

令和 5 年 6 月 23 日現在

機関番号：22701

研究種目：学術変革領域研究(B)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H05778

研究課題名(和文)細胞運命操作による植物生殖システムのリモデリング

研究課題名(英文)Remodeling plant reproduction system by cell fate manipulations.

研究代表者

丸山 大輔 (Maruyama, Daisuke)

横浜市立大学・木原生物学研究所・准教授

研究者番号：80724111

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,200,000円

研究成果の概要(和文)：植物は半数体細胞で構成される雌雄の生殖組織、配偶体によって有性生殖を営んでいる。近年のモデル植物を用いた分子生物学の発展によって、生殖細胞がもつ分化の可塑性や柔軟性が明らかとなった。我々は配偶体の可塑性を利用し、既知の因子を操作することで通常とは異なる細胞構成をもった配偶体の作出や、体細胞からの生殖系列細胞の作出など、多様な細胞運命転換を試みた。その結果、先端が無核状態になる花粉管など、新規の細胞構成を持つ配偶体を作成することに成功した。また、各班が開発した独自の解析系や実験材料は、本領域が目指す、自然界にない有用な新規植物生殖システムを築く「植物生殖改変」の基礎になると期待される。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生殖という過程は有用な形質を持つ植物同士を掛け合わせて新たな形質をもつ新品種を生み出すための原動力といえる。被子植物の場合は、花粉管によって運ばれる同一の遺伝情報をもつ雌雄各2個の配偶子が融合する厳密な受精システムが存在し、その染色体の交換の様式も限定されている。本領域の唱える植物生殖改変では、多様な細胞構成の新規配偶体を組み込むことで、通常とは異なる生殖の経路を作成することが可能になる。本領域は遺伝子操作を通じて新規配偶体を作成可能であることを示す成果をあげた。同様のアプローチで今後、配偶体が本来持つ機能への理解が深まるとともに、有用な新規の生殖システム構築の基礎となることが期待される。

研究成果の概要(英文)：In plant reproduction, haploid tissues or gametophytes produce gametes after rounds of cell/nuclear proliferation and differentiation of gamete progenitor cells. Interestingly, several evidences have supported the plasticity or flexibility of cell fate in male and female gametophytic cells. Recent studies have begun to identify key factors regulating the identities of gametophytic cells. In this research project, we examined the mechanisms of the determination or conversion of cell fates in reproductive cells, via ectopic expression or mutations of the key regulatory factors. As a result, we could show representatives of "Remodeling of plant reproduction", through a production of anuclear pollen tubes. Establishing new protocols of cell fate manipulation, as well as preparation of new and unique plant materials, our approach will become the first step to uncover the principles of reproduction and possibly contribute plant breeding in the future.

研究分野：植物生殖学

キーワード：配偶体 重複受精 精細胞 卵細胞 中央細胞 シロイヌナズナ ベンサミアナタバコ ゼニゴケ

1. 研究開始当初の背景

植物は、1つの個体の中に2倍体と半数体の組織をもち、半数体組織の一部が増殖・分化して生殖細胞をつくる。被子植物では卵細胞と中央細胞という2つの雌性配偶子が雄性配偶子である2つの精細胞と受精する重複受精を経て、胚と胚乳をもつ種子をつくりだす。こうした植物の生殖細胞は、分化において可塑性や柔軟性をもっており、分化転換しうるファジーな面をもつことが知られていた。モデル植物を用いた発生学的研究により、その分子基盤である多くの制御因子が明らかにされてきた。例えば、野生株の花粉形成では小胞子が非対称分裂することで、花粉栄養細胞と生殖系列の雄原細胞が作り出される。これに対し、LBD/ASLファミリーに属する転写因子であるSIDECAR POLLEN (SCP) を欠損するシロイヌナズナ変異体では、小胞子が対称分裂することで、栄養細胞が2つある花粉が形成される。また、雌性配偶体についても、成熟前に卵細胞がレーザーで破壊されると、2個存在する助細胞の片方が形態と遺伝子発現ともに卵細胞に近づくことが示唆された。我々はこれら雌雄の配偶体の可塑性を理解して利用し、既知の因子を操作することで通常とは異なる細胞構成をもった配偶体を作成できると考えた。

2. 研究の目的

機能因子を異所的に発現する合成生物学的アプローチで新規の細胞構成をもつ配偶体を作成できれば、基礎と応用の両面の研究において有益である。例えば、その新規配偶体を解析することで、配偶体や通常の受精過程が本来持つ役割や機能に対する知見が得られると期待される。同時に、バリエーションをもつ新規配偶体を作成し、様々な雌雄の組み合わせで交配を行うことにより、通常とは異なる生殖の経路を作成することも可能になる。また、配偶体から非生殖組織である孢子体を作成したり、逆に孢子体から配偶体を形成するような細胞の運命転換の操作が可能になれば、作物の育種にも多様な選択肢が選べるようになるはずである。このような生殖システムの改変を植物生殖改変と定義し、本研究領域ではオス配偶子の解析を担当する山岡班と水多班 (A01) と、メス配偶子の解析を担当する丸山班 (A02) に分かれて、それぞれで分化運命の転換に挑戦した。さらに細胞運命の操作を通じて、植物特有の生殖プロセスの原理の理解と、それによる育種・生殖技術の変革を目指した (図1)。

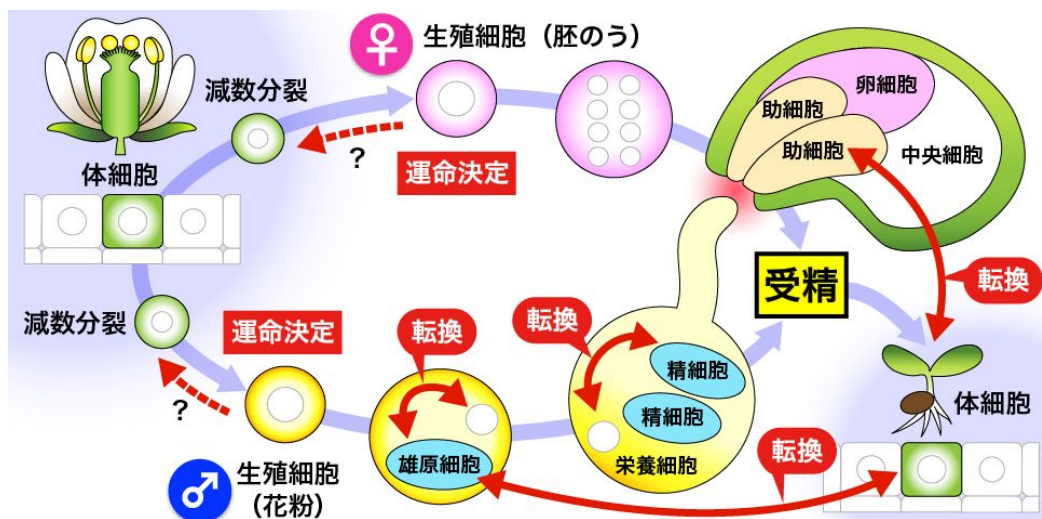


図1 被子植物の有性生殖過程と本領域の目的

3. 研究の方法

オス配偶子の解析 (A01) 山岡班では花粉の配偶子系列細胞としてのアイデンティティを付与することができる転写因子 (BNB) を同定していた。シロイヌナズナとゼニゴケをモデル植物として、BNB を体細胞に異所発現させることで、体細胞から配偶子系列細胞への人為的な細胞運命転換を試みた (図 2)。

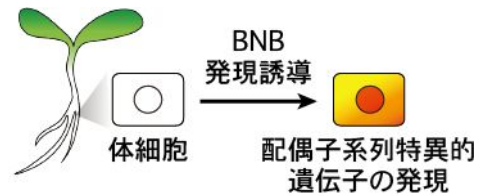


図 2 : 体細胞に配偶子系列のアイデンティティを付与できる可能性

一方、水多班では遺伝子銃を用いた花粉のゲノム編集技術 (特許第 6614622 号) で、シャーレ内でベンサミアナタバコの花粉前駆細胞から一連の発生を再現する方法を開発、精細胞への分化を生きたまま観察することに成功していた (図 3)。この系を用いて、ライブイメージングと花粉一粒からの RNAseq を行うことで、花粉形成機構の解析を試みた。

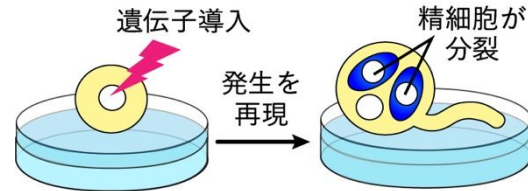


図 3 花粉への遺伝子導入と発生の再現系

メス配偶子の解析 (A02) シロイヌナズナでは花粉管の誘引を担う助細胞というメス側の細胞がプログラム細胞死を起こす。丸山班ではこの細胞死を阻害すると、助細胞が胚のように伸長することを発見していた。この観察から丸山班は、細胞死を抑制した状態の助細胞で胚発生を誘導する転写因子を異所発現することで、受精卵由来の有性生殖胚の隣に半数体の助細胞由来胚をもつ多胚性の種子を作出することに挑戦した (図 4)。

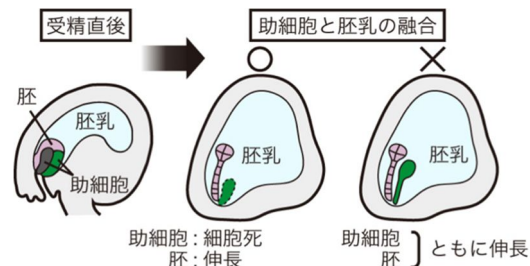


図 4 : 助細胞が胚のように伸長する現象の発見

総括班の役割 本領域は全ての計画班員が植物生殖研究者であり、それぞれが研究開始時から独自の材料や解析技術を蓄積していたという特徴があった。例えば、丸山班はシロイヌナズナの雌雄の生殖細胞のレポーター系、変異体種子を有しており、蛍光により可視化した卵細胞や中央細胞を用いた受精能の解析系をもっていた。山岡班はゼニゴケの解析によって進化的視点を領域に導入することができた。また、水多班ではベンサミアナタバコの生殖細胞解析技術、特に花粉のライブイメージング解析系・1 細胞単離系を確立していた。それらを共有、技術移転することによって、さらに領域内の研究内容を向上させることが期待できた。そこで、各計画班の取り組みを支援し、かつ潜在的な共同研究を具体化するため、本領域では丸山を代表者、山岡・水多両名を分担者として、業務を分担し総括班を組織した。各種学会のシンポジウムなどにおいて、領域独自の植物生殖改変のコンセプトの発信を、山岡主導で行った。また、学会ロゴなどの意匠に経験をもつ水多は領域発足から迅速にウェブサイトを作成、研究機関全体を通じて領域の成果を発信した。そして、横浜市立大学に設置した領域事務局から丸山がこれら業務を統括し、各計画班の連携をはかるために必要な領域班会議を開催した。

4. 研究成果

山岡班: シロイヌナズナの根において BNB2 を異所発現させることで、多数の精細胞特異的遺伝子の発現を誘導できることを見出した。この中には、精細胞分化において中心的な役割を果たす既知の遺伝子も含まれており、蛍光タンパク質レポーターを用いた検証でも確認された。このことから、BNB は、分化した植物細胞の運命を転換し、生殖細胞としての性質を付与する能力をもつ転写因子であると考えられた。機能未知の BNB 標的遺伝子候補のうち、細胞壁形成に寄与すると考えられる遺伝子に注目して解析を進めた。ノックアウト株の解析から、これらの遺伝子は栄養細胞への雄原細胞の取り込みに関わることが示唆された。

水多班: 蛍光タンパク質のマーカーラインを整備し、共焦点顕微鏡を用いて花粉や花粉管の発生過程を長時間生きたまま観察し、解析する手法を確立した。併せて花粉へ遺伝子を一過的に導入し、遺伝子機能や表現型に与える影響などを評価した (Nagahara et al., *Plant Reprod.*, 2021)。その

結果、花粉の第一分裂時の核の位置が、栄養細胞と雄原細胞への分化に重要であることが明らかとなった。また、導入花粉を単離し、少数の花粉から次世代シークエンサーを用いて網羅的な遺伝子発現解析を行なった。さらに、一過的導入花粉を選抜する方法を確立し、選抜した花粉を受粉することで、花粉管発芽などを評価した (Kaneshiro et al., *Quant. Plant Biol.*, 2023)。

丸山班: 受精後の助細胞が初期胚乳と細胞融合する現象「助細胞胚乳融合」に欠損を示す変異体を、変異原処理したシロイヌナズナ M_1 集団 2,213 個体から選抜した。そのうち、最も高頻度に助細胞胚乳融合異常が生じた変異体の原因遺伝子が *CTL17* であることを突き止めた。助細胞核崩壊を阻害する *ein2* 変異を導入した *ein2 ctl17* 二重変異体に助細胞特異的なプロモーターによって体細胞胚誘導因子として知られる *RKD1* を発現する遺伝子を導入したが、当初期待した助細胞胚を含む多胚性種子は得られなかった。一方で以前から手掛けていた助細胞の受精後の不活性化とアクチン動態の研究を、本領域でも助細胞プログラム細胞死の原理の理解の観点から継続し、成果を論文として発表した (Susaki et al., *Plant Cell*, 2023)。また、植物生殖改変のコンセプト提示のため、立命館大の元村一基博士との共同研究を通じて、全てのオス側の細胞核 (2 個の精核と栄養核) が全く輸送されずに先端が無核状態となるシロイヌナズナを作出することに成功した (Motomura et al., *Nature Commun.*, 2021)。さらに、山岡班の協力を得て、*bnb* 変異体を利用する別の方法で、無核花粉管が作出可能であることを示した (Motomura et al., *Front. Plant Sci.*, 2022)。さらに、精細胞輸送の原理を解析する一端として精細胞を包む内部形質膜という膜構造にも着目し、世界に先駆けて受精直前に 1 分以内に内部形質膜が崩壊する動態を観察した (Sugi et al., *Front. Plant Sci.*, 2023)。

総括班: 新型コロナの流行に合わせて普及したオンライン会議ソフトを利用することで、計画書に記載していた年に複数回の領域班会議の開催を無理なく開催することができた (図 5)。期間内で延べ 7 回の班会議を開催することで、互いの訪問が制限される中で発生する技術移転などの問題をカバーした。また、各分野に精通する領域アドバイザーからのフィードバックを受けることで、今後の植物学の発展を意識した領域運営が可能となった。各計画班が手掛けた植物生殖改変の試みの多くは 2 年半の研究機関内で未発表であるが 2021 年の植物生理学会の関連集会、2022 年の植物学会シンポジウム、そして、領域のウェブサイトを通じて領域のコンセプトを広く発信することができた。また、新型コロナによる制限が緩和された最終年度にオンサイトミーティングを開催することで、これまでの領域の成果を互いに確認するとともに、今後の研究展開についての相談を行った。オンサイトミーティングでは各班から学生を含む参加者が集い、若手研究者の育成にも貢献した (図 6)。



図 5: オンラインでの班会議



図 6: 最終年度のオンサイトミーティング

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計28件（うち査読付論文 24件 / うち国際共著 4件 / うちオープンアクセス 16件）

1. 著者名 Ali Mohammad Foteh, Fatema Umma, Peng Xiongbo, Hacker Samuel W., Maruyama Daisuke, Sun Meng-Xiang, Kawashima Tomokazu	4. 巻 117
2. 論文標題 ARP2/3-independent WAVE/SCAR pathway and class XI myosin control sperm nuclear migration in flowering plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 32757 ~ 32763
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2015550117	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 Nishikawa Shuh-ichi, Yamaguchi Yuki, Suzuki Chiharu, Yabe Ayaka, Sato Yuzuru, Kurihara Daisuke, Sato Yoshikatsu, Susaki Daichi, Higashiyama Tetsuya, Maruyama Daisuke	4. 巻 11
2. 論文標題 Arabidopsis GEX1 Is a Nuclear Membrane Protein of Gametes Required for Nuclear Fusion During Reproduction	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 548032
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.548032	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 S Yamaoka, K Inoue, T Araki	4. 巻 34
2. 論文標題 Regulation of gametangia and gametangiophore initiation in the liverwort Marchantia polymorpha	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Reproduction	6. 最初と最後の頁 297 ~ 306
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00497-021-00419-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 -
1. 著者名 Mizuta Yoko	4. 巻 62
2. 論文標題 Advances in Two-Photon Imaging in Plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1224 ~ 1230
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcab062	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Motomura Kazuki, Takeuchi Hidenori, Notaguchi Michitaka, Tsuchi Haruna, Takeda Atsushi, Kinoshita Tetsu, Higashiyama Tetsuya, Maruyama Daisuke	4. 巻 12
2. 論文標題 Persistent directional growth capability in Arabidopsis thaliana pollen tubes after nuclear elimination from the apex	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1~11
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-021-22661-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Susaki Daichi, Suzuki Takamasa, Maruyama Daisuke, Ueda Minako, Higashiyama Tetsuya, Kurihara Daisuke	4. 巻 19
2. 論文標題 Dynamics of the cell fate specifications during female gametophyte development in Arabidopsis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 PLOS Biology	6. 最初と最後の頁 e3001123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pbio.3001123	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Nagahara Shiori, Higashiyama Tetsuya, Mizuta Yoko	4. 巻 -
2. 論文標題 Detection of a biolistic delivery of fluorescent markers and CRISPR/Cas9 to the pollen tube	5. 発行年 2021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) 10.1101/2021.02.15.431139	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kurihara Daisuke, Mizuta Yoko, Nagahara Shiori, Higashiyama Tetsuya	4. 巻 62
2. 論文標題 ClearSeeAlpha: Advanced Optical Clearing for Whole-Plant Imaging	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1302~1310
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcab033	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 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 Iwasaki Miyuki, Kajiwara Tomoaki, Yasui Yukiko, Yoshitake Yoshihiro, Miyazaki Motoki, Kawamura Shogo, Suetsugu Noriyuki, Nishihama Ryuichi, Yamaoka Shohei, Wanke Dierk et al.	4. 巻 31
2. 論文標題 Identification of the sex-determining factor in the liverwort Marchantia polymorpha reveals unique evolution of sex chromosomes in a haploid system	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 5522 ~ 5532.e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2021.10.023	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 Niimi Yoko, Nagai Keisuke, Ashikari Motoyuki, Mizuta Yoko	4. 巻 -
2. 論文標題 Deep Fluorescence Observation in Rice Shoots via Clearing Technology	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	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) 10.3791/64116	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kurihara Daisuke, Mizuta Yoko, Nagahara Shiori, Sato Yoshikatsu, Higashiyama Tetsuya	4. 巻 -
2. 論文標題 Optical Clearing of Plant Tissues for Fluorescence Imaging	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	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) 10.3791/63428	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Motomura Kazuki, Sugi Naoya, Takeda Atsushi, Yamaoka Shohei, Maruyama Daisuke	4. 巻 13
2. 論文標題 Possible molecular mechanisms of persistent pollen tube growth without de novo transcription	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1020306
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2022.1020306	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Motomura Kazuki, Maruyama Daisuke	4. 巻 34
2. 論文標題 シロイヌナズナ花粉管の核排除とそれを利用した花粉管伸長制御能力の発見までの道のり	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PLANT MORPHOLOGY	6. 最初と最後の頁 69 ~ 76
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5685/plmorphol.34.69	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 Takasaki Hironori, Ikeda Miho, Hasegawa Reika, Zhang Yilin, Sakamoto Shingo, Maruyama Daisuke, Mitsuda Nobutaka, Kinoshita Tetsu, Ohme-Takagi Masaru	4. 巻 64
2. 論文標題 Elongation of Siliques Without Pollination 3 Regulates Nutrient Flow Necessary for Embryogenesis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 117 ~ 123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac151	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 Susaki Daichi, Izumi Rie, Oi Takao, Takeuchi Hidenori, Shin Ji Min, Sugi Naoya, Kinoshita Tetsu, Higashiyama Tetsuya, Kawashima Tomokazu, Maruyama Daisuke	4. 巻 -
2. 論文標題 F-actin regulates polarized secretion of pollen tube attractants in Arabidopsis synergid cell	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) 10.1101/2022.06.14.496136	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Susaki Daichi, Izumi Rie, Oi Takao, Takeuchi Hidenori, Shin Ji Min, Sugi Naoya, Kinoshita Tetsu, Higashiyama Tetsuya, Kawashima Tomokazu, Maruyama Daisuke	4. 巻 35
2. 論文標題 F-actin regulates the polarized secretion of pollen tube attractants in Arabidopsis synergid cells	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1222 ~ 1240
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koac371	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 Kaneshiro Ikuma, Igarashi Masako, Higashiyama Tetsuya, Mizuta Yoko	4. 巻 3
2. 論文標題 Target pollen isolation using automated infrared laser-mediated cell disruption	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Quantitative Plant Biology	6. 最初と最後の頁 e30
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1017/qpb.2022.24	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 丸山 大輔、水多 陽子、山岡 尚平	4. 巻 14
2. 論文標題 植物細胞の分化運命の制御と可塑性	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 植物科学の最前線	6. 最初と最後の頁 1 ~ 2
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.24480/bsj-review.14a1.00236	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 丸山 大輔	4. 巻 14
2. 論文標題 精細胞が輸送されない花粉管の作出	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 植物科学の最前線	6. 最初と最後の頁 3 ~ 9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.24480/bsj-review.14a2.00237	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 山岡 尚平	4. 巻 14
2. 論文標題 花粉とコケ植物配偶体の発生における配偶子前駆細胞の分化	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 植物科学の最前線	6. 最初と最後の頁 10~20
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.24480/bsj-review.14a3.00238	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 水多 陽子	4. 巻 14
2. 論文標題 一過的導入による花粉の可視化とゲノム編集	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 植物科学の最前線	6. 最初と最後の頁 21~29
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.24480/bsj-review.14a4.00239	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Mizuta Yoko, Sakakibara Daigo, Nagahara Shiori, Kaneshiro Ikuma, Nagae Takuya T., Kurihara Daisuke, Higashiyama Tetsuya	4. 巻 -
2. 論文標題 Deep imaging revealed dynamics and signaling in one-to-one pollen tube guidance	5. 発行年 2023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) 10.1101/2023.04.19.537439	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Maki Takahiro, Kusaka Hirokazu, Matsumoto Yuki, Yamazaki Akira, Yamaoka Shohei, Ohno Sho, Doi Motoaki, Tanaka Yoshiyuki	4. 巻 136
2. 論文標題 The mutation of CaCK11 causes seedless fruits in chili pepper (<i>Capsicum annuum</i>)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Theoretical and Applied Genetics	6. 最初と最後の頁 85-85
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00122-023-04342-w	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 Saito Misaki, Momiki Ryosuke, Yoshitake Yoshihiro, Nishihama Ryuichi, Ebine Kazuo, Mitsuda Nobutaka, Araki Takashi, Kohchi Takayuki, Yamaoka Shohei	4. 巻 -
2. 論文標題 A bHLH Heterodimer Regulates Germ Cell Differentiation from Land Plant Haploid Gametophytes	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 SSRN	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) 10.2139/ssrn.4470112	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Zhang Yilin, Maruyama Daisuke, Toda Erika, Kinoshita Atsuko, Okamoto Takashi, Mitsuda Nobutaka, Takasaki Hironori, Ohme Takagi Masaru	4. 巻 597
2. 論文標題 Transcriptome analyses uncover reliance of endosperm gene expression on Arabidopsis embryonic development	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 FEBS Letters	6. 最初と最後の頁 407 ~ 417
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1873-3468.14570	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 Sugi Naoya, Izumi Rie, Tomomi Shun, Susaki Daichi, Kinoshita Tetsu, Maruyama Daisuke	4. 巻 14
2. 論文標題 Removal of the endoplasmic membrane upon sperm cell activation after pollen tube discharge	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1116289
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2023.1116289	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Sugi Naoya, Maruyama Daisuke	4. 巻 64
2. 論文標題 Exploring Novel Polytubey Reproduction Pathways Utilizing Cumulative Genetic Tools	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant And Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 454 ~ 460
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcad021	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 -

〔学会発表〕 計31件（うち招待講演 9件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 丸山大輔
2. 発表標題 受精依存的に発現するシロイヌナズナの細胞融合因子の同定
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山 大輔, 須崎 大地, 太田 かおる, 木下 哲
2. 発表標題 シロイヌナズナの生殖に伴う非配偶子融合の意義
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山大輔, 泉理恵, 武内秀憲, 永原史織, 須崎大地, 河島友和, 東山哲也, 木下哲
2. 発表標題 アクチン繊維に依存した花粉管誘引物質の分泌制御機構の解析
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 須崎大地, 大井崇生, 榎本早希子, 荒井重勇, 木下哲, 丸山大輔
2. 発表標題 重複受精における卵細胞の精細胞ポジショニング制御の解析
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 古谷朋之, 山岡尚平, 石崎公庸, 西浜竜一, 荒木崇, 河内孝之, 福田裕穂, 近藤侑貴
2. 発表標題 ゼニゴケ配偶子器の発生を制御する非典型BZR転写因子
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 金坂侑紀, 井上佳祐, 山岡尚平, 荒木崇
2. 発表標題 苔類ゼニゴケの成長相転換制御における日長認識機構の解析
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 長江拓也, 武内秀憲, 水多陽子, 東山哲也
2. 発表標題 二光子顕微鏡を用いて生殖過程を定量的に捉え、異種と同種を見分ける認証機
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 永原史織, 東山哲也, 水多陽子
2. 発表標題 花粉管を用いた生殖細胞のゲノム編集と導入細胞の可視化
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 水多陽子
2. 発表標題 花粉管を用いたゲノム編集酵素のデリバリーと生殖細胞の遺伝子改変
3. 学会等名 第38回日本植物バイオテクノロジー学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山大輔
2. 発表標題 死を回避した助細胞は新たな運命を手に入れられるか
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会・関連集会「植物生殖改変ワークショップ」
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 水多陽子
2. 発表標題 花粉管発生におけるライブイメージングと生殖細胞の改変
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会・関連集会「植物生殖改変ワークショップ」
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山岡尚平
2. 発表標題 ゼニゴケから花粉の雄性配偶子形成のメカニズムを知る
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会・関連集会「植物生殖改変ワークショップ」
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山岡 尚平、齊藤 美咲、樺木 亮介、吉竹 良洋、光田 展隆、海老根 一生、西浜 竜一、荒木 崇、河内 孝之
2. 発表標題 陸上植物の生殖細胞分化に必要なbHLH転写因子複合体の解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2022年度京都大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yamaoka, S., Saito, M., Momiki, R., Yoshitake, Y., Nishihama, R., Ebine, K., Ueda, T., Mitsuda, N., Araki, T., Kohchi, T.
2. 発表標題 A bHLH heterocomplex regulates gamete progenitor differentiation in Arabidopsis and Marchantia.
3. 学会等名 EMBO workshop, NISER, Bhubaneswar, India (online) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 杉 直也、木下哲、丸山大輔
2. 発表標題 Semi dry花粉管伸長系を基盤とした環境ストレス依存的な細胞内驚動の発見
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 元村 一基、杉 直也、松本 歩、武内 秀憲、野田口 理孝、東山 哲也、木下 哲、山岡 尚平、竹田 篤史、丸山 大輔
2. 発表標題 シロイヌナズナ花粉管は先端から核を排除した状態でも伸長制御能力を保持している
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 下川 瑛太, 川村 昇吾, Rui Sun, 鈴木 かおり, 吉竹 良洋, 安居 佑季子, 西浜 竜一, 山岡 尚平, 増口 潔, 山口 信次郎, 河内 孝之
2. 発表標題 ゼニゴケにおけるジベレリンに関連したメチル基転移酵素機能に影響する新規変異体選抜
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 古谷 朋之, 山岡 尚平, 石崎 公庸, 西浜 竜一, 荒木 崇, 河内 孝之, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 ゼニゴケの配偶子器発生制御におけるMpBZR3の機能解析
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 山岡尚平, 海老根一生, 齊藤美咲, 樺木亮介, 吉竹良洋, 上田貴志, 光田展隆, 西浜竜一, 荒木崇, 河内孝之.
2. 発表標題 コケ配偶体と花粉における生殖細胞分化の理解と制御に向けて.
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会. 京都府立大学
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 水多陽子
2. 発表標題 花粉を用いた植物生殖細胞のゲノム編集
3. 学会等名 日本ゲノム編集学会第7回大会, シンポジウム「ゲノム編集植物の科学」(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 水多陽子
2. 発表標題 一過的発現による花粉の分化運命の制御
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会・京都府立大学
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸山大輔
2. 発表標題 シロイヌナズナの非配偶子性の細胞融合の意義を理解する
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会・京都府立大学
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 樺木亮介, 齊藤美咲, 吉竹良洋, 井上佳祐, 河内孝之, 荒木崇, 山岡尚平.
2. 発表標題 ゼニゴケの生活環において多面的に機能する転写因子MplRLの機能解析.
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会・京都府立大学
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸山大輔
2. 発表標題 シロイヌナズナの非配偶子性の細胞融合の意義を理解する
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 水多 陽子
2. 発表標題 花粉を用いた植物生殖細胞のゲノム編集と周辺技術の開発
3. 学会等名 2022年度植物科学シンポジウム「植物科学で挑む、社会実装への道」
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸山大輔
2. 発表標題 Siphonogamy: 花粉管を使った雄ゲノムの輸送の仕組み
3. 学会等名 京大植物縦横無尽の会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 水多 陽子
2. 発表標題 イメージングで解き明かす花粉の一生と受精メカニズム
3. 学会等名 京大植物縦横無尽の会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸山大輔
2. 発表標題 受精時の精細胞のポジショニング制御における助細胞と卵細胞の機能解析
3. 学会等名 名古屋大学最先端植物科学シリーズ・GTRセミナー（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yamaoka, S.
2. 発表標題 A bHLH heterodimer for germ cell differentiation from Arabidopsis and Marchantia haploid gametophytes.
3. 学会等名 Plant Biology Graduate Group Seminar, University of California, Davis (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 水多陽子, 皆川吉, 田中左恵子, 江面浩
2. 発表標題 花粉によるゲノム編集酵素のデリバリーと周辺技術の開発
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 丸山大輔
2. 発表標題 植物受精の動態をライブイメージングで観察する
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計4件

1. 著者名 植田 美那子, 栗原 大輔, 水多 陽子 (訳者)	4. 発行年 2021年
2. 出版社 化学同人	5. 総ページ数 32
3. 書名 中村千春・岡田清孝監訳 エッセンシャル遺伝学・ゲノム学 第7版 9章 遺伝子制御の分子機構	

1. 著者名 大澤志津江、山岡尚平（訳者）	4. 発行年 2021年
2. 出版社 化学同人	5. 総ページ数 24
3. 書名 中村千春・岡田清孝監訳 エッセンシャル遺伝学・ゲノム学 第7版 11章 発生の遺伝的制御	

1. 著者名 杉 直也・丸山 大輔	4. 発行年 2022年
2. 出版社 北隆館	5. 総ページ数 4
3. 書名 植物の持つしなやかな環境適応戦略（「内部形質膜から見る植物受精」を寄稿）	

1. 著者名 山岡 尚平	4. 発行年 2022年
2. 出版社 北隆館	5. 総ページ数 5
3. 書名 植物の持つしなやかな環境適応戦略（「植物の配偶子形成のしなやかな仕組み」を寄稿）	

〔出願〕 計1件

産業財産権の名称 特願2022-023027 対象細胞の濃縮方法	発明者 金城行真, 栗原(水多)陽子, 東山哲也, 皆川吉, 和田悠作	権利者 東海国立大学機構、他3件
産業財産権の種類、番号 特許、2022-023027	出願年 2022年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔その他〕

花粉管は核がなくても胚珠に辿り着く ~世界で初めて核を持たない花粉管の作出に成功~
https://www.yokohama-cu.ac.jp/news/2021/202104maruyama_NatCommun.html
 植物の卵細胞がつくられる様子を生きのまま観察することに成功
<https://www.itbm.nagoya-u.ac.jp/ja/research/2021/03/post-31.php>
 植物の花粉管、細胞核が先端部になくても胚珠に到達
https://scienceportal.jst.go.jp/newsflash/20210510_n01/index.html
 植物の精細胞が「一皮むけた」瞬間を撮影 ~重複受精の精巧な仕組みの一端を明らかに~ <https://www.yokohama-cu.ac.jp/news/2022/20230131maruyama.html> |
 アクチン繊維が花粉管の誘引を制御する ~助細胞による誘引ペプチド分泌のメカニズムを解明~ <https://www.yokohama-cu.ac.jp/news/2022/202301susaki.html>

研究紹介・成果紹介(令和2年度 科研費 学術変革B「植物生殖改変」公式webサイト) <https://www.remod-reprod.com>
 研究紹介(名古屋大学研究成果発信サイト Researchers' Voice) https://www.nagoya-u.ac.jp/researchinfo/researchers_voice/2020/11/no25.html 「光らせよう!見てみよう!蛍光たんぱく質で科学者体験」 サカイ大学第13回キッズサイエンス <https://youtu.be/e3ajGXaZVis>
 植物生殖改変領域ホームページ
<https://www.remod-reprod.com>
 研究紹介(名大トピックス No. 329) http://www.nagoya-u.ac.jp/about-nu/public-relations/publication/topics/_no329.html 第80回名大カフェ
<http://www.aip.nagoya-u.ac.jp/public/mcafe/event/detail/0005132.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
研究分担者	山岡 尚平 (Yamaoka Shohei) (00378770)	京都大学・生命科学研究所・准教授 (14301)	
研究分担者	水多 陽子 (Mizuta Yoko) (70645142)	名古屋大学・高等研究院(WPI)・特任助教 (13901)	

	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
研究協力者	須崎 大地 (Susaki Daichi)		丸山班の研究協力者
研究協力者	杉 直也 (Sugi Naoya)		丸山班の研究協力者
研究協力者	海老根 一生 (Ebine Kazuo)		山岡班の研究協力者

6. 研究組織（つづき）

	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
研究協力者	永原 史織 (Nagahara Shiori)		水多班の研究協力者

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			
米国	ケンタッキー大学			