

令和 4 年 6 月 13 日現在

機関番号：11301

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：17H06475

研究課題名(和文)植物幹細胞の多能性を維持するメカニズムの解明

研究課題名(英文)Mechanisms controlling the indeterminacy of plant stem cells

研究代表者

経塚 淳子(Kyozuka, Junko)

東北大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：90273838

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 115,200,000円

研究成果の概要(和文)：花序に花が着くパターンは植物の見かけや作物の収量に大きく影響する形質である。このパターンは無限成長性をもつメリステム形成から有限成長性の花メリステム形成へと発生プログラムが転換するタイミングによって決定される。イネAPO2、TAW1は、有限成長性への転換を遅らせる働きをもつ転写因子である。本研究ではAPO2が共通の遺伝子セットの制御領域に結合し、これらを繰り返しコントロールして花序のパターンを決定することを明らかにした。また、TAW1が花芽運命決定遺伝子や幹細胞の維持に必須の遺伝子を直接的にコントロールすることを見出した。さらに、TAW1の機能は広く陸上植物に保存され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

本研究で解析した遺伝子はイネ科植物の花序形成において主導的な役割を果たす遺伝子であり、それらの機能や進化に関して基本的な知見が得られた。本成果は基礎研究という立場から重要であり、また、作物の育種という観点からも意義深い。

研究成果の概要(英文)：The pattern of the inflorescence (the branch on which the flowers arrive) is an important trait that affects plant appearance and crop yield and is determined by the timing of the transition of the meristem phase from indeterminate inflorescence meristem to determinate floral meristems. The rice APO2 and TAW1 were known to be important transcription factors that control inflorescence patterns through the control of the meristem phase change. In this study, we show that APO2 binds to the regulatory regions of a common set of genes and repeatedly controls these genes to determine the inflorescence pattern. We also found that TAW1 directly controls genes essential for floral meristem specification and maintenance of stem cells. Furthermore, we discovered that TAW1 functions are widely conserved in land plants.

研究分野：a植物形態形成

キーワード：植物幹細胞 無限成長性 有限成長性 転写因子APO2 TAWAWA (TAW) イネ穂 ゼニゴケ ヒメツリガネゴケ

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、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

植物では生涯を通じて幹細胞集団が生み出され、それらが芽として成長し、さらに芽をつくるという過程が繰り返され個体が成長する。一方、植物幹細胞には花を咲かせることで活動を終えて消滅するという性質がある。花が着く枝を花序とよぶが、花序形成においては、「無限成長性」をもつ幹細胞集団 (Shoot apical meristem (SAM)、花序メリステム、枝メリステム) が次々に芽を作り、それらは花序の分枝として成長する。幹細胞集団は、ある段階で「有限成長性」をもつ花メリステムに運命づけられると、それ以上の分枝かれは起こらず、花が咲き種子ができる。したがって、花メリステムに切替るタイミングは花序の分枝パターンを決定し、ひいては種子の数を決定する。

花芽の成長や花器官分化については、モデル植物であるシロイヌナズナを用いた分子遺伝学研究が進んだが、シロイヌナズナの育成特性は花メリステム形成プログラムへの切替えタイミングの解析には適さない。一方、イネ、トウモロコシなどのイネ科植物やトマトでは、無限成長性メリステムから花メリステムへの切替えタイミングは重要な形質であり、その決定に関わる複数の遺伝子が単離されているが、その作用メカニズムの理解は不十分である。

ABERRANT PANICLE ORGANIZATION2 (*AP02*)は、シロイヌナズナ *LEAFY* のオーソログであり転写因子をコードする。(1) 花成後の SAM のサイズ増加 (2) 花序形成におけるメリステム (枝メリステム) の無限成長性の維持、の 2 つの過程を制御することが知られている。*TAWAWAI* (*TAW1*) も転写因子をコードする遺伝子であり、メリステムの無限成長性を維持するが SAM のサイズ制御には関わらない。*AP02* や *TAW1* 遺伝子の活性が高ければ花メリステム形成へのプログラム転換が遅れ、花序の分枝が増える。*AP02* や *TAW1* は花序形成において、幹細胞の無限成長性の維持、すなわち分枝形成、をコントロールする主要な遺伝子であるが、その機能のメカニズムは知られておらず、これら遺伝子機能の進化に関しても知見はない。また、幹細胞集団の特徴づけ、性質の決定に関して、細胞の微細構造や生化学的特性との関連はまったく知られていない。

2. 研究の目的

本研究では幹細胞の多能性を維持するメカニズムの理解を最終的な目的とする。特に、イネ花序形成において、無限成長性をもつ分枝メリステム形成から有限成長性をもつ花メリステム形成への相転換のタイミング制御に着目し、この過程の主導遺伝子が制御する遺伝子ネットワークを明らかにする。*AP02* が幹細胞の増殖とメリステムの未分化性の両方を制御することから、幹細胞の増殖性と幹細胞の多能性維持制御のクロストークを分子レベルで明らかにする。メリステムの無限成長性から有限成長性の制御に関わる遺伝子機構の進化についても知見を得る。また、幹細胞の微細構造や生化学的特性を明らかにする。

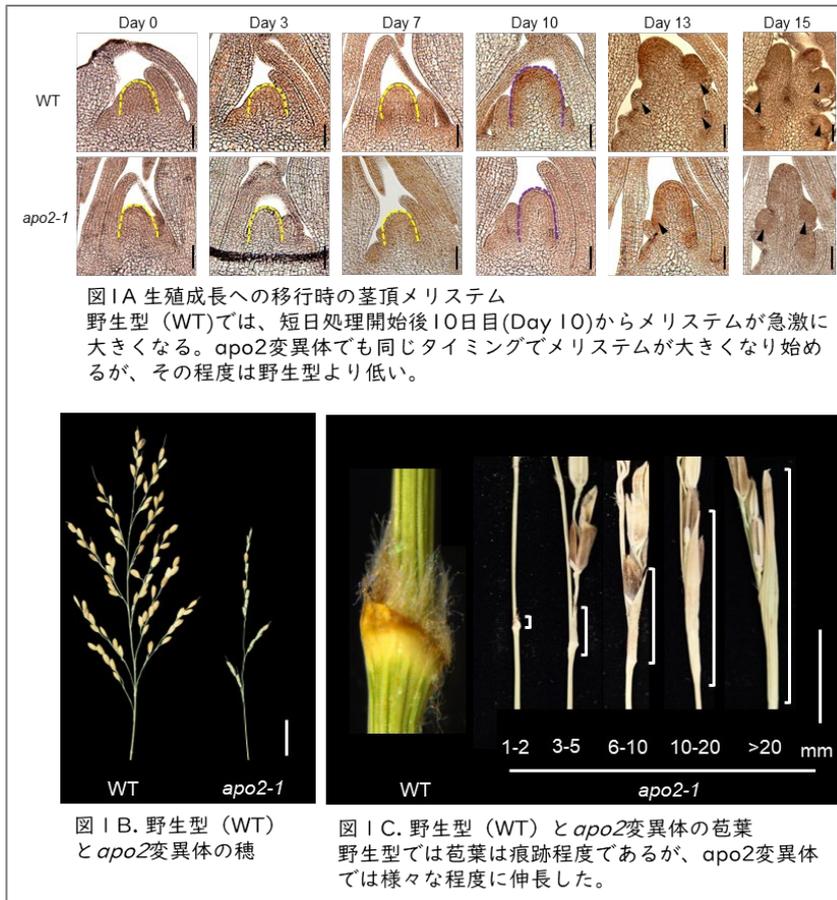
3. 研究の方法

(1) *AP02* が制御する遺伝子および遺伝子ネットワークを明らかにする。茎頂メリステムの成長段階ごとのトランスクリプトーム解析と Chromatin Immuno Precipitation sequencing (ChIP) シークエンス解析を組み合わせ、栄養成長から生殖成長へと相転換する際の幹細胞増殖の制御および穂分枝形が形成される際の幹細胞の未分化性の制御における *AP02* の標的遺伝子を比較する。

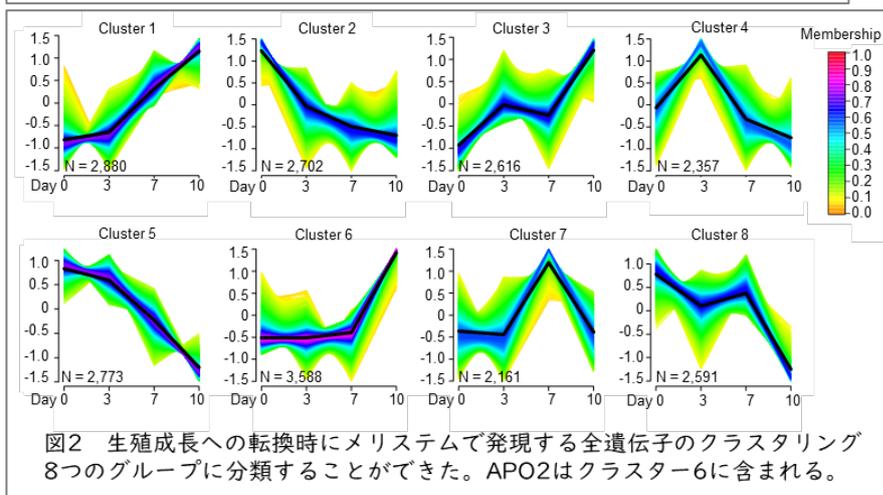
- (2) ChIP シークエンス解析により TAW1 が制御する下流遺伝子群を明らかにする。
- (3) TAW1 遺伝子は陸上植物に保存されている。そこで、コケ植物（タイ類および蘚類）における TAW1 オートログの機能を解析する。
- (4) 電子顕微鏡解析により、イネ茎頂メリステムに存在する細胞の微細構造や生化学的性質を明らかにする。

4. 研究成果

(1), (2), (3), (4)は3. 研究の方法の項目の分類に対応する。

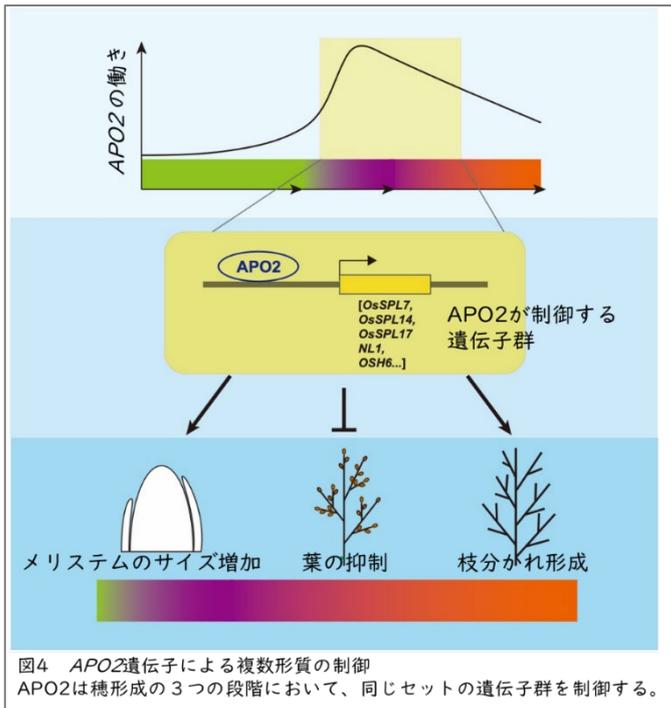
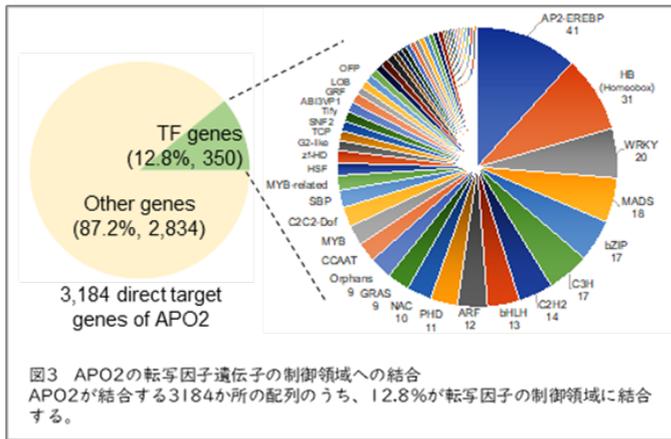


(1) イネは短日条件下で生殖成長への転換が起こる。生殖成長への移行時のメリステムの変化を詳細に観察した。その結果、まず、解析に用いたイネ（品種 Nipponbare）では、短日処理開始後10日目 (Day 10) でメリステムサイズが急激に増加することが明らかになった (図1A)。apo2 変異体でも同じタイミングでメリステムサイズの増加がみられたことから、APO2 は生殖成長への転換には関わらないことが明らかになった。10



日目までのメリステムサイズはWTと apo2 で差が認められないが、10日目以降は apo2 変異体のメリステムは小さい。最終的な穂の分枝も少ない (図1A, B)。また、apo2 では苞葉の成長の抑制が不十分とな

ることが明らかになった (図1C)。メリステムのサイズ増加、穂の分枝形成、苞葉の抑制という3つの形質が同一の機構に制御されるのか独立の現象であるのかを明らかにするために、APO2の下流遺伝子を単離解析した。まず、花成直後 (Day 0 から DAY10) のメリステムでの遺伝子発現の変化を調べたところ、遺伝子発現パターンの変動は8つのグループに分類できた (図2)。さ



らに、WT と *apo2* のメリステムで発現が異なり、花序形成時に APO2 と同じ発現パターンを示す遺伝子群を選抜した。また、ChIP シークエンス法により APO2 が直接結合するゲノム配列を特定した (図 3)。APO2 は転写因子の制御領域に結合することが多いことが明らかになった。これらの情報を総合し、APO2 の下流で花序形成を制御すると考えられる遺伝子を選抜した。特定した 7 つの候補遺伝子のうち 3 つ (NL1/OsGATA15、OsSPL14、RA2/OsCr114) について解析したところ、これらの発現は *apo2* 変異体で低下し、これらの機能欠損変異体では *apo2* と同様にメリステムのサイズ増加、苞葉の抑制、穂の分枝が阻害された。したがって、APO2 の 3 つの機能は共通の下流遺伝子群により制御されていることが強く示唆された (図 4)。APO2 は、共通の転写遺伝子セットを直接制御することにより、生殖成長への転換時のメリステムサイズの増大、抱葉の抑制、分枝形成 (未分化性幹細胞の維持)

という異なる形質を制御することを示した。

(2) TAW1 は DNA 結合タンパク質をコードする。TAW1 も APO2 同様にメリステムの無限成長性の維持に貢献するが、メリステムのサイズ制御には関わらない。ChIP シークエンス解析により TAW1 が直接結合するゲノム領域を特定した。また、TAW1 の発現が上昇し、穂の分枝が増加した変異体と野生型との遺伝子発現を比較し、TAW1 に直接制御される遺伝子の候補を特定した。その結果、TAW1 が花メリステムへの転換を決定する *FRIZZY PANICLE* 遺伝子の制御領域に結合し、その発現を抑制することが示唆された。また、カルスからの再分化に必須の遺伝子である *ENHANCER OF SHOOT REGENERATION1 (ESR1)/DORN RÖSCHEN (DRN)* のオーソログ遺伝子の制御領域にも結合し、その発現を促進することも示された。この遺伝子は APO2 ドメインをもつ転写因子をコードしており、東京大学伊藤純一博士によりイネ葉身の分化に必須の *NARROW AND DWARF LEAF1 (NDL1)* として学会報告されていたため、伊藤博士と共同でメリステムにおける機能解析を進めた。その結果、*NDL1* は葉身の分化に加えてメリステムの維持に必須であることが明らかになった。

(3) TAW1 は陸上植物に広く保存されている。そこで、TAW1 の根源的な機能を理解するために、コケ (タイ類ゼニゴケ、蘚類ヒメツリガネゴケ) の TAW1 の機能解析を進めた。コケ植物の多能性幹細胞 (頂端幹細胞) は単一の細胞であり、幹細胞が非対称分裂したのちに、一方の娘細胞は

幹細胞として維持され、もう一方は葉原基や茎へと分化する細胞（メロファイト）に分化する。そこで、コケ植物の幹細胞は TAW1 による幹細胞の多能性制御研究に適しているのではないかと考えた。まず、苔類ゼニゴケの TAW1 (*LATERAL ORGAN SUPPRESSION1 (LOS1)*) と命名) を解析し、*LOS1* は副鱗片という痕跡的な葉状器官で発現し、*LOS1* の機能を失うと副鱗片が過剰に成長し、さらに頂端幹細胞が維持されなくなることを見出した。副鱗片の表現型は、葉の形が原始的な形に先祖返りしたものだとして解釈される。また、TAW1/*LOS1* が葉の発生の制御を介して間接的に多能性幹細胞の維持に関わるということが明らかになった。植物の葉はコケ、シダ、種子植物に分化後、独立に収斂進化として獲得されたものであるとされていることから、本研究は植物の葉の多様化・進化の礎となるメカニズムの解明に繋がる重要な発見である。

次に、蘚類のヒメツリガネゴケを用いて TAW1 が頂端幹細胞の維持に果たす役割をさらに解析した。ヒメツリガネゴケは、原糸体と呼ばれる単細胞列からなる繊維状の組織を形成し、原糸体の一部の枝分かれは茎と葉をもつ茎葉体へと成長する。茎葉体の頂端幹細胞は非対称分裂を行うが、PpTAW1 は頂端幹細胞が非対称分裂を行った後に幹細胞ではない細胞で発現を開始し、茎葉体の幹細胞以外のほぼすべての細胞に存在することを明らかにした。また、PpTAW1 は細胞自律的に器官の分化運命を決定し、細胞非自律的な経路を介して頂端幹細胞の機能を維持すると考えられた。

PpTAW1 の下流因子を単離するために誘導システムを用いた RNAseq を行い、PpTAW1 は微小管や細胞壁に関わる遺伝子の発現を促進し、その一方で、サイトカニン応答や幹細胞形成にかかわる転写因子遺伝子の発現を抑制することを見出した。

(4) 高凍結固定したシロイヌナズナ茎頂および化学固定したイネ茎頂を用いて、広域電顕撮影法および連続切片走査電顕法の技術検討を行い、シロイヌナズナ茎頂および根端の幹細胞領域の広域電顕像および連続切片像を取得した。それら一部の電顕像をウェブ公開した。連続撮像走査電顕システムの撮像条件の検討を行い、シロイヌナズナ根端の広域連続切片を撮像し、幹細胞と周辺細胞系譜の 3 次元超微形態像を得た。CLEM 法の改良及び応用を進め、様々な試料に対応できるようにし、手法など論文にまとめた。高圧凍結法及びアレイトモグラフィ法の改良を進め、総説にまとめた。オスミウム固定とエポキシ樹脂包埋に耐性を持つと報告がある蛍光タンパク質 CLEM-Red や mEosEM など植物細胞で利用可能か試験し、そのうち CLEM-Red が有用であることがわかった。幹細胞に特徴的なマーカー遺伝子 *CLV3* に H2B-CLEM-Red を融合し、シロイヌナズナ形質転換体を得た。茎頂の幹細胞領域の核が強い蛍光を放ち、蛍光イメージングに利用可能であった。しかし、固定で退色してしまい、現時点では CLEM による幹細胞の特定に至らなかった。また、イメージング解析技術を活かし、領域内の研究サポートおよび共同研究 22 件を遂行し、7 報の国際雑誌に掲載された。蛍光イメージング技術講習会及び共焦点レーザー顕微鏡オンライン講習会を開催した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計24件（うち査読付論文 22件 / うち国際共著 2件 / うちオープンアクセス 15件）

1. 著者名 武田-神谷紀子、後藤友美、佐藤繭子、豊岡公德	4. 巻 in press
2. 論文標題 光-電子相関顕微鏡法とアレイトモグラフィ法を組み合わせる蛍光を放つオルガネラを電顕で捉える	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Morphology	6. 最初と最後の頁 in press
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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Miao Yiling, Xun Qian, Taji Teruaki, Tanaka Keisuke, Yasuno Naoko, Ding Chengqiang, Kyojuka Junko	4. 巻 in press
2. 論文標題 ABERRANT PANICLE ORGANIZATION2 controls multiple steps in panicle formation through common direct-target genes	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiac216	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 Kusnandar Andree S, Itoh Jun-Ichi, Sato Yutaka, Honda Eriko, Hibara Ken-ichiro, Kyojuka Junko, Naramoto Satoshi	4. 巻 63
2. 論文標題 NARROW AND DWARF LEAF 1, the Ortholog of Arabidopsis ENHANCER OF SHOOT REGENERATION1/DORNROSCHEN, Mediates Leaf Development and Maintenance of the Shoot Apical Meristem in Oryza sativa L	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 265 ~ 278
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcab169	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 Ikeuchi Momoko, Iwase Akira, Ito Tasuku, Tanaka Hayato, Favero David S, Kawamura Ayako, Sakamoto Shingo, Wakazaki Mayumi, Tameshige Toshiaki, Fujii Haruki, Hashimoto Naoki, Suzuki Takamasa, Hotta Kazuhiro, Toyooka Kiminori, Mitsuda Nobutaka, Sugimoto Keiko	4. 巻 188
2. 論文標題 Wound-inducible WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN 13 is required for callus growth and organ reconnection	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 425 ~ 441
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiab510	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 Naramoto Satoshi, Hata Yuki, Fujita Tomomichi, Kyozyuka Junko	4. 巻 34
2. 論文標題 The bryophytes <i>Physcomitrium patens</i> and <i>Marchantia polymorpha</i> as model systems for studying evolutionary cell and developmental biology in plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 228 ~ 246
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koab218	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 Hachiya Takushi, Inaba Jun, Wakazaki Mayumi, Sato Mayuko, Toyooka Kiminori, Miyagi Atsuko, Kawai-Yamada Maki, Sugiura Daisuke, Nakagawa Tsuyoshi, Kiba Takatoshi, Gojon Alain, Sakakibara Hitoshi	4. 巻 12
2. 論文標題 Excessive ammonium assimilation by plastidic glutamine synthetase causes ammonium toxicity in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1 ~ 10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-021-25238-7	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 Mizuno Yohei, Komatsu Aino, Shimazaki Shota, Naramoto Satoshi, Inoue Keisuke, Xie Xiaonan, Ishizaki Kimitsune, Kohchi Takayuki, Kyozyuka Junko	4. 巻 33
2. 論文標題 Major components of the KARRIKIN INSENSITIVE2-dependent signaling pathway are conserved in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 2395 ~ 2411
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koab106	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 Masumoto Natsumi, Suzuki Yuki, Cui Songkui, Wakazaki Mayumi, Sato Mayuko, Kumaishi Kie, Shibata Arisa, Furuta Kaori M, Ichihashi Yasunori, Shirasu Ken, Toyooka Kiminori, Sato Yoshinobu, Yoshida Satoko	4. 巻 185
2. 論文標題 Three-dimensional reconstructions of haustoria in two parasitic plant species in the Orobanchaceae	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1429 ~ 1442
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiab005	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 Hata Yuki, Kyojuka Junko	4. 巻 107
2. 論文標題 Fundamental mechanisms of the stem cell regulation in land plants: lesson from shoot apical cells in bryophytes	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 213 ~ 225
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11103-021-01126-y	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 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 Toyooka Kiminori	4. 巻 15
2. 論文標題 A Seamless System for Correlative Light and Electron Microscopy	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The HITACHI Scientific Instrument News	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) なし	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 豊岡 公德、若崎 真由美、宮 彩子、佐藤 繭子	4. 巻 55
2. 論文標題 切片SEM観察法の植物試料への応用	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 顕微鏡	6. 最初と最後の頁 7 ~ 12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11410/kenbikyoku.55.1_7	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 Tamaki Takayuki, Oya Satoyo, Naito Makiko, Ozawa Yasuko, Furuya Tomoyuki, Saito Masato, Sato Mayuko, Wakazaki Mayumi, Toyooka Kiminori, Fukuda Hiroo, Helariutta Yka, Kondo Yuki	4. 巻 3
2. 論文標題 VISUAL-CC system uncovers the role of GSK3 as an orchestrator of vascular cell type ratio in plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 184
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-020-0907-3	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 Toyooka Kiminori, Wakazaki Mayumi, Takeda-Kamiya Noriko, Sato Mayuko	4. 巻 32
2. 論文標題 New methods for capturing life phenomena using scanning electron microscopy	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLANT MORPHOLOGY	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) 10.5685/plmorphol.32.3	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 豊岡 公德	4. 巻 63
2. 論文標題 MirrorCLEM : シームレスな光-電子相関顕微鏡観察システム	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The HITACHI Scientific Instrument News	6. 最初と最後の頁 5528 ~ 5533
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 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 Naramoto Satoshi, Hata Yuki, Kyozyuka Junko	4. 巻 133
2. 論文標題 The origin and evolution of the ALOG proteins, members of a plant-specific transcription factor family, in land plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 323 ~ 329
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-020-01171-6	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 Toriba Taiyo, Tokunaga Hiroki, Nagasawa Kazuma, Nie Fanyu, Yoshida Akiko, Kyojuka Junko	4. 巻 30
2. 論文標題 Suppression of Leaf Blade Development by BLADE-ON-PETIOLE Orthologs Is a Common Strategy for Underground Rhizome Growth	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 509 ~ 516.e3
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.11.055	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 Naramoto Satoshi, Jones Victor Arnold Shivas, Trozzi Nicola, Sato Mayuko, Toyooka Kiminori, Shimamura Masaki, Ishida Sakiko, Nishitani Kazuhiko, Ishizaki Kimitsune, Nishihama Ryuichi, Kohchi Takayuki, Dolan Liam, Kyojuka Junko	4. 巻 17
2. 論文標題 A conserved regulatory mechanism mediates the convergent evolution of plant shoot lateral organs	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS Biology	6. 最初と最後の頁 e3000560
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pbio.3000560	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 Hata Yuki, Naramoto Satoshi, Kyojuka Junko	4. 巻 132
2. 論文標題 BLADE-ON-PETIOLE genes are not involved in the transition from protonema to gametophore in the moss Physcomitrella patens	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 617 ~ 627
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-019-01132-8	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 Toyooka Kiminori, Shinozaki-Narikawa Naeko	4. 巻 68
2. 論文標題 Efficient fluorescence recovery using antifade reagents in correlative light and electron microscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Microscopy	6. 最初と最後の頁 417 ~ 421
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jmicro/dfz029	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 Aki Shiori S, Mikami Tatsuya, Naramoto Satoshi, Nishihama Ryuichi, Ishizaki Kimitsune, Kojima Mikiko, Takebayashi Yumiko, Sakakibara Hitoshi, Kyojuka Junko, Kohchi Takayuki, Umeda Masaaki	4. 巻 60
2. 論文標題 Cytokinin Signaling Is Essential for Organ Formation in Marchantia polymorpha	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1842 ~ 1854
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz100	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 Sato Mayuko, Wakazaki Mayumi, Goto Yumi, Toyooka Kiminori	4. 巻 31
2. 論文標題 Electron microscopy of plant samples by using high-pressure freezing/freeze substitution method	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLANT MORPHOLOGY	6. 最初と最後の頁 25 ~ 29
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5685/plmorphol.31.25	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 Luo Le, Takahashi Megumu, Kameoka Hiromu, Qin Ruyi, Shiga Toshihide, Kanno Yuri, Seo Mitsunori, Ito Masaki, Xu Guohua, Kyojuka Junko	4. 巻 97
2. 論文標題 Developmental analysis of the early steps in strigolactone mediated axillary bud dormancy in rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1006 ~ 1021
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14266	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 Toriba Taiyo, Tokunaga Hiroki, Shiga Toshihide, Nie Fanyu, Naramoto Satoshi, Honda Eriko, Tanaka Keisuke, Taji Teruaki, Itoh Jun-Ichi, Kyojuka Junko	4. 巻 10
2. 論文標題 BLADE-ON-PETIOLE genes temporally and developmentally regulate the sheath to blade ratio of rice leaves	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 619
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-019-08479-5	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53件（うち招待講演 9件 / うち国際学会 22件）

1. 発表者名 Junko Kyozyuka, Aino Komatsu, Kyoichi Kodama, Kazato Kumagai, Hidemasa Suzuki
2. 発表標題 Control of vegetative reproduction by KL signaling in <i>Marchantia polymorpha</i>
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 Hidemasa Suzuki, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Analysis of the vegetative reproduction in the hornwort <i>Anthoceros angustus</i>
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 経塚淳子
2. 発表標題 ストリゴラクトンの二面的機能の起源と進化
3. 学会等名 植物科学シンポジウム2021（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Hidemasa Suzuki, Kazato Kumagai, Aino Komatsu, Kyoichi Kodama, and Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Transcriptome approach to reveal target genes of SMXL in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 3rd International Congress on Strigolactones（国際学会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 小松愛乃、水野陽平、児玉恭一、島崎翔太、熊谷風杜、鈴木秀政、榎本悟史、経塚淳子
2. 発表標題 ゼニコケの旺盛な栄養繁殖の基盤となる個体数調節機構
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 Yiling MIAO, Chengqiang DING, Junko KYOZUKA
2. 発表標題 Control of meristem size and inflorescence architecture by AP02, a LEAFY ortholog, in rice
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 豊岡公德
2. 発表標題 光-電子相関顕微鏡法: 様々な生物組織・細胞の蛍光を放つ構造体を電顕で捉える
3. 学会等名 第164回日本獣医学会学術集会(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yiling Miao, Chengqiang Ding, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Control of meristem size and inflorescence architecture by AP02, a LEAFY ortholog, in rice
3. 学会等名 7th International symposium on plant reproductive development (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yuki Hata, Satoshi Naramoto, Yuji Hiwatashi, Junko Kyozuka
2. 発表標題 PpTAWs, ALOG transcription factors, repress stem cell activity in differentiating cell of the shoot apical meristem in <i>Physcomitrium patens</i>
3. 学会等名 FASEB Science Research Conference: Mechanisms in Plant Development (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yuki Hata, Satoshi Naramoto, Yuji Hiwatashi, Junko Kyozuka
2. 発表標題 TAWAWA1 promotes cell differentiation outside the stem cell in the shoot apical meristem of <i>Physcomitrium patens</i>
3. 学会等名 Secrets of stem cells underlying longevity and persistent growth in plants (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 豊岡公德
2. 発表標題 光電子相関顕微鏡システムの開発と様々な生物試料への応用
3. 学会等名 第126回日本解剖学会・全国学術集会・第98回日本生理学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 秦有輝、楢本悟史、日渡祐二、経塚淳子
2. 発表標題 メリステム制御因子TAWAWA1はヒメツリガネゴケの分化を調節する
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 Yuki Hata, Satoshi Naramoto, Yuji Hiwatashi, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 TAWAWA1, ALOG transcription factor, mediates stem cell maintenance and differentiation in <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小松 愛乃、水野 陽平、児玉 恭一、島崎 翔太、榎本 悟史、経塚 淳子
2. 発表標題 ゼニゴケKL信号伝達における抑制因子MpSMXL発現のフィードバック制御
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 鳥羽太陽、徳永浩樹、長澤一真、轟凡雨、吉田明希子、経塚淳子
2. 発表標題 Suppression of Leaf Blade Development by BOP Orthologs Is a Common Strategy for Rhizome Growth
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 Yiling Miao, Taiyo Toriba, Satoshi Naramoto, Chengqiang Ding, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Transcriptional regulation of AP02 in early stage of inflorescence development in rice
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 経塚淳子
2. 発表標題 ストリゴラクトン/KLの祖先的な機能の解明に向けて
3. 学会等名 植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kazuma Nagasawa, Taiyo Toriba, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Inhibition of floral transition during juvenile phase of rice
3. 学会等名 CSHA meeting, Plant cell and developmental biology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yiling Miao, Taiyo Toriba, Satoshi Naramoto, Chengqiang Ding, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Transcriptional regulation of AP02 in early stage of inflorescence development in rice
3. 学会等名 CSHA meeting, Plant cell and developmental biology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuki Hata, Satoshi Naramoto, Yuji Hiwatashi, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 TAWAWA1, ALOG transcription factor marks the asymmetric cell fate in shoot apical meristem of Physcomitrella patens
3. 学会等名 CSHA meeting, Plant cell and developmental biology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名	Aino Komatsu, Yohei Mizuno, Kyoichi Kodama, Shota Shimazaki, Satoshi Naramoto, Junko Kyozyuka
2. 発表標題	The Ancestral Strigolactone/Karrikin Signaling Pathway Controls Asexual Reproduction of Marchantia polymorpha
3. 学会等名	Marchantia Workshop 2019 (国際学会)
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	Satoshi Naramoto, Victor Arnold Shivas Jones, Nicola Trozzi, Masaki Shimamura, Sakiko Ishida, Kazuhiko Nishitani, Kimitsune Ishizaki, Ryuichi Nishihama, Takayuki Kohchi, Liam Dolan, Junko Kyozyuka
2. 発表標題	A conserved regulatory mechanism mediates the convergent evolution of plant shoot lateral organs
3. 学会等名	Marchantia Workshop 2019 (国際学会)
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	Shota Shimazaki, Yohei Mizuno, Aino Komatsu, Melanie Rich, Takato Nomura, Xiaonan Xie, Akiyoshi Yoda, Keisuke Inoue, Satoshi Naramoto, Tomomi Nakagawa, Kiyoshi Mashiguchi, Tom bennett, Takayuki Kohchi, Shinjiro Yamaguchi, Pierre-Marc Delaux, Junko Kyozyuka
2. 発表標題	Biosynthesis and signaling of strigolactones and KL in Liverwort
3. 学会等名	Marchantia Workshop 2019 (国際学会)
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	Yiling Miao, Taiyo Toriba, Satoshi Naramoto, Chengqiang Ding, Junko Kyozyuka
2. 発表標題	Regulation of rice inflorescence development by AP02, a LEAFY ortholog
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 長澤一真、鳥羽大陽、経塚淳子
2. 発表標題 幼若期のイネにおける花成抑制メカニズム
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 秦有輝、榎本悟史、日渡祐二、経塚淳子
2. 発表標題 コケ植物の単一幹細胞における非対称な運命決定
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 Aino Komatsu, Yohei Mizuno, Kyoichi Kodama, Shota Shimazaki, Satoshi Naramoto, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 A possible ancestral role of Strigolactone/Karrikin signaling in bryophytes
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 Aino Komatsu, Yohei Mizuno, Kyoichi Kodama, Shota Shimazaki, Satoshi Naramoto, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 SL/KL Signaling Pathway Controls Asexual Reproduction of Marchantia polymorpha
3. 学会等名 The 23rd International conference on Plant Growth Substances (IPGSA2019) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1 . 発表者名 Taiyo Toriba, Hiroki Tokunaga, Toshihide Shiga, Fanyu Nie, Junko Kyozyuka
2 . 発表標題 Control of Blade to Sheath Ratio of Leaves for Vigorous Growth
3 . 学会等名 Tohoku Forum for Creativity Thematic Program 2019 Plant Stem Cells: Source of Plant Vitality. Workshop1: Stem cells and Plant Reproduction (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Yiling Miao, Taiyo Toriba, Satoshi Naramoto, Chengqiang Ding, Junko Kyozyuka
2 . 発表標題 Control of the meristem indeterminacy by APO1 and APO2 in rice
3 . 学会等名 Tohoku Forum for Creativity Thematic Program 2019 Plant Stem Cells: Source of Plant Vitality. Workshop 1: Stem cells and plant reproduction. (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Satoshi Naramoto, Victor Jones, Nicola Trozzi, Mayuko Sato, Kiminori Toyooka, Masaki Shimamura, Sakiko Ishida, Kazuhiko Nishitani, Kimitsune Ishizaki, Ryuichi Nishihama, Takayuki Kohchi and Junko Kyozyuka
2 . 発表標題 Acquisition and diversification of plant shoot structures mediated by convergent evolution of ALOG family protein function
3 . 学会等名 Tohoku University Thematic Program 2019. Plant Stem Cells: Source of Plant Vitality. Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality. (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Yuki Hata, Satoshi Naramoto, Yuji Hiwatashi, Junko Kyozyuka
2 . 発表標題 Shoot apical stem cell is maintained by PpTAWs, encoding ALOG transcription factor, in Physcomitrella patens
3 . 学会等名 Tohoku University Thematic Program 2019. Plant Stem Cells: Source of Plant Vitality. Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality. (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1. 発表者名 Yiling Miao, Taiyo Toriba, Satoshi Naramoto, Chengqiang Ding, Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Control of the meristem indeterminacy by APO1 and APO2 in rice
3. 学会等名 Tohoku University Thematic Program 2019. Plant Stem Cells: Source of Plant Vitality. Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality. (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 経塚 淳子
2. 発表標題 Towards understanding mechanisms controlling indeterminacy of plant stem cells
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 小松 愛乃、水野 陽平、児玉 恭一、島崎 翔太、榎本 悟史、石崎 公庸、経塚 淳子
2. 発表標題 Transcription factor D53 is involved in the determination of the gemma number formed in gemma cups of <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 Japan-Taiwan Plant Biology 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuki Hata, Yuji Hiwatashi, Junko Kyozyuka, Satoshi Naramoto
2. 発表標題 PpTAWs, encoding alog transcription factor, is required for stem cell maintenance in <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 小松 愛乃、水野 陽平、児玉 恭一、島崎 翔太、榎本 悟史、石崎 公庸、経塚 淳子
2. 発表標題 Transcription factor D53 is involved in the determination of the gemma number formed in gemma cups of <i>Marchantia polymorpha</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 Satoshi Naramoto, Kimitsune Ishizaki, Masaki Shimamura, Sakiko Ishida, Ryuichi Nishihama, Takayuki Kohchi and Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Coordination of lateral organ development and meristem activity mediated by ALOG protein in <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 鳥羽大陽, 志賀敏秀, Nie Fanyu, 経塚淳子
2. 発表標題 イネ第一葉の形を決める遺伝的機構
3. 学会等名 イネ遺伝学・分子生物学ワークショップ2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Satoshi Naramoto, Nicola Trozzi, Victor Jones, Masaki Shimamura, Kanane Sato, Sakiko Ishida, Kimitsune Ishizaki, Ryuichi Nishihama, Takayuki Kohchi and Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Coordination of lateral organ development and stem cell activity in <i>Marchantia polymorpha</i> is mediated by an ALOG family protein
3. 学会等名 EMBO workshop New shores in land plant evolution (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Evolutional conservation in coordinating lateral organ development and stem cell maintenance
3. 学会等名 Meristem 2018 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 水野陽平、榎本悟史、石崎公庸、経塚淳子
2. 発表標題 ゼニゴケを用いたD14/KA12シグナル伝達経路の根源的機能の解析
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 鳥羽太陽、徳永浩樹、志賀敏秀、経塚淳子
2. 発表標題 Shoot branching and development under the ground - Studies on rhizome formation in a wild rice species, <i>Oryza longistaminata</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 鳥羽太陽、徳永浩樹、志賀敏秀、経塚淳子
2. 発表標題 植物細胞の極性形成機構の細胞生物学的解析
3. 学会等名 第20回植物オルガネラワークショップ
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Satoshi Naramoto, Kimitsune Ishizaki, Masaki Shimamura, Sakiko Ishida, Ryuichi Nishihama, Takayuki Kohchi and Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Evolutionary-developmental analysis of ALOG family protein in Marchantia polymorpha
3. 学会等名 The 65th NIBB conference
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Molecular basis to look like their age: in case of rice leaves
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 経塚淳子
2. 発表標題 Molecular basis for developmental-stage dependent leaf morphology
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 進藤雅志、徳永浩樹、鳥羽大陽、楢本悟史、田中啓介、太治輝昭、経塚淳子
2. 発表標題 イネ花序構造に関わる転写因子TAWAWA1の下流遺伝子の探索
3. 学会等名 日本育種学会 第52回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 志賀敏秀、鳥羽大陽、徳永浩樹、榎本悟史、経塚淳子
2. 発表標題 イネの葉鞘/葉身比を決定するメカニズムの解析
3. 学会等名 日本育種学会 第52回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 鳥羽大陽、徳永浩樹、志賀敏秀、経塚淳子
2. 発表標題 野生イネの地下茎形成におけるmiR156の働き
3. 学会等名 植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 榎本悟史、石崎公庸、嶋村正樹、徳永浩樹、吉田明希子、西浜竜一、河内孝之、経塚淳子
2. 発表標題 ゼニゴケALOGドメイン遺伝子MpTAW1の進化発生的解析
3. 学会等名 植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 榎本悟史
2. 発表標題 Molecular and cell biological studies on the mechanisms of plant axis formation
3. 学会等名 第35回植物細胞分子生物学会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Junko Kyozyuka
2. 発表標題 Regulation of rice inflorescence architecture by a cooperative action of TAWAWA1 and BOP genes
3. 学会等名 XIX International Botanical Congress (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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	豊岡 公德 (Toyooka Kiminori)	国立研究開発法人理化学研究所・環境資源科学研究セン ター・上級技師	
	(10360596)	(82401)	

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2件

国際研究集会 TFC Symposium Plant Stem Cells: Source of Plant Vitality	開催年 2019年～2019年
国際研究集会 Marchantia Workshop	開催年 2019年～2019年

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			
中国	南京農業大学			