, 深城英弘, 石崎公庸
2. 発表標題 ゼニゴケ無性芽におけるMpHYPNOS を介した休眠制御
3. 学会等名 日本植物学会 第85回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yuuki Sakai, Hideyuki Takami, Shigeyuki Tsukamoto, Shohei Yamaoka, Yuki Kondo, Hidehiro Fukaki, Tetsuro Mimura, Kimitsune Ishizaki
2. 発表標題 Functional analysis of a R2R3-MYB transcription factor SHOTGLASS in Marchantia polymorpha
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Naho Maehara, Hirotaka Kato, Yuki Sakai, Yuki Kondo, Tetsuro Mimura, Hidehiro Fukaki, Kimitsune Ishizaki
2. 発表標題 Functional characterization of LAX PANICLE2 homologous in the liverwort Marchantia polymorpha
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Hiroataka Kato, Yukiko Yasui, Kimitsune Ishizaki
2. 発表標題 Exploring the common mechanisms for stem cell propagation from vegetative reproduction of <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 酒井友希, 高見英幸, 塚本成幸, 山岡尚平, 増田晃秀, 深城英弘, 三村徹郎, 河内孝之, 石崎公庸
2. 発表標題 ゼニゴケ側生器官形成を制御するMYB転写因子GCAM2の機能解析
3. 学会等名 第84回日本植物学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 加藤大貴, 安居佑季子, 深城英弘, 三村徹郎, 石崎公庸
2. 発表標題 苔類ゼニゴケの杯状体形成に重要なsingle-MYBタンパク質の同定
3. 学会等名 第84回日本植物学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kimitsune Ishizaki
2. 発表標題 An evolutionarily conserved mechanism for production of secondary meristems in land plants
3. 学会等名 International Symposium: Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 樋渡琢真, 上野亜紀, 金澤建彦, 南野尚紀, 深城英弘, 三村徹郎, 上田貴志, 石崎公庸
2. 発表標題 ゼニゴケ無性芽形成に機能するRopおよびRopGEFの細胞内局在解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kimitsune Ishizaki
2. 発表標題 GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB1, an orthologue of axillary meristem regulator, is essential for vegetative reproduction in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 Marchantia Workshop 2019 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kimitsune Ishizaki
2. 発表標題 Marchantia polymorpha as a model for evolutionary biology
3. 学会等名 The Vassilios Sarafis OzBryo Meeting (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kimitsune Ishizaki
2. 発表標題 An evolutionary conserved mechanism for production of secondary meristems in land plants
3. 学会等名 Australian Society of Plant Scientists Conference: ASPS 2019 (招待講演)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 石崎 公庸(担当:分担執筆, 範囲:第1章)	4. 発行年 2019年
2. 出版社 化学同人	5. 総ページ数 242
3. 書名 植物生理学 第2版	

〔産業財産権〕

〔その他〕

神戸大学大学院理学研究科 石崎研究室ホームページ http://www.research.kobe-u.ac.jp/fsci-ishizaki/index.html 神戸大学石崎研究室ホームページ http://www.research.kobe-u.ac.jp/fsci-ishizaki/index.html 神戸大学石崎研究室ホームページ http://www.research.kobe-u.ac.jp/fsci-ishizaki/index.html

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
シンガポール	TEMASEK Lifesciences Laboratories		
ドイツ	Max Planck Institute		