

令和 5 年 6 月 8 日現在

機関番号：13901

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2017～2021

課題番号：17H06471

研究課題名（和文）植物幹細胞の新生・維持に必要な非対称分裂機構の解明

研究課題名（英文）Asymmetric cell division of plant stem cells

研究代表者

五島 剛太（Goshima, Gohta）

名古屋大学・理学研究科・教授

研究者番号：20447840

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 117,460,000円

研究成果の概要（和文）：幹細胞の新生と維持にはしばしば「非対称分裂」（= 2つの娘細胞が異なる性質を呈するような細胞分裂様式）を伴う。ところが、動物に比べ、植物ではこの重要な機構に関する知見が欠けている。本研究では、主要作物のイネと、モデル植物のヒメツリガネゴケを用いて、植物細胞が行う非対称分裂の一連の過程、すなわち「細胞極性の確立・分裂・分化と維持」機構の一端を解明した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

動物に比べ長生きをする植物は多く、その要因のひとつは、独自の仕組みで幹細胞の新生と維持が行われることとされてきた。本研究では、幹細胞の新生と維持の根幹となる細胞分裂機構について、これまで明らかにならなかった仕組みをいくつか見出すことができた。興味深いことに、動物との予想外の共通性も明らかになった。たとえば、動物と植物では形態が大きく異なる細胞分裂装置が形成されるが、装置形成誘導因子や、形成された後の動態には、動物と同じ仕組みが備わっていた。

研究成果の概要（英文）：Stem cell renewal and maintenance often involve asymmetric division, in which two daughter cells display different properties. However, compared to animals, the mechanism of this important process remains poorly understood in plants. In this study, we used rice, a major crop, and a model plant, the moss, to elucidate the mechanisms of a series of events during asymmetric division, namely, cell polarity establishment, mitosis, and maintenance of differentiation.

研究分野：細胞生物学

キーワード：植物分子遺伝学 細胞生物学

## 1. 研究開始当初の背景

植物では、動物に比べて、幹細胞の特性や創生・維持機構に関わる細胞生物学的知見は多くない。たとえば、幹細胞の創生に極めて重要な事象は「細胞の極性化」とそれに続く「非対称な細胞分裂」であり、分裂後に重要な寄与を果たすのが「幹細胞の維持」と娘細胞の「細胞運命決定」であるが、植物においてはこれらの仕組みやカップリング機構は理解が進んでいない。動物細胞での研究により、細胞の極性化には細胞皮層に局在する一群のタンパク質が必須であり、分裂の対称性・非対称性を規定するのは「中心体」という微小管形成中心がキーであることが明らかにされている。ところが、陸上植物は主要な極性化因子 (Par3 複合体など) や、さらには中心体をも持たず、非対称な細胞分裂機構は謎に包まれている。また、ニッチと呼ばれる微小環境が幹細胞維持に機能することは動物でよく知られているが、植物ではニッチの構成要件や、ニッチと幹細胞・娘細胞との情報伝達機構なども多くが不明である。

ヒメツリガネゴケは遺伝子相同組換えの効率が極めて高く、また生活環の大半を1倍体として過ごすため、逆遺伝学的解析には非常に優れた植物である。また、幹細胞を含む組織の多くは1層の細胞層より構成されており、観察にも適している。研究代表者はこれまで、誘導型 RNAi 系や細胞内ライブ観察法を独自に開発し、植物細胞分裂・微小管細胞骨格研究のモデル系として確立した。たとえば、全78キネシンの網羅的 RNAi スクリーニングや分裂期局在決定を成功させた。研究の過程で、3種のコケの幹細胞において、中心体や一般的な極性化因子がないにも関わらず細胞分裂装置・紡錘体が適切な位置に決まった配向で形成され、非対称分裂が繰り返し忠実に遂行される様子が観察された。しかし、「どの遺伝子がこのプロセスに関わるか」という基礎的なことがわかっていなかった。実験材料としてのコケの特長を活かせば、網羅的逆遺伝学アプローチ、分子細胞生物学的解析によりこの機構の解明に挑めると着想した。

一方、分裂後の幹細胞の維持・娘細胞の運命決定については、ヒメツリガネゴケでは現状、候補遺伝子を挙げることができず、逆遺伝学アプローチを取ることができなかった。分担者はイネの新奇突然変異体取得を通じて、非対称分裂後に生じる胚性幹細胞の細胞運命決定に関わる情報伝達の解析を行っていた。そこで、両者が連携すれば、植物幹細胞新生・維持の統合的理解、すなわち、「細胞の極性化・非対称細胞分裂・分化と維持」という一連の過程の解明が可能になるのではではないかと着想した。

## 2. 研究の目的

幹細胞の新生と維持にはしばしば「非対称分裂」 (= 2つの娘細胞が異なる性質を呈するような細胞分裂様式) を伴う。ところが、植物ではこの重要な機構に関する知見が欠けている。本計画研究班は、植物細胞が行う非対称分裂の一連の過程、すなわち「細胞極性の確立・分裂・分化と維持」機構の解明を通じて、植物生存の永続性を支える基盤となる植物幹細胞の新生と維持の分子基盤に迫るとともに、植物幹細胞生物学分野の創成に貢献することを目指した。

代表者はこれまで、ヒメツリガネゴケにおいて誘導型 RNAi 系など各種実験系を開発し、微小管制御因子の動態・機能解析を行ってきた。実験材料としてのヒメツリガネゴケの特長を活かせば、網羅的逆遺伝学アプローチ、分子細胞生物学的解析により、動物の知見を当てはめることができない植物特有の非対称な細胞分裂の分子機構解明に挑めると着想した。さらに、接合子非対称分裂により生じるイネ胚性幹細胞の細胞運命決定に関わる情報伝達の解析に取り組んできた分担者と連携すれば、謎に包まれた植物幹細胞の非対称分裂機構を統合的に明らかにし、植物全般に通ずる幹細胞の維持・分化機構解明にも迫れると考えた。そこで、細胞分裂の非対称性を生む仕組みの解明と、分裂後の細胞の非対称な運命を決定する仕組みの解明を本計画研究班の目

標とした。

### 3. 研究の方法

本研究班は、非対称分裂による植物幹細胞の新生・維持機構を解明すべく、ヒメツリガネゴケ幹細胞における網羅的逆遺伝学、イネ胚性幹細胞新生の発生遺伝学を主要なアプローチとした研究を推進する。まず、両モデル系で現象の定量的理解のための解析的イメージング技術を開発する。ついで、生活環が短くまた相同組換え効率がほぼ 100%であるヒメツリガネゴケの特性を生かし、ヒメツリガネゴケの約 200 の微小管細胞骨格・細胞極性化関連遺伝子、およびイネの接合子非対称分裂後の細胞分化に関わる 8 つの情報伝達関連遺伝子のヒメツリガネゴケオルソログの網羅的破壊を遂行する。さらに、イネでは、接合子非対称分裂後の胚性幹細胞（頂端細胞）新生と基部細胞への分化制御に関する一連の突然変異の解析に、上述のイメージング技術を適用し、接合子非対称分裂後の分化制御に関わる情報伝達経路の理解を目指す。

### 4. 研究成果

- (1) ヒメツリガネゴケにおいて CRISPR-Cas9 ベースの遺伝子編集とマイクロ流路デバイスを用いた幹細胞イメージングに新しい技術確立した (Yi and Goshima, 2020a; Kozgunova and Goshima, 2019a)。
- (2) ヒメツリガネゴケの非対称分裂について、いくつかの発見があり、論文として公表した。ヒメツリガネゴケの幹細胞において、非対称細胞分裂のキー構造体である微小管集合体（ガメトソームと命名）を発見した。ガメトソームを破壊すると紡錘体の配向がランダムになり、分裂面に異常をきたした (Kosetsu et al., 2017)。  
染色体分配のための必須構造体・動原体に欠損を生じると、細胞質分裂の阻害が引き起こされることを発見した。細胞質分裂に一度だけ失敗した幹細胞はその後分裂と分化を続け、倍数体コケが生まれた (Kozgunova et al., 2019b)。  
微小管結合因子、キネシンモーター、シグナル伝達分子、極性化に重要な役割を果たすことが濃厚な因子の破壊株を網羅的に作出する逆遺伝学では、幹細胞の非対称分裂時に細胞核を配置するのに重要と考えていたキネシンモーターが、実は核膜に包まれていない分裂後期の染色体の分配に役割を果たすことを見出した (Yoshida et al., 2019)。  
開発した遺伝子編集技術とライブイメージングを駆使して、幹細胞新生のための細胞の分枝と分裂の仕組みを明らかにした。この研究ではまず、細胞骨格であるアクチン繊維と微小管の連続的な働きにより、分枝の根元に細胞核が移動して分裂することで、細胞質分裂後に核が分枝部分にも配置されることを見出した。アクチン繊維の重合を制御しているのは低分子量 GTP タンパク質であった。この非対称分裂の結果、分枝細胞は幹細胞性を獲得するとともに対称性を取り戻し、分枝と分裂を同様に繰り返すことで、植物体が平面状を広がっていくことがわかった (Yi and Goshima, 2020b)。
- (3) イネを用いた研究でも成果が挙げられた。  
イネを用いて、これまでに多数単離されている球状型胚形成突然変異体のうち、シロイヌナズナにおいて非対称分裂に関わることが知られている因子の変異体 *gle4* の解析を行い、イネの場合、接合子非対称分裂と植物体の体軸になる頂部・基部軸が必ずしも一致しないこと、GLE4 は接合子非対称分裂というよりは、体軸の形成に関わることを明らかにした (Ishimoto et al., 2019)。  
イネを用いてこれまでに多数単離されている球状型胚形成突然変異体のうち、非対称分裂に関わることが知られている GLE4 経路のレセプター突然変異体 *o-192* について、原因遺伝子となる *O192* 遺伝子の発現解析を行った。受粉後 2 日目以降 *O192* 遺伝子の発現が *in situ* ハイブリダイゼーションにより胚全体で確認された。GFP レポーターを *O192*

プロモーターで発現させる実験でも同様の結果が得られた。一方で、同じプロモーターに 0192cDNA と GFP を融合し発現させたところ 0192::GFP 融合タンパク質は胚の上部にのみその発現が観察された。この結果から、イネ初期胚において基部領域の形成・維持に関わる 0192 タンパク質は、翻訳もしくは翻訳語制御により胚の頂部領域に局在し機能すると考えられた。

イネのシュート部分を欠失する shootless 変異体の初期胚を用いて、野生型と遺伝子発現プロファイルを比較し幹細胞形成に関わる候補遺伝子として 24 種類の転写制御因子を明らかにした。

(4) 代表者と分担者の密な共同研究による成果も生まれた。

分担者の同定した球状型イネ胚形成突然変異体の原因遺伝子 (OsM025A) のヒメツリガネゴケオルソログについて、代表者の研究室で 3 種類の変異体を得られ、著しい植物体成長異常が認められた。中でも、原系体の分枝過程において、分枝や非対称分裂は起こるものの、娘細胞の成長が著しく遅延しているように見受けられた。そこで、共同して、イネおよびヒメツリガネゴケ M025A のオルソログ遺伝子の機能欠損型突然変異体の詳細な表現型解析を行い両者の表現型を比較した。その結果、M025A 遺伝子の突然変異により、イネとヒメツリガネゴケで共通して、幹細胞を含む細胞や組織の増殖と成長に異常がみられた。M025A のイネ球状胚型変異について、イネ初期胚における遺伝子発現プロファイルの比較を野生型と変異型胚で行ったところ、胚発生の進行が発生過程で大きく遅れることが明らかになった。M025 は動物では morphogenesis-related NDR kinase (MOR) pathway の構成要素で、細胞極性の確立、細胞増殖に機能することが知られているが、動物とは独立に多細胞体制を獲得した植物においても M025 遺伝子産物が、細胞や組織の増殖・成長に機能することが明らかになった (Ta#, Yoshida# et al. 2023. #co-first authors)。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計35件（うち査読付論文 34件 / うち国際共著 11件 / うちオープンアクセス 28件）

1. 著者名 Ta Kim Nhung, Yoshida Mari W, Tezuka Takumi, Shimizu-Sato Sae, Nosaka-Takahashi Misuzu, Toyoda Atsushi, Suzuki Takamasa, Goshima Gohta, Sato Yutaka	4. 巻 64
2. 論文標題 Control of Plant Cell Growth and Proliferation by M025A, a Conserved Major Component of the Mammalian Sterile 20-Like Kinase Pathway	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 336 ~ 351
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcad005	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 Shirae-Kurabayashi Maki, Edzuka Tomoya, Suzuki Masahiro, Goshima Gohta	4. 巻 17
2. 論文標題 Cell tip growth underlies injury response of marine macroalgae	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0264827
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0264827	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 Yi Peishan, Goshima Gohta	4. 巻 34
2. 論文標題 Division site determination during asymmetric cell division in plants	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 2120 ~ 2139
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koac069	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 該当する
1. 著者名 Roeder Adrienne H K, Otegui Marisa S, Dixit Ram, Anderson Charles T, Faulkner Christine, Zhang Yan, Harrison Maria J, Kirchhelle Charlotte, Goshima Gohta, Coate Jeremy E, Doyle Jeff J, Hamant Olivier, Sugimoto Keiko, Dolan Liam, Meyer Heather, Ehrhardt David W, Boudaoud Arezki, Messina Carlos	4. 巻 34
2. 論文標題 Fifteen compelling open questions in plant cell biology	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 72 ~ 102
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koab225	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 該当する

1. 著者名 Umeda Masaaki, Ikeuchi Momoko, Ishikawa Masaki, Ito Toshiro, Nishihama Ryuichi, Kyojuka Junko, Torii Keiko U., Satake Akiko, Goshima Gohta, Sakakibara Hitoshi	4. 巻 106
2. 論文標題 Plant stem cell research is uncovering the secrets of longevity and persistent growth	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 326 ~ 335
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.15184	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 該当する

1. 著者名 Gomes Pereira Sonia, Sousa Ana Laura, Nabais Catarina, Paixao Tiago, Holmes Alexander J., Schorb Martin, Goshima Gohta, Tranfield Erin M., Becker Jorg D., Bettencourt-Dias Monica	4. 巻 31
2. 論文標題 The 3D architecture and molecular foundations of de novo centriole assembly via bicentrioles	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 4340 ~ 4353.e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2021.07.063	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 Kawai Tsubasa, Shibata Kyosuke, Akahoshi Ryosuke, Nishiuchi Shunsaku, Takahashi Hirokazu, Nakazono Mikio, Kojima Takaaki, Sato Yutaka, Toyoda Atsushi, Lucob-Agustin Nonawin, Kano-Nakata Mana, Suralta Roel R., Niones Jonathan M., Chen Yinglong, Siddique Kadambot H. M., Yamauchi Akira, Inukai Yoshiaki	4. 巻 119
2. 論文標題 WUSCHEL-related homeobox family genes in rice control lateral root primordium size	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2101846119
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2101846119	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 該当する

1. 著者名 Nagata Hiroki, Ono Akemi, Tonosaki Kaoru, Kawakatsu Taiji, Sato Yutaka, Yano Kentaro, Kishima Yuji, Kinoshita Tetsu	4. 巻 109
2. 論文標題 Temporal changes in transcripts of miniature inverted repeat transposable elements during rice endosperm development	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1035 ~ 1047
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.15698	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 Nosaka-Takahashi Misuzu, Kato Makio, Kumamaru Toshihiro, Sato Yutaka	4. 巻 17
2. 論文標題 Measurements of the number of specified and unspecified cells in the shoot apical meristem during a plastochron in rice ( <i>Oryza sativa</i> ) reveal the robustness of cellular specification process in plant development	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0269374
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0269374	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 Kubo Takahiko, Yamagata Yoshiyuki, Matsusaka Hiroaki, Toyoda Atsushi, Sato Yutaka, Kumamaru Toshihiro	4. 巻 15
2. 論文標題 Whole-Genome Sequencing of Rice Mutant Library Members Induced by N-Methyl-N-Nitrosourea Mutagenesis of Fertilized Egg Cells	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Rice	6. 最初と最後の頁 38
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12284-022-00585-1	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 Ishimoto Kiyoe, Nosaka-Takahashi Misuzu, Kishi-Kaboshi Mitsuko, Watanabe Tsuneaki, Abe Kiyomi, Shimizu-Sato Sae, Takahashi Hirokazu, Nakazono Mikio, Hirochika Hirohiko, Sato Yutaka	4. 巻 40
2. 論文標題 Post-embryonic function of GLOBULAR EMBRYO 4 (GLE4)/OsMPK6 in rice development	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 9~13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.22.1117a	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 Yoshida Yuri, Nosaka-T Misuzu, Yoshikawa Takanori, Sato Yutaka	4. 巻 15
2. 論文標題 Measurements of Antibacterial Activity of Seed Crude Extracts in Cultivated Rice and Wild <i>Oryza</i> Species	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Rice	6. 最初と最後の頁 63
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12284-022-00610-3	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 Agata Ayumi, Ashikari Motoyuki, Sato Yutaka, Kitano Hideni, Hobo Tokunori	4. 巻 73
2. 論文標題 Designing rice panicle architecture via developmental regulatory genes	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Breeding Science	6. 最初と最後の頁 86 ~ 94
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1270/jsbbs.22075	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 Lim Sathya, Onoda Anna, Orn Chhourn, Iwamoto Hiromu, Ishikawa Ryo, Saito Hiroki, Sato Yutaka, Ishii Takashige	4. 巻 12
2. 論文標題 Variations in Grain Traits among Local Rice Varieties Collected More Than Half-Century Ago in Indochinese Countries	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 133 ~ 133
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants12010133	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 該当する

1. 著者名 Ta Kim Nhung, Shimizu Sato Sae, Agata Ayumi, Yoshida Yuri, Taoka Ken ichiro, Tsuji Hiroyuki, Akagi Takashi, Tanizawa Yasuhiro, Sano Ryosuke, Nosaka Takahashi Misuzu, Suzuki Toshiya, Demura Taku, Toyoda Atsushi, Nakamura Yasukazu, Sato Yutaka	4. 巻 -
2. 論文標題 A leaf emanated signal orchestrates grain size and number in response to maternal resources	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 The Plant Journal	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) 10.1111/tpj.16219	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 Yi Peishan, Goshima Gohta	4. 巻 30
2. 論文標題 Rho of Plants GTPases and Cytoskeletal Elements Control Nuclear Positioning and Asymmetric Cell Division during Physcomitrella patens Branching	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 2860 ~ 2868.e3
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2020.05.022	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 Shenton Matt, Ohyanagi Hajime, Copetti Dario, Toyoda Atsushi, Wing Rod, Yano Kentaro, Nonomura Ken-ichi, Sato Yutaka, Kurata Nori	4. 巻 12
2. 論文標題 Evolution and diversity of the wild rice <i>Oryza officinalis</i> complex, across continents genome types, and ploidy levels	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 413 ~ 428
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evaa037	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 該当する

1. 著者名 Shimizu-Sato Sae, Tsuda Katsutoshi, Nosaka-Takahashi Misuzu, Suzuki Toshiya, Ono Seijiro, Ta Kim Nhung, Yoshida Yuri, Nonomura Ken-Ichi, Sato Yutaka	4. 巻 13
2. 論文標題 Agrobacterium-Mediated Genetic Transformation of Wild <i>Oryza</i> Species Using Immature Embryos	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Rice	6. 最初と最後の頁 33
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12284-020-00394-4	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 Nagai Keisuke, Furuta Tomoyuki, Hisano Hiroshi, Sato Kazuhiro, Yoshida Aya, Sakakibara Hitoshi, Sato Yutaka, Tsuji Hiroyuki, Akagi Takashi, Ashikari Motoyuki	4. 巻 584
2. 論文標題 Antagonistic regulation of the gibberellic acid response during stem growth in rice	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature	6. 最初と最後の頁 109 ~ 114
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41586-020-2501-8	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 Chikami Yasuhiko, Kawaguchi Haruka, Suzuki Takamasa, Yoshioka Hirofumi, Sato Yutaka, Yaginuma Toshinobu, Niimi Teruyuki	4. 巻 94
2. 論文標題 Oral RNAi of <i>diap1</i> results in rapid reduction of damage to potatoes in <i>Henosepilachna vigintioctopunctata</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Pest Science	6. 最初と最後の頁 505 ~ 515
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10340-020-01276-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 Tonosaki Kaoru, Ono Akemi, Kunisada Megumi, Nishino Megumi, Nagata Hiroki, Sakamoto Shingo, Kijima Saku T, Furuumi Hiroyasu, Nonomura Ken-Ichi, Sato Yutaka, Ohme-Takagi Masaru, Endo Masaki, Comai Luca, Hatakeyama Katsunori, Kawakatsu Taiji, Kinoshita Tetsu	4. 巻 33
2. 論文標題 Mutation of the imprinted gene OsEMF2a induces autonomous endosperm development and delayed cellularization in rice	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 85 ~ 103
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koaa006	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 該当する

1. 著者名 Kajiya-Kanegae Hiromi, Ohyanagi Hajime, Tanizawa Yasuhiro, Onogi Akio, Hirai Masami, Yokota, Toyoda Atsushi, Iwata Hiroyoshi, Tsuda Katsutoshi, Suzuki Toshiya, Nosaka-Takahashi Misuzu, Nonomura Ken-ichi, Nakamura Yasukazu, Kawamoto Shoko, Sato Yutaka	4. 巻 14
2. 論文標題 OryzaGenome2.1: Database of Diverse Genotypes in Wild Oryza Species	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Rice	6. 最初と最後の頁 24
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12284-021-00468-x	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 該当する

1. 著者名 Kozgunova Elena, Goshima Gohta	4. 巻 9
2. 論文標題 A versatile microfluidic device for highly inclined thin illumination microscopy in the moss <i>Physcomitrella patens</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 15182
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-51624-9	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 Kozgunova Elena, Nishina Momoko, Goshima Gohta	4. 巻 8
2. 論文標題 Kinetochores protein depletion underlies cytokinesis failure and somatic polyploidization in the moss <i>Physcomitrella patens</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 pii:e43652
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.43652	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 Yi Peishan, Goshima Gohta	4. 巻 18
2. 論文標題 Transient cotransformation of CRISPR/Cas9 and oligonucleotide templates enables efficient editing of target loci in <i>Physcomitrella patens</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology Journal	6. 最初と最後の頁 599 ~ 601
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pbi.13238	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 Goshima Gohta, Bellaiche Yohanns	4. 巻 60
2. 論文標題 Editorial overview: Cell division - from molecules to tissues	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Opinion in Cell Biology	6. 最初と最後の頁 iii ~ v
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ceb.2019.06.006	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 該当する

1. 著者名 Yoshida Mari W., Yamada Moe, Goshima Gohta	4. 巻 44
2. 論文標題 Moss Kinesin-14 KCBP Accelerates Chromatid Motility in Anaphase	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Cell Structure and Function	6. 最初と最後の頁 95 ~ 104
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1247/csf.19015	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 Leong Shu Yao, Edzuka Tomoya, Goshima Gohta, Yamada Moe	4. 巻 32
2. 論文標題 Kinesin-13 and Kinesin-8 Function during Cell Growth and Division in the Moss <i>Physcomitrella patens</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 683 ~ 702
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.19.00521	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 Yoshioka Miki, Adachi Ayako, Sato Yutaka, Doke Noriyuki, Kondo Tatsuhiko, Yoshioka Hirofumi	4. 巻 20
2. 論文標題 RNAi of the sesquiterpene cyclase gene for phytoalexin production impairs pre and post invasive resistance to potato blight pathogens	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Molecular Plant Pathology	6. 最初と最後の頁 907 ~ 922
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mpp.12802	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 Tamura Taizo, Endo Hitoshi, Suzuki Atsunobu, Sato Yutaka, Kato Ko, Ohtani Misato, Yamaguchi Masatoshi, Demura Taku	4. 巻 100
2. 論文標題 Affinity based high resolution analysis of DNA binding by VASCULAR RELATED NAC DOMAIN7 via fluorescence correlation spectroscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 298 ~ 313
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14443	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 Kiyoe Ishimoto, Jun-ichi Itoh, Ken-ichiro Hibara, Yutaka Sato, Misuzu Nosaka-Takahashi, Toshiya Suzuki, Nhung Kim Ta, Sae Shimizu-Sato, Takamasa Suzuki, Atsushi Toyoda, Hirokazu Takahashi, Mikio Nakazono, Yutaka Sato	4. 巻 146
2. 論文標題 Specification of basal region identity after asymmetric zygotic division requires mitogen- activated protein kinase 6 in rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev176305
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.176305	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 Yi Peishan, Goshima Gohta	4. 巻 46
2. 論文標題 Microtubule nucleation and organization without centrosomes	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Current Opinion in Plant Biology	6. 最初と最後の頁 1 ~ 7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2018.06.004	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 -

1. 著者名 Yamada Moe, Goshima Gohta	4. 巻 30
2. 論文標題 The KCH Kinesin Drives Nuclear Transport and Cytoskeletal Coalescence to Promote Tip Cell Growth in <i>Physcomitrella patens</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1496 ~ 1510
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.18.00038	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 Kosetsu Ken, Murata Takashi, Yamada Moe, Nishina Momoko, Boruc Joanna, Hasebe Mitsuyasu, Van Damme Daniel, Goshima Gohta	4. 巻 114
2. 論文標題 Cytoplasmic MTOCs control spindle orientation for asymmetric cell division in plants	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences, USA	6. 最初と最後の頁 E8847 ~ E8854
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1713925114	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 該当する

1. 著者名 Honda Eriko, Yew Chow-Lih, Yoshikawa Takanori, Sato Yutaka, Hibara Ken-ichiro, Itoh Jun-Ichi	4. 巻 59
2. 論文標題 LEAF LATERAL SYMMETRY1, a Member of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX3 Gene Family, Regulates Lateral Organ Development Differentially from Other Paralogs, NARROW LEAF2 and NARROW LEAF3 in Rice	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 376 ~ 391
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcx196	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 -

〔学会発表〕 計45件 (うち招待講演 16件 / うち国際学会 12件)

1. 発表者名 Yutaka Sato
2. 発表標題 Analysis on the establishment of apical-basal axis and stem cells in rice embryo
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 シンポジウム「植物幹細胞の特性の理解に向けて Toward understanding the unique features of plant stem cells」(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Spindle and chromosome motility in plant cells
3. 学会等名 井上信也先生に捧げる生物物理学会シンポジウム（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉田真理、五島剛太
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケにおけるオルガネラ輸送キネシンARKの機能解析
3. 学会等名 細胞骨格研究会 -Plant Cytoskeleton 2020-
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石本聖絵、鈴木雅晴、杉木愛、木寄暁子、真野昌二、野坂(高橋)実鈴、鈴木俊哉、タキムニユン、志水(佐藤) 佐江、豊田敦、鈴木孝征、田畑亮、櫻井望、澤進一郎、中園幹生、長戸康郎 <sup>8</sup> 、マッカーティードナルド、佐藤豊
2. 発表標題 水溶性ビタミンを介した母体による胚と胚乳の発生制御
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 芦荻基行、森欣順、石川慎、Gamuyao Rico、新美陽子、保浦徳昇、福田萌莉、榊原均、古田智敬、久野裕、佐藤和広、赤木剛士、小嶋美紀子、竹林裕美子、福島敦史、氷室泰代、小林正智、呉健忠、アキリ巨、吉田綾、辻寛之、佐藤豊、永井啓祐
2. 発表標題 ACE1とDEC1によるイネ節間伸長の antagonistic 制御 <sup>1</sup>
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 永井啓祐、森欣順、石川慎、Gamuyao Rico、新美陽子、保浦徳昇、福田萌莉、榊原均、古田智敬、久野裕、佐藤和広、赤木剛士、小嶋美紀子、竹林裕美子、福島敦史、氷室泰代、小林正智、呉健忠、アキリ亘、吉田綾、辻寛之、佐藤豊、芦苺基行
2. 発表標題 ACE1とDEC1によるイネ節間伸長の antagonistic 制御2
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 手塚拓海、佐藤(志水)佐江、野坂実鈴、鈴木俊哉、佐藤豊
2. 発表標題 イネ初期胚の体軸形成におけるBABY BOOM遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第138回日本育種学会講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鈴木俊哉、伊澤康太郎、高藤良典、服部束穂、野坂実鈴、Kim Nhung Ta、佐藤(志水)佐江、佐藤豊
2. 発表標題 胚乳細胞の分裂と分化に異常を示すイネ abnormal cell division 1 突然変異体の解析
3. 学会等名 第138回日本育種学会講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐藤豊
2. 発表標題 イネ胚をモデルにした植物の頂部-基部方向の非対称性創出機構の解析
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会 ワークショップ植物と動物の発生における非対称性創出の基盤原理の理解に向けて(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鈴木俊哉、伊澤康太郎、高藤良典、服部束穂、野坂実鈴、Nhung Ta、佐藤(志水)佐江、佐藤豊
2. 発表標題 胚乳の形成に異常を示すイネ abnormal cell division 1(abc1)突然変異体の解析
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 手塚拓海、佐藤(志水)佐江、Kim Nhung Ta、野坂実鈴、鈴木俊哉、佐藤豊
2. 発表標題 BABY BOOM 遺伝子はイネの胚発生において正常な背腹軸形成に必要である
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 手塚拓海、Kim Nhung Ta、佐藤(志水)佐江、野坂実鈴、鈴木俊哉、佐藤豊
2. 発表標題 イネ胚の背腹軸形成に異常を示す baby boom 三重変異体に類似した新規突然変異体の解析
3. 学会等名 日本育種学会第139回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 縣歩美、武田泰実、太田自由、土井一行、犬飼義明、榎原大悟、佐藤豊、北野英己、保浦徳昇
2. 発表標題 イネにおける穂の分枝パターンを制御する qPbn3 の遺伝学的研究
3. 学会等名 日本育種学会第139回講演会
4. 発表年 2021年



1. 発表者名 吉田悠里、佐藤豊
2. 発表標題 野生イネに特徴的な長い種子休眠を可能にする種子が持つ抗菌活性の評価方法の構築
3. 学会等名 日本育種学会第139回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐藤(志水)佐江、Kim Nhung Ta、山形悦透、In-Sun Yoon、服部束穂、佐藤豊
2. 発表標題 野生イネが示す深い種子休眠における VIVIPAROUS 1 gene (VP1) の機能解
3. 学会等名 日本育種学会第139回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Consequences of chromosome mis-segregation in moss stem cell
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 五島剛太
2. 発表標題 Functional live imaging of microtubule cytoskeleton in moss
3. 学会等名 EMBO Practical Course 「Functional live imaging of plants 」 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 多様な生命現象を司る微小管 -中心体集合システム-
3. 学会等名 第92回日本生化学学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山田萌恵
2. 発表標題 植物キネシンが制御する細胞内輸送機構の解明
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 山田萌恵
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケにおけるkinesin-13の機能解析
3. 学会等名 植物細胞骨格研究会 -PlantCytoskeleton2019-
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤豊
2. 発表標題 Establishment of the apical-basal polarity during rice embryogenesis
3. 学会等名 Stem Cells and plant reproduction (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤豊
2. 発表標題 イネ胚における軸形成の遺伝学
3. 学会等名 第91回遺伝学会、WS11作物遺伝資源が切り開く植物発生遺伝学（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤豊
2. 発表標題 イネ胚の軸形成を制御する情報伝達
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会 シンポジウム「植物のsymmetry breaking -何がどうなったら非対称になるの? -（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤豊
2. 発表標題 Identifying key regulators for the establishment of shoot apical meristem during rice embryogenesis
3. 学会等名 17th International symposium on rice functional genomics（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木 俊哉, 伊澤 康太郎, 高藤 良典, 服部 束穂, 野坂 実鈴, Kim Nhung Ta, 佐藤(志水)佐江, 佐藤 豊
2. 発表標題 イネ胚乳形成過程における細胞の分裂と分化に異常を示すabnormal cell division 1 (abc1) 突然変異体 の解析
3. 学会等名 日本育種学会第137回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Cell division in plants
3. 学会等名 植物研究発表会(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Microtubules and cell division in plants
3. 学会等名 The 7th IMPRS-CMB Students' Symposium(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Mechanism of cell division in plants
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会年会(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Mitosis in plants
3. 学会等名 HBIGS WINTER SCHOOL for PhD students 2019: Molecular mechanisms in mitosis(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Cell division in moss stem cells
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kozgunova Elena, 五島剛太
2. 発表標題 Exploring Function of TPX2 Protein in Microtubule Organization in Moss <i>Physcomitrella patens</i> .
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Spindle orientation without centrosomes
3. 学会等名 EMB02017 Frontiers in Cytoskeleton Research Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 五島剛太
2. 発表標題 Microtubules and motors in moss
3. 学会等名 The 1st IROAST Symposium 「Plant Cell and Developmental Biology: Approaches to Multiscale Biosystems」 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Elena Kozgunova
2. 発表標題 Spatiotemporal localization of outer kinetochore proteins in the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山田萌恵
2. 発表標題 植物特異的なキネシンKCHの機能解析
3. 学会等名 植物細胞骨格研究会-PlantCytoskeleton2017-
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Leong Shu Yao
2. 発表標題 Functional analysis of Kinesin-13 in the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 The 1st IROAST Symposium 「Plant Cell and Developmental Biology:Approaches to Multiscale Biosystems」 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山田萌恵, 五島剛太
2. 発表標題 植物特異的なキネシン -14 の機能解析
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Leong Shu Yao, 山田萌恵, 五島剛太
2. 発表標題 Functional Analysis of KINESIN-13 in the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤豊
2. 発表標題 イネ胚の極性を作り出すシグナル伝達
3. 学会等名 第38回種子生理生化学研究会年会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 平岩飛鳥、相賀彩織、佐藤豊、伊藤純一
2. 発表標題 イネの葉における撥水性の制御機構と多様性の解析
3. 学会等名 日本育種学会第132回講演会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 吉田均、Fabien Lombardo、秋山高、佐藤豊
2. 発表標題 イネの花器官サイズ変異体 <i>miniature floral organs</i> の原因遺伝子の同定
3. 学会等名 日本育種学会第132回講演会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 清水春衣、Fangping Gong、高橋宏和、志水(佐藤)佐江、佐藤豊、中園幹生
2. 発表標題 イネの側根による通気組織形成の制御機構の解明
3. 学会等名 日本育種学会第132回講演会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Nhung Ta、佐藤(志水)佐江、高橋(野坂)実鈴、鈴木 俊哉、佐藤 豊
2. 発表標題 野生イネ集団(Oryza rufipogon)を用いた種子形 質制御因子の GWAS 解析
3. 学会等名 日本育種学会第133回講演会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 高橋(野坂)実鈴、鈴木 俊哉、佐藤(志水)佐江、Nhung Ta、高橋 宏和、鈴木 孝征、豊田 敦、中園 幹生、佐藤 豊
2. 発表標題 SHOOTLESS/SHOOT ORGANIZATION 経路の下流で機能するイネ幹細胞形成因子の探索
3. 学会等名 日本育種学会第133回講演会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Masako Fuji, Rena Tani, Shigetaka Yasuda, Yoshihiro Kobae, Takuma Ishizaki, Yasunari Fujita, Yutaka Sato, Yusuke Saijo
2. 発表標題 Damage-associated Plant Elicitor Peptides promote both plant growth and stress responses in rice
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年



〔図書〕 計1件

1. 著者名 Yutaka Sato, Misuzu Nosaka-Takahashi, Toshiya Suzuki, Sae Shimizu-Sato	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 558
3. 書名 Rice Genomics, Genetics and Breeding	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>五島研究室ホームページ  <a href="http://bunshi4.bio.nagoya-u.ac.jp/~tenure2/goshima.html">http://bunshi4.bio.nagoya-u.ac.jp/~tenure2/goshima.html</a></p>
---

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	佐藤 豊  (Sato Yutaka)  (40345872)	国立遺伝学研究所・ゲノム・進化研究系・教授    (63801)	

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
---------	---------