

平成 31 年 4 月 24 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2018

課題番号：15H04391

研究課題名(和文)植物における栄養繁殖器官の発生開始を制御する分子メカニズム

研究課題名(英文)Molecular mechanisms of organ initiation for vegetative reproduction in plants

研究代表者

石崎 公庸(Ishizaki, Kimitsune)

神戸大学・理学研究科・准教授

研究者番号：00452293

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文)：多くの植物は種子や胚を経由せず栄養器官から親個体のクローン個体を発生する栄養繁殖という繁殖様式をもつ。しかし栄養繁殖の分子メカニズムに関する知見はほとんどない。ゼニゴケは栄養成長の本体である葉状体上に杯状体という器官を形成し、その中に百個以上もの無性芽という栄養繁殖器官を形成することで栄養繁殖する。本研究では、無性芽発生の場合となる杯状体の形成に必須なR2R3-MYB型転写因子GCAM1の同定に成功し、その機能メカニズムについて解析した。また杯状体底部における無性芽発生の開始に植物Rho型低分子量Gタンパク質Ropの活性化を担うPRONE型RopGEFが必須の役割を持つ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

本研究はコケ植物ゼニゴケを材料に栄養繁殖の分子メカニズムにアプローチする独創的な研究である。本研究で同定した杯状体形成の鍵制御因子GCAM1は被子植物にも保存され、腋芽形成の制御因子であることが知られている。また無性芽発生の開始を制御することが明らかにされたRopGEFは、被子植物で細胞の先端成長や極性を決定することが知られている。すなわち本研究は、コケ植物と被子植物に共通する発生制御の分子機構を明らかにし、さらに植物の形づくりの進化について新たな概念を提唱する。また農業・園芸分野では、根・茎・葉など栄養器官からの個体発生を自在にコントロールする技術基盤の構築が期待される。

研究成果の概要(英文)：A variety of plants in diverse taxa can reproduce asexually via vegetative propagation, in which clonal propagules with new meristem(s) are generated directly from vegetative organs. A basal land plant *Marchantia polymorpha* develops the clonal propagules, gemmae, in the specialized receptacle, gemma cup. In this study, we have identified an R2R3-MYB transcription factor, designated as GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB 1 (GCAM1), as an essential regulator for the gemma cup development in *Marchantia*. Interestingly, phylogenetic and interspecies complementation analyses supported the orthologous relationship of GCAM1 to regulatory factors for axillary meristem formation, e.g. *Arabidopsis* RAXs and tomato Blind, in angiosperm sporophyte. Furthermore we have also identified the KARAPPO gene, which encodes a Rop guanine nucleotide exchange factor (RopGEF) carrying a PRONE catalytic domain, is essential for initiation of gemma development.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：栄養繁殖 クローン 植物 進化 ゼニゴケ 低分子量Gタンパク質 転写制御

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19(共通)

1. 研究開始当初の背景

植物には種子や胚を経由せず栄養器官から親個体のクローン個体を発生する栄養繁殖という繁殖様式を有するものが多い。栄養繁殖では、栄養器官(根・茎・葉)の一部である分化した細胞から、新たな個体を形成する分裂組織が作られる。例えば、肥大化した塊茎の一部から芽を形成するジャガイモや、葉の付け根に球状となった芽(ムカゴ)が形成されるヤマイモなどの例が挙げられる。栄養繁殖は交配を経由しないので、移動する能力を持たない植物にとって、有性生殖が困難な環境下でも遺伝的に同一(クローン)な個体を安定かつ迅速に繁殖できる点で有利であり、農業や園芸の分野でも重要な繁殖様式である。しかし栄養繁殖の仕組みをもつモデル植物が整備されておらず、その分子メカニズムに関する知見は極めて限られているのが現状であった。

ゼニゴケは、栄養成長の本体である葉状体上に杯状体という器官を形成し、その中に百個以上もの無性芽という栄養繁殖器官を形成することで、栄養繁殖する。無性芽は、雨や物理的な刺激で周囲に散布された無性芽はそれぞれ独立したクローン個体となる。ゼニゴケは、この無性芽による栄養繁殖システムにより厳しい環境下であっても群落としては巧みに維持され、かつ旺盛な繁殖能力をもつ。苔類のモデルであるゼニゴケは陸上植物進化の基部に位置し、研究材料として多くのユニークな特長を持つ。申請者らにより、簡便かつ高効率な形質転換形など、分子遺伝学の研究リソースが急速に整備されてきていた。

本研究開始までに、ゼニゴケ全ゲノム情報を活用した次世代シーケンサーによるトランスクリプトーム解析を行っており、ゼニゴケの杯状体および無性芽発生プロセスで特異的に発現が上昇する R2R3-MYB 型転写因子 *GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB1 (GCAMI)* を見出されていた。興味深いことに系統解析から *GCAMI* は、被子植物において葉の付け根などに形成される腋芽の発生を制御する *REGULATORS OF AXILLARY MERISTEMS (RAX)* 遺伝子のオーソログであることが示唆されていた。

また外来 DNA の導入により、葉状体および杯状体の形成は正常であるが内部に無性芽が全く形成されないゼニゴケ変異株 *karappo (kar)* を単離していた。さらに次世代シーケンサーを用いたリシーケンス解析により *kar* 変異体では低分子量 G タンパク質 Rop のグアニルヌクレオチド交換因子 (RopGEF) をコードする遺伝子に異常があることを突き止めていた。

2. 研究の目的

本研究では、単純な発生制御メカニズムを持ち、且つ栄養繁殖の仕組みを有するゼニゴケをモデルとし、栄養繁殖の分子メカニズムを明らかにすることを目的とした。

- (1) 杯状体の発生プロセスで特異的に発現が上昇する *GCAMI* 遺伝子の機能解明。
- (2) 杯状体内の無性芽発生開始に異常がある *kar* 変異体の変異原因遺伝子同定と機能解明。

の2点を具体的な解析目標とした。

3. 研究の方法

(1) *GCAMI* 遺伝子の組織レベルの発現パターンを解析するため、プロモーターにレポーター遺伝子を連結したコンストラクトをゼニゴケに導入し、プロモーター活性をモニターする。また内在 *GCAMI* 遺伝子領域のタンパク質コード領域の末端に蛍光タンパク質遺伝子をノックインした形質転換体を作成し、*GCAMI* 遺伝子産物の挙動を解析した。

また、*GCAMI* の機能を解析するため、相同組換えの原理により *GCAMI* 遺伝子の構造を破壊した *GCAMI* ノックアウト株を作成した。CRISPR/Cas9 系によるゲノム編集によっても *GCAMI* 遺伝子破壊株を作成し、表現型を解析した。

GCAMI を異所的に過剰発現した株を作成し、本来 *GCAMI* が発現していない細胞や組織がどのように変化するか解析した。

(2) *kar* 変異体の原因遺伝子を同定するため、次世代シーケンサーによりリシーケンス解析により絞りこんでいた *KAR/RopGEF* 遺伝子の野生型バージョンを *kar* 変異体に導入し、変異表現型が相補されるか検討した。

kar 変異体の原因遺伝子が *KAR/RopGEF* 遺伝子であることが確認された後、組換え *KAR* タンパク質およびゼニゴケの Rop タンパク質を大腸菌で発現、精製した。精製された *KAR* と Rop タンパク質を用いて、グアニルヌクレオチド交換反応を解析した。

プロモーターレポーター実験を行い、*KAR* 遺伝子および Rop 遺伝子の組織レベルの発現パターンを解析した。

4. 研究成果

- (1) 杯状体形成の鍵制御因子 *GCAMI* の同定と機能解析

① *GCAMI* の発現解析

GCAMI の組織レベルの発現パターンを解析するため、RT-qPCR 法、プロモーターレポーター法、による解析、そして蛍光タンパク質ノックイン株の観察を行った。その結果、*GCAMI* 転写産物の顕著な蓄積が、葉状体の頂端部位と、無性芽発生の場合である杯状体底部表皮細胞および発生

中の無性芽で検出された。蛍光タンパク質を融合した GCAM1 タンパク質の蛍光は、葉状体頂端部位では検出できなかったが、杯状体底部表皮細胞および発生中の無性芽では観察できた。葉状体の頂端部では、GCAM1 のタンパク質レベルを制御する転写後・翻訳後制御メカニズムが機能している可能性が示唆された。

②GCAM1 機能欠損変異体の解析

機能を解析するため、まず相同組換えによるノックアウト変異体の作出を行い、独立した2ラインの GCAM1 ノックアウト変異体

(*gcam1^{ko}*) を単離することに成功した。得られた *gcam1^{ko}* 株の葉状体について、仮根、気室、分枝といった栄養成長における形質に、野生株と比較して顕著な異常は認められなかった。一方で、杯状体と無性芽が全く形成されないという表現型を示した。次に、*gcam1^{ko}* 株で観察された表現型を確認するため、CRISPR/Cas9 系によるゲノム編集株の作出をおこない、GCAM1 遺伝子領域の2箇所設計したターゲット配列について、それぞれ独立した2系統の GCAM1 ゲノム編集株 (*gcam1^{se}*) を単離した。単離した *gcam1^{se}* 株では、1~数塩基の欠失もしくは挿入が確認され、フレームシフトにより正常な GCAM1 タンパク質が作られないヌル変異体と考えられた。*gcam1^{se}* 株の表現型を観察したところ、*gcam1^{ko}* 株と同様に、杯状体と無性芽形成に特異的に欠損が確認された。以上より、GCAM1 の機能は、杯状体および無性芽形成に必須であると結論した。

③GCAM1 機能誘導株の解析

更に細胞レベルの GCAM1 の機能を解析するため、まず GCAM1 を恒常的に過剰発現する GCAM1-OX 形質転換体を作出した。その結果、GCAM1-OX は正常な葉状体が形成されず、小さな細胞塊様の組織が形成された。次にステロイドホルモンによる機能誘導系を利用して、GCAM1 の機能を任意に誘導する GCAM1-GR 形質転換体を作出した。作出した GCAM1-GR 株は、通常および mock 処理で培養すると野生型と変わらない表現型を示すが、デキサメタゾン (DEX) 処理依存的に、葉状体の器官形成が抑制され、細胞塊が形成された。以上より、GCAM1 が発現した細胞では組織分化が抑制され、未分化な状態が維持されることが考えられた。

①~③の結果から、R2R3-MYB 型転写因子 GCAM1 は、杯状体底部表皮細胞および無性芽発生初期で発現し、発現した細胞を未分化な状態に維持して、新たなクローン個体の分裂組織を生み出すポテンシャルを付与する機能をもつことが示唆された。

④GCAM1 の分子進化に関する解析

杯状体および無性芽は、コケ植物の中でもタイ類ゼニゴケ属に特異的な無性生殖器官である。では GCAM1 遺伝子は、杯状体と無性芽をもつゼニゴケ属に特異的な遺伝子なのだろうか？興味深いことに、陸上植物や緑藻のゲノム情報に対して GCAM1 の相同遺伝子を探索し、分子系統解析を行ったところ、ゼニゴケ属以外の、被子植物や維管束植物の基部に位置する小葉類 (イヌカタヒバ) にも GCAM1 のオーソログ遺伝子が見つかることが明らかとなった。被子植物における GCAM1 オーソログは、腋芽形成の制御因子と知られるシロイヌナズナ REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS (RAXs) やトマト Blind 遺伝子である。シロイヌナズナにおいて RAX 遺伝子の変異体では、野生株と比較して、茎とロゼッタ葉の間に形成される腋芽の数が減少する。GCAM1 と RAX 遺伝子のオーソログ関係を機能的に支持するため、GCAM1 遺伝子をシロイヌナズナの RAX 変異体に導入する相補実験を試みた。GCAM1 遺伝子を RAX1 プロモーター制御下で発現するコンストラクトを、シロイヌナズナ *rax1 rax2 rax3* 三重変異体に導入したところ、腋芽形成数が回復した。以上より、ゼニゴケの GCAM1 タンパク質は、被子植物シロイヌナズナにおける腋芽形成の制御機構と相互作用しうることが明らかとなり、GCAM1 と RAX1 は進化的にオーソログの関係にあることが支持された。被子植物の腋芽形成も、茎頂と葉原基の境界領域と呼ばれる組織に未分化な状態を維持することで新たな芽の形成の場を作ることから開始されると考えられている。組織の未分化状態を制御する転写制御機構が、コケ植物タイ類と維管束植物の共通祖先で獲得され、ゼニゴケではクローン繁殖に、被子植物では腋芽・枝分かれの仕組みに転用されたと解釈できる。これらの結果の一部は、論文として取りまとめ、査読無の Preprint サーバーに公開 (発表論文①) されており、国際誌にも投稿中である。

(2) 無性芽発生の開始に異常がある *kar* 変異体の解析

①*kar* 変異体の原因遺伝子 *KAR* の同定

次世代シーケンサーを用いたリシーケンス解析により *kar* 変異体では RopGEF をコードする *Mapoly0171s0028* 遺伝子に機能欠損を伴う変異があることが明らかとなった。そこで野生型の *Mapoly0171s0028* 遺伝子を *kar* 変異体に導入したところ、杯状体内の無性芽形成が回復したことから、*kar* 変異体における無性芽形成の欠損は、*Mapoly0171s0028* 遺伝子の機能欠損に原因があると結論し、*Mapoly0171s0028* 遺伝子を *KAR* としてさらなる解析を行った。

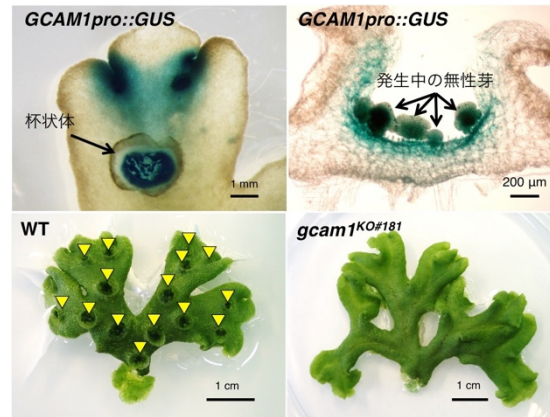


図1 杯状体形成の鍵因子 GCAM1
(上段) プロモーターレポーター解析
(下段) ノックアウト変異体の表現型

②KAR タンパク質の生化学的機能解析

KAR がコードするタンパク質の一次構造を解析したところ、植物の Rho 型低分子量 G タンパク質を活性化するグアニンヌクレオチド交換因子 (GEF) として機能することが知られている PRONE ドメインをもつことが明らかとなった。そこで、KAR が RopGEF として機能するか、生化学的に解析することにした。全ゲノム情報の探索から、ゼニゴケは PRONE 型の RopGEF をコードする遺伝子として KAR の 1 分子種のみ、Rop をコードする遺伝子としても 1 分子種の MpRop のみもつ明らかとなった。KAR と MpRop のタンパク質間相互作用を、酵母 2 ハイブリッド実験と *in vitro* プルダウン実験により確認した。さらに MpRop に対する GEF 活性についても生化学的に検証することに成功した。以上より、KAR は MpRop の活性化を担う RopGEF として機能することが強く示唆された。

③KAR の組織レベルの発現解析

KAR 変異体における異常は、杯状体内の無性芽発生に限定されている。これは KAR もしくは MpRop いずれかの発現が無性芽に限定されていることに原因がある可能性があるとの仮説を立て、KAR と MpRop の組織レベルでの発現を、プロモーターレポーターおよび RT-qPCR 法により解析した。その結果、予想と反して KAR と MpRop いずれも、ゼニゴケの栄養成長で形成される組織・器官すべてで発現していることが明らかとなった。

④MpRop の機能解析

KAR が活性化する MpRop について機能欠損変異体の作出を試みたが、相同組換えの原理で単離された MpRop ノックアウト変異体は、成長が著しく遅く、最終的には枯死した。この結果から、MpRop の機能は、無性芽発生に限定されておらず、葉状体の成長や発生の多くの局面に必須であることが示唆された。MpRop の活性化を担う GEF については PRONE 型 RopGEF の他に Dock-homology region (DHR) ドメインを持つ SPIKE が知られ、ゼニゴケにも SPIKE ホモログ (MpSPK) が 1 分子種存在する。葉状体の成長や発生の多くの局面における MpRop の活性化には KAR ではなく MpSPK が機能する可能性がある。

①～④の結果より、ゼニゴケ杯状体内の無性芽発生の初期プロセスには、RopGEF である KAR による MpRop の活性化が必須であることが明らかとなった。また MpRop については、葉状体の成長・発生全般に重要な役割を果たしており、無性芽発生以外における MpRop の活性化には SPIKE が機能していることが示唆された。これらの研究成果の一部は、論文として取りまとめ、査読無の Preprint サーバーに公開 (発表論文③) されており、国際誌にも投稿中である。

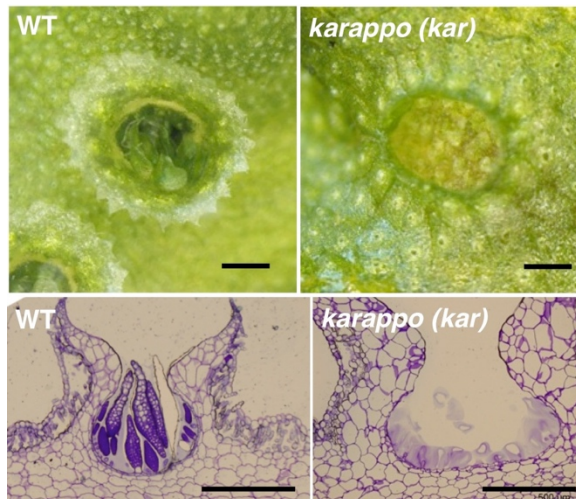


図1 無性芽形成の鍵因子 KAR

KAR 機能欠損体の表現型、(上段) 杯状体上部から撮影 (下段) 樹脂包埋切片による横断切片図

(3) ゼニゴケにおける研究基盤の整備

本研究で栄養繁殖のモデルとするゼニゴケについて、形質転換に使用する Gateway バイナリーベクターを作出・整備した (発表論文⑧)。またゼニゴケ全ゲノム解読の国際共同研究プロジェクトに参画し、取りまとめ段階においても主導的な役割を果たした (発表論文④)。モデル植物としてのゼニゴケの特徴と、研究基盤についてまとめた総説を発表した (発表論文⑦)。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 10 件)

- ① Yasui, Y., Tsukamoto, S., Sugaya, T., Nishihama, R., Wang, Q., Yamato, K.T., Fukaki, H., Mimura, T., Kubo, H., Theres, K., Kohchi, T., and **Ishizaki, K.**, GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB1, an orthologue of axillary meristem regulator, is essential for vegetative reproduction in a liverwort *Marchantia polymorpha* bioRxiv, 査読無, 2019年, DOI: <https://doi.org/10.1101/555607>
- ② Eklund, D.M., Kanei, M., Flores-Sandoval, E., **Ishizaki, K.**, Nishihama, R., Kohchi, T., Lagercrantz, U., Bhalerao, R.P., Sakata, Y., and Bowman, J.L. An evolutionary conserved abscisic acid signaling pathway regulates dormancy in the liverwort *Marchantia polymorpha* Current Biology, 査読有, 2018年, 28巻, 3691-3699 DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.10.018>
- ③ Hiwatashi, T., Quan K.L., Yasui, Y., Takami, H., Kajikawa, M., Kirita, H., Sato, M., Wakazaki, M., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Fukaki, H., Mimura, T., Yamato, K.T., Toyooka, K., Sawa, S., Urano, D., Kohchi, T. and **Ishizaki, K.**

The RopGEF KARAPPO is essential for the initiation of vegetative reproduction in *Marchantia*

bioRxiv, 査読無, 2018年, DOI: <https://doi.org/10.1101/385682>

- ④ Bowman, J.L., Kohchi, T., Yamato, K.T., Jenkins, J., Shu, S., **Ishizaki, K.**, Yamaoka, S., Nishihama, R., Nakamura, Y., Berger, F., Adam, C., Aki, S.S., Althoff, F., Araki, T., Arteaga-Vazquez, M.A., Balasubramanian, S., Barry, K., Bauer, D., Boehm, C.R., Briginshaw, L., Caballero-Perez, J., Catarino, B., Chen, F., Chiyoda, S., Chovatia, M., Davies, K.M., Deimans, M., Demura, T., Dierschke, T., Dolan, L., Dorantes-Acosta, A.E., Eklund, D.M., Florent, S.N., Flores-Sandoval, E., Fujiyama, A., Fukuzawa, H., Galik, B., Grimanelli, D., Grimwood, J., Grossniklaus, U., Hamada, T., Haseloff, J., Hetherington, A.J., Higo, A., Hirakawa, Y., Hundley, H.N., Ikeda, Y., Inoue, K., Inoue, S.I., Ishida, S., Jia, Q., Kakita, M., Kanazawa, T., Kawai, Y., Kawashima, T., Kennedy, M., Kinose, K., Kinoshita, T., Kohara, Y., Koide, E., Komatsu, K., Kopischke, S., Kubo, M., Kyojuka, J., Lagercrantz, U., Lin, S.S., Lindquist, E., Lipzen, A.M., Lu, C.W., De Luna, E., Martienssen, R.A., Minamino, N., Mizutani, M., Mizutani, M., Mochizuki, N., Monte, I., Mosher, R., Nagasaki, H., Nakagami, H., Naramoto, S., Nishitani, K., Ohtani, M., Okamoto, T., Okumura, M., Phillips, J., Pollak, B., Reinders, A., Rovekamp, M., Sano, R., Sawa, S., Schmid, M.W., Shirakawa, M., Solano, R., Spunde, A., Suetsugu, N., Sugano, S., Sugiyama, A., Sun, R., Suzuki, Y., Takenaka, M., Takezawa, D., Tomogane, H., Tsuzuki, M., Ueda, T., Umeda, M., Ward, J.M., Watanabe, Y., Yazaki, K., Yokoyama, R., Yoshitake, Y., Yotsui, I., Zachgo, S., and Schmutz, J.
Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome.
Cell, 査読有, 2017年, 171巻, 287-304.
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030>
- ⑤ Kato, H., Kouno, M., Takeda, M., Suzuki, H., **Ishizaki, K.**, Nishihama, R., and Kohchi, T.
The role of the sole activator-type Auxin Response Factor in pattern formation of *Marchantia polymorpha*.
Plant and Cell Physiology, 査読有, 2017年, 58巻, 1642-1651.
DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx095>
- ⑥ **Ishizaki, K.**
Evolution of land plants: Insights from molecular studies on basal lineages.
Bioscience Biotechnology Biochemistry, 査読有, 2017年, 81巻, 73-80.
DOI: <https://doi.org/10.1080/09168451.2016.1224641>
- ⑦ **Ishizaki, K.**, Nishihama, R., Yamato, K.T. and Kohchi, T.
Molecular genetic tools and techniques for *Marchantia polymorpha* research.
Plant and Cell Physiology, 査読有, 2016年, 57巻, 307-324.
DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv097>
- ⑧ **Ishizaki, K.**, Nishihama, R., Ueda, M., Inoue, K., Ishida, S., Nishimura, Y., Shikanai, T. and Kohchi, T.
Development of Gateway binary vector series with four different selection markers for the liverwort *Marchantia polymorpha*.
PLOS ONE, 査読有, 2015年, 10巻, e0138876.
DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138876>
- ⑨ Kato, H., **Ishizaki, K.**, Kouno, M., Shirakawa, M., Bowman, J.L., Nishihama, R. and Kohchi, T.
Auxin-mediated transcriptional system with a minimal set of components is critical for morphogenesis through the life cycle in *Marchantia polymorpha*.
PLOS Genetics, 査読有, 2015年, 11巻, e1005084.
DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005084>
- ⑩ Eklund, D.M., **Ishizaki, K.**, Flores-Sandoval, E., Kikuchi, S., Takebayashi, Y., Tsukamoto, S., Hirakawa, Y., Nonomura, M., Kato, H., Kouno, M., Bhalerao, R.P., Lagercrantz, U., Kasahara, H., Kohchi, T. and Bowman, J.L.
Auxin produced by the indole-3-pyruvic acid pathway regulates development and gemmae dormancy in the liverwort *Marchantia polymorpha*.
Plant Cell, 査読有, 2015年, 27巻, 1650-1669.
DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00065>

[学会発表] (計9件)

- ① **Kimitsune Ishizaki**
Molecular genetics of gemma dormancy in a basal land plant *Marchantia polymorpha*.
6th Plant Dormancy Symposium, Kyoto Japan, 2018年
- ② **石崎 公庸**
現生の基部植物モデルから陸上植物共通祖先の表現型をいかに推測するか?
日本進化学会第20回大会、東京大学駒場キャンパス、2018年
- ③ **Kimitsune Ishizaki**
Gemma and gemma cup development in *Marchantia polymorpha*.
The 65th NIBB Conference -Marchantia Workshop 2017-, Okazaki Japan, 2017年
- ④ **Kimitsune Ishizaki**
Molecular mechanism of vegetative reproduction in the liverwort *Marchantia polymorpha*.
Taiwan-Japan Plant Biology 2017, Taipei Taiwan, 2017年
- ⑤ **Kimitsune Ishizaki**
Molecular genetics of the gametophytic body plan in a basal land plant *Marchantia polymorpha*.
editBio-1st International Symposium on Genome Engineering & Developmental Biology, Irapuato Mexico, 2017年
- ⑥ **石崎 公庸**
ゼニゴケ配偶体の幹細胞増殖を制御するメカニズム
日本植物学会第80回大会、沖縄・沖縄コンベンションセンター、2016年
- ⑦ **Kimitsune Ishizaki**
Molecular genetics of gemma and gemma-cup development in the liverwort *Marchantia polymorpha*.
EMBO workshop "New model systems for early land plant evolution, Viena Austria, 2016年
- ⑧ **Kimitsune Ishizaki**
Conserved mechanism for secondary meristem formation in land plants.
第57回日本植物生理学会年会、盛岡・岩手大学、2016年
- ⑨ **石崎 公庸**
植物における栄養繁殖のぶんしメカニズムとその進化
サントリー生有研シンポジウム「性と成熟：その普遍性と多様性を支える機構」、京都・サントリーワールドセンター、2016年

[図書] (計1件)

三村徹郎、深城英弘、鶴見誠二、編著 (執筆者：石崎公庸、奥野哲郎、川口正代司、鈴木祥弘、鶴見誠二、長谷あきら、林誠、深城英弘、古本強、三村徹郎)
化学同人、植物生理学 第2版、2019年、1-9ページ(第1章)を執筆

[その他]

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

(1) 研究分担者

該当なし

(2) 研究協力者

研究協力者氏名： 河内 孝之

ローマ字氏名： KOHCHI, Takayuki

研究協力者氏名： 西浜 竜一

ローマ字氏名： NISHIHAMA, RYUICHI

研究協力者氏名： 三村 哲郎

ローマ字氏名： MIMURA, Tetsuro

研究協力者氏名： 深城 英弘

ローマ字氏名： FUKAKI, Hidehiro

研究協力者氏名： 安居 佑季子

ローマ字氏名： YASUI, Yukiko

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。