

平成 30 年 6 月 27 日現在

機関番号：14301

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2013～2017

課題番号：25113009

研究課題名(和文)陸上植物進化を基軸とした発生ロジックの解明

研究課題名(英文)Evolutionary and molecular genetic studies to logics in plant development

研究代表者

河内 孝之(Kohchi, Takayuki)

京都大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：40202056

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 80,300,000円

研究成果の概要(和文)：陸上植物進化の基部に位置する苔類のゼニゴケをモデルとして、進化軸を取り入れて植物発生の制御ロジックを抽出することを目的とした。研究基盤として、解読されたゲノムの解析、ゲノムデータベース開発、ゲノム編集ベクター構築など機能解析のための実験系の整備を行った。陸上植物におけるオーキシンと三次元的成長制御、光シグナリング経路、細胞分裂制御、有性生殖誘導機構といった発生制御の基本システムは、植物が陸上進出したときに既に成立していたことを明らかにした。ゼニゴケを起点した解析から、植物の生殖細胞系列を決定に関与する鍵因子を同定することもでき、進化軸を取り入れた植物研究の有効性が示された。

研究成果の概要(英文)：We studied the logics of plant development from a point of evolutionary view using the liverwort, *Marchantia polymorpha*, a member of basal land plant lineages as a model. We developed the genome database, genome editing vectors, and other molecular tools for experimental biology of *M. polymorpha*. By the comparative and reverse genetic studies of fundamental factors known to regulate angiosperm development, we showed that the common ancestor of land plants had acquired the basic system of plant development including auxin-dependent three-dimensional growth, light signaling pathways, cell division regulation, and environmental induction of sexual reproduction. Starting with the mutant analysis and its causal gene identification in *M. polymorpha*, we identified the master regulator, *BONOBO*, which determines the germline cell lineage in land plants. We concluded the evolutionary strategies to plant developmental biology are highly effective and informative.

研究分野：植物分子遺伝学

キーワード：基部陸上植物 モデル生物 有性生殖 環境応答

1. 研究開始当初の背景

現在陸上で繁栄する植物は、約 4.7 億年前に陸上進出を果たした共通の祖先に由来する。進化の過程で遺伝子の重複、欠失、突然変異を重ねながら現生の被子植物の複雑な制御システムが成立した。この陸上植物の遺伝子制御システムの原点は陸上化した時点の共通祖先にある。祖先植物を研究に利用することは不可能であるが、現生植物のなかに遺伝情報は引き継がれている。研究を開始する時点で次世代シーケンサーに代表される DNA 解析技術の発展を牽引役として、研究対象の生物が広がりを見せ、生命現象を引き起こすメカニズムの普遍性と多様性を扱う研究が可能な状況が生まれつつあった。

苔類は陸上植物進化の基部に位置し、植物の進化的変遷を理解する上で鍵となる生物群である。なかでもゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*) は実験生物として優れた特徴をもち、ユニークかつ革新的なモデル生物として急速に世界から注目されていた。また、ほぼ完全なゲノム配列と RNA-Seq による遺伝子発現情報解析が実験に活用できる状態にあった。被子植物はゲノムレベルでの重複を経験し、器官の機能分化に伴う遺伝子の役割分担が進んだ。これとは対照的に、ゼニゴケは体制や遺伝子構成が単純で、陸上植物としての基本的なシステムの抽出に適していることが予想されていた。

2. 研究の目的

陸上植物進化の基部に位置する苔類に属するゼニゴケを対象に、連携研究者とともに研究基盤を整備することで、本領域研究の基本戦略のひとつである被子植物の発生制御システムを実験的に投射し、植物発生制御系の成立過程を進化的に検証する研究を強力に推進する。

また、独自の課題設定として、環境依存的な発生制御機構を解析する。ゼニゴケの単純さを活かし、被子植物でモジュール的に理解されている発生制御系をネットワークとしてつなぐブラックボックスの実体解明に挑む。光受容体による光受容からの細胞周期制御、赤色光・青色光とオーキシンに依存した個体の発生制御、植物ホルモン信号伝達系、概日時計と光質によって支配される栄養成長プログラムから有性生殖への誘導を主たる研究対象とする。これらの分子機構や情報統合機構の解析を通じて、植物の可塑的な成長・分化のロジックを探る。領域内を中心に、このようなアプローチに関心をもつ研究者と密接に連携することによって、コケ植物と被子植物の進化的比較研究を推進し、陸上植物の発生の基本ロジックを明らかにする。

3. 研究の方法

進化軸に添った比較研究の生物材料としてのゼニゴケを効率よく活用するため、研究に必要な実験基盤を開発し、研究に利用する。

開発した技術はコミュニティのリソースとしても活用し、他の研究グループとも協力して、新しいモデル生物であるゼニゴケの発生制御の全体像を探る。そのために、ゼニゴケゲノムから得られる知見を集約し、データベースとして利用できる体制を作る。ゲノム編集に代表される新しい技術を積極的に導入し、遺伝子機能解析を加速する。

環境に強く影響を受ける植物発生制御の全体像を理解するため、ゼニゴケの光応答を詳細に観察し、分子遺伝学的手法や細胞生物学的な手法を用いて解析する。突然変異体の単離と逆遺伝学的な遺伝子破壊を重視し、表現型を指標に生理的な役割を解析するとともに、その背景にある分子機構や制御ネットワークを解明する。光受容体による光情報識別と植物発生制御の研究対象として、赤色光によるフィトクロムを介した細胞周期制御、青色光によるフォトトリピンを介した細胞応答、転写制御を基本とするオーキシン信号伝達系、概日時計による日長計測に支配される栄養成長から有性生殖の誘導を分子遺伝学および細胞生物学的に解析する。

4. 研究成果

(1)ゼニゴケの実験基盤の開発と利用

ゼニゴケゲノム解析とデータベース

ゼニゴケの遺伝子名の混乱をさけるため、遺伝子命名法の国際的な統一規則を提言した(論文 14)。また遺伝子名を登録するために登録サイトを整備した(<http://marchantia.info/nomenclature/>)。

米国 JGI のコミュニティシーケンスプログラムによるゼニゴケゲノム解読データを国内外の研究者と連携して解析し、陸上植物の成立に関する多くの情報が得られた。ゼニゴケは、陸上植物に共通する基本的な遺伝子セットを保有しているが、制御因子の遺伝的冗長性が極めて低いことが特徴的であった。この成果は、国際共同研究によるオープンアクセス論文として公開した(論文 26)。また、ゲノム情報を有効に活用するために、連携研究者らとともにゼニゴケのデータベースを開発し公開した(MarpolBase、<http://marchantia.info/>)。

条件的変異誘導による遺伝子機能解析

ゼニゴケが半数体世代が優占的な生活環をもつことは遺伝解析に有利であるが、致死遺伝子を解析する場合には変異体の取得が困難となる。そこで、CRE-loxP による部位特異的組換え系を利用した誘導欠失系を開発した。グルココルチコイド受容体ドメインを融合することで薬剤誘導的に核内へ移行できる CRE 組換え酵素を熱ショックプロモーターで一過的に発現させることで変異体を誘導することができた(文献 16)。このコンストラクトを導入し一時的に機能相補した状態で、致死性の内在遺伝

子を効率的に破壊できることと変異表現型を誘導的に観察することができた。つまり、変異が致死的な遺伝子の機能も細胞レベルでの解析が可能となった。

ゲノム編集による遺伝子破壊

研究の初期に CRISPR/Cas9 を用いたゲノム編集が動物細胞で報告された。この CRISPR/Cas9 による標的遺伝子の変異誘導が植物に応用できるかを検証し、ゼニゴケで変異体を分離できることを示した(論文 5)。また、コドンの最適化により Cas9 の発現量を増加させることで、編集効率が著しく向上することがわかった。ゲノム情報を利用した gRNA の設計プログラムをゲノムデータベースに実装するとともに、汎用性の高いゲノム編集ベクターを開発し、標的遺伝子の変異体取得を効率的に行う系を開発した。

その他の実験基盤開発

ゼニゴケは相同組換えを行うが、その効率は必ずしも高くない。相同組換え体以外を除去するネガティブ選抜を組み合わせることで遺伝子破壊株の単離を可能にした(論文 14)。この系を応用して蛍光タンパク質のノックインベクターを開発し、遺伝子発現解析への利用を可能にした(論文 27 など)。形質転換手法の開発に関連して、異所的発現や高発現に利用される汎用プロモーターの時間空間的な発現特異性解析(論文 4)、Gateway 技術を利用したバイナリー形質転換ベクター開発(論文 13)、作成した形質転換システムや変異体の超低温保存法開発(論文 17)などを進め、ゼニゴケの実験基盤を整備した。一連のプラスミドは、米国にある非営利の配布機関に寄託し、世界の研究者が入手することを広く可能にした。

(2)植物の環境依存的発生ロジックの解明

植物ホルモン信号伝達の進化

ゼニゴケには核内転写制御によるオーキシン信号伝達に必要な受容体 TIR1/AFB、転写コリプレッサー AUX/IAA を 1 分子ずつもつ。また、下流の DNA 結合性転写因子 ARF は、3 つの異なるクレードに属する転写活性化型および抑制型 ARF を計 3 分子保有する。このようにオーキシン信号伝達に関わる遺伝子は冗長を欠くが生活環を通じてオーキシン応答を示すことができる。この多様なオーキシン応答は、制御因子の基本セットを用いて制御できることから、遺伝的冗長性のみが応答の多様性を生むのではなく、細胞ごとの応答能の違いやホルモンの生合成制御が多様性に寄与する可能性を提唱した(論文 9)。また、オーキシン生合成に関する酵素遺伝子の解析から、オーキシンが頂端でトリプトファンから合成されることを明

らかにし、オーキシンによる発生制御の基本形が進化的に保存されていることを示した(論文 11)。また、オーキシン非感受性変異体のスクリーニングをきっかけに、転写活性化型転写因子である ARF1 がオーキシン依存的なパターン形成を正に制御することが明らかになった(論文 25)。これらの解析により、陸上植物の共通祖先が既に植物の三次元的体制の制御機構を獲得していたことを示した。

コケ植物には、ジベレリンやジャスモン酸など、その存在や機能が不明な基本的な植物ホルモンがあった。ゼニゴケはジャスモン酸生合成に必要な最終段階の複数の酵素を欠くが、信号伝達の因子は基本的に保持していた。ゼニゴケで作用するジャスモン酸様化合物を同定するとともに、受容体にはその化合物に信号伝達する選択性があることがわかった。すなわち、陸上植物進化の過程で、ホルモン生合成経路とシグナル伝達経路が共進化した例を示すことができた(論文 28)。陸上植物が誕生したときには、植物ホルモンによる発生制御は基本的な機構は成立していたこと、進化とともに遺伝子の獲得と重複を経て植物が段階的に多様で精緻な制御系を成立させたことが明らかになった。

光受容体を介する信号伝達

植物の成長と発生は環境の影響を強く受ける。光合成生物である植物は、環境因子のなかでも光の影響を強く受ける。光が細胞内で光受容体に吸収されることが引き金となり、信号伝達を介して生理応答を引き起こす。ゼニゴケは、赤色光受容体フィトクロム、青色光受容体クリプトクロムとフォトトロピンを 1 分子ずつもっていた。被子植物ではフィトクロムは多重遺伝子ファミリーにコードされ、それぞれの変異体が異なる表現型を示すことから、多様な反応様式の生理応答は光受容体分子種の性質の違いを利用して引き起こされると考えられてきた。ゼニゴケは 1 分子種のフィトクロムが、典型的なフィトクロム応答である赤色光-遠赤色光可逆的な低光量応答と連続した遠赤色光の照射による遠赤色光高照射応答を 1 分子種のフィトクロムで行っていた。また、その下流にフィトクロム相互作用因子 PIF は 1 分子種のみ存在した。つまり、植物は陸上化した時点で、フィトクロム応答の基本機構を獲得し、多様な生理応答を行っていたことが推定された(論文 2、10、22)。

また、青色光受容体フォトトロピンの遺伝子同定と生理応答解析により、変動する光環境に細胞レベルで応答する仕組みをもつことがわかった(論文 7、23)。光質と概日時計を介する有性生殖誘導

ゼニゴケの有性生殖は長日条件かつ遠赤色光が存在する条件で誘導される。被子植物で知られる概日時計の出力系と位置づけられる GI/FKF 複合体がこのゼニゴケの有性生殖誘導に機能すること、すなわち、被子植物では複相世代で働く制御系が単相世代での環境応答にも機能することを明らかにした(論文 6)。

また、ゼニゴケは TOC1 や PRR といった GI/FKF の上流に位置づけられる概日時計の構成因子をもち、リズムの形成に機能することがわかった(論文 24)。有性生殖プログラムの調節因子

ゼニゴケの有性生殖誘導には遠赤色光の存在が必要である。遠赤色光の非存在下で有性生殖を行う機能獲得型変異体の解析から、有性生殖誘導のマスター制御因子として BONOBO を同定した。BONOBO は、サブファミリー-VIIIa に属する bHLH 転写因子であった。蛍光レポーターのロックインシステムを利用した時空間的発現解析により BONOBO が生殖細胞の系譜で特異的に発現することを明らかにした。被子植物には BONOBO オルソログが機能未知因子として存在した。シロイヌナズナの変異体解析から、BONOBO が被子植物において、花粉発生初期段階の雄原細胞の機能分化に重要な役割をもつことがわかった。つまり、BONOBO は、陸上植物の進化を通じて保持された生殖細胞系列の決定因子であった(論文 27)。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 32件)すべて査読あり

1. Ishizaki, K., Johzuka-Hisatomi, Y., Ishida, S., Iida, S., and Kohchi, T. Homologous recombination-mediated gene targeting in the liverwort *Marchantia polymorpha* L. *Sci. Rep.*, 13, 1532 DOI: 10.1038/srep01532 (2013).
2. Nishihama, R. and Kohchi, T. Evolutionary insights into photoregulation of the cell cycle in the green lineage. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 16, 630-637 (2013).
3. Ishizaki, K., Mizutani, M., Shimamura, M., Masuda, A., Nishihama, R., and Kohchi, T. Essential role of the E3 ubiquitin ligase NOPPERABO1 in schizogenous intercellular space formation in the liverwort *Marchantia polymorpha*, *Plant Cell*, 25, 4075-4084 (2013).
4. Althoff, F., Kopischke, S., Zobell, O., Ide, K., Ishizaki, K., Kohchi, T., and Zachgo, S. Comparison of the MpEF1 α and CaMV35 promoters for application in *Marchantia polymorpha* overexpression studies. *Transgenic Res.*, 23, 235-244 (2014).
5. Sugano, S.S., Shirakawa, M., Takagi, J., Matsuda, Y., Shimada, T., Hara-Nishimura, I. and Kohchi, T. CRISPR/Cas9 mediated targeted mutagenesis in the liverwort *Marchantia polymorpha* L., *Plant Cell Physiol.*, 55, 475-481 (2014).
6. Kubota, A., Kita, S., Ishizaki, K., Nishihama, R., Yamato, K. T. and Kohchi, T. Co-option of a photoperiodic growth-phase transition system during land plant evolution, *Nature Comm.*, 5, 3668 (2014). doi: 10.1038/ncomms4668
7. Komatsu, A., Terai, M., Ishizaki, K., Suetsugu, N., Tsuboi, H., Nishihama, R., Yamato, K. T., Wada, M., and Kohchi, T. Phototropin encoded by a single-copy gene mediates chloroplast photorelocation movements in the liverwort *Marchantia polymorpha* L., *Plant Physiol.*, 166, 411-427 (2014). 10.1104/pp.114.245100
8. Lind, C., Dreyer, I., López-Sanjurjo, E. J., von Meyer, K., Ishizaki, K., Kohchi, T., et al. Stomatal Guard Cells Co-opted an Ancient ABA-Dependent Desiccation Survival System to Regulate Stomatal Closure. *Curr. Biol.*, 25, 928-935 (2015). doi: 10.1016/j.cub.2015.01.067.
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 Genet.*, 11, e1005084 (2015). doi: 10.1371/journal.pgen.1005084
10. Nishihama, R., Ishizaki, K., Hosaka, M., Matsuda, Y., Kubota, A., and Kohchi, T. Phytochrome-mediated regulation of cell division and growth during regeneration and sporeling development in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *J. Plant Res.*, 128, 407-421 (2015). DOI: 10.1007/s10265-015-0724-9
11. Eklund, D. M., Ishizaki, K., (10 名省略) Kohchi, T., Bowman, J. L. Auxin produced by the IPA pathway is essential for liverwort development and acts as an evolutionary conserved regulator of dormancy in land plants. *Plant Cell*, 27, 1650-1669 (2015).
12. Kawashima, T., Lorković, Z. J., Nishihama, R., Ishizaki, K., Axelsson, E., Yelagandula, R., Kohchi, T., Berger, F. Diversification of histone H2A variants during plant evolution. *Tren. Plant Sci.*, 20, 419-425. (2015).
13. Ishizaki, K., Nishihama, R., (5 名省略) Kohchi, T. Development of gateway binary vector series with four different selection markers for the liverwort *Marchantia polymorpha*, *PLOS One*, 10, e0138876 (2015). doi:10.1371/journal.pone.0138876

14. Bowman, J. L., Araki, T., Arteaga-Vazquez, M. A., Berger, F., Dolan, L., Haseloff, J., Ishizaki, K., Kyojuka, J., Lin, S., Nagasaki, H., Nakagami, H., Nakajima, K., Nakamura, Y., Ohashi-Ito, K., Sawa, S., Shimamura, M., Solano, R., Tsukaya, H., Ueda, T., Watanabe, Y., Yamato, K. T., Zachgo, S. and Kohchi, T. The naming of names: guidelines for gene nomenclature in *Marchantia*. *Plant Cell Physiol.*, 57, 257-261 (2016).
15. Ishizaki, K., Nishihama, R., Yamato, K. T., and Kohchi, T. Molecular genetic tools and techniques for *Marchantia polymorpha* research *Plant Cell Physiol.*, 57, 262-270 (2016). doi:10.1093/pcp/pcv097
16. Nishihama, R., Ishida, S., Urawa, H., Kamei, Y., and Kohchi, T. Conditional gene expression/deletion systems for *Marchantia polymorpha* using its own heat-shock promoter and the Cre/loxP-mediated site-specific recombination. *Plant Cell Physiol.*, 57, 271-280 (2016). doi:10.1093/pcp/pcv102
17. Tanaka, D., Ishizaki, K., Kohchi, T., and Yamato, K. T. Cryopreservation of gemmae from the liverwort *Marchantia polymorpha* L. *Plant and Cell Physiol.*, 57, 300-306 (2016). doi:10.1093/pcp/pcv173
18. Lin, P., (8 名省略) Kohchi, T., Ishizaki, K., Zachgo, S., Althoff, F., Takenaka, M., and Lin, S. Identification of miRNAs and their targets in the liverwort *Marchantia polymorpha* by integrating RNA-Seq and degradome analyses. *Plant Cell Physiol.*, 57, 339-358 (2016). doi:10.1093/pcp/pcw020
19. Tsuzuki, M., Nishihama, R., Ishizaki, K., Kurihara, Y., Matsui, M., Bowman, J. L., Kohchi, T., Hamada, T., and Watanabe, Y. Profiling and characterization of small RNAs in the liverwort, *Marchantia polymorpha*, belonging to the first diverged land plants. *Plant Cell Physiol.*, 57, 359-372 (2016). doi:10.1093/pcp/pcv182
20. Proust, H., Honkanen, S., Jones, V., Morieri, G., Prescott, H., Kelly, S., Ishizaki, K., Kohchi, T., and Dolan, L. RSL class I genes controlled the development of epidermal structures in the common ancestor of land plants. *Curr. Biol.*, 26, 93-99 (2016). doi: 10.1016/j.cub.2015.11.042.
21. Koi, S., Hisanaga, T., Sato, K., Shimamura, M., Yamato, K. T., Ishizaki, K., Kohchi, T., and Nakajima, K. An evolutionarily conserved plant RKD factor controls germ cell differentiation. *Curr. Biol.*, 26, 1775-1781 (2016). doi: 10.1016/j.cub.2016.05.013
22. Inoue, K., Nishihama, R., Kataoka, H., Hosaka, M., Manabe, R., Nomoto, M., Tada, Y., Ishizaki, K., and Kohchi, T. Phytochrome signaling is mediated by PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell*, 28, 1406-1421 (2016). doi: 10.1105/tpc.15.01063
23. Suetsugu, N., Takemiya, A., Kong, S.-G., Higa, T., Komatsu, A., Shimazaki, K. Kohchi, T. and Wada, M. RPT2/NCH1 subfamily of NPH3-like proteins is essential for the chloroplast accumulation response in land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 113, 10424-10429 (2016), doi:10.1073/pnas.1602151113
24. Linde, A. M.*, Eklund, D. M.*, Kubota, K.*, Pederson, E. R. A., Holm, K., Gyllenstrand, N., Nishihama, R., Cronberg, N., Muranaka, T., Oyama, T., Kohchi, T., and Lagercrantz, U. Early evolution of the land plant circadian clock, *New Phytol.*, 216, 576-590 (2017). doi: 10.1111/nph.14487
25. Kato, H., Kouno, M., Takeda, M., Suzuki, H., Ishizaki, K., Nishihama, R., and Kohchi, T. The Roles of the Sole Activator-type Auxin Response Factor in Pattern Formation of *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell Physiol.*, 58, 1642-1651 (2017).
26. Bowman, J.L., Kohchi, T., Yamato, K.T., Jenkins, J., Shu, S., Ishizaki, K., Yamaoka, S., Nishihama, R., Nakamura, Y., Berger, F. (98 名省略). Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell*, 171, 287-304 (2017). dx.doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030
27. Yamaoka, S., Nishihama, R., (9 名省略) and Kohchi, T. Generative cell specification requires transcription factors evolutionarily conserved in land plants. *Curr. Biol.*, 28, 479-486 (2018). doi: 10.1016/j.cub.2017.12.053
28. Monte, I., (9 名省略) Nishihama, R., Kohchi, T., and Solano, R. Ligand-receptor co-evolution shaped the jasmonate pathway in land plants. *Nat. Chem. Biol.* 14, 480-488 (2018). doi: 10.1038/s41589-018-0033-4
29. Shimamura, M., Hanada, T., Iwata, M. and Kozuka, T. 2017. Unequal growth of gemmaling in *Marchantia paleacea* subsp. diptera (Marchantiophyta, Marchantiaceae). *Hikobia* 17: 187-191.
30. Shimamura, M. (2016). *Marchantia polymorpha*; Taxonomy, phylogeny and morphology of a model system. *Plant Cell Physiol.* 57:230-256.
31. Akashi, H. and Shimamura, M. (2016) The position and geometric orientation of archegonia through the development of archegoniophore of *Marchantia polymorpha* (Marchantiophyta, Marchantiaceae). *Hikobia* 17: 131-136.

32. Brown, R.C. Lemmon, B.E. Shimamura, M., Villarreal, J.C. and Renzaglia K.S. (2015). Spores of Relictual Bryophytes: Diverse Adaptations to Life on Land. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 216: 1-17.

〔学会発表〕(計 10 件)

1. 河内孝之、加藤大貴、西浜竜一、大和勝幸、石崎公庸、ゼニゴケ研究地平への投射：オーキシン信号伝達、シンポジウム、第 55 回 日本植物生理学会年会、富山 2014 年 3 月 18-20 日
2. 河内孝之、苔類ゼニゴケの光質および日長による成長相転換機構、シンポジウム「古い酒を新しい革袋に Preexisting gene regulatory network の転用による陸上植物のボディプラン革新」日本植物学会大会、明治大、2014 年 9 月 12 日
3. Kohchi, T., Multiple regulations by a single phytochrome and a single phytochrome-interacting factor in *Marchantia polymorpha*, Asia and Oceania Conference on Photobiology, Nov. 15-18, 2015, Academia Sinica, Taipei, Taiwan (招待講演)
4. Kohchi, T., The liverwort, *Marchantia polymorpha* – A powerful model of basal land plants for plant science and biotechnology, 2016 Annual meeting of the Korean Society for Plant Biotechnology, Pusan, Korea, June 9, 2016 (招待講演)
5. Kohchi, T., Genome and Genomics in *Marchantia polymorpha*, EMBO Workshop “New model systems for early land plant evolution”, 22-24 June, 2016, Vienna, Austria (招待講演)
6. Kohchi, T., Kato, H., Suzuki, H., Katayama, M., Kouno, M., Takeda, M., Ishida, S., Ishizaki, K., and Nishihama, R., Roles of transcriptional auxin signaling in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Auxin 2016*, Oct. 20-25, 2016, Haitang Bay, Sanya, China (招待講演)
7. Kohchi, T., Evolution of phytochrome signaling in land plants. 2016 Annual Meeting and Symposium of Taiwan Society of Plant Biology, Nov. 26-27, 2017, Taichung, Taiwan (招待講演)
8. Kohchi, T., Molecular genetics and genomics of the liverwort *Marchantia polymorpha*, Taiwan-Japan Plant Biology 2017, Nov. 3-5, 2017, Academia Sinica, Taipei, Taiwan (招待講演)
9. Kohchi, T., Evolution of light regulated reproductive growth in plants. Asia and Oceania Conference on Photobiology, Nov. 12-15, 2017, Seoul, South Korea (招待講演)
10. Kohchi, T., Light regulated reproduction in *Marchantia polymorpha*. International

Symposium on Plant Photomorphogenesis, Jan. 14-18, 2018, Matsue. (招待講演)

〔図書〕(計 1 件)

1. Shimamura, M., Springer 社, Whole Mount Immunofluorescence Staining of Plant Cells and Tissues. *In Plant Microtechniques and Protocols*. 2015, pp. 181-196.

〔その他〕

ホームページ等

Marchantia Gene Nomenclature

<http://marchantia.info/nomenclature/>

MarpolBase (ゼニゴケゲノムデータベース)

<http://marchantia.info/>

6. 研究組織

(1)研究代表者

河内 孝之 (KOHCHI, Takayuki)
京都大学・生命科学研究科・教授
研究者番号：4 0 2 0 2 0 5 6

(2)研究分担者

嶋村 正樹 (SHIMAMURA, Masaki)
広島大学・理学研究科・准教授
研究者番号：0 0 4 3 2 7 0 8

(3)連携研究者

石崎 公庸 (ISHIZAKI, Kimitsune)
神戸大学・理学研究科・准教授
研究者番号：0 0 4 5 2 2 9 3

刑部 敬史 (OSAKABE, Keishi)
徳島大学・生物資源産業学部・教授
研究者番号：7 0 4 5 0 3 3 5

末次 憲之 (SUETSUGU, Noriyuki)
京都大学・生命科学研究科・特定助教
研究者番号：6 0 5 1 4 1 5 6

菅野 茂夫 (SUGANO, Shigeo)
立命館大学・グローバルイノベーション機構・助教
研究者番号：6 0 7 2 6 3 1 3

中神 弘史 (NAKAGAMI, Hirofumi)
理化学研究所・環境資源科学研究センター
・チームリーダー(28年度まで)
研究者番号：2 0 4 3 5 6 6 3

中村 保一 (NAKAMURA, Yasukazu)
遺伝学研究所・大量遺伝情報研究室・教授
研究者番号：6 0 3 7 0 9 2 0

西浜 竜一 (NISHIHAMA, Ryuichi)
京都大学・生命科学研究科・准教授
研究者番号：7 0 2 8 3 4 5 5

山岡 尚平 (YAMAOKA, Shohei)
京都大学・生命科学研究科・助教
研究者番号：0 0 3 7 8 7 7 0