

令和 4 年 6 月 13 日現在

機関番号：63904

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2016～2020

課題番号：16H06378

研究課題名(和文)植物発生進化のグランドプランとしての細胞分裂軸制御機構とその時空間制御機構の解明

研究課題名(英文)Spatiotemporal regulation of cell division axis as a grand plan of plant developmental evolution

研究代表者

長谷部 光泰(Hasebe, Mitsuyasu)

基礎生物学研究所・生物進化研究部門・教授

研究者番号：40237996

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 151,660,000円

研究成果の概要(和文)：動物植物ともに、細胞がどちらの方向に分裂するかは発生過程に大きな影響を与える。そして、細胞分裂軸の変化は、動植物において、体制進化に大きく寄与してきた。陸上植物は動物と異なった細胞分裂軸決定機構を持つと予想されてきたが分子機構は未解明だった。本研究では、ヒメツリガネゴケの細胞分裂軸を制御するGRAS転写因子が時空間的に制御され細胞分裂軸の多様性を生み出している仕組みを明らかにするとともに、ABC輸送体によるクチクラ制御を介した局所的細胞伸長機構という新規機構によって細胞分裂軸が制御されている可能性が高いことを発見した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の体は、細胞が積み重なってできている。細胞が分裂すると、分裂した部分は細胞の数が増えるので大きく育つ。また、細胞が分裂する方向によって、育つ方向が変わるので、体のどの位置の細胞が、どの方向に割れて増えるかによって、形が変化する。従って、植物の形は、細胞の分裂方向を制御する遺伝子が変化することで、多様に進化してきた。本研究では、3つの遺伝子が相互作用することによって決まった場所で決まった方向に細胞分裂させる仕組みを明らかにした。さらに、細胞分裂方向を決める新しい遺伝子と仕組みを発見した。

研究成果の概要(英文)：In both animals and plants, proper regulation of cell division orientations is crucial for developmental processes. Changes in the regulatory mechanisms have contributed significantly to the evolution of body plans in multicellular organisms. It has been predicted that land plants have a different cell division axis determination mechanism from animals, but the molecular mechanism has not been well elucidated. In this study, we clarified the mechanism of spatio-temporal regulation of the GRAS transcription factors, which regulate the cell division axis, and found that the cell division axis is likely to be regulated by a novel mechanism of local cell elongation through the regulation of cuticular extension by ABC transporters.

研究分野：植物形態進化学

キーワード：ヒメツリガネゴケ 発生進化 GRAS転写因子 局所細胞伸長 ABC輸送体 クチクラ

## 1. 研究開始当初の背景

陸上植物は、発生中の精子、卵、胞子を包み乾燥から保護する器官(造精器、造卵器、胞子嚢)や水通導組織の進化が陸上化の鍵であったと考えられてきた。我々は、これら3つの器官と1つの組織の全ての形成に器官表面に平行な分裂(並層分裂)が必要であることに気付いた。従って、並層分裂を引き起こす分子機構の進化が陸上植物の進化を引き起こす原因、すなわちグランドプランとなった可能性が高いと考えた。しかし、陸上植物は中心体や星状体を持たず、動物と異なった細胞分裂軸形成機構を持つと推定されたがその分子機構は未解明であった。このような問題設定をふまえ、申請前に細胞分裂軸制御に関わる転写因子を探索していたところ、GRAS転写遺伝子族の *LATERAL SUPPRESSOR* (*LAS*) の遺伝子破壊株において造精器、造卵器、*in vitro* 胚、葉脈(内部に水通導組織ができる)の全てにおいて垂層分裂(器官表面に垂直な分裂)から並層分裂への転換が起こらなくなることを発見した。さらに、同じ GRAS 転写因子の *SCARECROW* (*SCR*) と *SHOOTROOT* (*SHR*) が、葉において *LAS* とは逆に並層分裂を抑制することを発見した。そこで、葉では3遺伝子が時空間的に制御されることで形態形成が進行しているのではないかと考えた。一方、シロイヌナズナの *SCR* と *SHR* は並層分裂を促進することから、シロイヌナズナでの知見は陸上植物全体に当てはまるものではなく被子植物特異的である。従って、陸上植物のグランドプランとしての細胞分裂軸制御機構を解明し、その進化過程を推定するには、ヒメツリガネゴケで *LAS*、*SCR*、*SHR* による分裂軸転換の時空間的制御機構を明らかにし、シロイヌナズナなどと比較することが必要であると考えた。

## 2. 研究の目的

本研究ではヒメツリガネゴケの垂層分裂から並層分裂への転換を制御する GRAS 転写因子 *LAS* と関連因子を手がかりに、動物とは異なった新たな細胞分裂軸制御機構とその時空間的制御機構を明らかにする。そして、ヒメミカツキモ、シロイヌナズナとの比較から細胞分裂軸制御機構の進化と陸上植物の発生進化のグランドプラン進化との関係を推定することを目的とする。

具体的には

(研究1) 並層分裂必須因子 *LAS* と微小管関連因子を結び分子機構を明らかにする。

(研究2) *LAS* とその制御に関わる因子の時空間制御機構を明らかにする。

(研究3) シロイヌナズナ、陸上植物の外群であるヒメミカツキモと比較することで分裂軸制御機構の進化過程を推定する。

## 3. 研究の方法

(研究1) Quartz seq 法により、造精器、造卵器、*in vitro* 胚、葉における野生型と *LAS* 欠失変異体のトランスクリプトーム比較から4器官で共通に制御されている因子を探索する。候補遺伝子の機能欠失、機能獲得、局在解析を行う計画だったが、共通因子が見つからなかったため、中間評価時に当初計画を変更した。

野生型、*LAS* 機能欠失変異体、*LAS* が制御していることがわかった *SHR* の機能欠損変異体について、MorphographX (de Reuille et al. 2015 eLife 4: 1) による3次元細胞セグメンテーションを行う。セグメント化された細胞形態に基づいて、phase-field モデル (Moure and Gomez 2021, Arch. Computat. Methods Eng. 28, 311) を用いて、いろいろな分裂面の面積をシミュレーションし、面積最小になっている分裂面を探索し、実際の分裂面と比較する。

オーキシン応答性プロモーター (*GH3*、*DR5*、*DR5rev* など) やオーキシン分解ドメインに、蛍光タンパク質遺伝子を融合した遺伝子をヒメツリガネゴケに導入して、オーキシンの時空間的動態をライブイメージングにより調べる。オーキシン合成酵素遺伝子 (*YUCCA*、*TAA*)、オーキシン不活性化遺伝子 (*GH3*)、オーキシン輸送体 (*PIN*、*ABC* 輸送体) それぞれの末端に蛍光タンパク質遺伝子を導入して、細胞レベルでのオーキシン動態を観察する。

チューブリン遺伝子末端に蛍光タンパク質遺伝子を導入し、微小管を可視化する。前期前微小管束形成直前の微小管動態から、微小管の安定性、配向を細胞膜直近および細胞質側における蛍光輝度の差異によって解析する。

長時間タイムラプス観察によって細胞分裂速度を調べる。

*ABCB14* と蛍光タンパク質の融合タンパク質の細胞周期全体における細胞内局在を調べる。*ABCB14* 欠失体において、細胞分裂面の違いをタイムラプス解析により調べる。同欠失変異体の細胞表面に多数のビーズを不着させ、タイムラプス観察することで、局所的細胞伸長場所を特定し、伸長量を定量する。質量分析計により野生型と欠失変異体でのクチクラ成分組成、量を比較するとともに、透過型電子顕微鏡でクチクラ層の違いを観察する。

(研究2) GRAS 転写因子の細胞間移動の有無を、遺伝子末端に GFP (細胞間を移動可能) GFP と GUS (細胞間を移動不能) を導入した形質転換体で調べる。

GRAS 転写因子間の相互作用を two-hybrid 法、免疫沈降法により解析する。

(研究3) ヒメミカツキモの RNA-seq 解析、ゲノム解析から、GRAS 転写因子を探索し、

陸上植物 GRAS 転写因子との系統関係を推定する。当初計画では、候補遺伝子の機能解析を行う予定だったが、ゲノム解読の結果、LAS、SCR、SHR のオルソログが存在しなかったことから、中間評価時に、細胞分裂様式の解析に変更した。

ヒメミカヅキモにチューブリン末端に蛍光タンパク質遺伝子を融合した遺伝子やアクチンプロローブ LifeAct を導入し、微小管、アクチン動態を調べ、細胞分裂軸形成様式を陸上植物と比較する。

#### 4. 研究成果

##### (研究1) 並層分裂必須因子 LAS と微小管関連因子を結ぶ分子機構

研究開始当初、転写因子 LAS を欠失すると、造精器、造卵器、in vitro 胚、葉の全てにおいて並層分裂が起こらなくなることから、LAS が 4 器官で共通の遺伝子を発現制御することで並層分裂を誘導しているという作業仮説を立てた。しかし、4 器官における RNA-seq 解析を行ったが、共通に制御されている遺伝子は見つからなかった。そこで、中間評価時に研究方針を変更した。植物細胞では、細胞分裂面が最小面積になるように分裂軸が決定される仕組み(面積最小則)が知られている。そこで、分裂面の面積が最小になっているかを調べた。植物細胞は細胞分裂直後から細胞伸長がおこるため、細胞分裂途中の細胞分裂面の面積を測定する必要がある。そこで、長時間タイムラプス観察が可能な葉に研究対象を絞った。また、(研究2)の研究過程で、LAS は別な GRAS 転写因子である SHR を発現抑制することによ

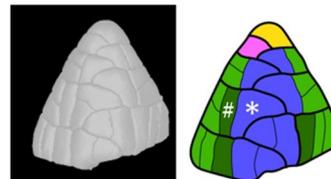


図1 野生型の3次元細胞セグメンテーション。medial細胞(\*)とmml細胞(#)を示す。

って分裂軸制御していることがわかったので、SHRを加えて詳細な解析を行った。さらに、周辺細胞との相互作用などをできるだけ避けるため、LASとSHRが葉の発生過程で最初に分裂軸制御に関わる細胞(図1)を解析した。具体的にはLASが発現してSHRが発現せず並層分裂のおこるmedial細胞(図1の\*)とLASが発現せずSHRが発現して並層分裂がおこらないmml細胞(図1の#)である。まず、野生型、LAS欠失変異体、SHR欠失変異体の3次元細胞セグメンテーションを行ったところ、両変異体で細胞形態が野生型と異なっており、LASとSHRは細胞伸長を介して細胞形態を制御していることがわかった。次に、LASとSHRの有無と面積最小則の関係を調べた。細胞分裂直前の分裂面を推定するため、細胞分裂直前に細胞分裂面と同じ方向にできる前期前微小管束(PPB)を可視化した。PPBの可視化には、チューブリンタンパク質に蛍光タンパク質を融合するように作成した形質転換体を用いた。そして、PPB形成時の細胞形態を3次元細胞セグメンテーションによって抽出し、PPBを包含する面の方向と面積を実測した。次に、phase-fieldモデル(Moure and Gomez 2021, Arch. Computat. Methods Eng. 28, 311)を用いて、セグメンテーションした細胞に人為的にいろいろな分裂軸を構築し、それらの面積を比較するシミュレーションを行い、最小分裂面を探索した。これらの実験の結果、野生型においてSHRが発現していないmedial細胞では、細胞分裂面は面積最小分裂面に一致して分裂することがわかった。そして、SHRが発現しているmml細胞でSHRを欠失させるとわずかな例外を除いて面積最小な分裂面が形成された。このことから、SHRの無い細胞では、面積最小則が成り立つことがわかった。一方、野生型でSHRが発現しているmml細胞では、分裂面の面積が最小にならないかに関わらず並層方向に分裂面が形成され、さらに、SHRが発現していないmedial細胞でSHRを誘導すると、面積最小ではない並層分裂が引き起こされた。これらの実験結果から、SHRは面積最小則を上書きして並層分裂を誘導していることがわかった。

以上の研究から、LASとSHRは細胞形態を変えつつ、分裂軸を変化させる機能を持つことがわかった。シロイヌナズナにおける研究から、植物ホルモンオーキシン量と微小管の変化が面積最小則からずれた細胞分裂軸形成に寄与していることが知られている。また、野生型とLASやSHR欠失変異体のトランスクリプトーム比較から、オーキシン合成酵素、チューブリンの発現減少が見られた。そこで、medial細胞やmml細胞でこれらの因子が変化しているかを細胞レベルで解析した。シングルセルトランスクリプトームは核の分離が難しく困難だった。そこで、オーキシンセンサータンパク質の細胞レベルでの応答性、オーキシン関連(合成酵素、輸送タンパク質)遺伝子やチューブリンに蛍光タンパク質を融合し、融合タンパク質の動態を解析した。しかし、medial細胞とmml細胞では、オーキシン動態、微小管の配向と安定性に、野生型とSHR変異体で明確な違いは見つけれなかった。したがって、LASとSHRは従来知られていない新規な機構によって、細胞分裂軸を制御しているのではないかと推定される。そして、本研究の最終段階で、この機構解明のヒントが明らかになった。

オーキシン輸送タンパク質の動態を調べる過程において、ABC輸送体である ABCB14 が細胞膜上に局在し、局在部位の伸長が促進されることがわかった。これまで植物細胞全体の伸長に関わる因子は知られていたが、細胞の一部の領域を伸長させる機構は、オーキシンや細胞骨格を介した、表皮細胞形態 (Lin et al. 2021 Nature 599: 278 など) での研究に限られていた (原系体、花粉管、根毛は頂端成長で本研究の分散成長とは異なる)。しかも、ABCB14 を欠失すると細胞形態の変化とともに分裂軸の方向が変化していた。このことから、ABCB14 はタバコ培養細胞ではオーキシン輸送に関わることが示唆された。しかし、その後、同細胞での詳細な解析、ヒメツリガネゴケでのオーキシン抗体や化学検出法による解析から、ABCB14 はオーキシン輸送とは関連しないことがわかった。さらに、微小管動態にも影響を与えないことがわかった。ところが、2021 年秋に、偶然、ヒメツリガネゴケのクチクラ形成を阻害した論文 (Renault et al. 2017 Nat. Commun. 8: 14713) において、クチクラ減少株の葉の形態が ABCB14 欠損株の形態と似ていることに気付いた。従来、細胞壁外側のクチクラ層にあるクチン層が細胞全体の伸長に影響することは知られていたが (Hong et al. 2017 Molec. Plant 10: 560)、クチクラを局所的に変化させて細胞伸長を制御することで細胞形態を変える可能性は想定外であった。そこで、水溶性色素トルイジンブルーで葉を染色してみると、野生型は疎水性クチクラによりトルイジンブルーが細胞内に浸透しないが、ABCB14 欠失変異体では浸透することがわかった。さらに、透過型電子顕微鏡でクチクラを観察すると、ABCB14 欠失変異体ではクチクラが部分的に消失あるいは減少していた (図 2)。そこで、質量分析解析を行ったところ ABCB14 欠失変異体でクチクラを構成する脂肪酸が顕著に減少していた。現在、ABCB14 と蛍光タンパク質の融合タンパク質の動態と脂質結合性蛍光指示薬 (Fluorol Yellow 088) の変化をライブ観察する実験、ABCB14 を異所的に発現させ、局在場所の脂質量が変化するかを調べる実験を行っている。これらのことから、ABCB14 は脂質を部分的に変化させることで、細胞を局所的に伸長させ、その伸長が細胞分裂軸にも影響しているという、植物細胞伸長分裂軸形成の新規分子機構の発見である可能性が高いと考えられる。

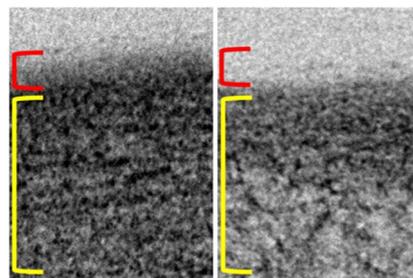


図 2 ABCB14 欠失変異体 (右) は野生型 (左) に比べ、クチクラ層 (赤枠) が減少している。黄枠は細胞壁。

ABCB14 の研究から「局所的クチクラ制御」による「細胞の局所伸長機構を介した分裂軸制御」という新しい概念が生まれた。そこで、新しい視点で、野生型と SHR 欠失突然変異体の比較トランスクリプトーム結果を再検討したところ、SHR 欠失突然変異体で ABCB14 と同じファミリーに属する ABC 輸送体をコードする遺伝子や、ワックス合成に関わる 3-ketoacyl-CoA synthase 1 (KCS1)、GDSL-like lipase/acylhydrolase superfamily protein 遺伝子が有意に発現減少していることに気付いた。今後、SHR、局所的クチクラ制御、局所的細胞伸長、細胞分裂軸決定の関連を調べることにより、植物における、新しい細胞制御機構のパラダイムを生み出せると考えている。

また、本研究目的に関連し、細胞分裂、細胞伸長に関わる遺伝子についても研究進展が見られたことから、成果発表を行った (Li et al. 2017, Koshimizu et al. 2018, Hashida et al. 2020, Gu et al. 2020)。また、造精器の細胞分裂様式 (Kofuji et al. 2018, Gu et al. 2022)、顕微鏡観察法の開発 (Kamada et al. 2022) に関する論文を発表した。

### (研究 2) LAS とその制御に関わる因子の時空間制御機構

中間研究進捗評価時に、細胞ごとに LAS、SHR、SCR の制御様式が異なっていることを予備的に報告した。その後、(研究 1) で言及した、medial 細胞と mml 細胞に集中して観察することで、3 者の制御関係を明らかにすることができた (図 3)。

### (研究 3) 細胞分裂軸形成の進化過程の推定

本研究から、LAS、SHR、SCR を含めた GRAS 転写因子は、ヒメミカヅキモの段階では遺伝子重複によって進化しておらず、分裂軸制御に関わっていない可能性が高いことがわかった。一方、ヒメツリガネゴケ、被子植物には 3 遺伝子が存在することから、現生陸上植物の共通祖先で LAS、SHR、SCR が進化した可能性が高い。さらに、3 遺伝子の制御関係はヒメツリガネゴケとシロイヌナズナで異なっており、コケ植物と被子植物でそれぞれ独立に GRAS 転写因子の時空間的発現が進化し、それぞれ独立に体制の複雑化がおきたという我々の仮説 (Banks et al. 2011 Science) を支持している。

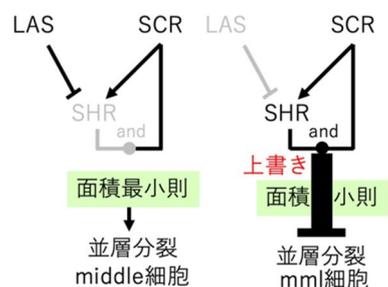


図 3 GRAS 転写因子による制御関係

従来、コレオケータ類で確認されていた面積最小則が、ヒメツリガネゴケの葉でも成り立っているという発見は、陸上植物の共通祖先で面積最小則に基づく体制が進化した可能性が高いことを示している。したがって、面積最小則は陸上植物の体制進化のグランドプランの一つである可能性が高いことが本研究でわかった。そして、シロイヌナズナ、ヒメツリガネゴケともに GRAS 転写因子が並層分裂を制御していることから、GRAS 転写因子による面積最小則を超えて細胞分裂軸を形成する仕組みは陸上植物の共通祖先で進化した可能性が高い。

本研究で、ABCB14 が細胞の局所的伸長を引き起こすことで、細胞分裂軸が制御される新しい仕組みが発見された。本研究で示唆された GRAS 転写因子と ABCB14 の関連を証明することは今後の課題であるが、トランスクリプトーム解析からは両者の機能に関連がある可能性は高いと考えている。さらに、シロイヌナズナでは ABCB14 と細胞伸長との関連は研究されていないが、共転写データベースで調べると、ABCB14 はクチクラ関連遺伝子と共発現していることがわかった。このことから、今後、被子植物における ABCB14 を介した細胞局所伸長に伴う分裂軸制御機構の研究を進めることで、この仕組みが陸上植物発生進化のグランドプランであるかを検証できると考えている。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 17件／うち国際共著 7件／うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Kubo Minoru, Nishiyama Tomoaki, Tamada Yosuke, Sano Ryosuke, Ishikawa Masaki, Murata Takashi, Imai Akihiro, Lang Daniel, Demura Taku, Reski Ralf, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 47
2. 論文標題 Single-cell transcriptome analysis of Physcomitrella leaf cells during reprogramming using microcapillary manipulation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 4539 ~ 4553
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkz181	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 Ishikawa Masaki, Morishita Mio, Higuchi Yohei, Ichikawa Shunsuke, Ishikawa Takaaki, Nishiyama Tomoaki, Kabeya Yukiko, Hiwatashi Yuji, Kurata Tetsuya, Kubo Minoru, Shigenobu Shuji, Tamada Yosuke, Sato Yoshikatsu, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 5
2. 論文標題 Physcomitrella STEMIN transcription factor induces stem cell formation with epigenetic reprogramming	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 681 ~ 690
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-019-0464-2	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 Sasaki Takema, Tsutsumi Motosuke, Otomo Kohei, Murata Takashi, Yagi Noriyoshi, Nakamura Masayoshi, Nemoto Tomomi, Hasebe Mitsuyasu, Oda Yoshihisa	4. 巻 29
2. 論文標題 A Novel Katanin-Tethering Machinery Accelerates Cytokinesis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 4060 ~ 4070.e3
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.09.049	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 Hashida Yoshikazu, Takechi Katsuaki, Abiru Tomomi, Yabe Noriyuki, Nagase Hiroaki, Hattori Koro, Takio Susumu, Sato Yoshikatsu, Hasebe Mitsuyasu, Tsukaya Hirokazu, Takano Hiroyoshi	4. 巻 101
2. 論文標題 Two ANGUSTIFOLIA genes regulate gametophore and sporophyte development in Physcomitrella patens	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1318 ~ 1330
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14592	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 Minoru, Nishiyama Tomoaki, Tamada Yosuke, Sano Ryosuke, Ishikawa Masaki, Murata Takashi, Imai Akihiro, Lang Daniel, Demura Taku, Reski Ralf, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 47
2. 論文標題 Single-cell transcriptome analysis of Physcomitrella leaf cells during reprogramming using microcapillary manipulation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 4539 ~ 4553
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkz181	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 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	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 Sato Yoshikatsu, Sugimoto Nagisa, Hirai Tadayoshi, Imai Akihiro, Kubo Minoru, Hiwatashi Yuji, Nishiyama Tomoaki, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 7
2. 論文標題 Cells reprogramming to stem cells inhibit the reprogramming of adjacent cells in the moss Physcomitrella patens	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-01786-1	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 Kofuji Rumiko, Yagita Yasushi, Murata Takashi, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 373
2. 論文標題 Antheridial development in the moss Physcomitrella patens : implications for understanding stem cells in mosses	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20160494
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2016.0494	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 Koshimizu Shizuka, Kofuji Rumiko, Sasaki-Sekimoto Yuko, Kikkawa Masahide, Shimojima Mie, Ohta Hiroyuki, Shigenobu Shuji, Kabeya Yukiko, Hiwatashi Yuji, Tamada Yosuke, Murata Takashi, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 4
2. 論文標題 Physcomitrella MADS-box genes regulate water supply and sperm movement for fertilization	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 36 ~ 45
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-017-0082-9	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 Pereman Idan, Mosquna Assaf, Katz Aviva, Wiedemann Gertrud, Lang Daniel, Decker Eva L., Tamada Yosuke, Ishikawa Takaaki, Nishiyama Tomoaki, Hasebe Mitsuyasu, Reski Ralf, Ohad Nir	4. 巻 1859
2. 論文標題 The Polycomb group protein CLF emerges as a specific tri-methylase of H3K27 regulating gene expression and development in <i>Physcomitrella patens</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms	6. 最初と最後の頁 860 ~ 870
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbagr.2016.05.004	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 該当する

1. 著者名 Kamada Takafumi, Otomo Kohei, Murata Takashi, Nakata Kaito, Hiruma Shota, Uehara Ryota, Hasebe Mitsuyasu, Nemoto Tomomi	4. 巻 12
2. 論文標題 Low-invasive 5D visualization of mitotic progression by two-photon excitation spinning-disk confocal microscopy	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	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/s41598-021-04543-7	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 Gu Nan, Chen Chunli, Kabeya Yukiko, Hasebe Mitsuyasu, Tamada Yosuke	4. 巻 234
2. 論文標題 Topoisomerase 1 is required for synchronous spermatogenesis in <i>Physcomitrium patens</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 137 ~ 148
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.17983	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 Kamamoto Naoya, Tano Taishi, Fujimoto Koichi, Shimamura Masaki	4. 巻 134
2. 論文標題 Rotation angle of stem cell division plane controls spiral phyllotaxis in mosses	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 457 ~ 473
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-021-01298-0	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 Nakagawa Aiko, Kitazawa Miho S., Fujimoto Koichi	4. 巻 147
2. 論文標題 A design principle for floral organ number and arrangement in flowers with bilateral symmetry	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev182907
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.182907	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 Gu Nan, Tamada Yosuke, Imai Akihiro, Palfalvi Gergo, Kabeya Yukiko, Shigenobu Shuji, Ishikawa Masaki, Angelis Karel J., Chen Chunli, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 6
2. 論文標題 DNA damage triggers reprogramming of differentiated cells into stem cells in Physcomitrella	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 1098 ~ 1105
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-0745-9	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 Kitazawa Miho S., Fujimoto Koichi	4. 巻 8
2. 論文標題 Perianth Phyllotaxis Is Polymorphic in the Basal Eudicot Anemone and Eranthis Species	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 70
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2020.00070	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 Li Chen, Sako Yusuke, Imai Akihiro, Nishiyama Tomoaki, Thompson Kari, Kubo Minoru, Hiwatashi Yuji, Kabeya Yukiko, Karlson Dale, Wu Shu-Hsing, Ishikawa Masaki, Murata Takashi, Benfey Philip N., Sato Yoshikatsu, Tamada Yosuke, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 8
2. 論文標題 A Lin28 homologue reprograms differentiated cells to stem cells in the moss <i>Physcomitrella patens</i>	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1-13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/ncomms14242	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

〔学会発表〕 計18件 (うち招待講演 11件 / うち国際学会 10件)

1. 発表者名 Tamada, Y.
2. 発表標題 Seeking for fundamental role of H3K27me3 and H3.3 in land plants
3. 学会等名 The 3rd meeting of the Plant Epigenetics Consortium in Japan, Mishima, Japan (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ishikawa, M.
2. 発表標題 STEMIN transcription factor induces stem cell formation with local histone modifications in the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 Marchantia Workshop 2019, Sendai (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川雅樹
2. 発表標題 植物の幹細胞新生を司る分子基盤の解明にむけて
3. 学会等名 植物科学シンポジウム2019 SDGsに向けた植物科学の展開 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ishikawa, M., Morishita, M., Kabeya, Y., Hasebe, M.
2. 発表標題 STEMIN transcription factor induces reprogramming of differentiated cells to stem cells in the moss <i>Physcomitrella patens</i> .
3. 学会等名 International Symposium: Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality, Sendai (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Morishita, M., Ishikawa, M., Nishiyama, T., Shigenobu, S., Tamada, Y., and Hasebe, M.
2. 発表標題 STEMIN1 transcription factor induces stem cell formation with local histone modifications in the moss <i>Physcomitrella patens</i> .
3. 学会等名 International Symposium: Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality, Sendai (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tamada, Y., Cheng, C., Kabeya, Y., Hasebe, M.
2. 発表標題 Role of histone H3.3 chaperone HIRA in cellular memory of <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 Frontiers in plant environmental response research: local signaling, long-distance communication and memory for developmental plasticity, Nagoya, Japan (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 長谷部光泰
2. 発表標題 Gene regulatory networks on water conductions, flagellate sperm formation, and reprogramming from differentiated cells to stem cells in <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 EMBO Workshop “New Shores in Land Plant Evolution”, Lisbon, Portugal (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石川雅樹、森下美生、重信秀治、長谷部光泰
2. 発表標題 陸上植物がもつ細胞の分化状態を打破するシステム
3. 学会等名 第82回日本植物学会大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 村田隆
2. 発表標題 分裂期から間期にかけての細胞骨格ダイナミクス
3. 学会等名 日本植物学会第81回大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 村田隆；大友康平；日比輝正；中山博史；根本知己；長谷部光泰
2. 発表標題 核膜-染色体相互作用の植物紡錘体形成における役割
3. 学会等名 第69回日本細胞生物学会大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 村田隆；川井絢子；関本弘之；長谷部光泰
2. 発表標題 ヒメミカヅキモの細胞分裂における微小管再編成過程の可視化
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 長谷部光泰
2. 発表標題 Generality and Diversity of Development in Land Plants: The Common Ancestor of Land Plants
3. 学会等名 The 37th New Phytologist Symposium: Plant Developmental Evolution, Beijing, China (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 長谷部光泰
2. 発表標題 Serial changes of eight types of stem cells in the life cycle of the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 Session "Life Cycle Evolution", Euro Evo Devo meeting, Uppsala, Sweden (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 長谷部光泰
2. 発表標題 Generality and Diversity of Development in Land Plants
3. 学会等名 the annual meeting of Taiwan Society of Plant Biologists, Taichung, Taiwan (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 長谷部光泰
2. 発表標題 Effects of cellular changes to the evolution of land plant development and life cycle
3. 学会等名 the Rhynie Chert Discussion Meeting: our earliest terrestrial ecosystem revisited, The Royal Society, London, England (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 進藤千聖、任俊レン、長谷部光泰、藤田知道
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケの平面内細胞極性における細胞膜局在型タンパク質の機能解析
3. 学会等名 日本植物学会 第80回大会、那覇、沖縄県
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 村田隆、大友康平、日比輝正、中山博史、根元知己、長谷部光泰
2. 発表標題 紡錘体形成機構のマルチカラー3Dタイムラプス解析
3. 学会等名 日本植物学会 第80回大会、那覇、沖縄県
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 藤原彩花、市川千紘、壁谷幸子、長谷部光泰、小藤累美子
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケのGRAS転写因子SHORT-ROOTによる波層分裂の抑制機構
3. 学会等名 日本植物学会 第80回大会、那覇、沖縄県
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 長谷部 光泰	4. 発行年 2020年
2. 出版社 裳華房	5. 総ページ数 304
3. 書名 陸上植物の形態と進化	

〔産業財産権〕

〔その他〕

研究室web site  
<http://www.nibb.ac.jp/evodevo>

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	村田 隆  (Murata Takashi)  (00242024)	神奈川工科大学・応用バイオ科学部・教授    (32714)	
研究分担者	石川 雅樹  (Ishikawa Masaki)  (00586894)	基礎生物学研究所・生物進化研究部門・助教    (63904)	
研究分担者	望月 敦史  (Mochizuki Atsushi)  (10304726)	京都大学・ウイルス・再生医科学研究所・教授    (14301)	
研究分担者	関本 弘之  (Sekimoto Hiroyuki)  (20281652)	日本女子大学・理学部・教授    (32670)	
研究分担者	小藤 累美子  (Kofuji Rumiko)  (40324066)	金沢大学・生命理工学系・助教    (13301)	

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
研究分担者	藤本 仰一  (Fujimoto Koichi)  (60334306)	大阪大学・理学研究科・准教授    (14401)	
研究分担者	玉田 洋介  (Tamada Yosuke)  (50579290)	宇都宮大学・工学部・准教授    (12201)	

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