

今後の活動予定

2019年度	9月17～19日	Marchantia Workshop 2019（東北大学片平キャンパス、担当：経塚・石崎・西浜）
	9月24～25日	第2回技術講習会（理化学研究所横浜キャンパス、担当：蓑田）
	10月28～30日	第3回若手の会（熱海ニューフジヤホテル、担当：蓑田）
	11月19日	第5回幹細胞研究会（東京大学理学部、担当：近藤・杉山）
	12月4日	日本分子生物学会ワークショップ 「細胞分化：エピジェネティクス制御」（福岡国際会議場、オーガナイザー：蓑田・林）
	3月30～31日	第4回領域会議（理化学研究所横浜キャンパス、担当：林）

2020年度	5月25～27日	第5回領域会議（宮崎県シーガイアコンベンションセンター、担当：佐竹）
	未定	第3回技術講習会
	未定	第4回若手の会
	未定	第6回幹細胞研究会
	3月（予定）	第6回領域会議（担当：経塚）

2021年度	未定	国際シンポジウム
	未定	第5回若手の会
	未定	第7回幹細胞研究会
	3月（予定）	第7回領域会議（担当：梅田）

新学術領域研究
「植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理」ニュースレター 増刊号
2019年10月 発行

編集人 佐藤 豊
発行人 梅田 正明
発行所 大学共同利用機関法人 情報システム研究機構
国立遺伝学研究所 植物遺伝研究室
佐藤 豊 TEL : 055-981-6808 E-mail : yusato@nig.ac.jp
FAX : 055-981-6879

領域ホームページ
<http://www.plant-stem-cells.jp/>

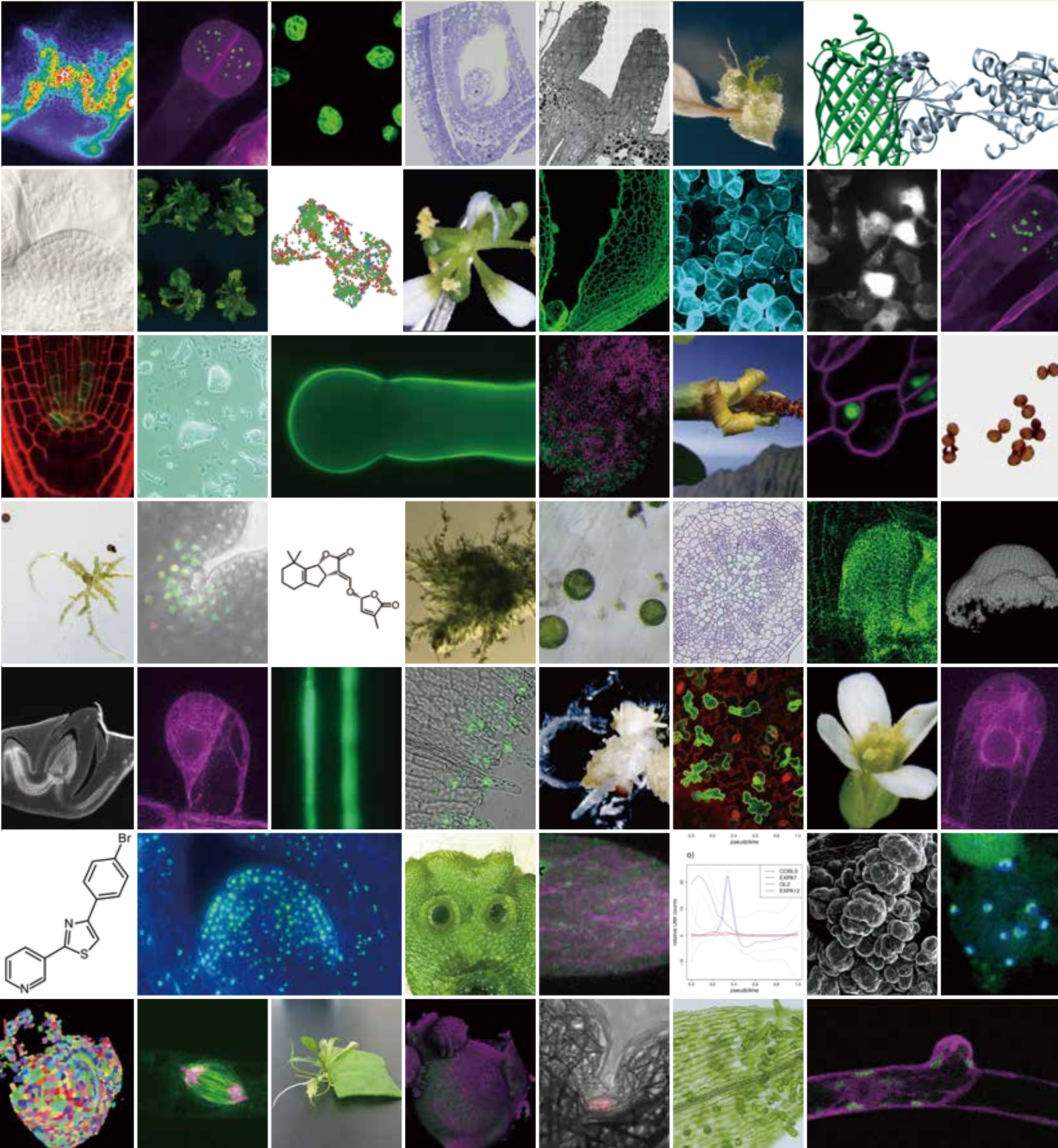
PSC

NEWS LETTER Plant Stem Cells

SUP.

2019

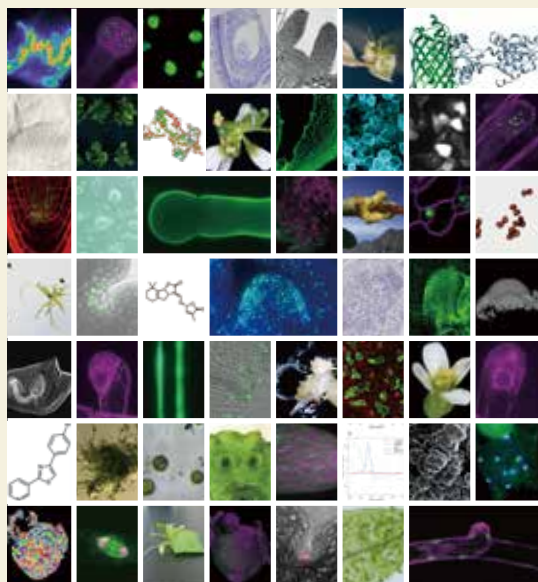
October



PSC

NEWS LETTER Plant Stem Cells

2019 October SUP.



Contents

● 巻頭言	01
● 研究組織	03
● 総括班の活動 / 2017年度	05
● 総括班の活動 / 2018年度	07
● 総括班の活動 / 2019年度	09
● ニュースレターの刊行	10
● サイトビジット報告	11
● 国際活動支援	12
● 領域内共同研究	15
● 動物の幹細胞研究者との交流	19
● 計画研究の紹介	
A01: 幹細胞増殖	23
A02: 幹細胞性維持	30
● 公募研究の紹介	
A01: 幹細胞増殖	38
A02: 幹細胞性維持	46
● PSCフロンティア	56
● 国際シンポジウム報告	68
● 雑誌表紙リスト	72
● 報道リスト	73
● 2017年アウトリーチ活動	75
● 2018年アウトリーチ活動	76
● 2019年アウトリーチ活動	77
● 今後の活動予定	裏表紙

Foreword 巻頭言

新学術領域研究「植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理」が発足してから、はや2年が経ちました。植物がもつ旺盛で永続的な生命力の源は何か、という問いから始まり、様々な議論を重ねる中で、植物科学分野に欠落している幹細胞生物学を創生する必要性を認識し、様々な専門分野に身を置く研究者が集まって本領域がスタートしました。昨年度からは公募班員も加わり、計画・公募班員が一丸となって植物幹細胞の特性解析に取り組んでいます。

植物の研究者は、よく「メリステム」という言葉を使います。日本語訳は「分裂組織」ですが、大雑把に言うと「成長点」という言葉とほぼ同義であると考えても構いません。つまり、根や茎の先端で活発に分裂して新たな器官を創り出す組織で、幹細胞はこのメリステムの中に含まれています。本領域が発足した当初は班員からメリステムという言葉をよく聞きましたが、この2年間で幹細胞という言葉が頻繁に耳にするようになり、領域研究を通して幹細胞の次元まで掘り下げた視点がだいぶ定着したと実感しています。その中で私達は、幹細胞を生成し、維持する上で、植物ホルモンが重要な役割をもつことを明らかにしてきました。当初はここまでホルモンが幹細胞の振る舞いを制御しているとは考えていなかったのですが、少し驚いています。これが何を意味するのかは今後の領域研究の中で明らかになっていくと思いますが、幹細胞周辺の「場」の形成に関与していると考えるのは自然な気がしています。

植物の場合、ニッチ細胞の定義がはっきりしていないところがあり、幹細胞ニッチは動物で言われているような微小環境とはだいぶ異なりますが、細胞を動かすことができない植物にとって、そのような「場」の形成・維持にホルモンが関わる可能性は大きいように思います。本質的な問題は、その背景にあるホルモンスIGNALの作用点ですが、これは本領域でも中心的に扱っているゲノム及びクロマチンレベルの制御があると考えられます。後半の領域研究ではこれらの点に着目して、*in vivo*における植物幹細胞の生成・維持機構の解明に向けて、果敢に攻める研究を進めていきたいと考えています。

本領域では、毎年開催している幹細胞研究会や、本年5月に開催した国際シンポジウムにおいて、動物分野の幹細胞研究者と多くの意見交換を行ってきました。また、各計画班では動物分野のパートナー研究者も交えて議論を重ねています。このような動物分野の研究者も巻き込んだ取り組みを通して、多能性幹細胞について植物発の新たな概念を創り上げていきたいと考えています。また、国際的にも植物幹細胞研究をリードし、新たな潮流を生み出していく所存です。今後ともご指導ご鞭撻を賜りますよう、よろしくお願い申し上げます。

令和元年10月

新学術領域研究
植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理
領域代表

梅田 正明

奈良先端科学技術大学院大学
先端科学技術研究科 教授



研究組織

Research Organization

評価・助言委員

福田 裕穂	東京大学	理事 / 副学長 / 特任教授
町田 泰則	名古屋大学大学院理学研究科	名誉教授
中島 欽一	九州大学大学院医学研究院	教授
David Jackson	コールドスプリングハーバー研究所	教授

総括班

研究代表者	梅田 正明	奈良先端科学技術大学院大学先端科学技術研究科	教授
研究分担者	林 誠	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
研究分担者	榊原 均	名古屋大学大学院生命農学研究科	教授
研究分担者	山口 信次郎	京都大学化学研究所	教授
研究分担者	鳥居 啓子	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所	客員教授
研究分担者	五島 剛太	名古屋大学大学院理学研究科	教授
研究分担者	経塚 淳子	東北大学大学院生命科学研究科	教授
研究分担者	佐竹 暁子	九州大学大学院理学研究院	教授
研究分担者	蓑田 亜希子	理化学研究所生命医科学研究センター	ユニットリーダー
研究分担者	豊岡 公德	理化学研究所環境資源科学研究センター	上級技師

A01：計画研究班

植物幹細胞の新生・維持に必要な非対称分裂機構の解明			
研究代表者	五島 剛太	名古屋大学大学院理学研究科	教授
研究分担者	佐藤 豊	国立遺伝学研究所	教授

リプログラミングによる植物幹細胞の新生機構の解明			
研究代表者	林 誠	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
研究分担者	石崎 公庸	神戸大学大学院理学研究科	准教授

幹細胞増殖を制御する植物ホルモンの機能解明			
研究代表者	榊原 均	名古屋大学大学院生命農学研究科	教授
研究分担者	芦刈 基行	名古屋大学生物機能開発利用研究センター	教授
研究協力者	木羽 隆敏	名古屋大学大学院生命農学研究科	准教授

幹細胞新生のタイミングを制御する分子機構の解明			
研究代表者	山口 信次郎	京都大学化学研究所	教授
研究協力者	桧原 健一郎	吉備国際大学農学部	准教授
研究協力者	増口 潔	京都大学化学研究所	助教

A02：計画研究班

植物幹細胞の多能性を維持するメカニズムの解明			
研究代表者	経塚 淳子	東北大学大学院生命科学研究科	教授
研究分担者	豊岡 公德	理化学研究所環境資源科学研究センター	上級技師

植物幹細胞の一過性と永続性を制御する分子メカニズムの解明			
研究代表者	鳥居 啓子	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所	客員教授
研究分担者	近藤 侑貴	東京大学大学院理学系研究科	助教
研究協力者	打田 直行	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所	特任准教授
研究協力者	萩原 伸也	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

多能性幹細胞の維持・再生機構の解明			
研究代表者	梅田 正明	奈良先端科学技術大学院大学先端科学技術研究科	教授
研究分担者	坪内 知美	基礎生物学研究所	准教授
研究分担者	蓑田 亜希子	理化学研究所生命医科学研究センター	ユニットリーダー

長寿命樹木にみられる幹細胞ゲノムの多様性分析			
研究代表者	佐竹 暁子	九州大学大学院理学研究院	教授
研究分担者	陶山 佳久	東北大学大学院農学研究科	准教授
研究分担者	谷 尚樹	国際農林水産業研究センター	主任研究員
研究協力者	日浦 勉	北海道大学北方生物圏フィールド科学センター	教授
研究協力者	手島 康介	九州大学大学院理学研究院	助教

A01：公募研究班

研究代表者	杉山 宗隆	東京大学大学院理学系研究科附属植物園	准教授
研究代表者	伊藤 正樹	金沢大学理工研究域	教授
研究代表者	嶋田 知生	京都大学大学院理学研究科	講師
研究代表者	西浜 竜一	京都大学大学院生命科学研究科	准教授
研究代表者	榊原 恵子	立教大学理学部	准教授
研究代表者	石川 雅樹	基礎生物学研究所	助教
研究代表者	岩瀬 哲	理化学研究所環境資源科学研究センター	研究員
研究代表者	吉田 聡子	奈良先端科学技術大学院大学研究推進機構	特任准教授

A02：公募研究班

研究代表者	藤田 知道	北海道大学大学院理学研究院	教授
研究代表者	有村 慎一	東京大学大学院農学生命科学研究科	准教授
研究代表者	北口 哲也	東京工業大学科学技術創成研究院	准教授
研究代表者	武内 秀憲	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所	特任助教
研究代表者	柿本 辰男	大阪大学大学院理学研究科	教授
研究代表者	伊藤 寿朗	奈良先端科学技術大学院大学先端科学技術研究科	教授
研究代表者	相田 光宏	熊本大学国際先端科学技術研究機構	教授
研究代表者	木村 成介	京都産業大学総合生命科学部	教授
研究代表者	津田 勝利	国立遺伝学研究所	助教
研究代表者	遠藤 真咲	農業・食品産業技術総合研究機構	主任研究員

総括班の活動/2017年度 Activities in 2017

第1回総括班会議

本新学術領域発足に伴い、最初の総括班会議を2017年7月24-25日に理化学研究所横浜キャンパスにおいて開催しました。初日に計画研究代表者ならびに分担者がそれぞれ担当する研究テーマの紹介を行いました。二日目は、領域運営方針の確認ならびに役割分担、また、PSACの紹介と利用の推進について話し合いました。



キックオフミーティング

2017年9月13日、東京大学本郷キャンパス・小柴ホールにて本新学術領域研究のキックオフミーティングを開催しました。はじめに、梅田領域代表から本領域「植物多能性幹細胞」の背景・概要が説明され、続いて各計画研究班の研究内容紹介そして支援班によるPSACの説明がおこなわれました。引き続き、2018-2019年度の公募研究の募集案内が行われました。当日は122名の方々にご参加頂き、盛況のうちに本会を終了することが出来ました。ミーティング後、ホワイエで開かれたミキ



サーでも70名を超える参加者の方々が集まり、飲み物を片手に「植物幹細胞研究」に関するディスカッションで盛り上がりました。



第1回若手の会

領域で初めての合宿形式の集会となった第1回 若手の会が、2017年11月27日から29日にかけて神奈川県三浦半島、三浦海岸近くのマホロバ・マインズにて開催されました。総勢38名



が参加し、交流を深めました。会には計画領域班の大学院生・研究員・助教ほか、研究室に配属されて間もない学部生らが参加し、全員が自己紹介も含め各自の研究発表を行いました。学生やポストドクから活発な質疑応答が行われ、さらに予想以上に学生がしっかりと研究発表を行ったため、予定時間を大幅に超過するほどでした。夜の意見交換会では、梅田領域代表を含めPIの方々から領域を立ち上げた経緯や苦労話をお聞きし、中堅の研究員、助教らと今後の若手の会について意見を出し合いまし

た。懇親会を含めこれからの計画班連携に必要な関係を築けた有意義な3日間となりました。



第3回幹細胞研究会

幹細胞研究会は植物と動物の研究者が一堂に会して、幹細胞について議論する機会を設けています。2015年の第1回目は基礎生物学研究所、2016年の第2回目は神戸大学、第3回目の今回は2017年11月29日に理化学研究所横浜キャンパスにて開催しました。理研CLSTの養田と理研CSRSの林がホストを務めました。植物側は下遠野（東大）、藤田（北大）、五島（名大）、長谷部（基生研）の4名、動物側は藤原（理研）、佐田（筑波大）、松崎（理研）、竹内（鳥取大）の4名の研究者にご講演を依頼し、総勢51名の参加者がありました。活発な質疑応答により、植物はもちろんのこと、動物の研究者にも有意義な研究会であったとのご感想をいただきました。ご参加いただいた皆様には感謝申し上げます。引き続きよろしくお願い申し上げます。



グループミーティング

本新学術領域研究では、領域内での研究交流、また、共同研究を活発にすることを目的に、グループミーティングを行なっています。グループミーティングでは、領域内の少数のグループで若手を交えて研究討論を行うものです。2017年度は15件のグループミーティングが行なわれました。写真は、国立遺伝学研究所において、鳥居（連携研究者の打田）グループ-近藤グループ-佐藤グループによるグループミーティングの様子です。今後も積極的にグループミーティングを開催し、新たな共同研究の芽が出てくることを期待します。



第1回領域会議

2018年3月3日（土）～4日（日）に、ホテルコスモスクエア国際交流センター（大阪）において第1回領域会議を開催しました。計画班グループのメンバー 30名程度に加え、評価・助言委員の先生方にも参加して頂き、29年度の研究進捗と30年度以降の研究計画について議論しました。懇親会やその後のナイトディスカッションでも、熱心な意見交換が行われました。公募班が入ってくる前に領域研究について様々な角度から見渡すことができ、有意義なミーティングとなりました。



総括班の活動/2018年度 Activities in 2018

第2回領域会議

2018年5月20日(日)～22日(火)に、本新学術領域研究の第2回領域会議が修善寺で開催されました。

今回の領域会議は、16名の計画研究代表と分担に加え、本年度新たに加わった18名の公募研究メンバーが初めて参加して行われた領域会議となりました。これまでの進捗や今後の計画などが発表されました。泊まり込みの領域会議でしたので、各ラボの若手研究者も交えて会議中から深夜にかけて活発に議論が行われました。ご参加いただいた皆様、お疲れ様でした。



第1回PSAC技術講習会：蛍光イメージング

2018年8月23-24日に理化学研究所 横浜キャンパス（横浜市鶴見区）において2日間のイメージング技術講習会を行いました。学生、ポスドク、教員など13名が参加し、当領域計画班で蛍



光イメージングに長い経験を持つ班員3名が講師を務め、また、ライカマイクロシステムズ社の全面サポートを受け、講義と実習を行いました。蛍光イメージング技術を中心に、蛍光観察法の基本、共焦点レーザー顕微鏡の基礎講義、透明化法などの座学と、蛍光免疫染色法および蛍光色素染色法の実習、共焦点レーザー顕微鏡、蛍光実体顕微鏡等の実機を用いた蛍光タンパク質発現させた植物体の蛍光ライブイメージングを行いました。受講者、

講師とともに深く学ぶことができ、懇親会や休憩時間での情報交換も活発に行われ、充実した講習会となりました。



第2回若手の会

公募班が加わって初めての開催となった第2回若手ワークショップは、2018年10月4日(木曜日)から6日(土曜日)までの3日間にわたって、香川県の小豆島ふるさと村において行われました。総勢78名が参加し、計画班と公募班の大学院生・研究員・助教に加え、学部生らも参加し、自己紹介を含めた各自の研究発表を行いました。博士後期課程の大学院生とポスドク・助教



クラスの若手研究者が座長をつとめ、活発な質疑応答が行われました。また特別企画として計画班員の佐竹暁子さん、林誠さんのキャリアパスに関する講演も行われ、夜の懇談会も学部生から研究室主宰者まで入り乱れ、大いに議論が盛り上がりました。大型で強い台風25号が日本列島に接近しつつある中、最悪の場合、途中で中止する可能性も考えながらのスタートでしたが、後半では予期しなかった晴天にも恵まれ、小豆島の豊かな自然と文化を体験することもでき、有意義な交流の機会となりました。



グループミーティング

本新学術領域研究では領域内の研究交流、また共同研究を活発にすることを目的に、グループミーティングを開催しています。

ここでは、領域内の少数のグループで若手を交えた研究討論をおこないます。2018年度は公募班が新たに加わったこともあり、昨年度と比べて倍以上の35件が開催されました。写真1は鳥居班と木村班によるグループミーティングの様子です。また今年度は新たな試みとして、計画班が動物分野の研究者と議論する機会を設けました。写真2は梅田班が群馬大の柴田淳史先生とミーティングをした時の集合写真です。今後も積極的にグループミーティングを開催し、新たな共同研究の芽が出てくることを期待しています。



写真2



写真1



第4回幹細胞研究会

2018年11月7日に愛知県岡崎市の自然科学研究機構岡崎コンファレンスセンターにて第4回幹細胞研究会を開催しました。この研究会は幹細胞の基盤原理と特異性を議論する会として2015年より各地で毎年開催されています。植物の旺盛な器官再生能力は幹細胞に支えられていると考えられますが、その正体は不明です。また、動物ではES細胞や組織幹細胞が多様な形態で維持されていることがわかってきています。幹細胞研究会では動植物の垣根を超えて幹細胞システムの理解を深める議論の場を提供して



きました。今回も8名の演者の方をお迎えし、領域内外から66名の参加がありました（うち、動物細胞を研究対象とされる方18名）。動物細胞の研究者の方からは再生や臨床研究に関わるお話も伺うことができ、最後まで活発な議論が交わされました。



第3回領域会議

2019年3月4日～5日に、本新学術領域研究の第3回領域会議が名古屋大学・アジア法交流館アジアコミュニティーフォーラムで開催されました。参加者は78名でした。

計画班・公募班から2018年度の進捗と今後の方針について、33題の発表がありました。議論を深めるために1人あたりの発表・質疑応答時間を長く取ったため、丸2日間の会議でしたが、最後まで活発な議論が行われました。また研究協力者と植物幹細胞解析センター (PSAC)の方々からはポスターによる研究発表があり、コーヒープレイクや懇親会の際に、研究討議が活発に行われました。



国際シンポジウム「Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality」

2019年5月11日～14日に、国際シンポジウム「Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality」を東北大学片平キャンパスで開催いたしました。参加者は、154名（国外13名、国内141名）でした。プレナリートーク3題（ワシントン大学・鳥居啓子教授、カルフォルニア工科大学・Elliot Meyerowitz教授、基礎生物学研究所・阿形清和教授）、口頭発表35題、ポスター48題と多くの発表がありました。

植物と動物の幹細胞研究者による最新の知見が発表され、幹細胞システムに関して活発な意見交換が行われました。4日間の期間中、質疑応答時間やコーヒープレイク、懇親会で常に研究討議が活発に行われていました。

本シンポジウムを準備して下さったオーガナイザーの先生方、およびシンポジウムの運営を行って下さいました東北大学・経塚グループの皆様に応じ感謝申し上げます。



国際シンポジウム関連ワークショップ1

2019年5月15日に、国際シンポジウム「Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality」の関連ワークショップ「Stem cells and plant reproduction」を東北大学片平キャンパス、知の館で開催いたしました。参加者は38名でした。

イネを中心とした単子葉植物の研究について、11題の発表があり、最新の知見の情報交換と議論を深めることができました。

会議は、アットホームな雰囲気で行われ、参加者の間での新しい交流が生まれました。



国際シンポジウム関連ワークショップ2

2019年5月20日～21日に、国際シンポジウム「Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality」の関連ワークショップ「Auxin and plant stem cells」を東北大学片平キャンパス、知の館で開催いたしました。参加者は44名でした。

オーキシンを中心とした植物ホルモンの研究について、8題の発表がありました。生理学、有機化学の観点から最新の知見が発表され、情報交換と活発な議論が行われました。

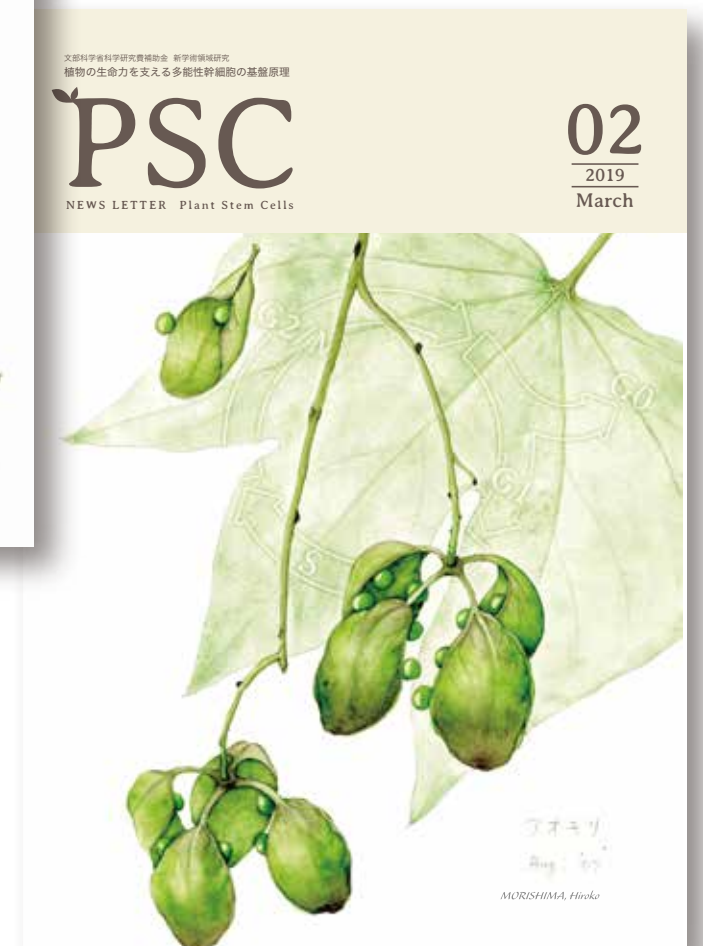


Photos ©Tohoku Forum for Creativity

本新学術領域では、年1回ニュースレター PSC(Plant Stem Cells)を刊行しています。これまでに、二号を作成しております。班員の研究内容、最新成果（PSCフロンティア）、領域活動を紹介しています。データのアーカイブといよりは、読み物として若い研究者や大学院生にも手に取ってもらえることを意識して制作しています。ニュースレター PSCは、班員間の連携のプロモーションはもちろん、関連分野の研究者にも配布しており本領域の研究成果のアピールの場にもなっています。

ニュースレター PSCの表紙ですが、故森島啓子国立遺伝学研究所名誉教授が描かれた植物画をモチーフに、植物の幹細胞をイメージするイラストを重ねたデザインになっています。vol1は寒椿、vol2はアオギリが題材になりました。Vol3以降も引き続き、植物画をモチーフにしたデザインを予定しております。お楽しみに。

今回のニュースレターは、これまでのニュースレターの内容に加えて、2019年度前半までの活動をまとめた増刊号となっています。表紙は、増刊号だけ特別に班員がイメージする様々な植物幹細胞を使ってデザインしました。今後、新学術領域研究の期間内にvol3~5を発行する予定になっており、新学術領域での活動紹介や最新の研究成果を積極的にお知らせすることになっております。



本領域では、領域代表が計画研究代表者・分担者、公募研究代表者の研究室を訪問するサイトビジットを行っています。公募研究が加わった昨年度は、ほぼすべての研究室を訪問しました。

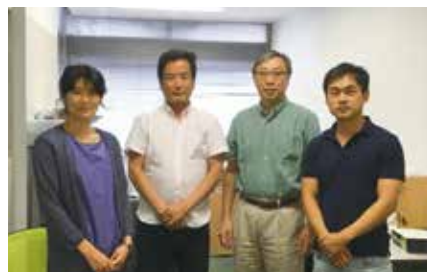
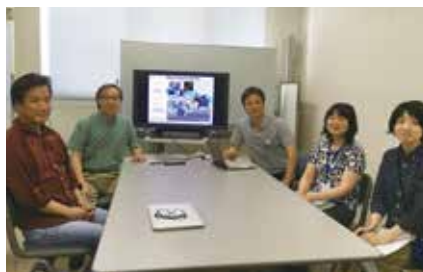
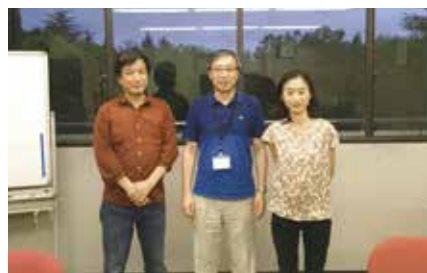
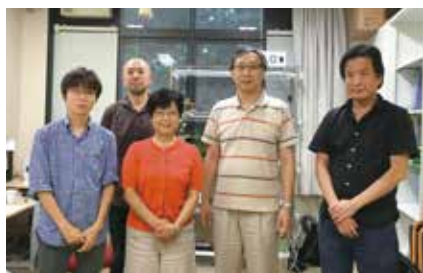
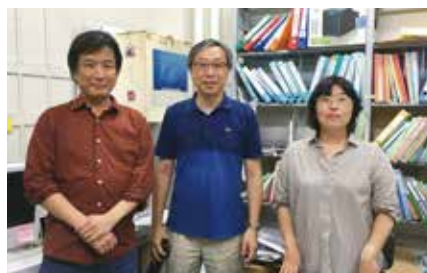
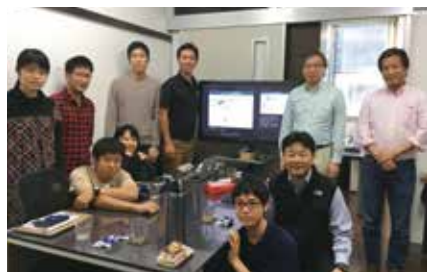
各グループの研究成果については毎年開催する領域会議の場で議論しますが、領域会議は時間が非常に限られており、突っ込んだ議論はほぼ不可能と言えます。また、領域内で連携し得るグループがあっても、領域会議の期間中に共同研究の話までもっていくのもほぼ不可能です。そこで、領域代表がサイトビジットして、各グループの研究内容について時間をかけて議論することにより、領域代表を中心とした連携の輪を形づくり、それを元に共同研究の芽を効率的に生み出そうとしています。

昨年度のサイトビジットでは、植物ホルモンのオーキシシンに関連した研究成果を数多く聞くことができました。その中で、オーキシシンシグナルの低下が幹細胞の新生や維持に重要な役割をもつことを複数のグループが見出していることがわかりました。オーキシシンは植物細胞の脱分化や分裂に不可欠なホルモンとして知られているので、最初は矛盾しているようにも感じましたが、複数のグループが似通ったコンセプトをもっていることがわかったので、本領域において中心的に扱う作業仮説として取り上げることにしました。この仮説の検証は、後半の領域研究の中でさらに連携の輪

を広げて取り組んでいくつもりです。このような概念的な共通性をグループ間で見出すことができたのは、まさにサイトビジットのおかげです。

各グループの規模は全く異なるので、グループによって研究代表者だけが発表したり、研究員や学生も加わって議論したりと、そのスタイルも全く異なります。しかし、領域代表の立場としては、現場で実験している研究員や学生の方達からも新鮮なアイデアが出てくるので、できるだけ多くの研究室メンバーと一緒に議論したいと思っています。時として、本領域の研究対象である幹細胞とは全く関係ない話を聞くこともあります。同じ研究室で進めているプロジェクトなので、話しているとどこかで幹細胞につながっていることもあり、そこからさらに新しいアイデアが生まれてきます。このようなプロセスを味わうのは研究者冥利に尽きるので、その意味でもぜひ若手研究者にサイトビジットの場に立ち会ってもらい、視野を広げてほしいと考えています。

以上のように、サイトビジットは領域代表を中心に「砂山の中から宝石を見つける」ような、非常にワクワク感のあるアクティビティです。今後も積極的にサイトビジットを行い、その成果を領域研究に還元していきたいと考えています。



国際活動支援

Cambridge大学 Webb研滞在記

大原隆之 (佐竹 陶山グループ)
北海道大学大学院環境科学院 九州大学理学部

私は、2017年11月1日から11月31日まで英国のCambridge大学のAlex Webb教授の研究室に滞在した。Webb教授の研究室は、「Circadian Signal Transduction」というテーマで研究を行っており、カルシウムやショ糖、NADなど植物自身が生体内で生産する物質が、どのように概日時計を調節しているのか、そのシグナル経路の解明を主なプロジェクトとしている。

私は、博士論文のテーマとして、概日時計と代謝の相互作用、特に光合成産物による概日時計の調節が炭素代謝や成長に及ぼす影響を、数理モデルを用いて研究してきた。Webb教授のグループとはこの研究の開始から共同研究を行っている。我々のこれまでの研究から、概日時計が炭素代謝、特にデンプン分解の速度を調節し、一方で概日時計自体はショ糖動態に由来するシグナルによってその位相（内的な時間）が調節される、というフィードバック構造が、シンク組織の成長への炭素資源供給を安定化し、成長の促進に繋がるといことがわかってきた。このことから、上述のフィードバック制御が植物の適応度上昇に貢献をしていることが示唆される。しかしながら、そのフィードバック構造の分子的基盤、例えば植物概日時計を構成するどの時計遺伝子がショ糖シグナルを感受しているのか、についてはほとんどわかっていない。現在私は、植物概日時計を構成する時計遺伝子の制御ネットワークを常微分方程式で記述した数理モデルを用いて、この謎の解明に取り組んでいる。今回の滞在では、Webb教授とポスドクのTimothy Hearn博士と共に、数値シミュレーションによって得られた結果の解釈や、モデル予測と彼らが計測してきた実験データとの比較などに関して、議論を集中的に行った。これらの研究に関しては、

現在論文を投稿準備中である。

英国滞在中には、Webb教授の研究室だけではなく、概日時計を研究している同国内の他の研究室にも訪問をした。具体的には、MRC Laboratory of Molecular BiologyのJohn O'Neil教授、Bristol大学のAntony Dodd教授及びEssex大学のMatt Jones博士の研究室への訪問を行い、セミナーを行わせて頂いた。私が普段活動している研究室は、主に生態学や動物行動学などのマクロ生物学を研究している研究者・学生が多く、普段のセミナーでの議論もマクロな視点からのものが多い。一方で、Webb教授の研究室及び上記の研究室は、概日時計を分子生物学的手法で研究しているため、セミナーでの質問・議論もミクロな視点からのものがほとんどであった。普段とは少し異なる観点からの議論は、あまり慣れていないことから大変でもあったが、非常に刺激的でもあった。

今回の滞在で初めての経験だったのはTea timeである。Webb教授の研究室がある建物には少し大きめのTea roomがあり、毎日10時過ぎと15時過ぎには他の研究室の研究者・学生も含めてそこに集まり、30分程度コーヒーなどを飲みながら雑談などをする時間が設けられている。その他にも、金曜日の夜には（毎週ではないようだが）Beer hourというのがある。Tea roomにビールサーバーやおつまみなどが持ち込まれ、お酒を飲みながらコミュニケーションを図る時間が設けられていた。同僚に話を聞いてみると、そのようなSocial eventの時間は非常に重要視しているということであった。

今回の滞在は1ヶ月という短いものだったが、研究面での進展があり、また海外の研究者とのコネクションの形成、さらには日本以外の国における研究のアプローチなどを知ること出来て、非常に有意義なものであった。最後になりましたが、今回の滞在は、新学術領域研究「植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理」の国際活動の一環として国際共同研究加速基金のサポートを受けて行われました。この場を借りてお礼を申し上げます。

ウッズホールMBL (Marine Biological Laboratory) での夏の共同研究

五島剛太 (名古屋大学大学院理学研究科)

ボストンから車で2時間ほど走ったところに、ケイブコッドと呼ばれる地域があります。ボストンより若干涼しいことから、夏のバケーションスポットとしてたいへん人気があります。ウッズホールという小さな町はケイブコッドの一角にあり、その中心に海洋生物学研究所 (Marine Biological Laboratory: 略してMBL) があります。

MBLでは夏季を中心に、世界各地から学生を集めて実習コースが開かれていま

す。Physiology コースなど、120年以上続く伝統のコースもあります。のちにDNAの半保存的複製の発見で有名になるメセルソンとスタールは、このコースで出会ったそうです（当時のコースディレクターはJDワトソン）。また細胞周期の中心制御因子・サイクリンや、いま細胞生物学で最もホットなトピックのひとつである細胞内構造体の相分離現象などは、コースの中で発見されました。現在でも各コースでは著名な研究者による実習に加え、日替わりで一

流の研究者が招聘され、公開レクチャーが催されています。

夏のMBLのもうひとつの特徴は、自分の大学での講義等の仕事から解放された「夏休み」の研究者がこれまた世界中から集まって、実験室をレンタルして、共同研究を活発に行うことです。宿泊施設や食事場所は研究所内にありますので、文字通り一日中研究に没頭できます。ノーベル賞受賞者をはじめ多くの著名な研究者が嬉々としてピペットマンを握っているのは、MBLならではの光景と言えるでしょう。

歴史的に日本とは縁が深い研究所です。先日ご逝去された下村脩さんはMBLで長くラボを運営されていました。偏光顕微鏡を開発し細胞分裂期紡錘体の存在を証明した井上信也さんは95歳を超えられた今も自分のラボに時々来られています。北大から移られた谷知己さんはMBLの現役PIです。日本からは馬淵一誠さん（東大名誉教授）や進藤麻子さん（名大：EmbryologyコースのTAとして）らが毎年のようにMBLに来られています。私は米国ポストドク時代の2004年から4年間はPhysiologyコースのTAとして、名大に着任してからは夏期滞在研究者として、これまで12度の夏をMBLで過ごす、なかなかの「Woods Holer」です（これを認めてくれている名大には感謝です）。

昨年は、本領域の国際活動支援を受け、かなり大かがりのMBL滞在となりました。

本領域の国際連携研究者のMagdalena



MBL

Bezanillaさん (Dartmouth College)、生物物理のLiam Holtさん (NYU)、酵母研究者のFred Changさん (UCSF) と実験室1室をシェアし、共同研究を行いました。名大から連れてきた3名を含めて、研究に携わった学生・ポストドクは10名を超えました。非常にありがたいことに、Nikon-USA社がフルスペックの全反射顕微鏡を6週間無償で貸していただき、文字通り24時間フル稼働で細胞イメージングに取り組むことができました。私たちはヒメツリガネゴケ幹細胞の非対称分裂機構や細胞質の物理化学的性質の理解を目標においた実験を行いました。思わず叫び声を出してしまうほどの興奮する結果も得られ、全体としてたいへん満足のいく滞在となりました。これらの予備的データを論文にまで持っていくのはまだまだ先のことと思いますが、「普段と違ったタイプの実験をやってみてなんらかの予備的データを

得る」という私のMBLでのいつもの目標は十分に達成できたと思っています。領域のサポートに感謝いたします。

最後に、典型的な MBL での 1 日を紹介します。

● 月曜から土曜

8:00 朝食

9:00 Physiology コースの
レクチャー聴講

10:30 実験・Discussion

12:00 昼食

13:00 実験・Discussion

（午後の休憩時に近くのパークに行くこともあります。観光客に混じって研究者もいますので、研究 Discussion をする場にもなっています）



ラボシェア



学生たちの共同実験



休日の楽しみ方



実験をする五島



Magdalena Bezanilla 研と五島研のメンバー

18:00 夕食

（日没時には釣り好きの研究者に誘われて MBL 前の海で投げ釣りを楽しんだことも。。）

19:00 実験・Discussion

24:00 就寝

● 日曜

基本的にオフです。町のレストランで名物ロブスターを食べたり、人気の観光地・Martha's Vineyard 島に船で渡って、サイクリングを楽しんだりすることもできます。

Physiology コースを手伝っていたころ、「Work hard, play hard!」は MBL の夏の精神だと言われましたので、今もそ

れを踏襲しています。遊んでいる最中も、なにか面白い研究テーマはないかなと頭のどこかでは考えている、といった感じです。

このように私は完全に MBL 中毒になっていますので、研究資金の続く限りはこれからも毎年夏には戻ってくるつもりです。夏の共同研究に興味を持たれた方、いつかご一緒しましょう。

<海外学生滞在記> スペイン Centre for Research in Agricultural Genomics 博士課程学生 Ainoa Planas Riverola さんの招聘

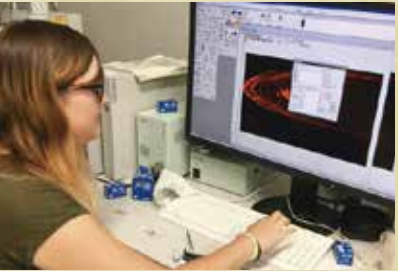
高橋直紀（奈良先端科学技術大学院大学 梅田研究室・助教）

奈良先端科学技術大学院大学の梅田正明研究室にて、2018年6月から9月までの3ヶ月間、スペイン・バルセロナにある Centre for Research in Agricultural Genomics (CRAG) の Ana I. Caño-Delgado 教授の博士課程学生 Ainoa Planas Riverola さんが共同研究を行いました。招聘及び滞在は新学術領域が支援しました。CRAGは、30以上の植物系研究室が集まる、スペインの植物科学研究において重要な拠点となっています。Caño-Delgado 教授の研究室では、植物ホルモンのブラシノステロイドに関する研究を精力的に進めており、受容体からシグナル伝達、さらに最近では形態形成や環境応答との関連について素晴らしい成果を挙げています。梅田研究室では幹細胞再生にブラシノステロイドが重要な役割をもつことを明らかにしており、今回は特に受容体の機能について詳細に調べるため、Caño-Delgado 教授一押しの学生である Ainoa さんを招聘して、共同研究を実施することになりました。

梅田研究室は幹細胞やDNA損傷応答を中心に、Ainoa さんはブラシノステロイ

ドを専門に研究しているので、それだけでもお互いに様々な刺激を受けましたが、実際に3ヶ月間、毎日のようにディスカッションしていると、それぞれが考えている作業仮説が見えてきて、それをためらいなくぶつけて議論することができるようになりました。その結果、作業仮説の間違っている部分は修正し、新たなアイデアを共有するという、当初期待していた以上の頭の整理をすることができました。3ヶ月間という短い滞在でしたが、実験データも含めて、実に密度の濃い共同研究ができたと考えています。今夏には、早速 Ainoa さんがスペインで今回の研究成果を学会発表すると聞いています。論文発表にはまだ少し時間がかかりそうですが、今後お互いの専門分野を生かしながら共同研究を続け、質の高い論文を作っていきたいと考えています。

Ainoa さんは日本の文化、特に漫画に造詣が深く、そういった共通の話題をもとに日本人学生とすぐに仲良くなり、休日はいろいろなところに遊びに行ったようです。日本の酷暑をものともせず、非常に活動的に3ヶ月間を過ごしました。帰国する前



領域内共同研究 Joint researches within the project teams

本新学術領域研究では、領域内での共同研究を活性化するための取り組みを積極的に行なっています。総括班の活動の項で詳しく紹介していますが、領域代表者（梅田）による全班員へのサイトビジットでは、各班員の研究課題の把握を通して、班員間での共同研究の可能性を提案しています。また、領域代表だけでなく班員同士が自発的に小規模のミーティングを様々な組み合わせで行うグループミーティングを開催しており、様々な組み合わせでの共同研究の可能性を探っています。さらにPSACによる技術支援

などの活動を通し、領域内での連携を促しています。その結果、各研究項目内での共同研究、項目間での共同研究、計画班と公募班での共同研究など様々な組み合わせでの共同研究が動き出しています。PSACにおいても、これまでに共同研究が15件、技術指導が16件、今後の技術支援も19件が予定されています。2019年7月末の段階で、領域内で合計102件の共同研究が進行中です。また、領域内での共同研究は、すでに26報が論文として報告されており、現在投稿中の共同研究論文が6報あります。

進行中の領域内共同研究

A01 A02	計画 公募	共同研究グループ	共同研究内容
A01-A02	計画-公募	相田・榊原均	シュート幹細胞形成におけるオーキシンの生合成
A02	計画-公募	相田・佐竹・豊岡	カンパ類茎頂の形態解析
A02	計画-公募	相田・鳥居	胚シュート形成におけるペプチド性因子の機能解析
A01-A02	計画-公募	芦苺・北口	イネ伸長節間のジベレリン定量
A01-A02	計画-計画	芦苺・経塚	ジベレリンによる地下茎制御に関する研究
A01	計画-計画	芦苺・榊原均	節間伸長時の介在分裂組織領域のホルモノーム解析
A01	計画-計画	芦苺・榊原均	野生イネ地下茎伸長制御に関わるホルモン定量解析
A01	計画-計画	芦苺・榊原均	浮きイネの転写因子SK3、SK4を介したジベレリン作用調節機構の解析
A01	計画-計画	芦苺・榊原均・山口	浮きイネの節間伸長を制御する <i>SD1</i> 遺伝子の解析
A01	計画-計画	芦苺・佐藤	地上部幹細胞を用いた野生イネへの遺伝子導入系の開発
A01-A02	計画-公募	芦苺・佐藤・津田	イネ介在分裂組織制御の分子メカニズムの解析
A01	計画-計画	芦苺・山口	イネストリゴラクトン合成に関わる新規遺伝子の解析
A01-A02	計画-公募	有村・石崎	ゼニゴケにおけるミトコンドリアの融合と分裂について
A02	計画-公募	有村・豊岡	茎頂メリステムにおけるミトコンドリア高解像観察
A02-A02	公募-公募	有村・遠藤	幹細胞を意識したゲノム編集技術の改良検討
A01-A02	計画-計画	石崎・梅田	ゼニゴケの杯状体形成におけるサイトカイニンの機能解析
A01-A02	計画-計画	石崎・経塚	ゼニゴケ無性芽幹細胞形成メカニズム
A01-A02	計画-公募	石崎・経塚・西浜	ゼニゴケにおける器官分化制御機構の解析
A01-A02	計画-公募	石崎・近藤・西浜	ゼニゴケにおけるGSK3-BES1シグナルモジュールの解析
A01	計画-計画	石崎・佐藤	イネ胚極性因子のゼニゴケにおける機能解析
A01-A02	計画-計画	石崎・豊岡	ゼニゴケ幹細胞群新生プロセスの微細構造解析
A01-A02	計画-公募	石崎・西浜・林・蓑田	ゼニゴケの1細胞トランスクリプトーム解析
A01	計画-公募	石崎・西浜	ゼニゴケの葉状体再生におけるGCAM1/GC1Lの機能解析
A01	計画-公募	石崎・西浜	ゼニゴケにおけるオーキシンと幹細胞機能制御
A01	計画-計画	石崎・林	ゼニゴケにおけるNIN相同遺伝子の機能解析
A01	計画-計画	石崎・林	ミヤコグサにおけるGCAM1/GC1L相同遺伝子の機能解析
A01-A02	計画-公募	石川・梅田	ヒメツリガネゴケの原糸体幹細胞における細胞運命転換制御
A01-A02	公募-公募	石川・遠藤	リプログラミングにおいて特定の遺伝子にDNA損傷が生じる仮説の検証
A01	公募-公募	石川・榊原恵子	細胞周期制御因子KRPの機能解析
A01	公募-公募	石川・榊原恵子	ヒメツリガネゴケ KNOX遺伝子の下流遺伝子の機能解析
A01-A02	公募-公募	石川・藤田	幹細胞の極性成長の制御機構
A01-A02	公募-公募	石川・藤田	ヒメツリガネゴケ幹細胞制御に関わるヒストン修飾の制御機構
A02	公募-公募	伊藤寿朗・北口	植物ホルモンのバイオセンサーの作製
A01-A02	計画-公募	伊藤寿朗・榊原均	crc変異体の花芽分裂組織運命決定時期におけるオーキシンの動態解析
A01-A02	計画-公募	伊藤寿朗・榊原均	sup変異体の花芽分裂組織運命決定時期におけるオーキシンの動態解析
A01-A02	計画-公募	伊藤寿朗・榊原均	脱春花過程における植物ホルモンの動態解析
A02	計画-公募	伊藤寿朗・佐竹	高温順化のエピジェネティクス数理モデル
A02	計画-公募	伊藤寿朗・鳥居	気孔分化の新制御因子の解析
A01-A02	計画-公募	伊藤正樹・梅田	根端メリステムに転写因子による細胞周期制御
A01-A02	計画-公募	伊藤正樹・経塚	イネ細胞周期抑制因子の機能解析
A01	公募-公募	伊藤正樹・嶋田	気孔系譜細胞の細胞運命決定に影響する化合物の解析
A02	計画-公募	伊藤正樹・鳥居	gig細胞分化を促進する化合物
A01	公募-公募	伊藤正樹・西浜	シロイヌナズナ細胞周期因子のゼニゴケホモログの解析

A01 A02	計画 公募	共同研究グループ	共同研究内容
A01	計画-公募	岩瀬・榊原均	傷害誘導性カルス形成と幹細胞新生における植物ホルモンの経時的な定量解析
A01-A02	公募-公募	岩瀬・木村	Rorippa aquaticaの再生過程に関わる遺伝子の解析
A01-A02	計画-公募	岩瀬・近藤	VISUAL法を用いた維管束幹細胞誘導時における転写因子WIND1の役割の解明
A01-A02	計画-公募	岩瀬・近藤・豊岡	幹細胞新生に伴う細胞内構造変化の経時的観察
A01	公募-公募	岩瀬・杉山	シュート再生の分子ネットワークの培養系横断的な比較解析
A02	計画-公募	梅田・遠藤	DNA損傷によるリプログラミング誘導の検証
A02	計画-公募	梅田・柿本	内鞘細胞の細胞周期進行に関する解析
A01-A02	計画-計画	梅田・五島	ヒメツリガネゴケにおけるCDKインヒビターの機能解析
A01-A02	計画-計画	梅田・榊原均	DNA損傷に応答したサイトカイニン合成の活性化機構
A02	計画-計画	梅田・佐竹	シロイヌナズナにおける突然変異蓄積の解析
A02	計画-公募	梅田・津田	イネシュート幹細胞の未分化性消失機構の解析
A02	計画-計画	梅田・坪内	S期におけるDNA複製のタイミング制御
A02	計画-計画	梅田・豊岡	根端幹細胞の超微形態解析
A02	計画-計画	梅田・鳥居	気孔分化における細胞分裂制御の解析
A01-A02	計画-公募	梅田・西浜	ゼニゴケにおけるサイトカイニンの生理機能の解析
A01-A02	計画-計画	梅田・林	根粒形成におけるDNA損傷応答の役割
A01-A02	計画-計画	梅田・林・蓑田	シロイヌナズナ根端の1細胞トランスクリプトーム解析
A01-A02	計画-公募	柿本・林	皮膚細胞分裂における転写因子の役割
A01-A02	計画-公募	北口・榊原均	ジベレリンの定量化法の構築
A02	計画-公募	北口・坪内	dNTP FRETセンサーの開発
A02	計画-公募	北口・豊岡	ジベレリンの細胞内イメージング
A01-A02	計画-計画	木村・榊原均	Rorippa aquaticaの栄養繁殖過程における植物ホルモンの網羅的定量解析
A02	計画-公募	木村・鳥居	人工オーキシン・受容体ペアの創成
A02	計画-公募	木村・鳥居	気孔分化を促進する化合物添加時のRNA-seq解析
A02	計画-公募	木村・鳥居	細胞増殖を促進する化合物添加時のRNA-seq解析
A02	計画-公募	木村・鳥居	胚軸の成長を促進する化合物添加時のRNA-seq解析
A02	計画-公募	木村・鳥居	ゲノムシークエンスによる根端成長不全変異体の原因遺伝子同定
A02	計画-公募	木村・鳥居	Rorippa aquaticaの気孔分化の解析
A01-A02	計画-計画	経塚・榊原均・豊岡	茎頂幹細胞の形態学的解析
A01-A02	計画-計画	経塚・林・蓑田	ヒメツリガネゴケ茎葉体の単細胞トランスクリプトーム解析
A01-A02	計画-計画	経塚・林・蓑田	イネ茎頂の1細胞トランスクリプトーム解析
A01-A02	計画-計画	経塚・山口	茎頂におけるトランスクリプトーム解析、ストリゴラクトン受容機構の研究
A01-A02	計画-計画	五島・経塚	イネ幹細胞制御因子のヒメツリガネゴケにおける機能解析
A01	計画-計画	五島・佐藤	イネ胚極性因子のヒメツリガネゴケにおける機能解析
A02	計画-計画	近藤・佐竹	維管束メリステムサイズの決定メカニズムの数理的分析
A02	計画-計画	近藤・豊岡	維管束幹細胞から誘導された篩部伴細胞の細胞内構造観察
A01	公募-公募	榊原恵子・西浜	ゼニゴケ近縁種フタバネゼニゴケの共生遺伝子の解析
A01-A02	公募-公募	榊原恵子・藤田	細胞外マトリクスが制御する細胞分化機構の解明
A01-A02	計画-計画	榊原均・佐竹	茎頂幹細胞分裂維持におけるサイトカイニン作用の数理モデル化
A01-A02	計画-公募	榊原均・津田	イネ矮性変異体における介在分裂組織異常の解析
A01-A02	計画-計画	榊原均・鳥居	胚軸成長促進化合物添加時のホルモン解析
A01	計画-公募	榊原均・西浜	障害時の植物ホルモン変動
A01	計画-公募	榊原均・吉田	植物寄生におけるサイトカイニンの役割
A01-A02	計画-公募	嶋田・豊岡	CLEM法による膜交通変異体の細胞内構造の解析
A01	公募-公募	嶋田・西浜	ゼニゴケ胞子体組織の発生メカニズムの解明
A02	計画-計画	豊岡・鳥居	気孔系譜の超微形態解析
A01-A02	計画-公募	豊岡・西浜	ゼニゴケ幹細胞の観察
A01-A02	計画-計画	豊岡・林	根粒細胞内構造の解析
A02	計画-公募	豊岡・藤田	幹細胞ニッチを制御する原形質連絡制御機構の可視化技術の検討
A02	計画-計画	豊岡・蓑田	1細胞解析取得遺伝子群のイメージング解析
A01-A02	計画-計画	豊岡・山口	イネ茎頂のレーザーマイクロダイクセクション解析
A01-A02	計画-公募	豊岡・吉田	寄生植物の寄生器官の3D再構築
A01-A02	計画-公募	豊岡・吉田	吸器先端細胞の運命転換過程の詳細観察
A01-A02	計画-公募	鳥居・西浜	ERECTA/EPFL経路の進化的解析
A01-A02	計画-公募	鳥居・西浜	cvx1AA-ccvTIR1システムのゼニゴケへの応用
A01-A02	計画-計画	鳥居・林・蓑田	気孔分化におけるクロマチン動態の解析
A01	計画-公募	西浜・山口	ゼニゴケのCYP78およびAMP1の基質や生成物の同定
A01-A02	計画-計画	林・蓑田	根粒原基形成における1細胞トランスクリプトーム解析
A01	計画-公募	山口・吉田	寄生植物ゲノムにおけるストリゴラクトン関連遺伝子の探索

領域内共同研究論文

・林班（計画研究）-経塚班（計画研究）
Bowman J.L et al., Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. (2017) **Cell**, 171, 287-304.

・山口班（計画研究）-榊原班（計画研究）
Kuroha T et al., Ethylene-gibberellin signaling underlies adaptation of rice to periodic flooding. (2018) **Science**, 361, 181-186.

・鳥居班（計画研究）-木村班（公募研究）
Uchida N et al., Chemical hijacking of auxin signaling with an engineered auxin-TIR1 pair. (2018) **Nature Chem. Biol.**, 14, 299-305.

・榊原班（計画研究）-伊藤（寿）班（公募研究）
Yamaguchi N et al., Chromatin-mediated feed-forward auxin biosynthesis in floral meristem determinacy. (2018) **Nature Commun.**, 9, 5290.

・榊原班（計画研究）-伊藤（寿）班（公募研究）
Xu Y et al., SUPERMAN regulates floral whorl boundaries through control of auxin biosynthesis. (2018) **EMBO J.**, 37, e97499.

・山口班（計画研究）-経塚班（計画研究）
Seto Y et al., Strigolactone perception and deactivation by a hydrolase receptor DWARF14. (2019) **Nature Commun.**, 10, 191.

・鳥居班（計画研究）-林班（計画研究）-西浜班（公募研究）
Hirakawa Y et al., Control of proliferation in the haploid meristem by CLE peptide signaling in *Marchantia polymorpha*. (2019) **PLoS Genet.**, 15, e1007997.

・経塚班（計画研究）-伊藤（正）班（公募研究）
Luo L et al., Developmental analysis of the early steps in strigolactone-mediated axillary bud dormancy in rice. (2019) **Plant J.**, 97, 1006-1021.

・梅田班（計画研究）-榊原班（計画研究）-経塚班（計画研究）-林班（計画研究）-西浜班（公募研究）
Aki SS et al., Cytokinin signaling is essential for organ formation in *Marchantia polymorpha*. (2019) **Plant and Cell Physiol.**, 60, 1842-1856.

・榊原班（計画研究）-榊原班（芦刈）（計画研究）
Minami et al., Time-Course Transcriptomics Analysis Reveals Key Responses of Submerged Deepwater Rice to Flooding (2018) **Plant Physiol.**, 176, 3081-3102.

・北口班（公募研究）-伊藤（寿）班（公募研究）
Arai et al., RGB - Color Intensiometric Indicators to Visualize Spatiotemporal Dynamics of ATP in Single Cells (2018) **Angew. Chem. Int. Ed.** 57, 10873-10878.

・柿本班（公募研究）-澤班（公募研究：2018年6月廃止）
Qian et al., The CLE9/10 secretory peptide regulates stomatal and vascular development through distinct receptors (2018) **Nature Plants** 4, 1071-1081.

・林班（計画研究）-藤田班（公募研究）
Yokota et al., Occurrence of brassinosteroids in non-flowering land plants, liverwort, moss, lycophyte and fern (2017) **Phytochemistry** 136, 46-55.

これまでに開催されたグループミーティング

班員	日時	場所	参加人数
林・石崎	2017.09.15	神戸大	5
梅田・坪内	2017.09.27	奈良先端大	8
榊原・鳥居	2017.10.16	名古屋大	11
鳥居・近藤・佐藤	2017.11.13	遺伝研	8
佐竹・陶山	2017.11.16-17	九州大	4
豊岡・石崎	2017.11.29	理研横浜	5
経塚・豊岡・蓑田	2017.12.05	理研横浜	10
榊原・芦刈	2018.01.10	名古屋大	10
五島・鳥居	2018.01.18	名古屋大	7
鳥居・近藤	2018.01.24	名古屋大	4
鳥居・榊原・芦刈	2018.01.26	名古屋大	7
五島・佐藤	2018.02.09	名古屋大	5
芦刈・佐藤	2018.02.09	名古屋大	6
豊岡・近藤	2018.03.12	理研横浜	4
山口・豊岡	2018.03.14	理研横浜	5
近藤・武内	2018.04.17	東大	4
近藤・岩瀬	2018.04.23	理研横浜	4

・梅田班（計画研究）-伊藤（正）班（公募研究）
Chen et al., Arabidopsis R1R2R3-Myb proteins are essential for inhibiting cell division in response to DNA damage (2017) **Nature Commun.** 8, 635.

・林班（計画研究）-西浜（公募研究）-榊原（恵）班（公募研究）
Higo et al., Transcription factor DUO1 generated by neo-functionalization is associated with evolution of sperm differentiation in plants (2018) **Nature Plants** 9, 5283.

・山口班（計画研究）-榊原（均）班（計画研究）
Fujikura et al., Variation in Splicing Efficiency Underlies Morphological Evolution in *Capsella* (2018) **Dev. Cell** 44, 192-203.

・林班（計画研究）-西浜班（公募研究）
Yamaoka et al., Generative Cell Specification Requires Transcription Factors Evolutionarily Conserved in Land Plants (2018) **Curr. Biol.** 28, 479-486.

・林班（計画研究）-西浜班（公募研究）
Eklund et al., An evolutionary conserved abscisic acid signaling pathway regulates dormancy in the liverwort *Marchantia polymorpha* (2018) **Curr. Biol.** 28, 3691-3699.

・鳥居班（計画研究）-榊原（均）班（計画研究）
Yamazaki et al., Suppression of DELLA signaling induces procambial cell formation in culture. (2018) **Plant J.** 94, 48-59.

・山口班（計画研究）-経塚班（計画研究）
Li et al., The karrikin receptor KAI2 promotes drought resistance in *Arabidopsis thaliana* (2017) **PLoS Genet.** 13, e1007076.

・林班（計画研究）-西浜班（公募研究）
Otani et al., An evolutionarily conserved NIMA-related kinase directs rhizoid tip growth in the basal land plant *Marchantia polymorpha* (2018) **Development** 145, dev154617.

・有村（公募研究）-林班（計画研究）
Nagaoka et al., DRP3 and ELM1 are required for mitochondrial fission in the liverwort *Marchantia polymorpha* (2017) **Sci. Rep.** 7, 4600.

・林班（計画研究）-西浜班（公募研究）
Kato et al., The role of the sole activator-type Auxin Response Factor in pattern formation of *Marchantia polymorpha* (2017) **Plant Cell Physiol.** 58, 1642-1651.

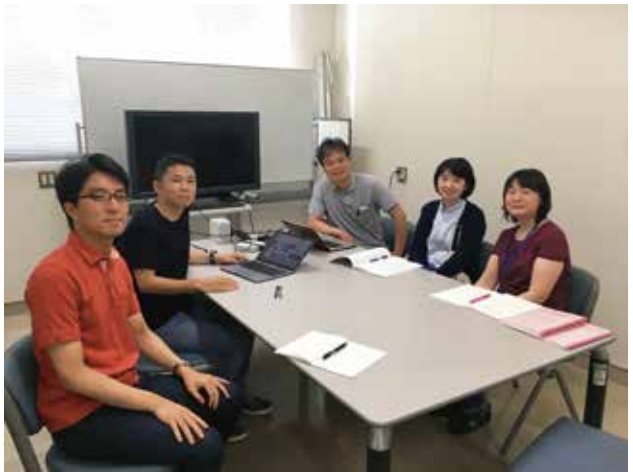
・榊原（均）班（計画研究）-藤田班（公募研究）-経塚（計画研究）
Kitagawa et al., Abscisic acid acts as a regulator of molecular trafficking through plasmodesmata in the moss *Physcomitrella patens* (2019) **Plant Cell Physiol.** 60, 738-751.

・榊原（均）班（計画研究）-岩瀬班（公募研究）
Iwase et al., WIND1 induces dynamic metabolomic reprogramming during regeneration in *Brassica napus* (2018) **Dev. Biol.** 442, 40-52.

・林班（計画研究）-西浜班（公募研究）
Kondou et al., Physiological function of photoreceptor UVR8 in UV-B tolerance in the liverwort *Marchantia polymorpha* (2019) **Planta** 249, 1349-1364.

班員	日時	場所	参加人数
近藤・石崎・西浜	2018.05.21	伊豆マリオットホテル 修善寺	5
榊原均・佐竹	2018.05.22-23	名古屋大	6
林・柿本	2018.06.08	大阪大	4
鳥居・伊藤正樹	2018.07.04	名古屋大	4
近藤・豊岡・岩瀬	2018.07.05	理研横浜	4
鳥居・西浜	2018.07.05	名古屋大	6
鳥居・伊藤寿朗	2018.07.06	名古屋大	4
石崎・西浜	2018.07.06,11	Skype	4
鳥居・木村	2018.07.10	名古屋大	8
豊岡・有村	2018.07.30	理研横浜	5
経塚・榊原恵子	2018.07.30	東北大	7
佐竹・伊藤寿朗	2018.08.2-3	九州大	3
豊岡・西浜	2018.08.03	理研横浜	4
石川・遠藤	2018.08.06	農研機構	4
石川・藤田	2018.08.10	Skype	3
坪内・石川	2018.08.17	基生研	5

班員	日時	場所	参加人数
嶋田・伊藤寿朗	2018.08.22	京都大	2
豊岡・吉田	2018.08.22	理研横浜	6
杉山・伊藤正樹	2018.08.30	東京大	4
伊藤正樹・岩瀬・石川	2018.08.31	基生研	4
榊原均・伊藤正樹	2018.09.04	名古屋大	6
木村・西浜・岩瀬	2018.09.07	京産大	4
梅田・佐竹	2018.09.20	奈良先端大	4
梅田・林・石崎・西浜	2018.09.25	神戸大	9
鳥居・伊藤寿朗	2018.10.12	奈良先端大	4
梅田・鳥居	2018.10.12	奈良先端大	3
佐藤・芦刈	2018.10.13	遺伝研	3
佐藤・石崎	2018.10.23	京都テルサ	2
鳥居・相田	2018.11.08	名古屋大	2
岩瀬・武内	2018.12.18	理研横浜	5
佐藤・芦刈・津田	2018.12.13	遺伝研	3
経塚・山口	2018.12.20	東北大	7
五島・石崎	2019.02.22	神戸大	5
杉山・遠藤	2019.04.08	農研機構	4



班員	日時	場所	参加人数
西浜・山口	2019.04.11	京都大	4
杉山・岩瀬	2019.04.25	東京大	7
佐竹・伊藤寿朗	2019.05.	九州大	2
豊岡・有村	2019.05.27	理研横浜	5
梅田・蓑田・林・石崎・西浜・岩瀬	2019.06.19	理研横浜	13
五島・近藤	2019.06.25	東京大	3
梅田・西浜・石崎・石川・相田・伊藤寿朗・林	2019.07.02	京都大	8
芦刈・佐藤	2019.07.08	遺伝研	3
津田・芦刈・佐藤	2019.07.11	農林ホール	4
山口・西浜	2019.07.11	京都大	5
豊岡・相田	2019.07.18	Skype	3
岩瀬・近藤	2019.07.19	理研横浜	3
近藤・林	2019.07.19	理研横浜	4
石川・藤田	2019.07.23	基生研	2
杉山・岩瀬	2019.07.23	理研横浜	4
豊岡・杉山	2019.07.23	理研横浜	5



動物パートナー研究者

新学術領域研究「植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理（略称：植物多能性幹細胞）」では、動物との対比から幹細胞の実体の普遍性と多様性に関する理解を深めることも目標としている。動植物の幹細胞システムの対比を積極的におこなっていくため、以下の表の通り、計画班のメンバーが常時気軽に相談できる動物幹細胞関連研究分野のパートナーを設けている。実際に、計画班とパートナー研究者でのグループミーティングも活発に開催されており、各班の研究内容や動植物幹細胞の実体の普遍性と多様性に関する議論を行なっている。

動物パートナー研究者リスト

計画研究代表者	パートナー研究者（所属・専門分野）
五島	木村 暁（遺伝学研究所構造遺伝学研究センター・動物細胞の非対称分裂の制御機構） 齋藤 都暁（遺伝学研究所系統生物研究センター・ショウジョウバエの生殖細胞形成）
林	工樂 樹洋（理化学研究所生命機能科学研究センター・脊椎動物のゲノム情報解析）
榊原	吉村 崇（名古屋大学大学院生命農学研究科・体内時計の研究）
山口	杉本 亜砂子（東北大学大学院生命科学研究科・線虫を用いた発生メカニズムの研究）
経塚	田村 宏治（東北大学大学院生命科学研究科・脊椎動物の四肢形成機構とその進化）
鳥居	廣田 毅（名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所・動物の概日時計の研究）
梅田	柴田 淳史（群馬大学未来先端研究機構・ヒトの DNA 損傷修復経路の研究）
佐竹	三浦 恭子（熊本大学大学院生命科学研究所・ダガカテバネズミの老化耐性の制御機構） 大野 みずき（九州大学医学研究院・酸化ストレスによる核酸の酸化損傷とその修復機構）

2018年度開催パートナー研究者とのグループミーティング

班	パートナー	日時	場所	参加人数
五島	遺伝研・木村	2018.05.30	EMBL（ハイデルベルク）	4
鳥居	名大・廣田	2018.07.2	名大 ITbM	3
林・石崎	理研・工樂	2018.08.31	理研神戸	4
佐竹	九大・大野	2018.10.12	九大理学院	3
梅田・坪内 遠藤・林	群馬大・柴田	2018.11.6	基生研	10
佐竹	九大・大野 熊本大・三浦	2018.11.29	分子生物学会	3
榊原・芦苺	名大・吉村	2018.12.26	名大 ITbM	5
山口	東北大・杉本	2019.02.22	東北大生命科学	2



動植物幹細胞研究者による幹細胞研究会・合同シンポジウム&ワークショップ

動植物の幹細胞研究者間の垣根をなくし、動植物幹細胞の実体の普遍性と多様性に関する議論を深める環境を整えるため、新学術領域研究採択以前から動植物の幹細胞研究者が集う「幹細胞研究会」を年に一度開催している。すでに4回開催されており、動植物研究者が互いに議論できる場として定着している。

2019年5月には本領域が主催した国際シンポジウム（別項で紹介）に加え、第59回日本植物生理学会年会、第41回日本分子生物学会年会においても、動植物幹細胞研究者による合同シンポジウム・ワークショップを開催し、動植物研究者が互いに議論できる場をさらに広げている。

合同シンポジウム・ワークショップ発表者リスト

第1回幹細胞研究会 2015年11月27日(金) 基礎生物学研究所			
オーガナイザー：梅田 正明(奈良先端大)、吉田 松生(基生研)			
■ 植物研究者	梅田 正明	奈良先端大	植物の幹細胞の死と再生
● 動物研究者	吉田 松生	基生研	動物の組織幹細胞の動きと柔軟性：精子幹細胞の場合
■ 植物研究者	石崎 公庸	神戸大	コケ植物から考える植物幹細胞増殖の基本メカニズム
● 動物研究者	長澤 丘司	京大再生研	哺乳類の造血幹細胞・前駆細胞を維持する骨髄の微小環境(ニッチ)
■ 植物研究者	経塚 淳子	東北大	植物の幹細胞 – 結局は繁殖を最大にするために
● 動物研究者	丹羽 仁史	熊本大発生研	マウスES細胞の多能性維持機構
■ 植物研究者	伊藤 寿朗	奈良先端大	生殖過程における花幹細胞の多段階的な増殖抑制機構
■ 植物研究者	川口 正代司	基生研	植物幹細胞数のフィードバック制御
第2回幹細胞研究会 2016年11月4日(金) 神戸大学			
オーガナイザー：石崎 公庸(神戸大)			
■ 植物研究者	打田 直行	名古屋大	植物の幹細胞維持にニッチは必須か？～茎頂の幹細胞の場合
● 動物研究者	林 克彦	九州大	多能性幹細胞から機能的な生殖細胞への分化誘導
■ 植物研究者	山口 信次郎	東北大	腋芽幹細胞の増殖のタイミングの制御機構
● 動物研究者	新井 文用	九州大	造血幹細胞の自己複製の解析
■ 植物研究者	近藤 侑貴	東京大	維管束幹細胞の確立から分化までを再構成する
● 動物研究者	坪内 知美	基生研	ES 細胞の持つ多能性とゲノム恒常性を考える
■ 植物研究者	林 誠	理研・CSRS	植物・微生物相互作用による幹細胞新生
● 動物研究者	中島 欽一	九州大	胎生期抗てんかん薬暴露による遅発性学習記憶障害とその発症機序
第3回幹細胞研究会 2017年11月29日(水) 理研横浜			
オーガナイザー：蓑田 亜希子(理研CLST)、林 誠(理研CSRS)			
■ 植物研究者	下遠野 明恵	東京大	根の幹細胞形成・維持を制御する分子ネットワーク
● 動物研究者	藤原 裕展	理研	表皮幹細胞と周囲環境とのシグナルの双方向性
■ 植物研究者	藤田 知道	北海道大	ヒメソリガネゴケの原糸体幹細胞に見られる植物に特有な幹細胞制御システム
● 動物研究者	佐田 亜衣子	筑波大	細胞分裂頻度の違いに着眼したマウス表皮幹細胞の同定
◆ 植物・動物研究者	五島 剛太	名古屋大	コケ幹細胞の非対称分裂を司る中心体様構造『ガミートソーム』の発見
● 動物研究者	松崎 文雄	理研	神経幹細胞の多様性により複雑脳が形成される
■ 植物研究者	長谷部 光泰	基生研	動物と植物の幹細胞分化分子機構の違い
● 動物研究者	竹内 隆	鳥取大	マウスとイモリを用いた再生の研究～再生能の違いは何か決めるのか？

第4回幹細胞研究会 2018年11月7日(水)自然科学研究機構 岡崎コンファレンスセンター			
オーガナイザー:相田 光宏(熊本大)、坪内 知美(基生研)			
■ 植物研究者	相田 光宏	熊本大	シュート幹細胞の形成機構
● 動物研究者	鈴木 美有紀	広島大	有尾両生類の四肢発生・再生における形態形成因子の役割を再考する
■ 植物研究者	松永 幸大	東京理科大	遺伝子プライミングによる植物再生のエピジェネティクス制御
● 動物研究者	島崎 琢也	慶應大	神経幹細胞に流れる時間
■ 植物研究者	岩瀬 哲	理研	傷害誘導性転写因子によるカルス形成と幹細胞新生
● 動物研究者	高倉 伸幸	大阪大	血管内皮幹細胞の発見とその制御
■ 植物研究者	中島 敬二	奈良先端大	植物発生プログラムにおける多能性細胞の形成と維持
● 動物研究者	江良 択実	熊本大	間葉系幹細胞の起源と分化
第59回日本植物生理学会シンポジウム 植物と動物における幹細胞性の維持と分化運命決定 / Maintenance of stem-ness and cell fate determination in plants and animals			
オーガナイザー:坪内 知美(基生研)、林 誠(理研)			
● 動物研究者	Tomomi Tsubouchi	NIBB	Genome Maintenance Mechanisms in Mammalian Pluripotent Stem Cells
● 動物研究者	Ichiro Hiratani	RIKEN	Single-cell DNA replication timing profiling and the 3D genome organization dynamics during stem cell differentiation
● 動物研究者	Akira Satoh	Okayama University	Induction of regeneration callus (blastema) in ANIMALS
● 動物研究者	Hirotoomo Takatsuka	NAIST	Control of Chromatin Structure along Differentiation Trajectories
■ 植物研究者	Takuya Sakamoto	Tokyo University of Science	The formation of tuberous roots by activation of stem cell proliferation in <i>Arabidopsis thaliana</i>
■ 植物研究者	Takato Imaizumi	University of Washington	The seasonal measurement mechanism that regulates the floral transition in Arabidopsis
■ 植物研究者	Hiroyuki Tsuji	Yokohama City University	Florigen distribution in the shoot apical meristem during the early phase of reproductive transition
第41回MBSJワークショップ 動植物の比較から考えるゲノム恒常性維持戦略			
オーガナイザー:坪内 知美(基生研)、梅田 正明(奈良先端大)			
● 動物研究者	上川 泰直	基生研	複製フォーク動態を介した多能性幹細胞におけるゲノム安定性維持機構
■ 植物研究者	横井 彩子	農研機構	植物におけるアグロバクテリウムを介したT-DNA挿入機構の解析
● 動物研究者	村野 健作	慶應大	Piwi-piRNAによるトランスポゾン抑制はNxf2を介した転写制御とヘテロクロマチン形成により引き起こされる
■ 植物研究者	安喜 史織	奈良先端大	植物ホルモンによるクロマチン構造変化を介したゲノム恒常性維持機構
● 動物研究者	鈴木 啓司	長崎大	正常ヒト細胞のゲノム恒常性に係わるDNA損傷応答のダイナミズム
国際シンポジウム 植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理			
オーガナイザー:経塚 淳子(東北大)、梅田 正明(奈良先端大)、山口 信次郎(京都大)、David Jackson(CSHL)			
■ 植物研究者	Keiko Torii	University of Washington	Cellular decision making during stomatal patterning and differentiation
■ 植物研究者	Elliot Meyerowitz	Caltech	Mechanical signaling in the shoot apical meristem
■ 植物研究者	David Jackson	CSHL	An unexpected role of trehalose phosphate phosphatases in meristem determinacy.
■ 植物研究者	Ari Pekka Mähönen	University of Helsinki	Stem cell regulation in the Arabidopsis root vascular cambium
■ 植物研究者	Xian Sheng Zhang	Shandong Agricultural University	Interaction of master regulators WUS and STM specifies shoot stem cells in <i>Arabidopsis</i>
■ 植物研究者	Kimitsune Ishizaki	Kobe University	An evolutionarily conserved mechanism for production of secondary meristems in land plants
■ 植物研究者	Masaaki Umeda	NAIST	Genome maintenance strategies in root stem cells

国際シンポジウム 植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理			
オーガナイザー:経塚 淳子(東北大)、梅田 正明(奈良先端大)、山口 信次郎(京都大)、David Jackson(CSHL)			
■ 植物研究者	Naomi Nakayama	University of Edinburg	Synthetic biology with plant single cells to dissect mechanisms of cell differentiation
■ 植物研究者	Yuki Kondo	University of Tokyo	Competitive inhibition among BES/BZR transcription factors controls vascular stem cell differentiation.
■ 植物研究者	Naoyuki Uchida	Nagoya University	Coordination of cell layer-specific behaviors of stem cells in the shoot apical meristem.
● 動物研究者	Kiyokazu Agata	NIBB	Stem cells and regeneration in animals
● 動物研究者	Koji Tamura	Tohoku University	Reconstruction of organ morphology in vertebrate appendage regeneration
● 動物研究者	Takashi Makino	Tohoku University	JmjC domain-encoding genes specifically conserved in highly regenerative animals
● 動物研究者	Toshinori Hayashi	Hiroshima University	Study of the stem cell system from organ regeneration in the newt
● 動物研究者	Mitinori Saitou	Kyoto University	Mechanism and reconstitution in vitro of human germ cell development
● 動物研究者	Atsushi Suzuki	Kyusyu University	Direct reprogramming to hepatic and intestinal lineages
● 動物研究者	Ken Muneoka	Texas A&M University	Induced regeneration in mice: identifying sleeper stem cells
● 動物研究者	Carlos Filipe Pereira	Lund University	Cell reprogramming in hematopoiesis and immunity
■ 植物研究者	Ross Sozzani	North Carolina State University	Stem-cell-ubiquitous genes spatiotemporally coordinate division through regulation of stem-cell-specific gene networks
■ 植物研究者	Keiko Sugimoto	RIKEN CSRS	Epigenetic control of cellular reprogramming in plants
● 動物研究者	Tomomi Tsubouchi	NIBB	Unique regulation of dNTP pool size and its impact on DNA replication in mouse pluripotent stem cells
◆ 植物・動物研究者	Aki Minoda	RIKEN IMS	Single cell RNA-seq analysis of root apical meristem in <i>Arabidopsis thaliana</i>
■ 植物研究者	Ryuichi Nishihama	Kyoto University	Clonal analysis approach to revealing the mechanisms of stem cell formation in <i>Marchantia polymorpha</i>
■ 植物研究者	Magdalena Bezanilla	University of Massachusetts	Orchestrating plant form at the single cell level
■ 植物研究者	Lieven De Veylder	Ghent University	Replenishing damaged stem cells: A license to kill
◆ 植物・動物研究者	Gohta Goshima	Nagoya University	Consequences of chromosome mis-segregation in moss stem cell
■ 植物研究者	Masaki Ito	Nagoya University	Cell-cycle regulation in asymmetric division of plant stem cells
■ 植物研究者	Minako Ueda	Nagoya University	Live-cell imaging of the polarization dynamics of Arabidopsis zygote
■ 植物研究者	Soon-Ki Han	Nagoya University	Cell cycle regulation in stomatal differentiation
■ 植物研究者	Yunde Zhao	UCSD	A molecular network enables auxin to control organogenesis and plant growth
■ 植物研究者	Venu Gonehal	UCRS	A multi scale analysis of the Interplay of hormones and transcription factors in regulating growth patterns and gene expression
■ 植物研究者	Toshiro Ito	NAIST	Auxin-mediated termination of floral stem cell activities
■ 植物研究者	Moto Ashikari	Nagoya University	Activation of intercalary meristem for stem elongation in rice
■ 植物研究者	Takuya Suzaki	University of Tsukuba	A peptide hormone signaling in nitrate-induced control of nodulation
■ 植物研究者	Mitsuyasu Hasebe	NIBB	Mechanisms of the cell division axis determination and the regeneration of apical stem cells with implication to the body plan evolution and the adaptation to land environment
● 動物研究者	Kyoko Miura	Kumamoto University	Investigation of the mechanisms underlying longevity and cancer resistance of the naked mole rat
■ 植物研究者	Akiko Satake	Kyushu University	Comparative field transcriptomics in trees
■ 植物研究者	Seisuke Kimura	Kyoto Sangyo University	Plant regeneration in nature: Studies on natural vegetative propagation

A01 幹細胞増殖

植物幹細胞の新生・維持に必要な非対称分裂機構の解明

ヒメツリガネゴケを用いた幹細胞非対称分裂機構の解明



研究代表者
五島 剛太
名古屋大学大学院理学研究科 教授

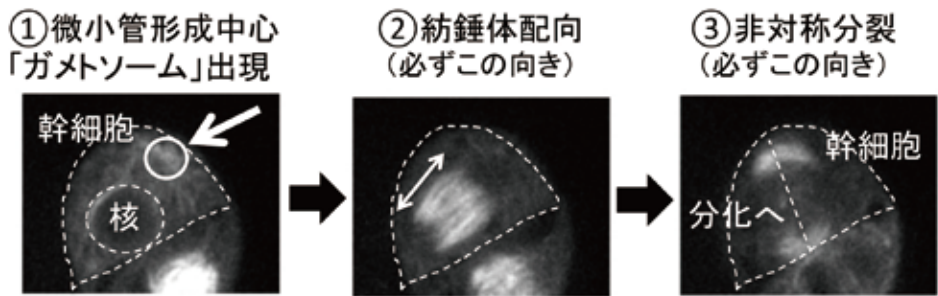
幹細胞の新生と維持にはしばしば「非対称分裂」（＝2つの娘細胞が異なる性質を呈するような細胞分裂様式）を伴います。私たちは、動物に比べて植物では、この重要な機構に関する知見が十分に蓄積していないと認識しています。そこで私たちの研究グループでは、植物細胞が行う非対称分裂の一連の過程、すなわち「細胞極性の確立・分裂・分化と維持」機構の解明を通じて、植物生存の永続性を支える基盤となる植物幹細胞の新生と維持の分子基盤に迫ることを目指します。

私たちはこれまで、ヒメツリガネゴケにおいて誘導型RNAi系や細胞表層付近の微小管イメーシング法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ました（Nakaoka/Miki et al. *Plant Cell*. 2012; Miki et al. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2014; Yamada et al. *J Cell Biol*. 2017など）。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ました。私たちの研究目標は以下の3点です。

- （1）細胞分裂の非対称性を生む仕組みの解明。
- （2）分裂後の細胞の非対称な運命を決定する仕組みの解明。
- （3）ヒメツリガネゴケを網羅的遺伝子ハンティングのプラットフォームとして領域内で提供し領域メンバーの研究推進に貢献すること。

これまでに、ヒメツリガネゴケの茎葉体幹細胞において紡錘体配向、非対称な細胞質分裂の様子をライブで捉えることに成功し、一連の過程に重要な機能を果たす新奇微小管形成中心「ガメトソーム」を発見しました（Kosetsu et al. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2017）。今後は、これらのデータを発展させ、ヒメツリガネゴケ幹細胞における網羅的逆遺伝学を主要なアプローチとした研究を推進します。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とともに、ヒメツリガネゴケの特性を生かし、微小管細胞骨格・細胞極性化関連遺伝子や、非対称分裂後の細胞分化に関わる可能性のある情報伝達関連遺伝子の網羅的破壊を行う予定です。

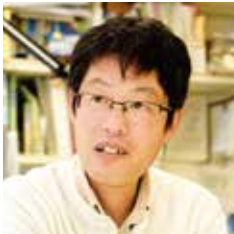
本研究の成功により、植物の永続的な成長・増殖を支える幹細胞システムについて、その重要要素である非対称分裂を分子レベルで明らかにすることができると期待しています。



図：新奇微小管系構造「ガメトソーム」によって制御されるヒメツリガネゴケ初期茎葉体幹細胞の非対称細胞分裂

植物幹細胞の新生・維持に必要な非対称分裂機構の解明

イネを用いた幹細胞非対称分裂機構の解明



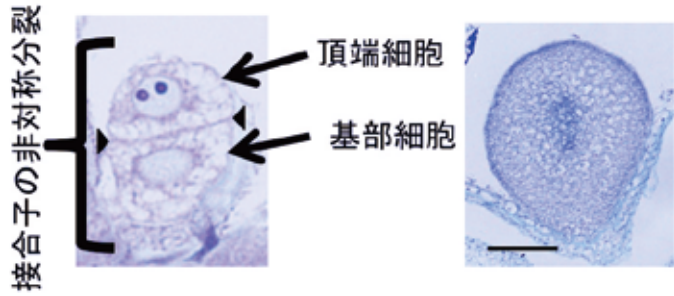
研究分担者
佐藤 豊
国立遺伝学研究所 教授

私たちの研究グループは、研究分担者として本新学術領域研究の計画研究「植物幹細胞の新生・維持に必要な非対称分裂機構の解明」（名古屋大学・五島代表）に参画している。私たちは、非対称分裂に機能することが予想されるMAP kinase情報伝達経路に関わるイネ突然変異系統を複数解析している。これらの突然変異は、球状型胚(globular embryo: gle)と呼ばれるタイプの変異型胚を形成する。gle胚においては、球状のまま野生型の球状胚期を超えても球状のまま細胞が増殖し明瞭な器官分化が観察できない。その結果、植物の幹細胞を含む二つの頂端分裂組織も形成されず、発芽も発根もしない。この材料の解析を軸に、イネの受精卵非対称分裂と胚における器官形成、特に幹細胞の形成と受精卵非対称分裂との関係を明らかにすることが本研究の目的である。

シロイヌナズナにおいて、このMAP kinaseが関わる経路が非対称分裂に機能することは詳細に明らかにされている。また、このMAP kinaseのシロイヌナズナ突然変異体では、接合子の非対称分裂が異常になることも知られている。ただし、この変異体では一部の変異型胚のみがイネのgle胚のように明瞭な器官分化が見られない胚を形成

する。このことから、接合子の非対称分裂と幹細胞を含む頂端分裂組織等の器官分化の関係ははっきりしていない。一方、同じMAP kinaseのイネオルソログの突然変異体gle4では、安定して球状型胚が形成される。そこで、gle4突然変異体の解析を行うことにより、非対称分裂と胚における幹細胞形成との関わりを明らかにできると考えた。また、gle4に類似した突然変異系統も多数存在しており、これらの解析を通して非対称分裂や幹細胞形成に関わるMAP kinase情報伝達の新規因子を明らかにすることも試みる。また、我々のグループでは、イネの胚において地上部幹細胞を欠失する多数の突然変異系統をこれまでに解析してきた。これらの材料も利用して、イネの幹細胞形成に関わる新規因子の同定も試みる。

計画代表の五島グループとの連携も計画している。イネで明らかにすることが予想される接合子非対称分裂や幹細胞形成に関わる新規因子の機能を逆遺伝学的アプローチでの解析が容易なヒメツリガネゴケを用いて解析し、当該因子の非対称分裂や植物幹細胞形成における機能の普遍性を検討する。ヒメツリガネゴケを用いた研究は五島グループと連携して遂行する。



図：イネ接合子の非対称分裂と球状型

A01 幹細胞増殖

リプログラミングによる植物幹細胞の新生機構の解明

根粒形成における幹細胞新生機構の解明



研究代表者

林 誠

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

陸上植物、特に維管束植物はその胚発生の初期にシュート（茎・葉）と根を作る幹細胞をそれぞれ生み出し、一生の間維持することで特徴的なボディプランを形づくる。腋芽や側根などの側生器官についても、それぞれの幹細胞が茎頂および根端から派生し、未分化の状態で維持されていると考えられている。したがって維管束植物を形づくる器官は全て、胚発生で規定された幹細胞系譜に由来する。ところがマメ科植物における根粒の発生は明確に分化した皮層細胞に由来することから、根粒の幹細胞は分化細胞がリプログラミングにより新生したと言える。

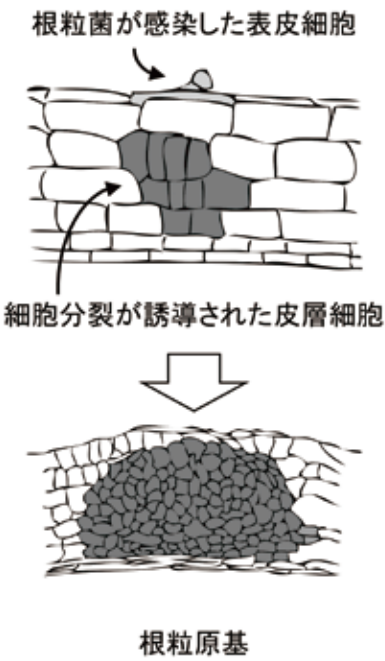
マメ科を含むマメ類の中でもブナ目・ウリ目・バラ目に属する植物種では根粒を形成するものが散在する。これらの植物を総称してアクチノリザル植物という。アクチノリザル植物の根粒は発生学的小および解剖学的見地から側根の相同器官であると見なされる。またマメ科の根粒がグラム陰性細菌である根粒菌との共生によって誘導されることに対して、アクチノリザル植物のそれはグラム陽性細菌である*Frankia*属との共生によるという違いがある。しかしながら上記3目にマメ目を加えた分類群（室素固定クレード）は単系統であり、根粒はこの系統で独立に複数回進化したものの、系統の基部で1回起こったと想定される進化の要因（predisposition）が、根粒という特異的な側生器官の新規獲得に重要であったと考えられる。

根粒菌の感染による皮層細胞分裂（図参照）に先立ち、マメ科植物の根では根粒菌の分泌するシグナル物質の受容と細胞内シグナル伝達惹起される。興味深いことにこのシグナル伝達経路（共通共生経路）はアーバスキュラー菌根菌との共生にも必要であり、根粒進化の過程で流用（co-option）されたと考えられている。グロムス門に属する真菌であるアーバスキュラー菌根菌は陸上植物の大半と共生し、共通共生経路に関与する遺伝子は陸上植物に広く保存されている。この下流では*Nin*という転写因子遺伝子の発現が局所的に亢進され、結果として皮層細胞の分裂が誘導される。NINは根粒形成に必要な転写因子であるが、アーバスキュラー菌根菌との共生には必要ない。したがって、NINの機能発現こそが、根粒形成における幹細胞新生に特徴的な現象であると推測される。

そこで、1. *Nin*の下流でどのような遺伝子が働くことによって細胞分裂を誘導できるのか、2. *Nin*の上流でどのような遺伝子が働くことによって*Nin*の転写を制御するのか、という2点に焦点を絞り、*Nin*を中心とした遺伝子制御ネットワークを明らかにした。具体的には*Nin*の一過的発現誘導によるRNA-seqとChIP-seqをおこない、さらに*Nin*の発現する細胞に限定した1細胞解析の開発にも取り組む。加えて*Nin*の遺伝子発現調節領域に結合するタンパク質を網羅的に同定し、また皮層細胞におけるクロマチン構造のダイナミクスをATAC-seqなどで解析する。

以上の研究により、分化細胞から幹細胞を新生する機構を解明するとともに、進化の過程でクレードに特異的な新規形質を生み出す機構を解明することが、この研究計画の目的である。

（根粒の進化については以下の文章に詳細を記したのでご参照下さい）<http://leading.lifesciencedb.jp/4-e010/>



リプログラミングによる植物幹細胞の新生機構の解明

基部陸上植物ゼニゴケにおける幹細胞新生と維持のメカニズム



研究分担者

石崎 公庸

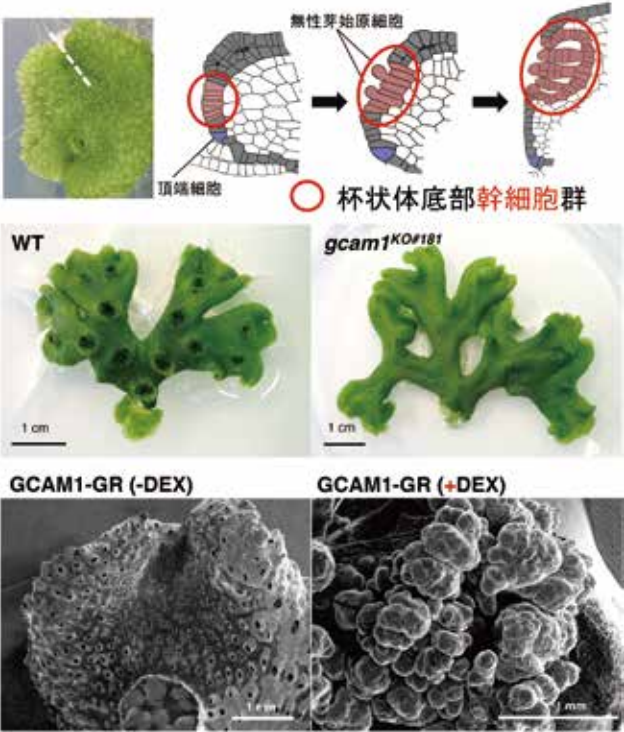
神戸大学大学院理学研究科 准教授

陸上植物進化の基部に位置するゼニゴケは、栄養成長期の葉状体上に杯状体という器官を形成し、内部に多数の独立したクローン個体（無性芽）を形成することで、無性的に増殖することができます。杯状体は葉状体頂端部の背側表皮細胞から分化し、無性芽始原細胞を次々と生み出す幹細胞群として振る舞います（図上段）。無性芽始原細胞は杯状体の中で細胞分裂を繰り返し、最終的に対称な位置に2つの成長点をもつ円盤状の無性芽となります。

近年の我々の研究から、杯状体の底部と発生初期の無性芽で高く発現し、杯状体の形成に必須の役割をもつR2R3-MYB型転写因子GCAM1が同定されました。GCAM1の機能喪失変異体では杯状体底部の幹細胞が全く形成されず、無性芽も形成されません（図中段）。またGCAM1の機能を人為的に誘導すると、葉状体の様々な組織分化が抑制され、未分化な細胞増殖が促進されます（図下段）。さらに増殖した未分化細胞塊でGCAM1の機能を停止すると、未分化な細胞塊の様々な場所から機能的な成長点をもつ多数の葉状体が形成されることを見出しました。これらの結果から、GCAM1は背側表皮細胞からの組織分化を抑制し、成長点を生み出すポテンシャルを備えた未分化な細胞の増殖を促進する機能をもつと考えています。

本研究では、近年急速に確立された半数体モデル植物ゼニゴケの実験系を活用し、特定の分化細胞で幹細胞増殖の鍵制御因子GCAM1が活性化するメカニズム、そしてGCAM1が幹細胞の増殖を促進するメカニズムを明らかにします。具体的には①GCAM1の発現を制御する上流因子の解析、②GCAM1機能誘導系におけるクロマチンダイナミクスと遺伝子発現制御機構の解析、の2つを軸に研究を展開していく予定です。GCAM1機能誘導系を材料に、ゼニゴケの幹細胞制御とクロマチン動態の関連について、上手く解析できる系を立ち上げることが喫緊の課題です。また現在までにGCAM1の他の杯状体・無性芽形成関連因子も単離しており、それらとGCAM1の関わりも解析していきます。

系統解析の結果、GCAM1は被子植物で茎頂メリステムと葉原基の間の幹細胞性を維持し新たなメリステム形成を促進するシロイヌナズナREGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS(RAXs)やトマトBlindとオーソログの関係にあることが示唆されています。GCAM1の機能を解明し、腋芽や根粒形成など被子植物の様々な幹細胞新生の仕組みと比較することで、多様な陸上植物種に共通する幹細胞新生と維持の制御メカニズムを明らかにできると考えています。



ゼニゴケのクローン発生の場となる杯状体底部幹細胞群の鍵制御因子GCAM1の機能とは？

A01 幹細胞増殖

幹細胞増殖を制御する植物ホルモンの機能解明

茎頂幹細胞の分裂活性維持のための
サイトカイニン作用調節メカニズム

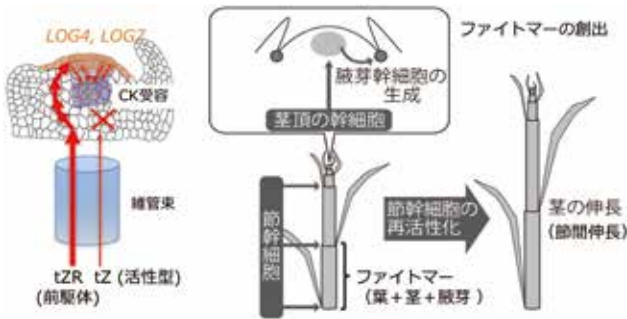
植物成長は茎頂幹細胞分裂を起点としたファイトマー創出と、節の細胞分裂と伸長を起点にした節間伸長の組合せにより、その永続性と可塑性が生み出されています。しかし、これら2つの細胞の特性と増殖性の維持に必須な制御システムについては、必ずしもまだよく理解されているとは言えません。幹細胞の数や分裂活性を厳密かつ柔軟に制御するしくみを理解するためには、そのしくみを支える情報分子として働く植物ホルモンの果たす役割を明らかにすることが重要であると考えています。そこで本計画研究班では、茎頂幹細胞維持と節間伸長にそれぞれ着目し、その増殖活性の制御における植物ホルモンの役割を分子レベルで解き明かすことを目的としています。班は榊原グループ（榊原均：研究代表者、木羽隆敏：連携研究者）と芦荻グループ（芦荻基行：研究分担者）から構成されており、榊原は茎頂幹細胞に、芦荻さんは節間伸長に焦点を当てた研究を展開します。

榊原グループではこれまでサイトカイニンの生合成と輸送システムについて、遺伝子レベルや分子レベルでの理解を目的に研究を進めて来ました。これまでの研究で茎頂の先端で働くサイトカイニンの活性化を行うLOGが、茎頂セントラルゾーン内に存在すると予想される多能性幹細胞自身、及びその近傍の細胞分裂活性の維持に必要であることを明らかにして来ました。実際に変異によりLOGの働きが低下することによって、茎頂分裂組織のサイズは小さくなります。

また欧米のグループらによって、茎頂におけるCLV3, WUS, サイトカイニン受容体AHKやLOGなどの発現パターンを基にしたモデリング研究などにより、LOG4やLOG7によるL1層からのサイトカイニンとCLV3のシグナルが茎頂幹細胞ニッチの維持に重要であることが示されています。ただ、LOGが鍵となる働きをしていることは明らかになった一方で、そこ（L1層）への前駆体の輸送、そしてLOGから受容体までのサイトカイニンの濃度勾配の実態と形成メカニズムについてはよくわかっていません。

例えば私たちの最近の研究成果の一つですが、維管束の道管内にはトランスゼアチンとその前駆体であるトランスゼアチンリボシドが輸送されていますが、変異体と野生型の接ぎ木実験によって、茎頂の幹細胞の増殖活性に作用できるのは前駆体として輸送されたサイトカイニンのみであり、活性型で輸送されたものは茎頂幹細胞の細胞分裂を促進することはできないことがわかりました（図参照）。これは前駆体の形で茎頂のL1層に供給されたものがLOG依存的に細胞分裂活性の維持に関わっていることを示唆しています。つまり幹細胞の分裂活性維持に必要なサイトカイニンの供給には、LOGの空間的な配置だけではなく、そこへの基質の供給システムが非常に重要であることを意味していると言えます。

以上の状況を踏まえ、本研究では、茎頂幹細胞においてサイトカイニンの生合成と輸送システムが幹細胞周辺の空間領域でどのように配置され、幹細胞増殖の活性化のシグナルとして秩序立てられているかを明らかにします。具体的には、茎頂幹細胞ニッチでのCKグラジエントの実態と形成メカニズムを明らかにするために、グラジエントの可視化または定量化や、シミュレーションによる幹細胞機能おける役割・律速段階を明らかにして行こうと考えています。

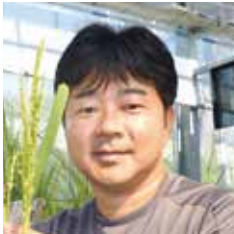
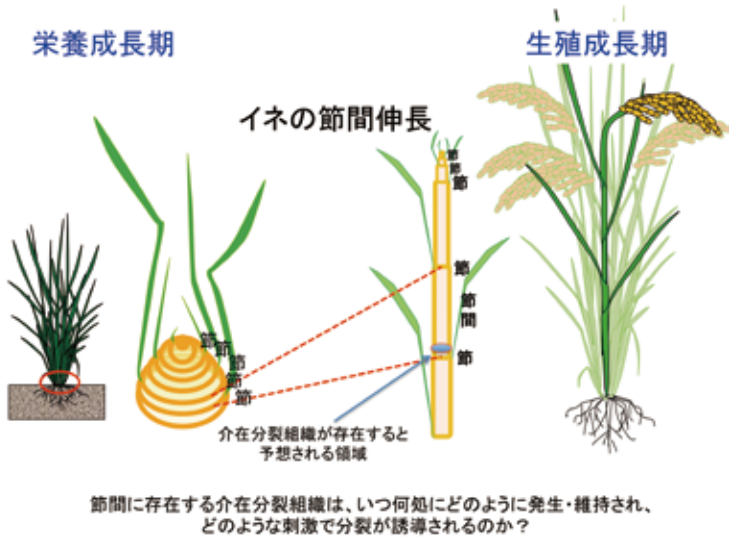


幹細胞増殖を制御する植物ホルモンの機能解明

節間伸長を制御する介在分裂組織の分子メカニズム

春の野山で見られる「タケノコ」は、地下に存在する腋芽が急激に伸長し地上に出てきたシュートです。このシュートはその後も著しい茎伸長を続け、瞬く間に樹高が十数メートルにもなる「竹」になります。竹の急激な茎伸長は、節と節に挟まれた領域（節間）における著しい細胞分裂と細胞伸長によって引き起こされます。この細胞分裂は、節間に存在する介在分裂組織が何らかの刺激によって活性化されることで誘導されます。介在分裂組織の活性化による節間伸長は竹に限らずイネ科植物によく保存された現象です。イネは栄養成長期に介在分裂組織を活性化せず節と節が隙間なく詰まった状態で存在していますが、生殖成長期では節間が何らかの刺激を受け取ることで介在分裂組織での急激な細胞増殖を開始し、その後の細胞伸長によって節間が伸長します（図）。これまでにイネ節間の介在分裂組織のおおよその位置は報告されていますが、介在分裂組織がいつ、どこに、どのように発生し、どう維持され、活性化されるのかは不明のままです。また、伸長能力を保持する節間も生長とともに分裂活性を失い、その後は二度と伸長することはありません。このことは分裂活性を維持できる期間が決まっていることを意味します。そこで本課題で

は、節間伸長に関わる介在分裂組織の発生、維持、活性化、不活性化といった一連の機構を明らかにしていくことで、イネ科植物の茎伸長の分子メカニズムを解明したいと考えています。具体的には、まず、細胞分裂マーカーを用いて、介在分裂組織がどこに発生して維持されるのか、分裂活性化の前後における遺伝子発現変動をRNA-seqにより解析しどのように活性化されるのかを明らかにしたいと考えています。また、介在分裂組織における分裂能消失のタイミングと遺伝子発現を解析し、分裂活性の保持と消失のメカニズムにも迫りたいと思います。さらに、これまでにいくつかの植物ホルモンがイネの節間伸長を制御することが報告されていることから、分裂組織を特定することで分裂組織と植物ホルモンの関係についても明らかにしたいと考えています。また分裂活性化の前後における遺伝子発現変動を解析し、既知の幹細胞系の維持機構と比較することで、節間における分裂制御メカニズムの特異性を明らかにしていきます。また野生種を含めて、イネには栄養成長期においても節間伸長を行うイネが存在します。イネの節間伸長性の多様性を用いて介在分裂組織の制御に関わる遺伝子を同定し機能を明らかにしたいと思います。



研究分担者

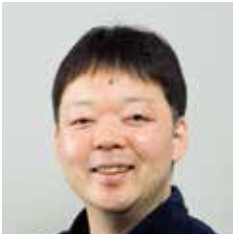
芦荻 基行

名古屋大学生物機能開発研究センター 教授

A01 幹細胞増殖

幹細胞新生のタイミングを制御する分子機構の解明

低分子シグナルが関与する制御系の解明



研究代表者
山口 信次郎
京都大学化学研究所 教授

植物がもつ永続的な生命力の要因の一つとして、植物の幹細胞が多能性を失うこと無く維持される、という点が挙げられる。植物幹細胞は多様な細胞に分化する能力をもつが、このような多能性幹細胞が一生を通じて維持されるため、個体は長期にわたって器官発生を続けることができる。

植物の永続的な生命力を支えるもう一つの重要な要因は、発生様式に見られるモジュール性である。植物の地上部は、ファイトマーと呼ばれる葉、茎、腋芽から構成される基本単位を連結して成長する。葉の付け根の腋芽には幹細胞が存在し、この幹細胞から枝が成長し、新たな葉、茎、花などの各器官を生成する。ファイトマーが増えると腋芽幹細胞が増え、新たな枝が成長する。この繰り返して植物個体は成長する。ファイトマーは茎の先端にある成長点（茎頂メリステム）の幹細胞から規則的に生み出される。各ファイトマーには腋芽の幹細胞が存在するので、植物は茎頂メリステムで幹細胞を増やし、腋芽幹細胞として植物体中に拡散していると考えられる。このような幹細胞の拡散も植物生存の永続性を理解する上で重要であるが、一定間隔でファイトマーが作られ、幹細胞が拡散する仕組みについては理解が進んでいない。

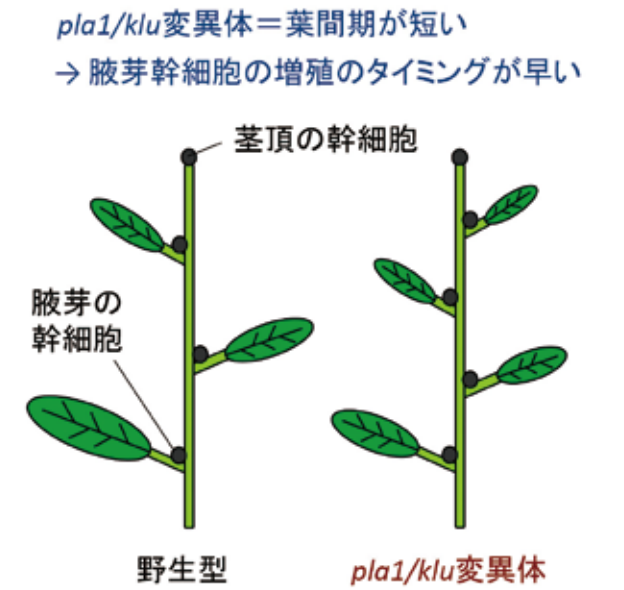
イネの *plastochron1(pla1)* 変異体^[1] およびシロイヌナズナの *kluh(klu)* 変異体^[2] は、一定期間に着ける葉の数が多い（葉間期が短い）突然変異体であり、腋芽幹細胞を生成する時間的間隔が短くなっている。これまでの研究から、*PLA1/KLU* 遺伝子は機能未知のシトクロムP450酸化酵素（CYP78Aサブファミリー）をコードすることが明らかにされており、既知の植物ホルモンとは異なる何らかの低分子シグナルがこれらの表現型に関与している可能性が高いと考えられている。しかしながら、その化学的実体は解明されていない。

これまでに、CYP78Aの酵素機能について研究が行われている。トウモロコシのCYP78A1の組換え酵素に様々な基質を反応させたところ、CYP78A1は飽和脂肪酸の一種であるラウリン酸

の ω 位を酸化することが示された^[3]。しかしながら、生成物である ω -ヒドロキシラウリン酸を投与しても *cyp78a* 変異体の表現型を回復させることはできなかった^[4]。また、 ω -ヒドロキシラウリン酸の内生量は、ヒメツリガネゴケの *cyp78a* 二重変異体で有意に減少していなかった（未発表）。以上の結果から、 ω -ヒドロキシラウリン酸は真のCYP78Aシグナルではないと考えられる。

PLA1 遺伝子の同定以来、*PLA1* タンパク質の基質と生成物の化学的実体は10年以上不明のままである。当課題ではこの難題に挑戦し、低分子シグナルがどのように腋芽幹細胞新生のタイミングを制御しているのか、その分子機構の解明を目指したい。

[1] Miyoshi et al. (2004) *PNAS*, 101: 875-880.
[2] Wang et al. (2008) *Plant Cell*, 20:1231-1243.
[3] Imaishi, et al., (2000) *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 64:1696-701.
[4] Kai, et al. (2009) *Plant Biotechnol.* 26: 175-182.



A02 幹細胞性維持

植物幹細胞の多能性を維持するメカニズムの解明

多能性維持機構と花序のパターン形成

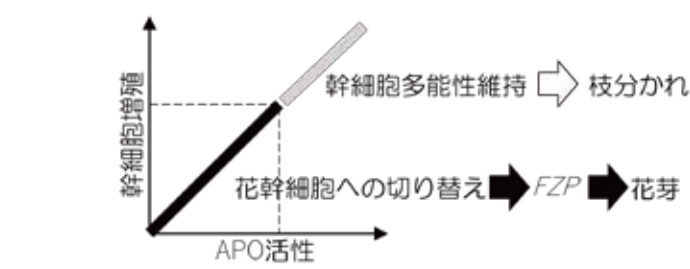


研究代表者
経塚 淳子
東北大学大学院生命科学研究所 教授

植物では、幹細胞集団が生み出され、それらが芽として成長し枝になるという過程が生涯にわたり繰り返され、枝分かれした複雑な構造の植物体ができあがる。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。すなわち、「無限の多能性」をもつ多能性幹細胞は次々に芽を作り、それらが有段階で「限定的な多能性」をもつ花幹細胞に切替わり花が咲くのである。

私たちは、イネの花序（穂）を使って、この幹細胞の性質の切替えメカニズムを解析している。イネ花序は枝分かれている。それぞれの枝では、幹細胞が花幹細胞に切替わるまでは枝分かれます。花幹細胞に切替わると花になり、実（コメ）をつける。したがって、花幹細胞に切替わるタイミングが枝分かれの程度を決め、花がつくパターンを決定する。

イネでは、*ABERRANT PANICLE 1 (APO1)* と *APO2* の活性に依存して花序の枝分かれます。したがって、*APO1*、*APO2* は幹細胞の多能性を維持し、幹細胞の性質が花幹細胞へと切替わるのを抑制する遺伝子である。また、*APO1/APO2* はメリステム（茎の先端にある分裂組織）における細胞増殖を促進する作用をもつ。これらのことから、幹細胞の増殖性と多能性は関連しており、増殖性が閾値以上ならば多能性が維持され、増殖性が閾値以下になると花幹細胞への切替えが決定されるのではないかと考え、本研究では幹細胞の増殖性と多能性維持のクロストークを解析する。



まず、1細胞トランスクリプトーム解析によりメリステムの細胞群をグルーピングする。さらに、遺伝子発現の位置情報、細胞の微細構造などの情報を総合してイネ茎頂メリステムを構成する各細胞を性格付けし、幹細胞の特定を試みる。*APO2* は *LEAFY* オーソログであるが、下流遺伝子は決定されていないため、本研究で *APO2* の標的遺伝子を明らかにし分子機能を解明する。特に、*APO* と細胞周期制御とのリンクに着目して *APO1/APO2* が幹細胞の増殖を制御する様式を解析し、イネメリステムの幹細胞増殖制御を明らかにする予定である。また、イネの花芽運命決定遺伝子である *FRIZZY PANICLE (FZP)* をマーカーとして、*APO* による細胞増殖制御から花幹細胞への切替えまでの制御を明らかにする。

コマチゴケプロジェクト

幹細胞は非対称分裂し幹細胞と分化細胞を生みだす。コケ植物では、茎の先端にある1細胞の頂端細胞が幹細胞であり、そこから細胞が規則正しく生みだされ器官に分化する。コマチゴケ (*Haplomitrium mnioides*) では頂端細胞が比較的大きく、露出していることから、幹細胞の研究に適している。そこで本研究では、コマチゴケ頂端細胞の1細胞トランスクリプトーム解析を行い、頂端細胞特異的に機能する遺伝子を単離する。その情報をもとに幹細胞の増殖性や多能性の実態、起源や進化に関する研究を進める。



A02 幹細胞性維持

植物幹細胞の多能性を維持するメカニズムの解明

最先端顕微鏡技術を駆使して幹細胞系譜を捉える



研究分担者
豊岡 公徳
理化学研究所 環境資源科学研究センター 上級技師

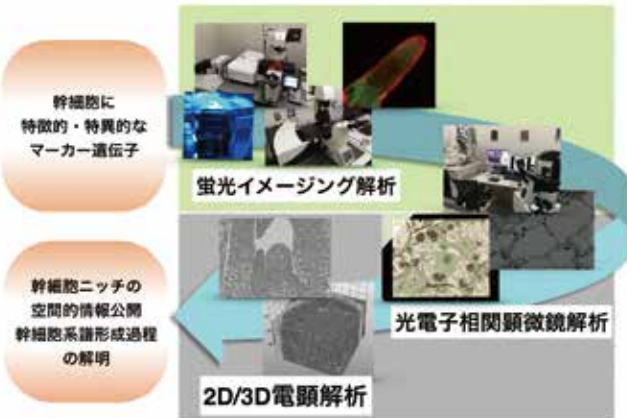
電子顕微鏡（電顕）解析や蛍光イメージング解析は、組織や細胞の超微形態や分子の動態および局在を明らかにする重要な技術である。これまで植物の根端や茎頂のメリステム領域における転写制御因子の機能が分子遺伝学や逆遺伝学的手法により明らかにされてきたが、幹細胞系譜を追うようなイメージング解析や電顕技法を駆使した解析は、ほとんど行われていない。本研究では、次の①～③の技術開発と基礎研究を進める。

①植物幹細胞解析センター（PSAC）のイメージング解析を担当する。1細胞解析や各研究班で見出された幹細胞や幹細胞ニッチの細胞種に特徴的・特異的なマーカー遺伝子に蛍光タンパク質を融合し、最新の超解像共焦点レーザー顕微鏡を用いて2Dおよび3Dライブイメージング解析を行う。光電子相関顕微鏡法により共焦点顕微鏡と同一試料を用いて蛍光が認められる細胞群、細胞およびオルガネラの超微形態を捉え、マーカー遺伝子発現部位と細胞系譜との関連性を明らかにする。これにより、幹細胞ニッチを構成する細胞種の空間的位置関係を解明する。広域電顕撮影法および連続断面走査電顕法により、幹細胞を含むメリステム領域の微細構造画像を取得し3D構築して、細胞系譜と細胞小器官の空間的情報を捉える。さらに、連続切片光電子相関走査電顕法により、トランスクリプトームやプロテオームなど各階層オミクス情報と3D電顕像を相関させた幹細胞系譜の3D電顕像を得る。理研のサーバー上にオミクス情報と3D電顕像を融合させた3D電顕アトラスを構築し、領域終了までに公開を目指す。

②経塚班の分担者として幹細胞の増殖の実態を明らかにする。具体的には、メリステムが小さくなる変異体と野生型イネのメリステムの電顕レベルによる比較解析を行い、メリステム内の細胞の超微形態的特徴を明らかにする。イネ茎頂の1細胞解析またはレーザーマイクロダイセクションにより特定したメリステム特異的な遺伝子および幹細胞関連遺伝子にGFPやRFPなどの蛍光タンパク質遺伝子をつなぎ、蛍光ライブイメージングおよび光電子相関顕微鏡法により幹細胞および幹細胞群を特定し、幹細胞の増殖の機構を超微形態的視点で明らかにする。

③幹細胞ニッチを構成する細胞ニッチの構築を空間的に解明するために、細胞内膜輸送の観点から電顕および蛍光ライブイメージングにより幹細胞の特徴や幹細胞系譜の構築形成過程を明らかにする。具体的には、細胞壁成分や細胞膜成分をゴルジ装置から細胞外への分泌に関与する小胞塊のマーカー Secretory Carrier Membrane Protein 2 (SCAMP2) や液胞膜のプロトンポンプV-H⁺-PPaseなどを指標にメリステムおよび幹細胞における膜系の膜動態を蛍光ライブイメージング解析により明らかにする。加えて、光電子相関顕微鏡法により幹細胞や幹細胞系譜の超微形態や特徴を明らかにする。さらに膜動態を電顕で捉えるため、瞬時に細胞を凍結できる高圧凍結技法の技術開発が重要である。この高圧凍結技法と光電子相関顕微鏡を組み合わせたアプリケーション開発を進め、幹細胞系譜におけるSCAMP2やV- H⁺-PPaseの局在および動態解析をより詳細に行う。

PSACの活動の一環として毎年イメージング技術講習会を開催する予定である。また、計画・公募研究の研究者らと、各試料・組織に適した電顕および蛍光イメージング用試料調製法や観察法を共同開発する。



植物幹細胞の一過性と永続性を制御する分子メカニズムの解明

気孔系譜幹細胞の維持と分化を規定する分子メカニズムの解明



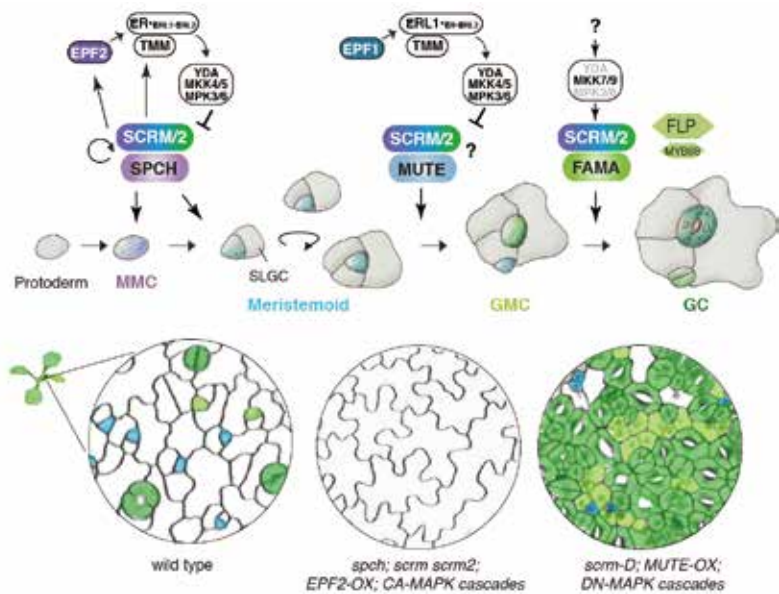
研究代表者
鳥居 啓子
名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所 客員教授

植物の柔軟な成長生存戦略を支えているのは、茎頂分裂組織や維管束分裂組織など永続性を持つ幹細胞ですが、植物は、同時に、一過的に限られた多能性を有する幹細胞も生み出します。一過的幹細胞の例として、陸上植物の葉など光合成器官の表皮に散在し、ガス交換や蒸散を制御する気孔の幹細胞（メリステモイド細胞）が存在します。陸上植物は、環境に応じて気孔の数や分布を調節することにより、ガス交換と水分調節（成長と生存）のバランスを取っています。気孔の存在は、植物の成長と生存さらには地球環境レベルでインパクトを与えていることから、メリステモイド細胞の誕生、維持と終焉（分化）の仕組みの理解は急務であると言えます。

私たちのグループは、気孔の発生とパターン形成の仕組みを世界にさがけて発見してきました。気孔がきちんと開閉し機能するためには、気孔同士が隣接せずに離れて形成される必要があります。このメカニズムを担う一群の受容体（ERECTAファミリー受容体キナーゼ）は、EPIDERMAL PATTERNING FACTORs (EPFs)と名付けられた分泌性のペプチドホルモンを認識結合し、細胞内シグナル伝達経路を介し、気孔系譜の発生を抑制しています。EPFペプチドは複数存在します。私たちは、さらに、気孔系譜の発生を抑制するEPF2

ペプチドと気孔の分化を促進するストマジエンペプチドは、ERECTAファミリー受容体キナーゼに競合的に結合することによって、適切な気孔の数と分布を調節していることを示しました。

未分化な表皮細胞から気孔を構築する一対の孔辺細胞までの分化のステップは、マスター指令転写因子であるSPEECHLESS, MUTE, FAMAによって順次制御されています。SPEECHLESSとMUTEは、それぞれ、類似した姉妹転写因子ですが、前者はメリステモイド細胞の誕生と維持、後者は終焉と分化を制御しています。2つの姉妹転写因子が、どのようにして逆の機能を持っているのか、そのメカニズムを通して植物の一過性幹細胞の本質に迫ろう、というのが本新学術研究の目的です。特に、MUTEがどのようにしてメリステモイド細胞の非対称分裂（幹細胞に特徴的な分裂）を停止させ、その一方で一対の孔辺細胞をつくるためのたった1回の対称分裂を起こすのか、MUTEの直接下流遺伝子の制御ネットワークを明らかにすることにより迫っていこうと思います。さらには、一過性の幹細胞が終焉する過程で起こるクロマチンレベルの制御を解き明かしていく予定です。



A02 幹細胞性維持

植物幹細胞の一過性と永続性を制御する分子メカニズムの解明

維管束幹細胞の永続性を支える分子メカニズムの解明



研究分担者

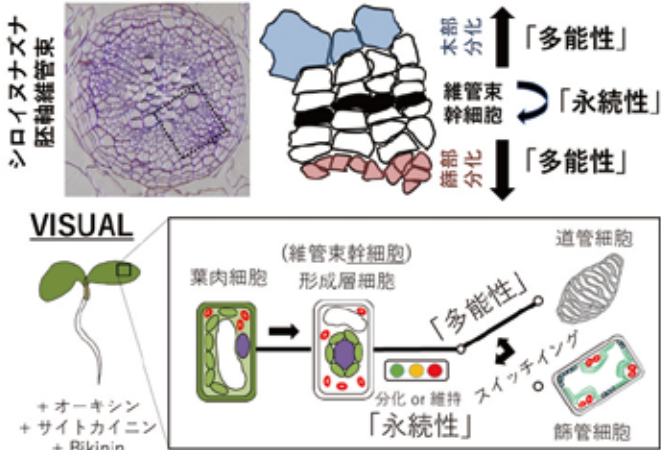
近藤 侑貴

東京大学大学院理学研究科 助教

主に樹木などにみられるように、植物は生涯を通して肥大成長をおこないます。これは、形成層に存在する維管束幹細胞が永続的に維管束細胞を作り出すことによって実現します。維管束幹細胞は、道管・篩管細胞という異なる維管束細胞を作り出すとともに、永続的に自分自身を維持し続けなければなりません。しかしながら、このような維管束幹細胞の「多能性」と「永続性」を研究するにあたり、維管束は植物体の奥深くに埋め込まれているため、細胞運命を時間をおって調べるのは非常に困難でした。そこで、私たちは維管束細胞分化をシンプルに捉えることのできる分化誘導システム“VISUAL”を新たに開発しました。このVISUALにおいては、シロイヌナズナ子葉を植物ホルモンを含む培地中で培養することで、わずか4日のうちに道管・篩管の両方の細胞を同時に作り出すことができます。12時間おきサンプリングによる大規模遺伝子発現解析の結果から、この分化過程においては、まず光合成をおこなう葉肉細胞から脱分化を経て維管束幹細胞がつくられ、その後、道管・篩管の細胞へと分化することがわかってきました。では、維管束幹細胞はどのように道管・篩管細胞を作り分けるのでしょうか？つい最近、私たちは維管束幹細胞の分化方向を変化させる重要因子を発見し、篩管細胞のみを優先的に作り出すことができる“VISUAL-PH (phloem)”の確立に成功しました。これら二つの培養系の比較により、維管束幹細胞の「多能性」についての理解が大きく深まると期待されます。

興味深いことに、幹細胞の運命が柔軟でゆらいでいる様子も少しずつ見えてきており、こういった幹細胞集団の不均質性を1細胞レベルで解析していきます。

また一方で、私たちは遺伝学的アプローチからも研究を進めており、維管束幹細胞分化のON/OFFを規定する鍵因子としてBES1転写因子ファミリーを単離しました。*bes1*変異体を用いてVISUALをおこなうと、道管・篩管分化が抑えられ、維管束幹細胞の状態で留まることがわかりました。更なる遺伝学的解析から、BES1ファミリーの中には分化を促進するものだけでなく、逆に抑制するものもあることもわかってきました。これらの結果は、幹細胞分化に対する青信号と赤信号が存在することで、維管束幹細胞が適切に維持されている可能性を示唆しています。そこで私たちは、BES1の下流でどのように幹細胞分化が制御されるのかを明らかにするため、順遺伝学的解析をおこない、*bes1*変異体の表現型を回復する変異体をいくつか単離しました。今後、原因遺伝子の機能解析を進めることで、維管束幹細胞の「永続性」を制御する分子機構にせまっていきます。またBES1ファミリー遺伝子は、維管束発生だけでなく様々な発生過程においても機能することから、VISUALで得られたコンセプトを拡張していくことで、幹細胞制御システムの普遍性についても研究を展開していきます。



多能性幹細胞の維持・再生機構の解明

植物幹細胞の数とゲノム恒常性を維持する制御系の理解



研究代表者

梅田 正明

奈良先端科学技術大学院大学先端科学技術研究科 教授

植物にとって幹細胞を一定数維持し続けることは、永続的な生命力を実現する上で非常に重要である。しかし、幹細胞の不等分裂を厳密に制御し、幹細胞数を一定に保つ仕組みは未だ謎である。シロイヌナズナの根端では、静止中心(QC)のすぐ下に常に一層のコルメラ幹細胞が維持される。この幹細胞が不等分裂を行うと新たな幹細胞と分化したコルメラ細胞(分裂能はもたない)が生まれるので、コルメラ幹細胞の不等分裂の仕組みを知ることは、幹細胞を一定数維持する制御系の理解につながる。我々は、シロイヌナズナに7つ存在するサイクリン依存性キナーゼ阻害因子KRPのうち、ある種のを欠損させると、コルメラ幹細胞の数が増えることを見出した。これらのKRPは幹細胞の不等分裂後に偏った発現様式を示すことから、KRPの発現制御が不等性を生み出す上で重要な鍵を握っていると考えられる。そこで、本研究では幹細胞分裂の際のKRPの発現制御の仕組みを明らかにし、幹細胞を一定数維持するメカニズムを理解する。

幹細胞を維持する上で、そのゲノムを恒常的に保つことも非常に重要である。動植物を問わず、細胞の中では常にゲノム複製に伴うDNA損傷が起きているが、植物は可動性をもたないため、さらに環境ストレスによるDNA損傷も頻繁に生じる。これまでの研究から、シ

ロイヌナズナの根端にDNA損傷を与えると幹細胞が積極的に細胞死を起こす一方、それに接するQC細胞が分裂を活性化させることがわかっていて、これにより新たな幹細胞を作り出し、再生するのである(図1)。QC細胞ではDNA修復系が活性化されているので、おそらくこのメカニズムは幹細胞をQCから再生することにより、幹細胞ゲノムの恒常性を維持するのに役立っていると考えられる。我々は、幹細胞死にはオーキシンシグナルの低下が、またQC細胞の分裂活性化にはブラシノステロイドシグナルの活性化が必要であることを見出している(図1)。オーキシンはクロマチン構造の制御に関与していることも見出していることから、本研究では、クロマチン構造を制御するエピジェネティック修飾の観点から幹細胞死の誘導機構を探っていく。また、幹細胞死とQC細胞の分裂活性化がどのように協調的に制御されているかも、幹細胞の維持機構を理解する上で重要な課題である。この点に関しては、細胞タイプ特異的な発現制御系とライブイメージングを駆使して解析を行っていく。幹細胞特異的な細胞死は茎頂分裂組織でも観察されるので、本研究で明らかになる制御系は植物幹細胞に共通するゲノム恒常性維持機構であると考えている。

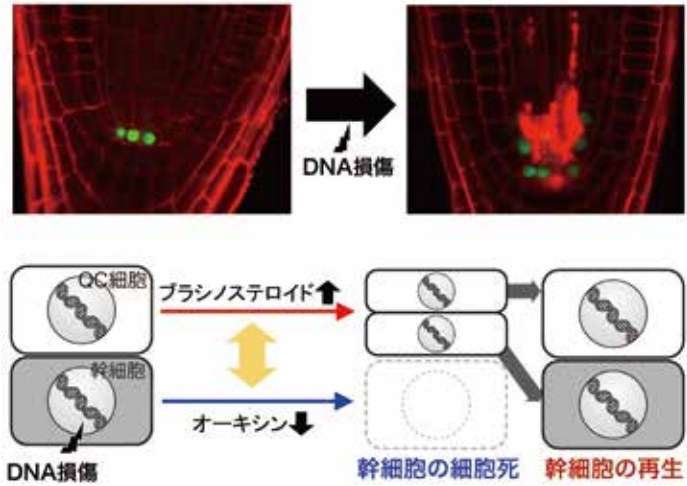


図1 DNA損傷に応答した幹細胞の細胞死とQC細胞の分裂活性化 (上) DNA損傷を与えると幹細胞特異的に細胞死が誘導され、死細胞がPI染色により赤く染まる。緑色はQC細胞マーカーである*pWOX5::GFP*の発現を示す。(下) オーキシンとブラシノステロイドを介した幹細胞再生のモデル図。

A02 幹細胞性維持

多能性幹細胞の維持・再生機構の解明

動物の多能性幹細胞維持のメカニズム



研究分担者
坪内 知美
基礎生物学研究所 准教授

動物の個体発生初期には、体を構成する様々な細胞種に分化する能力(多能性)を持つユニークな細胞群が一過的に出現する。この時期から樹立された胚性幹(ES)細胞は、染色体構造や細胞周期制御など、幾つもの点で他の細胞と異なっており、多能性の維持と密接な関係があると考えられる。一方で、染色体構造や細胞周期制御は遺伝情報の維持機構に中心的役割を担う。私たちは、ES細胞の染色体構造・細胞周期制御・ゲノム恒常性維持機構の連携を紐解くことで、動物多能性幹細胞の遺伝情報が正確に継承されるメカニズムの解明を目指す。

多能性細胞の自己複製

多能性細胞は、他の細胞種と異なり、DNA複製期と分裂期を殆ど休みなく行い短い周期で自己複製している。また、この過程で、他の細胞種とは異なる戦術でゲノム恒常性を維持していることが明らかになりつつある。私たちの研究室では、マウスES細胞をモデルに、このような多能性細胞特異的な自己複製機構とその生物学的意義を明らかにすることを目指している。特に、以前は困難だったES細胞の細胞周期同調法を確立し(Tsubouchi et al., *Cell* 2013)、特異的な細胞周期ステージに着目した解析を可能にした。

ES細胞とDNA複製

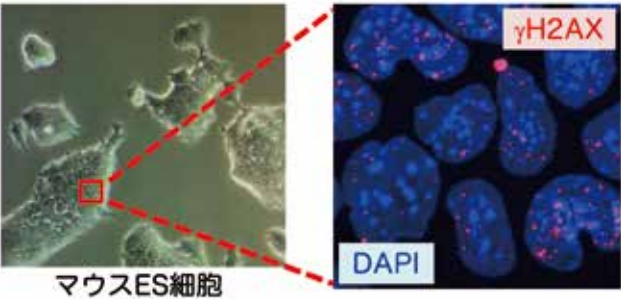
我々の細胞は、絶えず外的、内的DNA損傷要因にさらされている。特に、自己複製に必須なDNA複製の過程ではゲノムが不安定化しやすく、DNA複製が阻害されると、1本鎖DNAの露出や二重鎖切断を引き起こす。細胞には、通常、これらの損傷を保護・修復し、DNA複製を再開する機構が備わっている。

しかし、ES細胞ではDNA複製が阻害されると、簡単に細胞死が引き起こされる。このことから私たちは、1. ES細胞のDNA複製は不安定なのではないか、2. ES細胞は生じた損傷を修復しない(できない)のではないか、という二つの可能性を検討し、

DNA複製期を詳細に解析している。実際に、複製中のES細胞の核内には多数のDNA損傷マーカー (γ H2AX)の局在が観察される(図)。このようなDNA損傷シグナリングは何に起因し、多能性やゲノム恒常性を維持していく上でどのような役割を担っているのか、明らかにしていきたい。

多能性誘導過程におけるDNA複製

ES細胞に線維芽細胞やリンパ細胞などの分化した細胞を融合させると、非ES細胞の核内に多能性が誘導されることが知られている。私たちは、この系を使って、ヒトBリンパ細胞に多能性が誘導される過程を調べてきた(Tsubouchi et al., *Cell* 2013)。この中で、多能性誘導の鍵を握る核内制御が、DNA複製と密接な関係を持つことがわかった。多能性誘導の結果得られるiPS細胞では、DNA複製過程に生じたと思われるゲノム上の傷が見つかる。したがって、多能性誘導過程は、DNA損傷と生存のバランスの上に成り立っていると考えられる。私たちは、細胞融合の系を使って、多能性誘導過程におけるDNA複製の安定性とゲノム恒常性を調べている。このことで多能性細胞特異的な自己複製機構をよりよく理解すると共に効率の良い多能性誘導と、より安全な再生医療への応用 zu 貢献できると考えている。



多能性幹細胞の維持・再生機構の解明

1細胞トランスクリプトームとエピゲノム解析から解明する多能性幹細胞維持のメカニズム



研究分担者
蓑田 亜希子
理化学研究所生命医科学研究センター ユニットリーダー

クロマチン研究をやっています。ポスドク(バークレー・カリフォルニア)のプロジェクトではmodENCODEというENCODEの姉妹プロジェクトに携わっていました。ショウジョウバエのモデルでヒストン修飾やクロマチンたんぱくのChIP-chip/seqを行い、シーケンスの解析も共同研究を通してやりました。

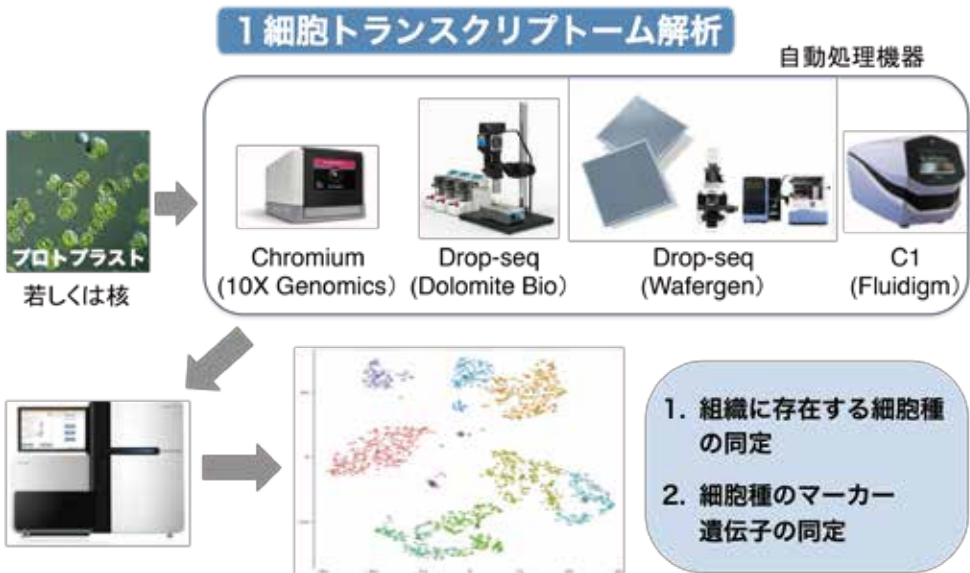
5年前理研に就任してからはエピゲノム技術開発やヒト疾患モデルのクロマチン構造を研究しています。主な技術としてはATAC-seq(オープンクロマチン情報)、ChIP-seq、CAGE(5' RNA-seq)を使い解析しています。最近1細胞トランスクリプトーム解析も始め、とてもパワフルだと実感しています。1細胞トランスクリプトームは主にマウスの組織を用いていますが、どのような細胞種が存在するか同定するのにとても便利です。

梅田班ではエピゲノム解析を行う予定です。主にATAC-seqですが必要であればChIP-seqも行います。

PSAC(Plant Single cell Analysis Center)の1細胞解析施設ではメリステム全体の1細胞トランスクリプトーム解析を行います。シーケンスデータをクラスタリングすることで、幹細胞を含むメリステム全体の細胞種構築を同定します。特に、幹細胞群に複数のサブポピュレーションが存在するかどうかを検討し、それぞれのマーカー遺伝子を同定します。幹細胞マーカー及び幹細胞以外のマーカーを同時にイメージすることで(豊岡グループ)ニッチ細胞の同定も試みます。

具体的には組織の細胞集団から単一プロトプラスト、あるいは単一核の単離、溶解、mRNAのバーコーディングを自動で行う機器を使用しますが、植物細胞ではまだ前例が無いことから複数の機器を検討します。

1細胞エピゲノム解析も可能にしたいと考えています。1細胞ATAC-seqは発表されている方法を確立し、1細胞ChIP-seqはまだ技術開発の余地があるののうちでも試みます。



A02 幹細胞性維持

長寿命樹木にみられる
幹細胞ゲノムの多様性分析

長生きを可能にする仕組み

植物には、何百年・何千年と生き続ける長寿命のものがある。このような長寿命植物では無限に分裂可能な幹細胞が数多く散在するとともに、ゲノムの体細胞間変異が無視できないほど蓄積されていることがこれまで報告されてきた(図1a)。この変異は、新しく形成された組織へ引き継がれながら個体内で長く維持されており、最終的に次世代へ伝達可能である。このゲノム体細胞間変異を、動けない植物が多様な次世代を創出する戦略としてとらえ、実証することが本研究のねらいである。本研究では、近縁でありながら寿命が約2倍異なるシラカンバとダケカンバや、体積世界一の樹木として知られるジャイアントセコイア、東南アジア熱帯林に優占するフタバガキなど多様な植物を対象に、樹形構造の分析、異なる枝組織毎にゲノムDNA配列情報の取得、枝間の遺伝的距離と物理的距離の相関分析を進めることによって、同一個体内に存在するゲノムの体細胞間変異を詳細に定量化し、樹形の発達に伴った変異の蓄積パターンを明らかにする。

平成29年度は、主に寿命が約2倍異なるシラカンバ (*Betula platyphylla*) とダケカンバ (*B. ermanii*) を対象にした分析と、数学モデルの構築および解析を行った。種あたり新規に3個体を伐採し、各枝の長さや年輪情報より齢を推定したところ、シラカンバは平均樹齢70年、ダケカンバは平均樹齢170年であったため、種間比較に絶好のサンプルを準備することができた(図1b)。実証データで今後示される変異の蓄積パターンを説明するために、突然変異率、枝分岐までに必要な細胞分裂数、芽を形成する幹細胞集団サイズをパラメータとした数学モデルを構築し、枝分岐後の経過時間に依存した突然変異数の推移を予測した。得られる実証データと理論予測を照らし合わせることによって、今後は個体内体細胞突然変異の蓄積の背後に存在する規則性と生物の長寿命性の意義を見い出す。

長寿命生物における体細胞突然変異の蓄積は古くから注目されてきた現象であるが、近年はゲノム情報を容易に取得可能になったことから本現象を実証的により定量的に分析できる時代となった。近年の研究によって、長寿命植物では細胞分裂数を低く抑えることにより変異の蓄積を最小化していることが指摘されてきたが(Schmid-Siebert et al. 2017)、本研究課題では細胞分裂数



研究代表者

佐竹 暁子

九州大学大学院理学研究院
教授

研究分担者

陶山 佳久

東北大学大学院農学研究科
准教授

外にも、芽を形成する幹細胞集団サイズや枝分岐の構造などの要因も変異の蓄積過程に大きな影響を及ぼすことを示す。また、幹細胞由来のモジュール構造の発達が寿命にどのような影響を与えるかを、異なる枝間で資源のやりとりをシミュレートする資源輸送モデル (Ohara & Satake 2017) を活用することで明らかにしたい。

参考文献

Schmid-Siebert, E. et al. 2017. Low Number of Fixed Somatic Mutations in a Long-Lived Oak Tree. *Nature Plants* 3: 926–29.

Ohara, T. & Satake, A. (2017) Photosynthetic Entrainment of the Circadian Clock Facilitates Plant Growth under Environmental Fluctuations: Perspectives from an Integrated Model of Phase Oscillator and Phloem Transportation. *Frontiers in Plant Science* 8: 1859.

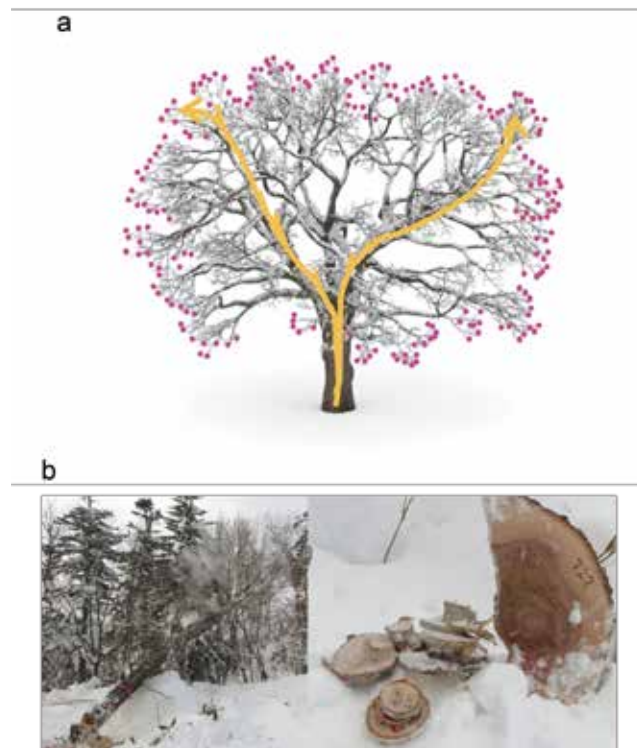


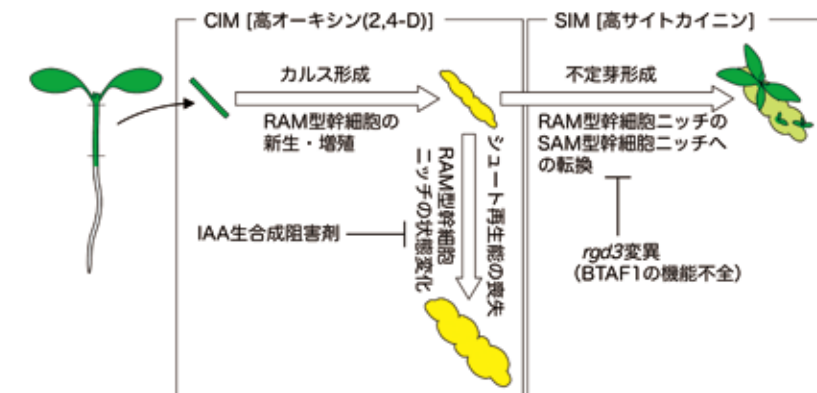
図1: a) 異なる枝で変異が蓄積されていく過程。丸はそれぞれ頂芽を示す。
b) 対象としたダケカンバの伐採の様子。北海道大学雨龍研究林にて。

A01 幹細胞増殖

2段階式シュート再生系における
幹細胞の新生と転換

植物は一般に再生能力が高いと言われます。実際、様々な刺激に応じて個体や器官を再生する現象が、多くの植物で知られています。身近なところでは、園芸や農業でよく行われる栄養繁殖に再生現象が含まれており、挿し木における不定根の形成は根の再生の一例、葉挿しにおける不定芽の形成はシュートの再生の一例です。こうした植物器官の再生では、幹細胞とそれを取り巻く微環境(幹細胞ニッチ)からなる頂端分裂組織の誕生が鍵を握っていると考えられます。

植物の組織培養では、植物ホルモンを操作することで、器官再生を制御できます。シュートを再生させる場合は、オーキシン(とくに有効なのは合成オーキシンの2,4-D)を多く含むカルス誘導培地(CIM)とサイトカイニンを多く含むシュート誘導培地(SIM)で順次組織片を培養する、2段階法が広く用いられています。最近の知見を総合すると、どうやらこの培養系では、まずCIMのオーキシんに反応して根端分裂組織(RAM)型幹細胞ニッチをもつカルスが生じ、これがSIMのサイトカイニンに反応してシュート頂分裂組織(SAM)型幹細胞ニッチに転換し、不定芽のSAMが構築されるようです。すなわち、植物ホルモンに応じたRAM型幹細胞ニッチの新生とSAM型幹細胞ニッチへの転換が、シュート再生を実現していると考えられるわけです。



私たちはこれまで、主にシロイヌナズナの2段階式シュート再生系を用いて、器官再生の研究を行ってきました。その過程で、各種の阻害剤や変異体を用いた解析から、カルスが自ら作り出したオーキシン(内生IAA)は培地に投与した2,4-Dとは異なる作用をもち、シュート再生能を抑えるようにはたらくことや、TATA結合タンパク質関連因子のBTAF1をコードするRGD3がSAMの構築に必須であることなどを見出しています。この内生IAAの効果は、オーキシンはシュート再生能を励起するという固定観念に合わないもので、私たちにとっても意外な発見でした。また、出芽酵母や哺乳類培養細胞でBTAF1が基本転写装置やクロマチン構造の調節に特殊な係わり方をすると推定されていることから、RGD3のSAM構築への関与は、シュート再生に伴う大規模な遺伝子発現変化の新たな仕組みの手掛かりになるものとして注目しています。

これらの結果を幹細胞の観点から捉え直すと、RAM型幹細胞の状態を内生IAAが変化させること、SAM型幹細胞ニッチへの転換にBTAF1依存の遺伝子発現制御が深く関わるのが想定されます。本研究ではこれを踏まえ、内生IAAの作用とBTAF1の機能を糸口に、2段階式シュート再生における幹細胞の動態と制御機構を解き明かすことを目指して、解析を進めています。

A01 幹細胞増殖

植物幹細胞の非対称分裂と細胞周期制御の連関



研究代表者

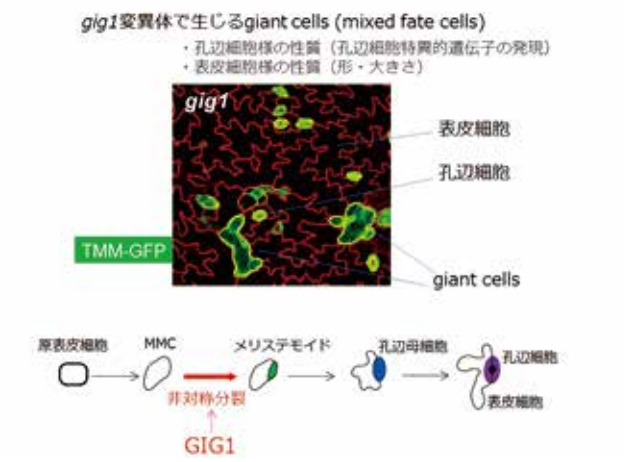
伊藤 正樹

金沢大学理工学領域 教授

幹細胞は非対称分裂をすることにより、分化する娘細胞と分裂を続ける幹細胞自体を生み出しています。非対称分裂による細胞運命の振り分け機構は、ショウジョウバエや哺乳動物のモデル系において詳細に研究されており、親細胞で発現する細胞運命決定因子が、2つの娘細胞に不均等に受け継がれる仕組みが明らかにされています。しかし、細胞運命決定因子NumbやNumbの局在を指令するPar複合体など、動物では種を超えて保存されている因子群が、植物のゲノム中には存在しないことなどから、細胞壁を持ち特有の様式で分裂する植物細胞は、動物において解明された仕組みとは全く異なる独自のメカニズムにより非対称分裂を行っている可能性があります。本研究の狙いは、このような植物細胞の非対称分裂の謎にチャレンジし、ブレイクスルーをもたらすことです。私たちはこれまで、一貫して細胞周期制御に関する研究を続けてきており、その過程で細胞周期因子と非対称分裂の連関を示唆する複数のケースを見出しています。本研究では気孔の発生過程における非対称分裂に焦点をあて、細胞周期制御と分化の関連、さらには細胞運命が姉妹細胞に分配される仕組みにアプローチしようとしています。気孔を取り囲む孔辺細胞の分化は、その前駆細胞であるメリステモイドが非対称分裂を繰り返したのちに引き起こされます。メリステモイドは分裂の度に、メリステモイドの運命を引き継ぐ細胞（メリステモイド自身）と、表皮細胞に分化する娘細胞を生み出します。このような非対称分裂を数回行った後、メリステモイドは最終的に孔辺母細胞、さらに孔辺細胞へと分化します。このような性質を持つことから、メリステモイドは、一過的な幹細胞として捉えることができます。

私たちの研究は、以下の3つの観察を研究の出発点としています。1) シロイヌナズナ*gig1* 変異体では、M期の制御に重要なAPCユビキチンリガーゼの活性制御に欠損を持ち、その結果、孔辺細胞と表皮細胞の両方の性質を合わせ持つ特有の細胞 (mixed-fate cell) が生じます。この細胞は、メリステモイドの非対称分裂において、APC標的タンパク質が細胞運命決定に影響した結果生じたものと考えられます。2) *MUTE*遺伝子は通常、

メリステモイドが非対称分裂を行う際に、メリステモイドの性質を引き継ぐ娘細胞にだけ発現します。しかし、*GIG1* 過剰発現体では、この遺伝子が両方の娘細胞で等しく発現してしまい、孔辺細胞の形成にも特徴的な異常を生じることが分かっています。3) *G1* /*S*期遺伝子の転写制御に重要な*E2F*を完全に欠失した変異体では、メリステモイドの非対称分裂の回数が、野性が頼りも顕著に増加するというこれまでに報告のない表現型を示します。つまり*E2F*は単に細胞分裂の制御を行うだけではなく、幹細胞としての性質に影響している可能性があります。本研究では、これまでに培ってきた細胞周期研究のノウハウやツールを駆使して、これらの事象を丹念に研究することにより、非対称分裂による運命決定の仕組みにアプローチしていきます。



図：シロイヌナズナ*gig1*変異体の葉の表皮細胞の様子
葉の表皮では、ジグソーパズル型の表皮細胞と気孔を取り囲む孔辺細胞が分化します。孔辺細胞やその前駆細胞では、TMMなどの特定の遺伝子を発現することがわかっています。*gig1* 変異体において特徴的に生じるgiant cellは、形や大きさは表皮細胞に似ていますが、孔辺細胞と同様にTMMを発現することなどから、表皮細胞と孔辺細胞の両方の性質を併せ持った細胞 (mixed-fate cell) であると考えられます。*GIG1* は、メリステモイド (あるいはメリステモイド母細胞) の非対称分裂において、表皮細胞と孔辺細胞の運命を正しく振り分ける仕組みに関連していると考えられます。

気孔幹細胞の極性形成と非対称分裂の仕組みの解明

陸上植物のからだは、さまざまな機能をはたす多種多様な細胞から成り立っています。このような細胞の多様性を生み出す仕組みの1つが「非対称分裂」であり、多細胞生物の発生を支える基本的なシステムと言えます。本研究では、気孔幹細胞の非対称分裂の仕組みを追求することで、植物幹細胞の基盤原理の理解に迫りたいと考えています。

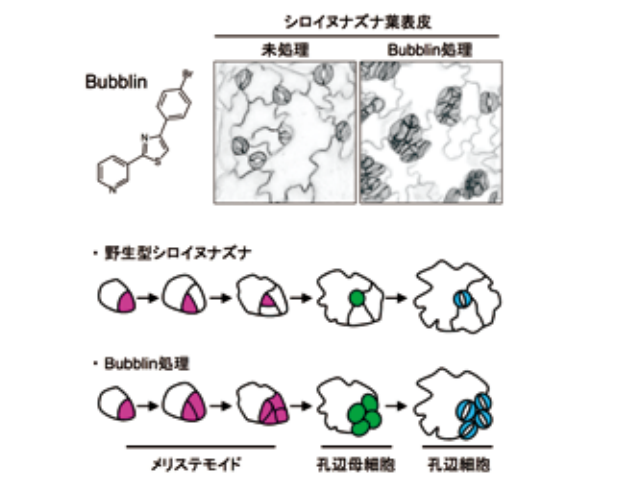
気孔は葉の発生にともなって、未分化な原表皮細胞から複数のステップを経て形成されます。この過程において、気孔前駆細胞であるメリステモイド母細胞が非対称分裂を行い、小さいメリステモイドと大きい娘細胞が形成されます。大きい娘細胞は孔辺細胞への分化能を消失しますが、メリステモイドはさらに1-2回の非対称分裂を行い、その後孔辺細胞すなわち気孔へと分化します。このためメリステモイドやその母細胞は気孔細胞系列における幹細胞と捉えることができます。

最近、私たちは気孔幹細胞メリステモイドの非対称分裂をかく乱する低分子化合物Bubblinを同定しました(1)。シロイヌナズナの芽生えにBubblinを処理すると、メリステモイドの極性形成が阻害され、分裂で生じた2つの娘細胞がともにメリステモイドとなり (すなわち対称分裂となる)、最終的に気孔クラスターが形成されます。Bubblinの作用機序を解明するため、本研究ではまずその標的因子の同定を目指しています。標的因子の同定には、分子遺伝学的手法と生化学的手法の2つのアプローチから迫っています。分子遺伝学的手法では、Bubblinに対する感受性の異なる2種類のシロイヌナズナ野生型系統を用い、遺伝子マッピングおよび次世代シーケンサー解析によりBubblin感受性の違いを生みだす責任遺伝子の同定を行っています。一方、生化学的手

法では、これまでに判明している構造活性相関を参考にして、アミノ基など修飾可能な官能基を導入したBubblin誘導体を合成し、ビオチン化や蛍光標識することで標的因子の同定やその細胞内分布を明らかにしようとしています。

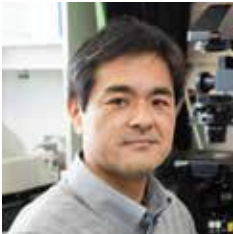
非対称分裂は性質の異なる2つの細胞を生み出し、多細胞生物には無くてはならないシステムです。しかし、動物とは独立に多細胞化した植物では、非対称分裂の仕組みに不明な点が多く残されています。本研究で得られる成果は、気孔幹細胞の理解の解明に留まらず、植物の非対称分裂の仕組みや、ひいては多細胞生物全体の普遍性と多様性の理解につながると確信しています。

参考文献
(1) Y. Sakai, S. S. Sugano, T. Kawase, M. Shirakawa, Y. Imai, Y. Kawamoto, H. Sugiyama, T. Nakagawa, I. Hara-Nishimura and T. Shimada, **Development** (2017) 144, 499-506.



A01 幹細胞増殖

オーキシンによる多能性幹細胞形成機構の解明



研究代表者
西浜 竜一
京都大学大学院生命科学研究所 准教授

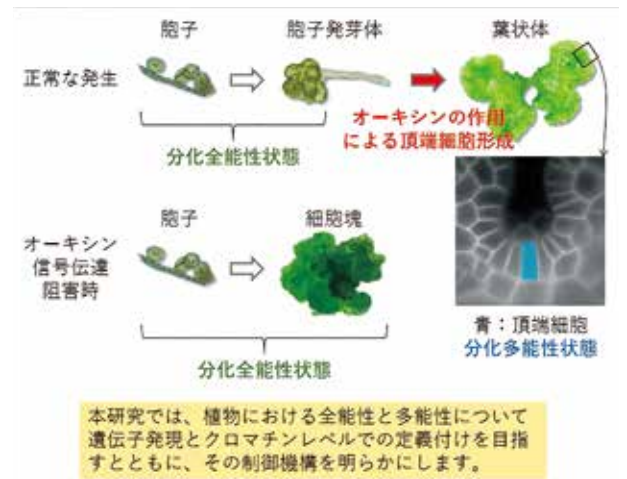
基部陸上植物であるコケ植物は、減数分裂で生じた胞子が発芽すると、細胞分裂を開始し、多細胞の植物体へと発生していきます。コケ植物苔類に属するゼニゴケは、非対称分裂を伴う発芽すると、小さい細胞は仮根へと分化しますが、大きい細胞はしばらくは無秩序な細胞分裂を行います（胞子発芽体期）。ある時点で1細胞が選ばれて、頂端細胞と呼ばれる多能性をもった幹細胞が生じると、頂端細胞を起点とした頂端成長と呼ばれる発生様式に切り替わり、3次元的な体軸をもった葉状体への形態形成が始まります。つまり、胞子発芽体の細胞はゼニゴケの全細胞種を生み出せる分化全能性状態にあり、頂端細胞は胞子発芽体細胞以外を生み出す分化多能性状態にあると捉えられます。我々は、植物ホルモン・オーキシンの信号伝達を阻害すると、胞子発芽体細胞はいつまでも無秩序な細胞分裂を繰り返すことを見出しました。このことからオーキシン信号伝達が頂端成長への発生様式の切り替えに必須であり、オーキシンが作用することで多能性幹細胞の形成が起こると考えられます。被子植物においても胚発生の過程で新規に多能性幹細胞を形成し、オーキシンがその制御に関わることが示唆されています。その具体的な仕組みについては盛んに研究されていますが、まだ十分にはわかっていません。そこで本研究では、オーキシンによる多能性幹細胞の形成機構を明らかにすることを目的としています。

まず、遺伝学的にオーキシン信号伝達を阻害することで分化全能性状態に留まっている均一な細胞群を得られるというゼニゴケの利点を活かして、このような細胞の発現プロファイル、およびオープンクロマチン領域やヒストン修飾などのエピジェネティック情報を調べることで、分化全能性状態にある細胞の特徴づけを行います。さらに、一斉にオーキシン応答を誘導して同様の情報を調べることで、多能性幹細胞に変化する仕組みを明らかにします。また、オーキシン低感受性変異体の探索により、拡大した幹細胞領域をもつ変異体や、細胞塊状になる変異体が得られ、オーキシ

ン応答性と幹細胞性の相関がここでも示唆されました。これらの変異体についても上記の特徴づけを行うとともに、責任遺伝子が幹細胞制御にどのような機能を果たすのか解析します。

加えて、オーキシン応答に関わる転写因子ARFが多能性幹細胞の形成や制御にどのように働くのかについて調べます。ゼニゴケに1分子種ずつ存在する転写活性化型ARFと抑制型ARFが機能的に拮抗する可能性について、遺伝学的に解析するとともに、それぞれ単独、あるいは2者複合体が結合するゲノム領域を同定し、拮抗性を検証します。さらにこれらのARFの幹細胞領域における発現部位を詳細に解析します。オーキシン応答制御に関わることが示唆されている低分子ペプチドEPFL-受容体ER経路による幹細胞制御の可能性についても検証していきます。

本研究により、植物における全能性と多能性について、遺伝子発現とクロマチンレベルでの定義付けを目指します。陸上植物に保存された幹細胞形成原理が明らかになると期待されます。



細胞壁が制御する幹細胞の運命決定機構の解明



研究代表者
榊原 恵子
立教大学理学部 准教授

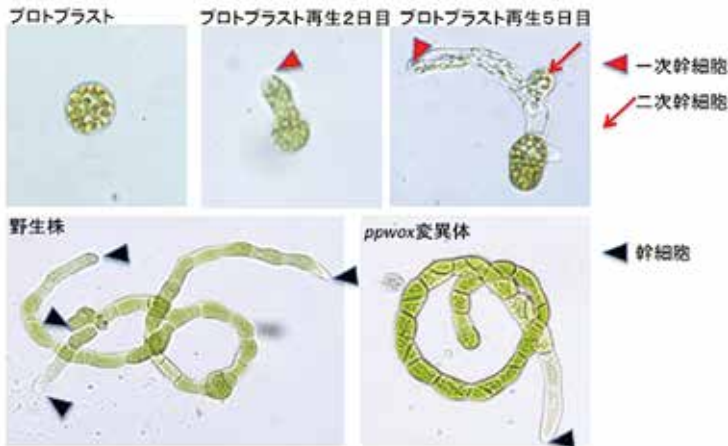
植物の器官分化や幹細胞形成・維持に細胞壁の力学的性質の制御の重要性が認められるようになってきました (Reinhardt et al., *Plant Cell* 10: 1427-1437 1998; Peaucelle et al. *Curr. Biol.* 18(24)2008: 1943-1948; Peaucelle et al. *Curr. Biol.* 21(20):1720-1726 2011) が、その仕組みはまだよくわかっていません。

再生能力の高いヒメツリガネゴケではプロトプラストを単離すると2～3日のうちに不等分裂して、小さい方の娘細胞が幹細胞（図の一次幹細胞）となり、再生体を作ります。もうしばらくすると、一度非幹細胞へと分化した細胞が二次幹細胞へと分化することで枝分かれします（図の二次幹細胞）。私たちはプロトプラスト再生過程で、二次幹細胞のできない*ppwox*変異体を単離しました(Sakakibara et al., *Development* 141:1660-1670 2014)。野生株と*ppwox*変異体との比較トランスクリプトーム解析によって、細胞壁成分の調節に関わると予想される遺伝子の発現が変動していたことから、二次幹細胞形成には細胞壁成分の調節が重要なのではないかという仮説を立てています。プロトプラスト再生過程での細胞壁成分の微量定量解析（連携研究者：小竹 敬久）と、1細胞レベルでのトランスクリプター

ム解析（連携研究者：久保 稔、西山 智明）によって、この細胞壁の調節による新規幹細胞形成機構を明らかにしていきます。

新しいコケ植物モデル系確立の取り組み

コケ植物は陸上植物の進化の過程で最初に分岐した一群です。コケ植物と後に分岐した小葉類、シダ類、裸子植物及び被子植物を含む維管束植物を比較することで、陸上植物の初期進化の道筋を探ることができます。近年、コケ植物のモデルであるゼニゴケとヒメツリガネゴケを用いた進化研究成果が続々と報告されています(Higo et al., *Nature Communications* 9: Article number 5283 2018)。他にも魅力的なコケ植物の研究材料はたくさんあります。私たちの研究室では調べたい形質に応じて、コケ植物の中で最初に分岐し胞子体に無限成長メリステムをもつツノゴケ類 (*Anthoceros agrestis* 和名未定)、仮根がなく地上茎と地下茎をもつ茎葉性タイ類のコマチゴケ、AM菌類との共生が見られるフタバネゼニゴケなど、新しいコケ植物を使った研究にも取り組んでいます。興味のある方はぜひお声がけ下さい。



A01 幹細胞増殖

転写因子によるヒストン修飾制御を介した幹細胞新生の分子機構



研究代表者
石川 雅樹
基礎生物学研究所 助教

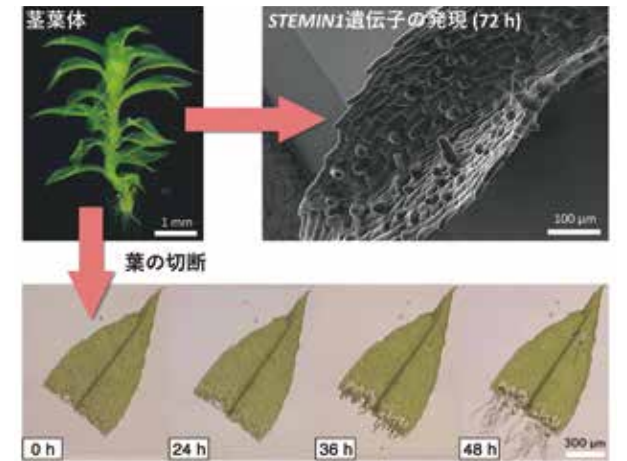
陸上植物は、環境に応答して容易に分化細胞から幹細胞を新生させることができます。例えば被子植物の場合、組織を切り離して植物ホルモン存在下で培養すると、一部の分化細胞が細胞分裂を再開してカルスを形成し、シュートや根を再生させることができます。この過程において、一部の細胞が幹細胞へと変化します。ところが分化細胞は、ヒストンメチル化などのクロマチン修飾により、細胞固有の分化状態を保っているため、幹細胞に変化させるためには、分化細胞のクロマチン修飾を変化させなければなりません。しかしながら、被子植物の幹細胞は増殖中の一部の細胞から生じるため、幹細胞に変化する細胞の特定が難しく、その分子機構は明らかになっていません。

コケ植物のヒメツリガネゴケは、茎葉体（図左上）から葉を切り離すと、切断面に接した葉細胞がカルスを経ずに原系体幹細胞へと変化し、原系体を形成します（図下）。これまでに私たちは、この実験系を用いて、葉を切断せずに茎葉体に発現させるだけで葉細胞を幹細胞に変えることができる *STEM CELL-INDUCING FACTOR 1 (STEMIN1)* 遺伝子を発見しました（図右上：*STEMIN1*を発現した葉を走査型電子顕微鏡で撮影）。*STEMIN1* 遺伝子は、AP2/ERF型転写因子をコードしており、幹細胞に変化する葉細胞で発現して細胞周期制御遺伝子や細胞壁関連遺伝子などの幹細胞化に必要な遺伝子を一括して制御します。また、*STEMIN1* の直接標的遺伝子の多くは、転写抑制に機能する27番目のリジンがトリメチル化されたヒストンH3（H3K27me3）が局在していますが、*STEMIN1* 誘導後、細胞分裂前にH3K27me3修飾レベルが低下し発現が上昇することが分かりました。一方、*STEMIN1* 標的遺伝子以外で発現が上昇する遺伝子では、そのような変化がほとんど見られませんでした。

H3K27me3修飾は、様々な生物において細胞の運命決定に主要な役割を果たしています。動物の多能性幹細胞では、分化関

連遺伝子がH3K27me3修飾を受けて遺伝子発現が抑制されており、分化開始時にその修飾レベルが低下することで、遺伝子発現が起こり細胞が分化してきます。植物でも、H3K27me3修飾を触媒するポリコームタンパク質を欠失させると、分化状態の保持や発生プログラムの抑制が解除されます。従って、分化細胞を幹細胞に変えるには、特定の遺伝子領域でのH3K27me3修飾を変化させることが一つの鍵になると考えられます。

そこで私たちの研究グループでは、ヒメツリガネゴケの *STEMIN1* 発現による幹細胞誘導に着目し、*STEMIN1* がどのような因子や経路を活性化して *STEMIN1* 標的遺伝子のH3K27me3の脱メチル化を誘導するのか、その分子機構の解明を目指します。*STEMIN1* ホモログは被子植物にも広く保存されているので、本研究により、植物全体の幹細胞新生におけるクロマチン修飾変化を制御する分子基盤の理解に繋がることが期待されます。



非生物ストレスによる幹細胞新生の分子メカニズム



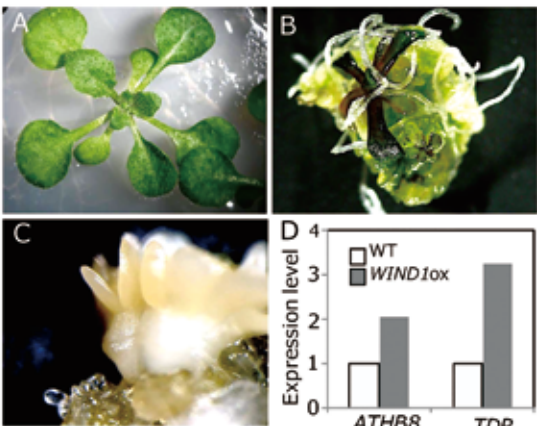
研究代表者
岩瀬 哲
理化学研究所 環境資源科学研究センター 研究員

1つの細胞が、体を構成するすべての細胞に変化できる潜在能力を分化全能性といいます。私たちヒトでは受精卵がその能力を持っていますが、個体発生で細胞の分裂と分化が進むにつれて個々の細胞の分化全能性は失われていきます。ところが、植物では一度分化した1つの細胞でも分化全能性を発揮できることが1950年代後半～1970年代前半の種々の実験から証明されています。例えば、単離した1つの葉肉細胞を脱分化させ、組織培養条件下で多能性を有した細胞塊（カルス）を誘導後、幹細胞を新生させることで植物個体全体を再生できます。この植物の高い再生能力は、農林業・園芸・医薬分野で優良株の大量生産や育種、有用物質生産等に利用され、私たちの暮らしを豊かにしてきましたが、どのような機構で再び分化全能性を発揮するのか、脱分化した細胞がどうやって幹細胞を新生するのかなど、分子レベルでは分かっていないことが沢山あります。私は、それらの謎を解き明かしていきたいと思っています。

植物の再生現象は自然界でもよくみられますが、他の生物の再生現象と同様に、傷ストレスが引き金となります。さらに植物では傷以外の非生物ストレス、例えば浸透圧や熱、重金属などのストレス処理でも幹細胞新生を促せることが報告されています。私は共同研究者とともに、傷ストレスによって傷口で発現し、カルス形成やその後の幹細胞新生を促進するスイッチタンパク質（WIND転写因子）の遺伝子をこれまでの研究から見つけています。また、そのような脱分化関連遺伝子の発現を通常の植物の発生・成長段階では抑える機構があることを明らかにしています。本新学術領域での研究では、これまで注目してきた傷ストレスに加え、その他の非生物ストレスにも着目し、特にスイッチタンパク質の働きによって幹細胞がどのように新生するのか、またそれらの遺伝子発現を抑える機構がストレスによってどのように打破されるのかについて明らかにしていきます。

WIND転写因子(WIND1~WIND4)の遺伝子を過剰発現させたシロイヌナズナでは、組織培養で通常必要とする傷ストレス処理や植物ホルモン処理をしなくても、種々の組織・細胞がカルス化します。さらに、*WIND1* 誘導で生じたカルスからは、不定芽、不定根をはじめ、不定胚の再生が観察されることから（図）、*WIND1* によって茎頂、根端、維管束幹細胞の形成や維持に関与する遺伝子が発現誘導され、

幹細胞新生を促進する分子経路の存在が予想されます。そこで、*WIND1* に制御される遺伝子を特定するために、*WIND1* 遺伝子の発現を人為的に誘導できる植物体や、*WIND1* の働きを抑えた植物体を用いて、ストレス条件下における遺伝子発現の変化を経時的・網羅的に調べるができるRNA-seq解析を行っています。また、*WIND1* が直接的にターゲット遺伝子の領域に結合するのかを網羅的に調べるためにChIP-seq解析を進めています。これらの手法によって選抜された遺伝子の機能促進植物体や抑制植物体を用いて、種々のストレス条件におけるカルス化や再生能を評価します。これにより、ストレス→*WIND1*→下流遺伝子→幹細胞新生の分子経路を明らかにすることができます。この他、種々の非生物ストレスや、ストレスによって誘導される因子が、どのようにDNAを巻きつけるヒストンタンパク質の化学修飾を変化させ（エピゲノム変化）、幹細胞新生に関与する遺伝子発現に影響を与えるのかについてChIP-seq解析等を用いて調べていきます。これらの解析の成果は、ストレスに応答して多能性を獲得するための階層的な分子機構解明という基礎科学的に重要な知見をもたらすだけでなく、植物の再生工学等、応用科学にも有益で大きなインパクトを与えられると期待しています。



図：WIND1の過剰発現(WIND1ox) 植物では様々な幹細胞新生とマーカー遺伝子の発現が見られる。
A:シロイヌナズナ野生株(WT). B:茎葉と根を再生しているWIND1oxカルス. C:不定胚を再生しているWIND1ox 植物. D: WIND1ox カルスでの維管束幹細胞マーカーの発現(WT=1)

A 01 幹細胞増殖

寄生植物の寄生器官をつくる
幹細胞の運命制御機構

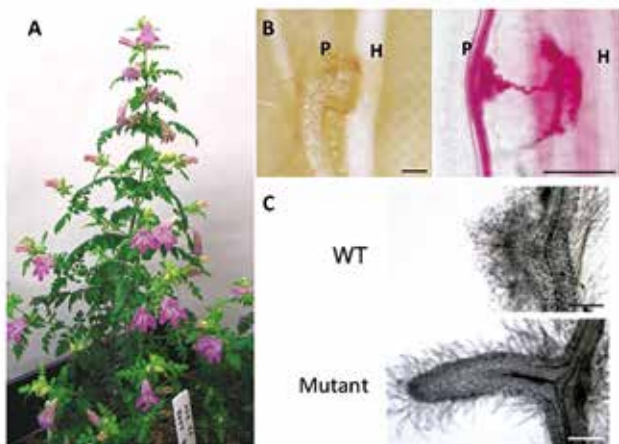
研究代表者

吉田 聡子

奈良先端科学技術大学院大学 特任准教授

寄生植物、と聞いて何が思い浮かぶでしょうか？冬に葉を落としたケヤキや桜の木の上にある緑のボールのようなヤドリギや、生花でも用いられるススキの根元のナンバンキセル、世界一大きな（単体の）花で有名なラフレシアも寄生植物です。寄生植物とは、他の植物の中に入りこみ栄養をもらって暮らす植物のことです。寄生植物の一番大きな特徴は、「吸器」と呼ばれる寄生器官を作ることです。吸器とは、根や茎の組織が変化したもので、寄生される側の植物（宿主植物といいます）を認識して発達し、宿主へ付着、そして宿主植物の組織の中へ侵入し、宿主と維管束をつなげて水や栄養分を得ることができるような器官です。私たちの研究グループでは、ハマウツボ科の寄生植物コシオガマを使って、この吸器がどうやって発達し、宿主の中へ侵入できるようになるのかを研究しています。

コシオガマは、寄生してもしなくても生きていくことができる条件的寄生植物で、宿主植物が近くにあるときだけ、自身の根の側方に吸器を形成します。吸器の誘導には、宿主の細胞壁の構成成分または分解産物であるキノンやフェノール酸がシグナルとして働くことが知られています。吸器誘導のシグナルを受けると根の細胞が再び分裂を開始し吸器の形成が始まります。吸器の先端部には細胞分裂が活発な細胞層があり、この細胞が分裂を続けることで吸器が伸長し、宿主の根に到達することができます。



その上、この先端の細胞層は宿主根に到達するとその形と役割を変化させます。それまで小さい分裂細胞であった吸器先端の細胞は、細長い形状を取る侵入細胞に変わり、この細胞は宿主の組織をこじ開けて中に入っていくことができるようになります。私たちは、この吸器の先端の細胞層に吸器が伸び続けるかどうかを決定し、分裂細胞から侵入細胞への変化を制御する「吸器幹細胞」があると考えています。

では、吸器幹細胞はどうやって吸器先端細胞の分裂や侵入細胞への変化を制御しているのでしょうか？私たちはその疑問を解くために、コシオガマの変異体を単離しました。その変異体では、吸器は作れるのですが、宿主が近傍に存在しないのに、先端細胞の分裂を止めることができません。さらに、宿主がいる場合には、宿主に到達しても侵入細胞を作ることができず、宿主の根に入ることができません。つまり、宿主植物が近くにいるかどうかを感知して、吸器先端の細胞の分裂や侵入細胞へ変化しをコントロールする遺伝子が壊れていると考えられます。私たちは、この変異体を解析することで、寄生植物がどのように宿主植物を認識し、吸器の細胞運命を繊細に制御しているのか、そしてどのように宿主から栄養を奪うことができるようになったのかを解明します。

A 02 幹細胞性維持

コケ植物から解き明かす植物幹細胞に
特有の動作原理

研究代表者

藤田 知道

北海道大学大学院理学研究院 教授

幹細胞は自己複製するとともにより分化した細胞を生み出します。動物でも植物でもこれは同じです。幹細胞が性質の異なる2つの細胞に分かれる過程を不等分裂あるいは非対称分裂と呼びます。植物では孔辺細胞や分裂組織の幹細胞などに着目し、不等分裂に関わる因子がいくつか明らかとなりました。しかし植物幹細胞における非対称性の形成（極性形成）や不等分裂の分子機構、あるいはこれらの制御が動物幹細胞と比べてどの程度違うのか、またそれは何故なのかなどまだ多くのことが現在でもよくわかっていません。

私たちはモデルコケ植物ヒメツリガネゴケの原系体の頂端幹細胞に着目し、頂端幹細胞が極性を形成し、不等分裂するしくみを研究し、動植物の幹細胞の生まれや振る舞いの共通点や相違点の理解を目指します。

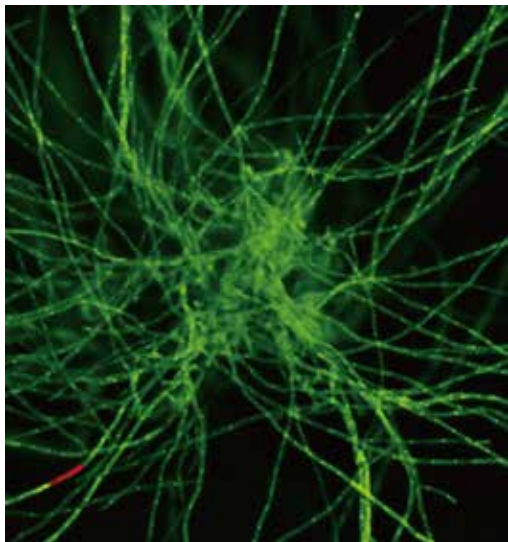
ヒメツリガネゴケ原系体の頂端幹細胞は細胞が露出しており生きたままで容易にその挙動が観察できます。さらに頂端幹細胞が乾燥などの環境ストレスに曝されると不等分裂なくなり、等分裂によりどちらの娘細胞もストレス耐性細胞(Brood cell)になるという興味深い現象を見出しました。どちらのストレス耐性細胞も等分裂を繰り返しますが、やがてストレスがない環境になると、ストレス耐性細胞は再び極性を形成し頂端幹細胞ができ、不等分裂により増殖を再開します。このようにヒメツリガネゴケの幹細胞は周囲の環境変化に応じて細胞分裂の仕方を切り替え、増殖を続けています。

植物幹細胞が周囲の環境変化をどのように感知し、その情報をどのように細胞内に伝え、その分裂様式や細胞運命をどのようなしくみで変化させるのかはまだよくわかっていません。そこでこの分裂様式の切り替えに関わり、とりわけ液胞や細胞壁（どちらも植物細胞には存在し動物細胞には存在しません）の制御に重要な働きを持つと考えている2種類のタンパク質に着目し、それらの機能を調べることでこれらの制御機構を明らかにしていきます。

また幹細胞の運命制御には細胞同士のコミュニケーションの制御が重要です。動物では細胞間コミュニケーションはギャップ結合などが担う一方、植物では全く構造の異なる原形質連絡（プラスモデス

マータ）が重要な働きをしています。コケ植物の原系体でも頂端幹細胞の破壊により細胞間コミュニケーションが遮断されると、隣の非幹細胞が幹細胞化することが知られています。しかし原形質連絡そのものを制御する因子やそのような制御に至るまでのシグナル伝達系はまだよくわかっておらず、その分子制御機構の大部分は謎のままです。

私たちはヒメツリガネゴケの原系体が、やはり細胞間コミュニケーションの研究に優れた実験系となることに気づき、光変換型蛍光タンパク質を組み込み高分子移動が可視化できるヒメツリガネゴケ株を開発しました。この株を用いることで細胞間コミュニケーションの変化を生きたまま、かつ定量的に捉えることが可能です。そこでこの実験系を用い、原形質連絡による細胞間コミュニケーションがどのように細胞の位置情報を制御し、幹細胞の運命制御に関わるのかの解明を目指しています。



光変換型緑色蛍光タンパク質を発現しているヒメツリガネゴケ原系体(Kitagawa and Fujita, 2013)。丸い小さな緑のドットは核の部分であり、光変換により赤色の蛍光を発する1細胞が左下に見られる。

A02 幹細胞性維持

植物幹細胞におけるミトコンドリア超融合とゲノム増幅仮説の検証



研究代表者

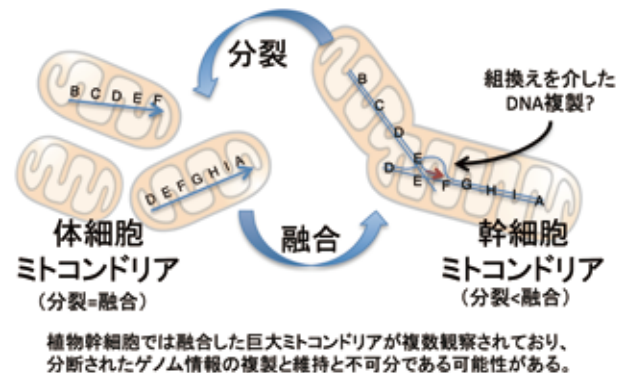
有村 慎一

東京大学大学院農学生命科学研究科 准教授

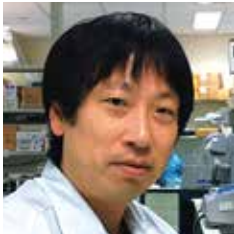
植物の茎頂分裂組織（幹細胞）や、体細胞の脱分化再生（幹細胞化）過程において、融合巨大ミトコンドリアが存在/出現することが複数報告されています。一方、体細胞では小型粒状のミトコンドリアが数百個存在し、その各々はミトコンドリアゲノムを一部しか持たないことも知られています（平均するとゲノムの1/3以下のDNA量、中にはDNAを一切持たないものも多い）。このようにゲノム情報の一部しかもっていないミトコンドリアは、分裂と融合を繰り返すことで、たりないゲノム情報を共有相補して機能すると考えられています。他方で、幹細胞では植物ミトコンドリアゲノムは数百倍に複製増殖され超多倍数体状態を形成し、その後連続する細胞分裂時には分配するに任せることが報告されています。これらの知見は複数の植物種を対象とした個別研究によるものですが、植物幹細胞の共通する特徴として、「ミトコンドリアの融合巨大化」と「ミトコンドリアゲノムの超多倍数体化」が起こっている可能性が考えられます。また、体細胞が脱分化再生・幹細胞化する途上では、各ミトコンドリアに分断保持された断片DNAから、ミトコンドリアゲノム全体をきちんと増殖・複製する必要があり、ミトコンドリアが融合し「巨大ミトコンドリア」を形成することは、分断された線状DNA断片を出会わせゲノム全長を増殖維持する為に必要である可能性が考えられます。本申請研究では、多数種の植物研究・文献をつなぎ合わせてできたこの仮説について、主にシロイヌナズナ・ゼニゴケを用いて系統的・統一的にこれらの現象とその作動順序を検証・確認することを目的の一つとします。そして、申請者がこれまで作製したミトコンドリア分裂突然変異体や分裂促進形質転換体を材料として同様の解析をすることで、幹細胞におけるミトコンドリア巨大化とゲノム増幅状態の生理的意義を解析し検討します。また、このミトコンドリア形態変化過程でのミトコンドリア分裂因子DRP3,ELM1の挙動解析を行うことで、幹細胞/体細胞間ミトコンドリア形態変化過

程におけるミトコンドリア分裂・融合の分子制御機構の一旦を明らかにしていきます。

また、植物ミトコンドリアゲノムは未だに形質転換が不可能です。我々は最近、植物ミトコンドリアゲノムの編集技術（標的遺伝子破壊）に成功しました。この技術の効率化改良をめざし、植物幹細胞でのミトコンドリアゲノムの切断破壊・修復後変化について、この領域の研究者達の協力を得て進展させています。1細胞内に50コピー以上ある破壊標的を効率的に破壊し、また未改変のゲノムや複数の修復改変ゲノム間の混在（ヘテロプラスミー状態）からホモプラスミー状態への変化等、小数の幹細胞においてこの過程を引き起こすことは、安定した植物ミトコンドリアゲノム改変技術確立の上で鍵となる要素の1つであります。前段の研究とともに、これらの研究を通して、植物幹細胞の特徴や制御を、ミトコンドリアを中心とした細胞生物学的視点から明らかにし、また、領域からの知見とご協力からミトコンドリアゲノム改変技術改良につなげ、本領域の研究進展に貢献していきたいと考えています。



植物幹細胞研究を加速させる植物ホルモンの高分解能検出～蛍光タンパク質を利用したセンサー開発～



研究代表者

北口 哲也

東京工業大学 准教授

植物ホルモンは、幹細胞の増殖、維持、分化など植物の成長のあらゆる場面で重要な働きをしており、時空間分解能高く検出できるセンサーの開発が強く望まれています。現在使用されている植物ホルモンセンサーは、蛍光タンパク質の発現誘導を検出するレポーター型や、蛍光タンパク質融合タンパク質の分解を検出するテグロン型が主流であり、時空間分解能が高い検出にはあまり適していません。そこで私たちのグループでは植物ホルモんに応答して、素早く蛍光輝度変化を起こすセンサーを開発することを目指します。特に、植物幹細胞における植物ホルモンの濃度分布を時空間分解能高く検出することができれば、植物発生学を飛躍的に加速させることができ、この新学術研究領域はもちろんのこと、植物生理学全体を発展させることができると考えています。

私たちのグループはこれまで蛍光タンパク質を基盤としたセンサーの開発に成功しています。これらのセンサーは、cAMP、cGMP、ATPの濃度変化に応答して、蛍光輝度が変化する遺伝子コード型のセンサーです。それぞれcAMP、cGMP、ATPに結合するタンパク質を蛍光タンパク質と巧みに融合し、センサーとして機能するように設計しています。リンカー領域（結合タンパク質と蛍光タンパク質との間

の領域）のアミノ酸の長さや配列を最適化する手法により、輝度変化率の大きいセンサーをスクリーニングすることができることから、さまざまなセンサー開発に応用できる技術です。さらに、蛍光タンパク質と抗体を融合させるFlashbody技術も利用します。この技術も私たちのグループが開発した技術で、結合タンパク質を抗体に変更することで、検出分子の分子認識能を拡張させるものです。Flashbodyは抗体の分子認識能を用いるため幅広い植物ホルモんに適用できます。開発予定のセンサーは遺伝子コード型センサーであることから植物個体への導入が容易で、植物ホルモンの動態を時空間分解能高く検出することが期待できます。

着目している植物ホルモンはジベレリン、サイトカイニン、オーキシンです。ジベレリンセンサーとオーキシンセンサーは公募班の伊藤グループと、サイトカイニンセンサーは榊原グループと協力しあって構築していく予定です。また、新たな植物ホルモンセンサーも領域内の研究者と開発していきたいと考えています。最終的には、センサーを発現するトランスジェニックシロイヌナズナを作製し、茎頂や根端の幹細胞におけるジベレリン、サイトカイニン、オーキシンなどの植物ホルモンの時空間動態を検出します。

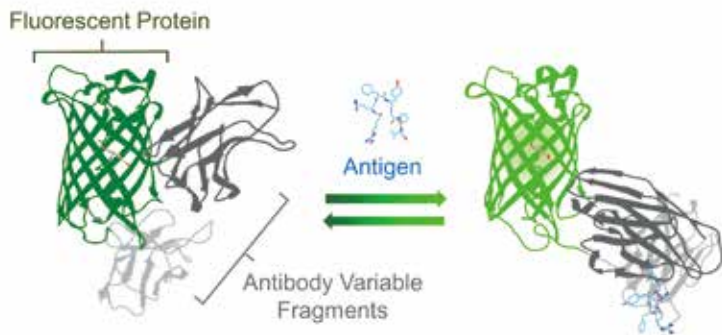
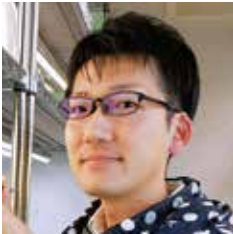


図: Flashbodyの模式図 (Wongso et al., *Anal Chem* 2017)

A02 幹細胞性維持

受精・胚発生過程における植物幹細胞の新生と維持の機構解明



研究代表者

武内 秀憲

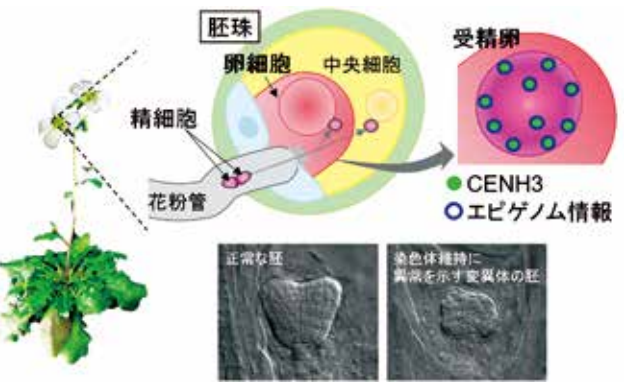
名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所 特任助教

被子植物の受精は、将来種子となる雌しべの胚珠の中で行われます。胚珠の中にある卵細胞は雄の精細胞と融合（受精）することで受精卵となり、次世代個体の全ての細胞の元となる胚を形成していきます。この受精・胚発生は、正常な種子の発達ひいては次世代個体へと命を繋げるために重要な過程です。高度に分化した卵細胞は受精によりリセットされ、受精卵から初期胚へと動的に性質を変えつつ分裂・分化を進めていきます。このような受精時にプログラムされた細胞特性の変化は、被子植物のみならず有性生殖を行う動植物に共通して見られるものです。このことから、根源的な幹細胞とも言える受精卵・初期胚を特徴付ける仕組みを調べることは、幹細胞性の確立・維持の普遍原理の解明にもつながると考えられます。

私たちは、被子植物の受精・胚発生の過程において遺伝情報の伝達と発現を担う染色体がどのように維持され、活性化されているかに興味をもっています。特に、染色体維持装置形成の中核となるヒストンバリエントCENH3の新規積み込みの仕組みに注目して研究しています。CENH3（CENP-Aとも呼ばれる）は染色体のセントロメア領域を特異的にマークするヒストンH3バリエントで、細胞分裂時の染色体維持に必須の因子です。興味深いことに、CENH3は卵細胞では検出されず、受精後にセントロメア領域に新規に積み込まれることが観察されています（図）。また、基本的には全ての真核生物においてCENH3様のヒストンが動原体形成の中核をなすという共通の機能を担っている一方で、そのアミノ酸配列は種間で大きく変化しています。以上の背景のもと、私たちは「1. 受精卵におけるCENH3の新規積み込みとそれを制御し得るエピゲノム動態の制御機構の解明」、「2. 植物では未知のCENH3積み込みを担うヒストンシャペロンの同定と種特異的なCENH3認識機構の解明」の2つを研究目標にしています。

蛍光マーカー植物やエピゲノム因子の変異体など様々な材料が

容易に準備できるシロイヌナズナを用いて、植物生殖組織に対する透明化観察や固定染色による解析を進めています。染色体の維持や活性化の動態を明らかにするために、雌しべから取り出した胚珠の培養と組み合わせたライブイメージング解析も行っていく予定です。また、植物では未知のCENH3の積み込み関連因子を同定するために、逆遺伝学的・生化学的なアプローチにより幅広く候補を探索し、これまでに*cenh3*変異体と同様に胚発生異常を示す変異体を得ることに成功しています（図）。異なる植物種との比較を通じて、シロイヌナズナを含む被子植物のCENH3の積み込みに必要なタンパク質領域も決定できました。今後は、受精卵で行われるCENH3の認識とセントロメア領域への新規積み込みの仕組みだけでなく、関連するエピゲノム情報とのネットワークを明らかにしていくことで、その後の胚発生にも影響を及ぼす染色体の維持・活性化の実体を把握します。さらに他の研究班とも連携することで、卵細胞－受精卵－初期胚の変遷過程で見られるようなエピゲノム・CENH3の動態が、傷害や植物ホルモンに応答した細胞運命の転換時にも見られるのかを調べる予定です。これにより、分化した細胞がリセットされる仕組みや幹細胞性の確立・維持の仕組みの共通原理に迫りたいと考えています。



内鞘細胞幹細胞性原理の解明



研究代表者

柿本 辰男

大阪大学大学院理学研究科 教授

植物の根系は、主根に側根が形成されることで出来た。種子植物では側根形成は内鞘細胞に由来します。側根形成の最初のステップは、一部の内鞘細胞において自発的にオーキシン濃度のピークが作られ、その位置の内鞘細胞がオーキシン依存的に不等分裂をすることです。植物細胞は全能性を持っていると言われますが、どの細胞でも全能性を持っているかという、そうではなさそうです。シロイヌナズナの根にオーキシンを与えると内鞘細胞の細胞分裂が誘導されますが、内鞘細胞よりも外側に存在する細胞では細胞分裂は全く誘導されません（内側は維管束系なので二次肥厚の細胞分裂があるのでわかりにくい）。カルス化させる条件に置いても、細胞増殖が起きるのは内鞘細胞だけです。つまり、内鞘細胞は細胞分裂能を維持したまま静止している幹細胞と言えます。

ここで、内鞘細胞の幹細胞性に関して未解決の幾つかの疑問が生

じます。1. 内鞘細胞を内鞘細胞たらしめる転写ネットワークの鍵因子は何か？ 2. 内鞘細胞は静止時には細胞周期のどのような時期にあるのか？ 3. 内鞘細胞は核内倍加せずに静止しているのか？ 4. どうして内鞘細胞だけがオーキシン依存的細胞分裂能を維持しているのか。これらの問題を解き明かそうとしています。

内鞘細胞アイデンティティー決定の鍵因子の探索としては、内鞘細胞で発現する転写因子に注目し、過剰発現や遺伝子破壊株の解析で内鞘細胞アイデンティティー決定における役割を解析しています。内鞘細胞の細胞周期については、細胞周期マーカーを用いたタイムラプス観察によって解析します。内鞘細胞の核のDNA量を測定します。また、鍵因子の作用を調べることで、オーキシン依存的細胞分裂能の分子基盤を解明します。

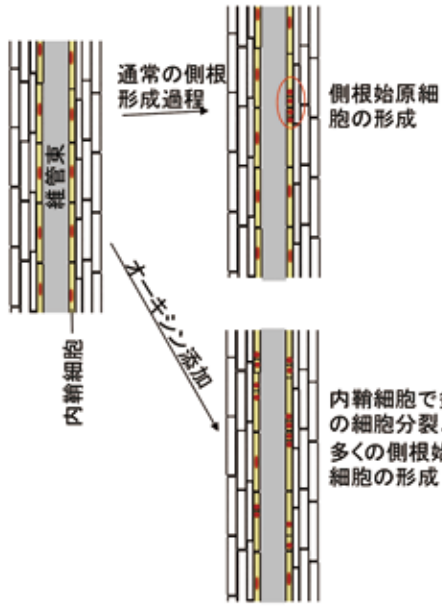


図. 内鞘細胞は通常は自発的に形成されるオーキシンのピークに応じて細胞分裂を開始し、側根原基の形成に至ります。オーキシンを添加すると内鞘細胞は盛んに分裂しますが、内皮、皮層、表皮などは細胞分裂をしません。内鞘細胞のこの幹細胞性はどのように作られているのかに興味を持っています。内鞘細胞の核は赤色で示しています。

A02 幹細胞性維持

花幹細胞の終結過程における遺伝子ネットワークの冗長性と協調性



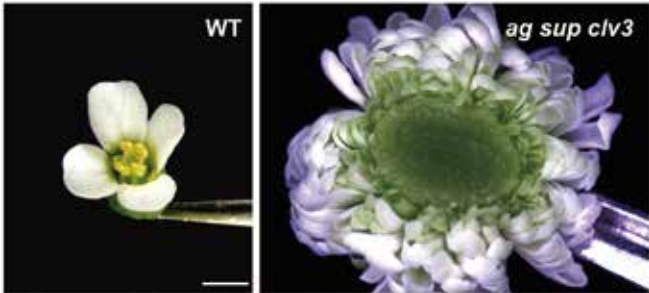
研究代表者
伊藤 寿朗
奈良先端科学技術大学院大学 教授

植物は種子を作るために、花においては幹細胞の働きを止めて、生殖器官を分化させる必要があります。もし、花の幹細胞が増殖を止めないと、花はどんどん大きくなる代わりに本来の雄しべ、雌しべを作ることができないため、次世代の種を残すことが出来なくなります。お米やパンなどの穀物類は植物の種であり、花が幹細胞活性をうまくコントロールすることは人間にとっても重要なイベントです。私たちの研究室では、植物の幹細胞の終結過程にどのような遺伝子がどのようにして機能しているのかを研究しています。とくに、本新学術研究では、これまでの遺伝学的解析から同定されながらも長い間、わかっていなかった遺伝子の機能を分子レベルで明らかにすること、さらに単一変異の解析では見落とされていた遺伝子機能を多重変異体の活用により分子遺伝学的に解明することを主目的としています。

シロイヌナズナの花幹細胞の抑制には、AGAMOUS (AG)、SUPERMAN (SUP)の2つ の 転 写 因 子 と、CLAVATA3 (CLV3) ペプチドリガンドによる3つの遺伝学経路が機能していることが知られています。私たちは、これらの経路がそれぞれどのように作用しているのか、さらに一見、遺伝学的には独立して機能してみえるこの三つの経路が、どれほどの冗長性を持ち、どのように協調的に作用して花幹細胞の旺盛な増殖能を抑制しているのか、を解析しています。多重突然変異体における発生ステージごとの走査型顕微鏡での表現型解析、幹細胞ニッチのマーカーを活用した共焦点顕微鏡によるマーカー解析、および突然変異体や活性の誘導系を用いたRNA-seqによる発現解析を行うことによって作用機構を分子遺伝学的に解明してきました。最近の成果としては、AGの下流ではたらくCRABS CLAW (CRC)という転写因子は植物ホルモンオーキシンの輸送や生合成を制御することで幹細胞の働きを抑えていることを示しました (*Nature Communications* 8:1125,2017; *Nature Communications* 9: 5290, 2018)。オーキシンの合成にはYUCCAという酵素遺伝子が制御されていますが、まずAGが

YUCCA遺伝子座に結合して、クロマチン構造を変化させた後に、CRCが結合するという作用様式が見つかりました。また、SUPもYUCCA遺伝子の発現制御をすることで、花幹細胞の増殖抑制の働きをもちます (*EMBO Journal* e97499, 2018)。SUPはヒストン修飾に関わるポリコムタンパク質と直接結合して、転写の抑制にはたらくヒストン修飾をYUCCA遺伝子に蓄積させることで、転写抑制していることがわかりました。

SUPとCRCはそれぞれ花発生の異なった時期に発現して、オーキシンの輸送や生合成を調節することで花幹細胞の増殖抑制を行っています。しかし驚くべきことに、この二つの転写因子のオーキシンへの作用は逆向きであり、SUPは花発生初期にオーキシン合成酵素の発現を抑制しているのに対し、CRCは、花発生中期にオーキシン量を高めるはたらきがあります。現在、SUPとCRCのオーキシン制御に関したパラドックスを理解するために、*sup crc*二重突然変異体を作出して、花の表現型および実際のオーキシン量を時間軸に沿って解析しています。さらに細胞生物学的な解析として、細胞壁画分のモノクローナル抗体染色、物理的な堅さの測定を行うことで、一件矛盾しているように見えるSUPとCRCによるオーキシンの時空間的な制御機構を明らかにしようとしています。



シュート多能性幹細胞群の永続性を支える茎頂分裂組織の成長パターン制御機構の解析



研究代表者
相田 光宏
熊本大学国際先端科学技術研究機構 教授

茎頂分裂組織は、葉や茎、花器官など、主に植物体の地上部を構成する器官をつくるもとになる組織です。この組織は一般に横に広がったドーム状の形をしており、その先端中央部に一群の幹細胞を保持しています。茎頂分裂組織の細胞は、水平方向へ細胞を増やすように分裂してその領域を拡大しようとする一方で、組織の周辺部では一定の割合で器官原基に分化するため、分裂組織のサイズそのものは一定に保たれます。このような、茎頂分裂組織に特徴的な成長方向の制御は幹細胞の維持に重要だと考えられますが、そのメカニズムの詳細はわかっていません。

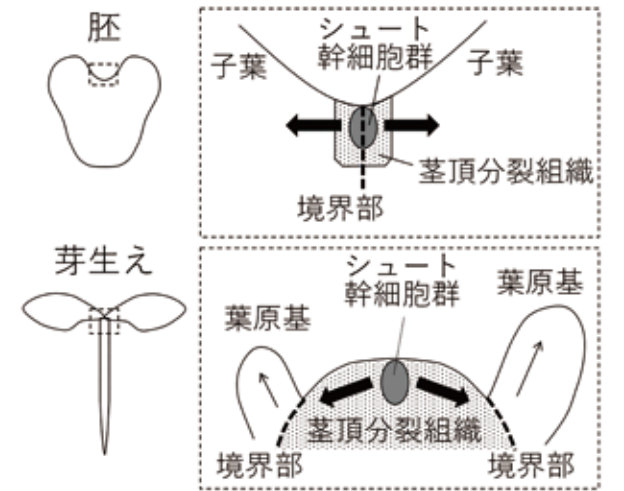
私達はシロイヌナズナのNAC型転写因子をコードする*CUC1・CUC2・CUC3*遺伝子の研究から、これらの因子が胚発生における茎頂分裂組織の形成に必須であり、その主要な下流因子の一つとして*STM*を同定しています。*STM*はKNOX型の転写因子をコードしており、茎頂分裂組織と幹細胞の維持に必須な因子です。さらにこの遺伝子の変異体に特徴的な性質として、茎頂分裂組織の水平方向への拡大が阻害され、分裂組織の細胞がすべて葉原基に分化してしまうことが分かっています。このことから、*STM*は分裂組織の水平方向への拡大に必須な鍵因子であることがわかります。

一方、私達はマイクロアレイによる解析から、*CUC*の下流にオーキシンの生合成やシグナル伝達に関わる遺伝子があることを示唆する結果を得ました。オーキシンは器官原基の形成に重要な役割を果たすホルモで、原基が形成される場所ではオーキシンに対する応答が高まります。このオーキシン応答が高まる部位はAuxin maximumと呼ばれ、ちょうど*STM*が発現する領域と相補的な関係になっています。また、このAuxin maximumの付近では組織の成長方向が茎頂分裂組織のそれとは一変し、垂直に近い方向へ向かうことから、オーキシンが組織成長の方向制御の鍵を握るもう一つの因子であると推察されます。

そこで私達は、*CUC*遺伝子の下流で*STM*とオーキシン関連遺伝子がどのように働き、どのように相互作用するかを調べることで、茎頂

分裂組織に特異的な水平方向の成長がどのように制御されているかを明らかにしようとしています。これまでにマイクロアレイで同定したオーキシン関連遺伝子のいくつか、実際に*CUC*遺伝子の下流にあることを明らかにしました。また、茎頂分裂組織が最初に形成される部位である胚頂端部において、*CUC*遺伝子が組織の水平方向の拡大を促進することや、正常なAuxin maximumの形成に必須であることもわかりました。

現在は*CUC*遺伝子がどのようにしてAuxin maximumの形成を制御するのかを重点的に調べています。それと並行して、*CUC*のもう一つの下流遺伝子である*STM*がオーキシンとどのような関係にあるのかについても調べていきたいと考えています。さらにはこれらの因子がシュートの幹細胞維持に対してどのような役割を持つのかを明らかにすることが、この研究の最終的な目標です。



A02 幹細胞性維持

植物の栄養繁殖をモデルとした再生と幹細胞性の維持機構の解明



研究者代表

木村 成介

京都産業大学総合生命科学部 教授

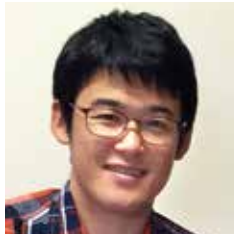
栄養繁殖は、植物が栄養器官から次世代を繁殖する無性生殖の一種です。自然界では多くの植物が栄養繁殖により繁殖しています。栄養繁殖は、農業など応用面からも重要であり、興味深い現象です。しかしながら、適切なモデルが存在しないため、特に種子植物の栄養繁殖についての分子レベルの研究はこれまでほとんど進められてきませんでした。

北米の湖畔に生育する水陸両生植物の*Rorippa aquatica*は、自然条件下では栄養繁殖により繁殖しています。この植物の花茎につく葉（茎生葉）の葉柄と花茎の境目には離層が形成されていて、水流により容易に茎生葉が離脱します。離脱した茎生葉は水流により散布されたあと、葉柄の部分から発根し、その後シュートが成長すること新個体になります。また、ロゼッタ葉であっても、葉が切断されると、葉片の根元側（基部側）の断面から新しい個体を再生することができます（Fig.）。この一連の過程には特別な条件は必要なく、水分状況さえ適切であれば、葉の切断に応答して再生します。

*R. aquatica*のように植物ホルモンの添加を必要とせずに自然に再生する植物では、葉などの分化した組織であっても一部の細胞が幹細胞性を維持しており、切断などの外的刺激に応答して幹細胞の増殖が再開することで植物体が再生すると考えられ、植物の多能性幹細胞の特性を理解する上で興味深い現象です。そこ



イネの茎における節幹細胞の特徴づけと細胞未分化性消失機構の解明



研究者代表

津田 勝利

国立遺伝学研究所 助教

未分化性は、動植物を問わない幹細胞の重要な性質です。未分化性とは、すなわちオルガネラや細胞形態が未熟で特定の機能に特化しておらず、継続的な細胞分裂が可能な状態です。KNOXは、植物の茎頂や花などの分裂組織で細胞を未分化な状態に保つ転写因子で、その機能が失われると早期の細胞分化により幹細胞が失われることから、シュート幹細胞制御の鍵因子のひとつに数えられます。私たちのこれまでの研究で、KNOXとそのコファクターであるBLH転写因子が、イネ科植物の節間を生み出す介在分裂組織の維持にも不可欠であることがわかりました。そこで、イネの茎とKNOX・BLHの機能に焦点を当てた次の2つのテーマに取り組んでいます。

（1）イネ科植物の介在分裂組織の特徴づけと幹細胞マーカーの探索

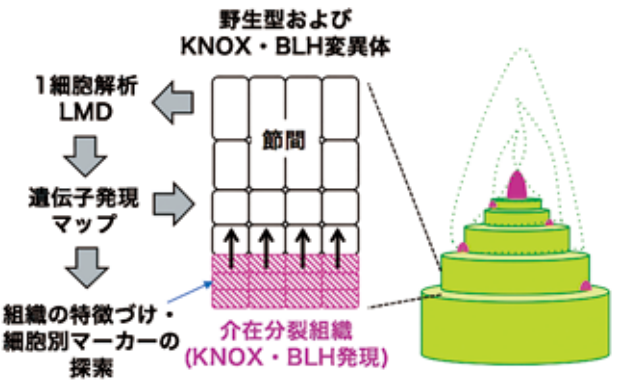
介在分裂組織はイネ科植物の節間基部に存在する細胞分裂帯で、タケに代表される劇的な節間伸長能力の基盤となる組織です。節間の伸長制御は穀物の倒伏耐性にも直結するため、育種学的にも重要です。このような重要性に関わらず、イネやトウモロコシを材料に1960年代以前に組織学的観察が行われたのを最後に、発生学的な研究はほとんどおこなわれておらず、植物の他の器官とくらべても分子レベルでの理解が遅れています。

KNOXとBLHは介在分裂組織で発現するのに対しそこから生み出された節間細胞では抑制されています。KNOX・BLH変異体では介在分裂組織が早期に節間細胞へと分化し消失することから、これらの転写因子は茎頂や花芽と同様に介在分裂組織でも細胞未分化性を維持する役割を果たしており、そこには未知の幹細胞が存在する可能性が考えられました。そこで本研究では、レーザーマイクロディセクションや1細胞解析などの組織・細胞単離技術を用いてトランスクリプトーム解析をおこない、発生中の節間において高い解像度の遺

伝子発現マップを作成し、組織・細胞タイプ別マーカーの構築、介在分裂組織の特徴づけを行っていきます。さらにKNOX・BLHの変異体を比較解析に加えることで、介在分裂組織の維持に重要な遺伝子経路の探索や幹細胞の存在の検証を目指します。

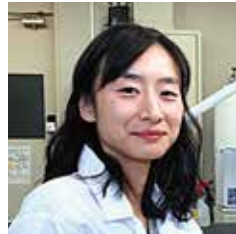
（2）節間分化にともなう細胞未分化性消失機構

未分化性の維持と並び、細胞分化に伴う未分化性の消失機構もまた幹細胞生物学の重要な課題の一つです。KNOX転写因子は茎頂や花などの分裂組織で発現していますが、器官分化に伴い発現が抑制されます。KNOXの抑制が破綻すると分化阻害による奇形を生じますが、どのように抑制が始まるのかは依然として不明です。私たちは、イネのKNOXが茎頂分裂組織では主に核に局在するのに対し、茎の分化に伴い核外に蓄積することを発見しました。培養細胞を用いた実験では、KNOXを積極的に核外輸送するためのメカニズムが見えてきています。本研究では、KNOXの核外移行を未分化性消失の重要なステップと位置づけ、そのメカニズム解明と幹細胞制御における役割を検証していきます。



A 02 幹細胞性維持

幹細胞におけるゲノムの安定性と可塑性に関する研究



研究代表者

遠藤 真咲

国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構生物機能利用研究部門
遺伝子利用基盤研究領域 主任研究員

遺伝子の変異は生物にとって不利になることが多いので、DNA損傷部位を正確に修復することは重要です。特に生長点の様に次世代に伝わる細胞で正確な修復が行われない場合、次世代植物を作れない、あるいは次世代の植物が生存競争で不利になる可能性が高くなります。その一方で、環境の変化に対応するには、適度に遺伝情報が異なる腋芽等の新生組織や後代を作出してゲノムの多様性を確保することが有効であるともいえます。本研究では、遺伝子変異の元となるDNA損傷に着目し、植物の生存戦略にとって重要な茎頂幹細胞のDNA損傷応答を詳細に解析することで、幹細胞性の維持機構および、遺伝的多様性につながるゲノムの可塑性を明らかにします。

DNA損傷はDNA複製時のエラーや生体内で発生する活性酸素など、内在性の要因によっても生じます。また、植物が光合成を行うためには光を浴びることが必須ですが、これは同時に紫外線を浴びることも意味しており、紫外線によるDNA損傷を避けて通ることはできません。DNA損傷のほとんどは素早く、正確に修復されますが、DNA損傷の数が多く修復が追いつかない場合や、遺伝情報の書き換えが植物にとって不利益となる細胞にDNA損傷が生じた場合は、細胞死が選択されることもあります。

茎頂幹細胞は新生組織を生み出す細胞であり、種子植物の場合は後代に遺伝情報が伝わる大事な細胞です。また、近年、生物の内在遺伝子をピンポイントで改変できる方法として注目されているゲノム編集では、変異を入れたい遺伝子を切断することでDNA損傷を引き起こし、その修復エラーを利用して変異を導入する方法が主流であるため、変異が入った植物体を効率よく作出するには、茎頂幹細胞にDNA損傷および修復エラーが生じる効率を上げる方法を見出すことも重要となってきます。

これまでも植物のDNA損傷応答に関する研究が行われてきましたが、そのほとんどは植物体全体、または根や葉といった組織に放射線や紫外線を照射したり、DNA損傷剤を処理し、植物全体または処理を施した組織を解析する方法であり、特定の細胞に限定してDNA損傷を誘導する研究は行われていませんでした。そこで私達は、シロイヌナズナを材料に、茎頂特異的かつ誘導的にDNA損傷を誘導できる系を構築することにしました。この系を利用して、茎頂幹細胞にDNA損傷が生じた場合、どのような修復機構が選択されるのか、細胞周期や細胞分裂への影響はあるのか、損傷が多い場合でも幹細胞として運命は維持されるのか、細胞死が生じる場合は周辺の細胞が新たに幹細胞化するのかなど、DNAレベルから細胞、組織レベルまで、詳細な解析を行う予定です。

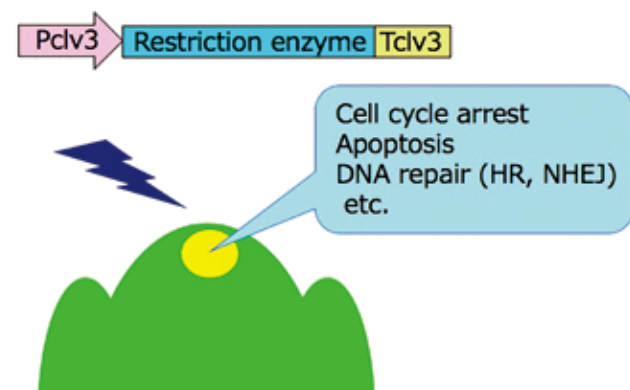


図. 茎頂特異的DNA損傷誘導システム
茎頂特異的発現を示すClv3 promoter、Clv3 terminatorを利用して制限酵素を発現させる。茎頂幹細胞にDNA損傷が生じることにより、細胞周期停止や細胞死、DNA損傷機構の活性化が生じるかを解析する。

Chromatin-mediated feed-forward auxin biosynthesis in floral meristem determinacy.

Nobutoshi Yamaguchi, Jiangbo Huang, Yoshitaka Tatsumi, Masato Abe, Shigeo S. Sugano, Mikiko Kojima, Yumiko Takebayashi, Takatoshi Kiba, Ryusuke Yokoyama, Kazuhiko Nishitani, **Hitoshi Sakakibara**, **Toshiro Ito** (2018) *Nature Communications* 9, 5290.

はじめに私たちは、シロイヌナズナのめしべをつくる機能がある転写因子AGAMOUS(AG)とCRABS CLAW(CRC)に注目しました。*ag*と*crc*二つの突然変異体を用いて、遺伝子の発現を網羅的に解析することで、2つの転写因子が複数の遺伝子の発現を同じように調節することを発見しました。その中に、植物ホルモンの1つであるオーキシンを合成するはたらきがある*YUCCA4* (*YUC4*)という遺伝子が含まれていました。

*ag*と*crc*突然変異体では*YUC4*遺伝子の発現量は減少しており、逆に、AGやCRCの活性を強くした場合には、*YUC4*遺伝子の発現量は増加しました。また、AG、CRCのどちらも*YUC4*遺伝子に直接結合することも発見しました。ただ、AGとCRC両者の結合部位は少しずれていました。そのため、AGとCRCタンパク質がそれぞれ別の複合体を形成して*YUC4*遺伝子の同じ位置に結合するのではないと考えました。AGタンパク質はクロマチンの構造を変化させる働きがあるクロマチンリモデリング因子11 (CHROMATIN-REMODELING PROTEIN 11、CHR11)や

CHR17と複合体をつくるという過去の報告に注目し、調べたところ、CHRもAGと同じように*YUC4*遺伝子に直接結合して、発現のスイッチを入れるように作用することを発見しました。CHRは動植物を問わず存在するタンパク質であり、動物の相同タンパク質はDNAに巻きついているヒストンを移動させ、クロマチンの構造を開くようにはたらきます。私たちは、「FAIRE」というクロマチンの構造を解析する実験手法によって、AGとCHRが*YUC4*遺伝子を含むクロマチンの構造をほどこことを明らかにしました。さらに、AG、CHR、CRCの発現部位の結果と合わせることによって、転写因子AGとCHRの複合体がはじめにクロマチンの構造を開き、CRCをDNAにアクセス可能にするという順序を明確にすることに成功しました。

このようなクロマチン構造の変化によって、めしべができる部位で*YUC4*遺伝子が発現を開始します。そのあと、オーキシンの合成、幹細胞の分裂停止、細胞壁の構築が行われ、めしべの形づくりが実行されていきます(図)。

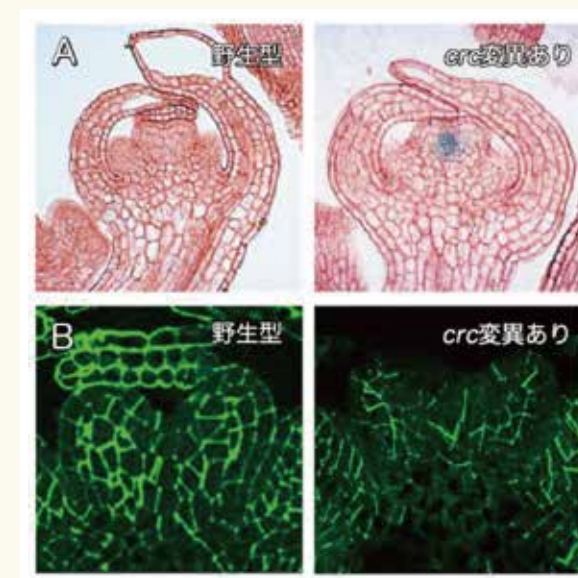


図. 野生型と*crc*変異を持つめしべ原基での細胞分裂と細胞壁の様子
(A) 細胞分裂を観察した写真。分裂活性が高い部分が青くなっている。
(B) 細胞壁を観察した写真。細胞を取り囲む細胞壁が緑色になっている。

The CLE9/10 secretory peptide regulates stomatal and vascular development through distinct receptors.

Pingping Qian, Wen Song, Toshiya Yokoo, Ayako Minobe, Guodong Wang, Takashi Ishida, **Shinichiro Sawa**, Jijie Chai, **Tatsuo Kakimoto** (2018) *Nature Plants* 4, 1071-1081.

根から吸い上げられた水は道管を通して上昇し、葉の表皮にある気孔から放出されます。本研究においては、この水の通り道である2つの組織（道管と気孔）の細胞数が共通のペプチド性シグナル分子によって制御されていることを明らかにしました。

葉の表皮には幹細胞であるメリステモイド母細胞（MMC）が存在します。MMCは全ての気孔孔辺細胞と多くの一般の表皮細胞の源となっています。私たちは、以前、ペプチド性細胞間シグナル分子EPF2がMMC数を制御していることを見出していました。本研究では、CLE9/10（CLE9遺伝子とCLE10遺伝子によって同一のCLE9/10がコードされる）と呼ばれる13アミノ酸からなるペプチドが、気候系譜細胞の数を制御していることを見出しました。次にCLE9/10の受容体を探索し、受容体キナーゼHSL1がその受容体であることを見出しました。さらに、清華大学（中国）/Max Plank研究所のJijie Chaiらの研究グループと

共同で、HSL1は、CLE9/10を認識すると、SERKと呼ばれる共受容体と呼び込んで受容体複合体を形成することを明らかにしました。また、CLE9/10はMMCのアイデンティティーを支配する転写調節因子SPCHを消失させるのですが、その消失にはSPCHの中のMAPキナーゼのターゲット配列が必須であることも明らかになりました。

CLE9遺伝子は道管前駆細胞でも発現しています。MMCにおいてはCLE9/10はHSL1によって受容されていましたが、道管前駆細胞においてはCLE9/10は別の受容体キナーゼであるBAMにより認識されて道管前駆細胞数を制御していることがわかりました。

植物は多くのペプチド性細胞間シグナル分子候補と受容体キナーゼを持っています。これらは必ずしも1対1対応ではなく、1つのペプチドが違った受容体を介して違った機能を発揮する例を示したものです。

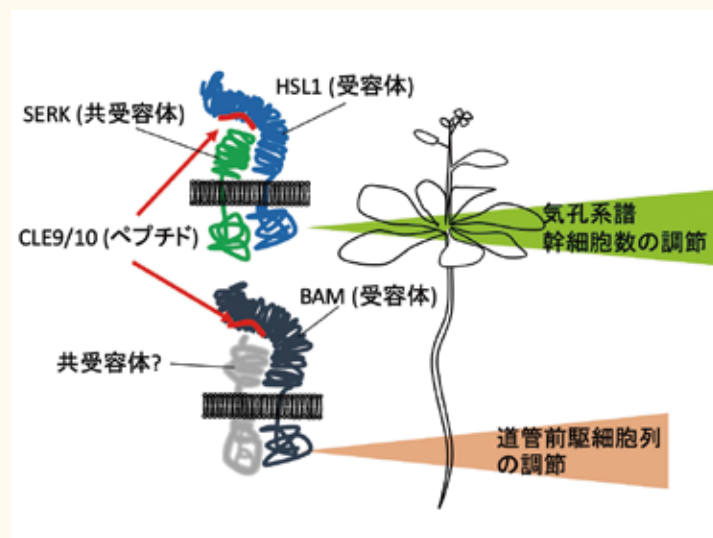


図. 1つのペプチド性シグナルCLE9/10は、違った受容体によって違った組織幹細胞・前駆細胞を制御します。

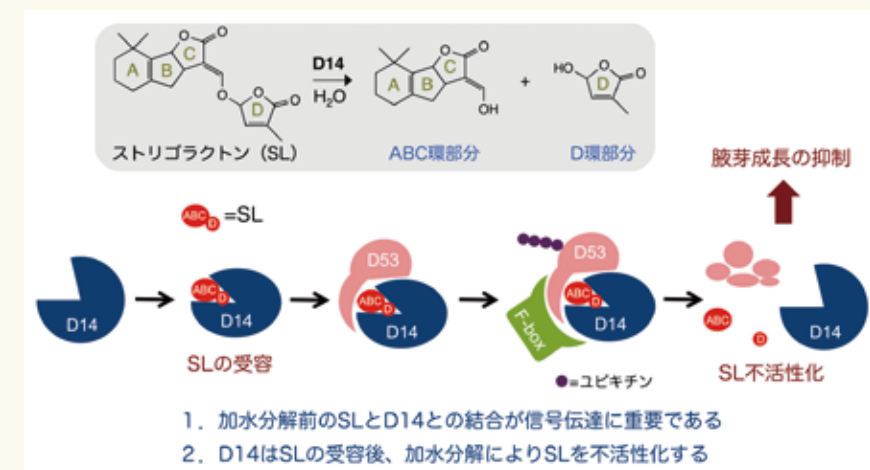
Strigolactone perception and deactivation by a hydrolase receptor DWARF14.

Yoshiya Seto, Rei Yasui, Hiromu Kameoka, Muluneh Tamiru, Mengmeng Cao, Ryohei Terauchi, Akane Sakurada, Rena Hirano, Takaya Kisugi, Atsushi Hanada, Mikihsa Umehara, Eunjoo Seo, Kohki Akiyama, Jason Burke, Noriko Takeda-Kamiya, Weiqiang Li, Yoshinori Hirano, Toshio Hakoshima, Kiyoshi Mashiguchi, Joseph P. Noel, **Junko Kyojuka**, **Shinjiro Yamaguchi** (2019) *Nature Communications* 10, 191.

カロテノイドに由来する植物ホルモンである「ストリゴラクトン（SL）」は、腋芽の成長を抑制することにより枝分かれ数を減少させます。したがって、SLは腋芽幹細胞の活性調節に関与すると考えられます。私たちは以前に経塚グループと共同で、イネの枝分かれ過剰変異体である*dwarf14* (*d14*)がSL非感受性変異体であることを明らかにしました。経塚グループの以前の研究により、D14は α,β -ヒドロラーゼファミリーに属する加水分解酵素様タンパク質であることが示されていました。ジベレリンの受容体であるGID1も同じファミリーに属するタンパク質であることから、D14はSL受容体の有力な候補であると考えられました。しかしながら、GID1が加水分解酵素活性を持たないのに対して、D14は試験管内でSLを加水分解することが分かってきました。D14がSL受容体としてはたらくとすると、D14がSLを加水分解するのはなぜか？この点を明らかにすることがSLの受容機構を解明

するための鍵となりました。

これまでに、SLの加水分解によって生じたD環部分がD14タンパク質と（共有）結合することによって信号が伝達されるというモデルが複数報告されていました。本研究では、SL加水分解能を失った変異型D14タンパク質が植物体内でSL信号を伝達できる（*d14*変異体の表現型を完全に相補できる）場合があることなどから、D14の加水分解能はSL信号の伝達に必須ではなく、加水分解されていないintactなSLとD14との結合が信号伝達に重要であることを証明しました。また、D14によるSLの加水分解は、信号を伝達して役割を終えたSLの不活性化であることを明らかにしました。これは、腋芽幹細胞の活性調節には、intactなSLの精緻なレベル制御が重要であることを示唆するものであると考えられます。



1. 加水分解前のSLとD14との結合が信号伝達に重要である
2. D14はSLの受容後、加水分解によりSLを不活性化する

Physcomitrella STEMIN transcription factor induces stem cell formation with epigenetic reprogramming.

Masaki Ishikawa, Mio Morishita, Yohei Higuchi, Syunsuke Ichikawa, Takaaki Ishikawa, Tomoaki Nishiyama, Yukiko Kabeya, Yuji Hiwatashi, Tetsuya Kurata, Minoru Kubo, Shuji Shigenobu, Yosuke Tamada, Yoshikatsu Sato, Mitsuyasu Hasebe (2019) *Nature Plants* 5, 681-690.

私たち人間をはじめ、動物も植物も、一つの細胞である受精卵が分裂し、増えた細胞がいろいろな性質を持ち分化することで、体ができあがります。ところが、ひとたび分化した細胞でも、さまざまな種類の細胞を作り出すことができる幹細胞へと変化させることができます。ヒトを含む哺乳類では、分化した細胞に複数の遺伝子を働かせて、幹細胞 (iPS細胞) に変化させることができます。一方で植物は、遺伝子操作をしなくても、挿し木や葉刺しによって容易に植物体全体を作り出すことができます。これは、分化した細胞から幹細胞が作られるためです。これまで、1 遺伝子を働かせることで葉細胞から幹細胞を含む分裂組織を作り出すことは可能でしたが、葉細胞を幹細胞に直接変える遺伝子は見つかっていませんでした。

コケ植物ヒメツリガネゴケは、葉を切り離して水につけておくだけで、切断面に面した葉細胞が幹細胞である原系体幹細胞へと変化します。私たち研究グループはこの再生能力に着目し、発現させるだけで葉細胞を幹細胞に直接変えるステミン (STEM CELL INDUCING FACTOR: 略してSTEMIN) 遺伝子を発見

しました。次に私たちは、ステミンがどのようにして葉細胞を幹細胞へと変化させるのか、その仕組みに迫りました。ステミン遺伝子がAP2型転写因子をコードしていることに着目して、ステミンによって直接調節される遺伝子について調べました。その結果、ステミンの直接の標的となる幹細胞化に必要な遺伝子は、葉細胞では転写抑制に働くヒストンH3K27me3修飾によって抑制されていますが、ステミン転写因子を無傷の葉に発現させると、ステミン標的遺伝子のH3K27me3修飾レベルが細胞分裂前に減少し、幹細胞化に必要な遺伝子群の発現が誘導されることが分かりました。

ステミン遺伝子は、イネやバラといった農作物や園芸植物などの植物にも存在しています。これらの植物におけるステミン遺伝子の機能はまだ不明ですが、コケ植物のように簡単に増やせるようになるかもしれません。一方で、ステミンがどのような仕組みでヒストンH3K27me3修飾レベルを減らすかについては未解明です。今後、この点を明らかにすることで、植物の分化細胞を幹細胞に変える分子機構の全貌解明につながることを期待されます。

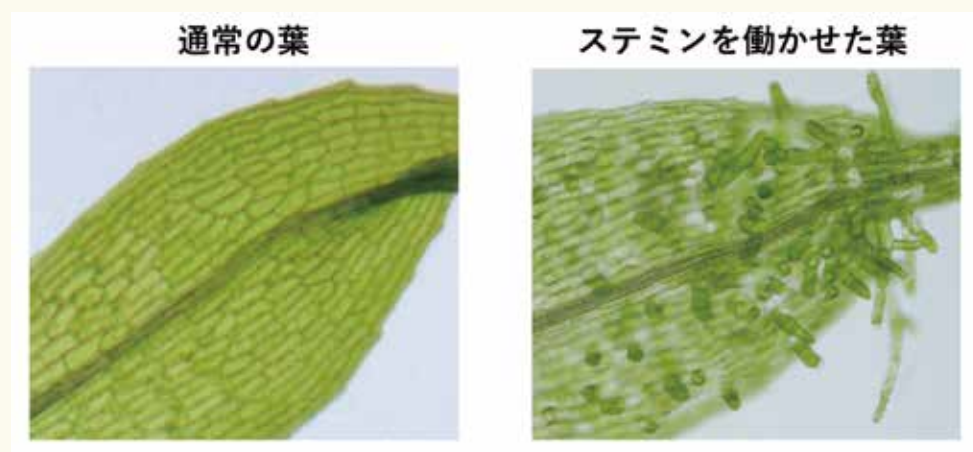


図. ステミン遺伝子を働かせると、葉細胞が直接、原系体幹細胞に変化して原系体が再生する。

Cytokinin signaling is essential for organ formation in *Marchantia polymorpha*.

Shiori S. Aki, Tatsuya Mikami, Satoshi Naramoto, Ryuichi Nishihama, Kimitsune Ishizaki, Mikiko Kojima, Yumiko Takebayashi, Hitoshi Sakakibara, Junko Kyojuka, Takayuki Kohchi, Masaaki Umeda (2019) *Plant and Cell Physiology* 60, 1842-1856.

サイトカイニンとは植物の細胞分裂、器官形成、老化などを制御するホルモンであり、リン酸リレーにより情報伝達されます。苔類ゼニゴケは陸上植物進化の基部に位置するという点で近年注目されていますが、これまでゼニゴケにおけるサイトカイニンの生理的役割は不明でした。そこで私達は、サイトカイニン不活化酵素MpCKXの過剰発現株やサイトカイニン応答を統御する転写因子MpRRBのノックアウト株、サイトカイニン情報伝達を抑制するMpRRAの過剰発現株を作成し、表現型を観察しました。その結果、いずれにおいても無性生殖器官である杯状体の形成が阻害され、仮根の形成が促進されていることが明らかになりました。

逆に、MpRRAのノックアウト株では杯状体の形成が促進されていました。これらのことから、サイトカイニンはゼニゴケにおいて器官新生を制御していることが示唆されました。

ゼニゴケは葉状体先端のくぼみ (ノッチ) に幹細胞を1つ有しており、個体を構成するすべての細胞は幹細胞から生まれる4つの系譜 (背側、腹側、両側方) に由来します。したがって、サイトカイニンの変異体で見られた器官形成の異常は、ノッチにおいて

サイトカイニンが正常に機能できなくなった結果だと考えられます。MpRRBはノッチ付近で発現しており、また、MpCKXの過剰発現株のノッチ付近を詳細に観察したところ、幹細胞から腹側方向に数細胞進んだところで起こる杯状体原基の形成が行われていないことがわかりました。これらの結果から、サイトカイニンはゼニゴケにおいて幹細胞由来の前駆細胞の増殖あるいは分化を制御することで、新規の器官形成に重要な役割を担っていることが示唆されました。また、植物が陸上進化した際にはすでにサイトカイニンが幹細胞制御の一端を担っていたという、非常に重要な知見を得ることができました。

本研究では、西浜班・石崎班から材料や情報の提供を受けました。また、野生株および変異体におけるサイトカイニン含量の定量を榊原班、ノッチ付近の細胞の三次元画像取得を経塚班との共同研究により行いました。本領域内の密な連携が今回の成果につながりましたが、今後も共同研究を継続し、サイトカイニンによる幹細胞制御の分子メカニズムを解明していきたいと考えています。

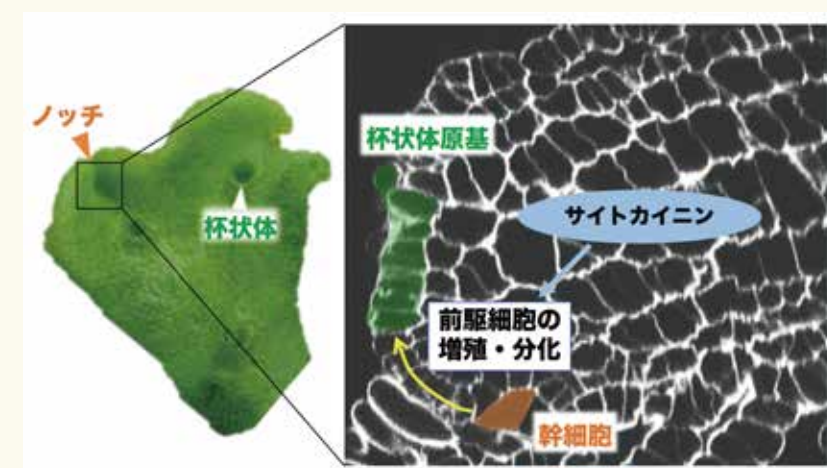


図. ゼニゴケの葉状体先端にあるノッチの組織構造を示す (右写真)。サイトカイニンは、幹細胞由来の前駆細胞の増殖・分化を制御し、杯状体や仮根などの器官形成を促進または抑制する。

Ethylene-Gibberellin Signaling Underlies Adaptation of Rice to Periodic Flooding.

Takeshi Kuroha, Keisuke Nagai, Rico Gamuyao, Diane R. Wang, Tomoyuki Furuta, Masanari Nakamori, Takuya Kitaoka, Keita Adachi, Anzu Minami, Yoshinao Mori, Kiyoshi Mashiguchi, Yoshiya Seto, **Shinjiro Yamaguchi**, Mikiko Kojima, **Hitoshi Sakakibara**, Jianzhong Wu, Kaworu Ebana, Nobutaka Mitsuda, Masaru Ohme-Takagi, Shuichi Yanagisawa, Masanori Yamasaki, Ryusuke Yokoyama, Kazuhiko Nishitani, Toshihiro Mochizuki, Gen Tamiya, Susan R. McCouch, **Motoyuki Ashikari** (2018) *Science* 361, 181-186.

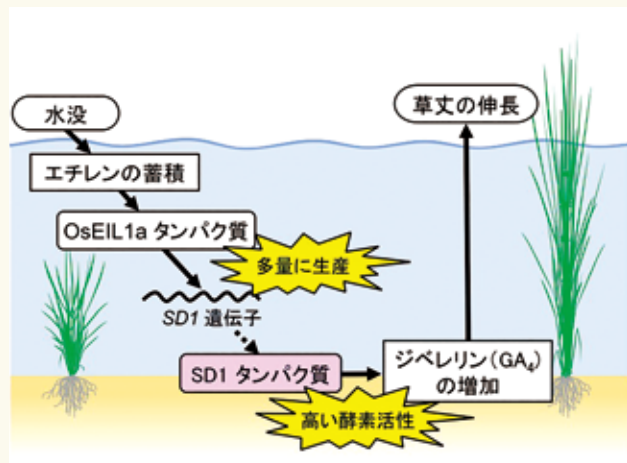
植物は、これまで様々な過酷な環境に適応する進化を遂げてきました。植物の生存に水は必須ですが、水没してしまうほどの大量の水は生存を脅かします。東南アジアでは、毎年雨期になると水かさが数メートルにもなる洪水が発生し、この過酷な環境が約4～5ヶ月続くこともあります。この過酷な環境では、ほとんどの植物は生きていけませんが、バングラデシュをはじめとしたアジアの洪水地帯で栽培される「浮きイネ」は、ユニークな進化を遂げてきました。浮きイネは、完全に水没してしまうような洪水が長期間続いても、急激に草丈（イネの身長）を伸ばして水面から葉を出し生き延びることができます。この伸長能力は非常に高く、時には草丈が数メートルに至るほどです。しかし、その詳細な仕組みや起源については明らかになっていませんでした。

そこで私たちは、遺伝学的手法を用いることにより、浮きイネの水没に応答した草丈の伸長に関わる鍵遺伝子として*SD1* (*SEMI DWARF1*) 遺伝子を発見しました。イネは水没すると、エチレンと呼ばれるガス状の植物ホルモンを発生し体内に蓄積します。続いて、OsEIL1aというタンパク質が蓄積し、これが*SD1* 遺伝子に働き掛けてSD1タンパク質を多量に生産させることがわかりました。SD1タンパク質は、植物の草丈を伸長させる機能を持つ植物ホルモンであるジベレリンを合成する酵素タンパク質です。また、一般的なイネもSD1タンパク質を保持していますが、浮きイネのSD1タンパク質の酵素活性は、一般的なイネのものよりも約250倍高いことも判明しました。さらに、一般的なイネが成長するときには主にGA₁と呼ばれるタイプのジベレリンを生産しますが、浮きイネのSD1タンパク質は、GA₁よりもGA₄と呼ばれるタイプのジベレリンを多く生産する能力を持つことが明らかになりました。GA₄はGA₁に比べてより強く草丈の伸長を誘導することも明らかになりました。以上のような巧妙なメカニズムにより、浮きイネは水没するとGA₄を効率良く生産し、草丈の急激な伸長を引き起こしていることが明らかになりました(図)。

一方、私たちは、浮きイネの*SD1* 遺伝子を手掛かりにして、様々なイネの遺伝子情報を比較することにより、浮きイネの起源にも迫りました。現在、私たちが栽培しているイネは、野生イネと

呼ばれるイネの祖先から約8,000年の年月をかけて栽培化されたと考えられています。私たちは、浮きイネの*SD1* 遺伝子が、南アジアや東南アジアに生息していた一部の野生イネにおいて生じた変異に由来することを明らかにしました。さらに、この変異を持つ浮きイネ*SD1* 遺伝子は、バングラデシュにおける浮きイネの栽培化に利用されたことも判明しました。

SD1 遺伝子は別名「緑の革命遺伝子」とも呼ばれ、この遺伝子の機能を喪失したイネ（半矮性イネ）は、ジベレリンの含量が低下することで草丈が低くなり、台風などの強風や豪雨でも倒れにくくなります（背の高いイネは収穫時に風雨に遭うと倒伏します）。1960年代以降、この機能喪失型の*SD1* 遺伝子 (*sd1*) を保持した系統が数多く作出されました。これらの系統は化学肥料と共に利用され、倒伏せず高収量であるため、アジアで広く利用されました（緑の革命）。現在でもアジアで育成される多くのイネ品種が*sd1* を保持していることから、この遺伝子が人類にとってどれだけ重要かがわかります。一方、浮きイネは*SD1* 遺伝子の機能を逆に強化させることで、洪水時に急激に草丈を伸ばすことができるようになったと言えます。人類は、同じ遺伝子の異なる変異を用いて、草丈を低くする方向だけでなく、逆に高くする方向への育種にも利用していたことが明らかになりました。



Systemic transport of *trans*-zeatin and its precursor have differing roles in *Arabidopsis* shoots.

Asami Osugi, Mikiko Kojima, Yumiko Takebayashi, Nanae Ueda, Takatoshi Kiba, **Hitoshi Sakakibara** (2017) *Nature Plants* 3, 17112.

胚発生の段階で器官や肢体構成が決定される動物とは異なり、植物は胚発生後も体じゅうに幹細胞を含む未分化細胞群をもち、環境変化に応答しながら一生を通じて新たな器官を形成し続けます。また、その形態を生育環境に最適化するために器官間で情報のやり取りをしています。この器官間情報分子の1つがサイトカイニン (CK) です。器官間の情報伝達における根から地上部へのCK輸送については、前駆体 (tZR) として道管内を移動し、作用する場所でLOGによって活性型 (tZ) に変換されて作用すると考えられてきました。この道管を介した根からのCK輸送は、地上部器官の成長促進に重要な役割を担っていることはわかっていましたが、葉の大きさや枚数など、植物の複雑な形質を巧妙に調節するしくみについてはほとんどわかっていませんでした。

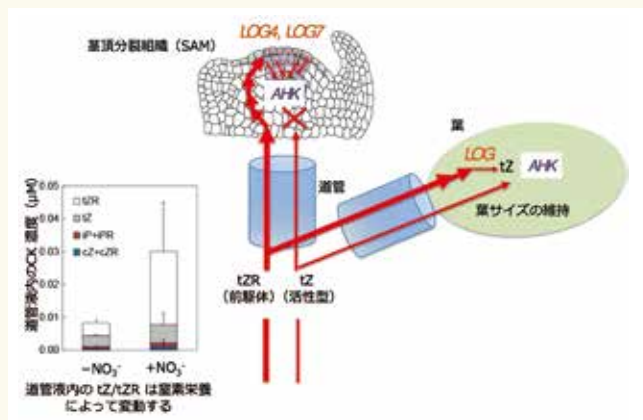
私たちは道管液内のCKを詳細に解析したところ、大部分を占めるtZRの他にもtZが微量に含まれることを見出しました。つまり道管を介して前駆体と活性型の両方が輸送されていることがわかりました。

つぎに、2種類の形態で輸送される生物学的な意味について、CK合成能が不全になったシロイヌナズナの変異体 (*iptT*)、活性化段階のみが不全になった変異体 (*logS*) と野生型 (WT) の接ぎ木を行い、表現系の解析を行いました。*iptT*や*logS*では、ともに成長が著しく阻害され矮化し、葉間期が長くなる表現型を示し、茎頂分裂組織 (SAM) のサイズが小さくなります。一方、*iptT*/WT (穂木/台木) では*iptT*で見られた成長阻害の表現型が完全に回復していたのに対し、*logS*/WTでは葉のサイズは回復していたものの、葉間期は回復しませんでした。より詳細にSAMを観察してみると、*iptT*/WTではそのサイズが回復していたのに対し、*logS*/WTでは回復していませんでした。つまりこの結果は、

根から輸送されたCKによる葉のサイズのコントロールにはLOGの働きは必須ではなく、道管液中のtZのみで十分であることを示しています。一方でSAM活性に関連した形質、つまり葉間期の調節はLOGの機能に依存していることから道管液中のtZRの輸送が必要であることを示しています。

さらに、道管液中のtZとtZR濃度の窒素栄養状態による影響を調べたところ、窒素栄養を添加することによって、tZに対しtZRの濃度が顕著に増加しました。つまり、窒素栄養が十分な場合には葉を新しく作り出す速度を促進していると考えられます。

これまでCKの作用が、量の変化だけでなく、側鎖の修飾による「質」的な変化によって制御されることを明らかにしてきましたが、同じ側鎖構造をもつ分子でも、輸送時の形態で異なる作用を示すことがわかりました。今回の研究成果は窒素栄養などの外環境の変化によって地上部の成長促進を巧みに調節するしくみの一端を明らかにしたものとと言えます。



MUTE orchestrates cell-state switch and the single symmetric division to create stomata.

Soon-Ki Han, Xingyun Qi, Kei Sugihara, Jonathan H. Dang, Takaho A. Endo, Kristin L. Miller, Eundeok Kim, Takashi Miura, **Keiko U. Torii** (2018) *Developmental Cell* 45, 303-315 e5.

植物の気孔は、陸上植物の表皮に無数に存在する通気口で、光合成のためのガス交換や水分の制御を担っています。気孔の存在は、植物の生育と生存に必須であるとともに、地球環境レベルでの炭素サイクルや水蒸気循環にインパクトを与えています。気孔が環境に応じて開閉し機能するためには、2つ（一対）の孔辺細胞が穴を囲んだ構造が必須であり、実際、どのような植物種でもこの気孔構造がみられます。気孔は、元になる細胞が一回だけ対称に最終分裂することによってできますが、どのようにして細胞分裂が厳密に一回だけ起こるのかはわかっていませんでした。

私たち研究グループは、植物学、パイオインフォマティクス、および数理モデルを組み合わせることにより、陸上植物の気孔の形を作る細胞の分裂が対称的に一回のみ起きるメカニズムの一端を解明しました。まず、気孔の分化を指令するマスター転写因子であるミュート（MUTE）の直接標的遺伝子の網羅的解析を行いました。その結果、MUTEは、気孔の対称分裂に必要な細胞周期因子を誘導すると同時に、これら細胞周期因子を直接抑制する転写因子を直接誘導することにより、気孔の分化過程において細胞分裂が一回だけ厳密に起こるよう統御していることがわかりました。

研究グループは、さらに、数理モデルを用いて、この制御ネットワークに異常が生じた場合に起こる気孔の発生異常を予測し、実際に実験で検証しました。このMUTEによる統御様式はフィードフォワード回路と呼ばれ、動物や酵母、大腸菌などの迅速な遺伝子発現制御に広くみられます。そのため、本研究は、動植物、原核・真核生物を問わず形作りの基盤原理に迫るものであり、気孔の発生制御を介して作物の改良にも貢献が期待されます。

本研究では、簡潔な数理モデルによって、気孔を形成するために必要不可欠な、たった1回の細胞分裂を起こす仕組みという謎に大きく迫ることができました。さらに、これまで全く謎とされていた、気孔の発生における緻密な細胞分裂制御を、実験生物学、パイオインフォマティクス、そして数理生物学の合わせ技で明らかにするという、異分野融合型の研究の威力を見せるものとなりました。



図：Developmental Cell誌の表紙に採用された原画
マスター因子MUTE(少女)が指揮することにより、細胞分裂が一回だけ起こり、一対の孔辺細胞が穴を囲んだ気孔が完成する(中)。MUTEの指揮が乱れることにより、分裂が過剰に起きたり(左) 起こらなかったり(右) し、どちらも正常な気孔として働くことができない。

Cytoplasmic MTOCs control spindle orientation for asymmetric cell division in plants.

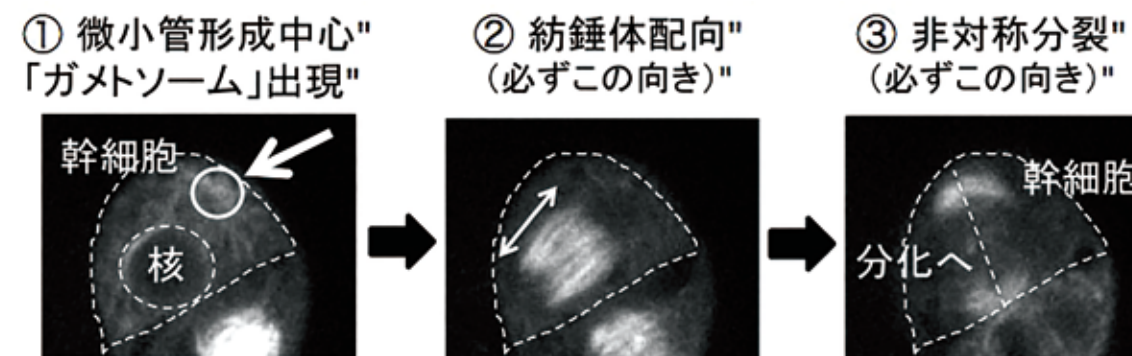
Ken Kosetsu, Takashi Murata, Moé Yamada, Momoko Nishina, Joanna Boruc, Mitsuyasu Hasebe, Daniël Van Damme, **Gohta Goshima** (2017) *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114, 42, E8847-E8854.

本研究では、基礎生物学研究所・生物進化研究部門の長谷部光泰教授・村田隆准教授、及びベルギー・ゲント大学と共同で、植物の発生や形態形成に決定的に重要な役割を果たす細胞内の高次構造を発見しました。

動植物の発生過程では、さまざまな種類の細胞を作り出すために非対称な細胞分裂が頻繁に起こります。動物細胞では130年前に「中心体（セントロソーム）」と呼ばれる構造体が発見され、これまでに、中心体が分裂の非対称性を保障することが証明されています。ところが、植物は進化の過程で中心体を失ったため、どのように細胞分裂の対称性・非対称性が制御されているかは謎でした。今回の研究では、ヒメツリガネゴケの幹細胞を使って、動物の中心体に相当する構造を発見し、これを「ガメトソーム」と命名しました。

ガメトソームを人為的に破壊すると、幹細胞に特徴的な非対称分裂が認められなくなりました。一方、種子植物にはガメトソームと類似の構造体は報告されていません。ところが、興味深いことに、私たちはタバコBY-2培養細胞において、「polar cap」と呼ばれる核膜に沿って生成される微小管の集まりが、ガメトソームと同様の機能を果たしていることを証明しました。

植物では多能性の幹細胞が動物よりもずっと長い期間維持されていることが知られていますが、植物幹細胞はガメトソームあるいはpolar capの場所を操ることで幹細胞性を維持しているのかもしれない。



図：新奇微小管系構造「ガメトソーム」によって制御されるヒメツリガネゴケ初期茎葉体幹細胞の非対称細胞分裂

Multiple kinesin-14 family members drive microtubule minus end-directed transport in plant cells.

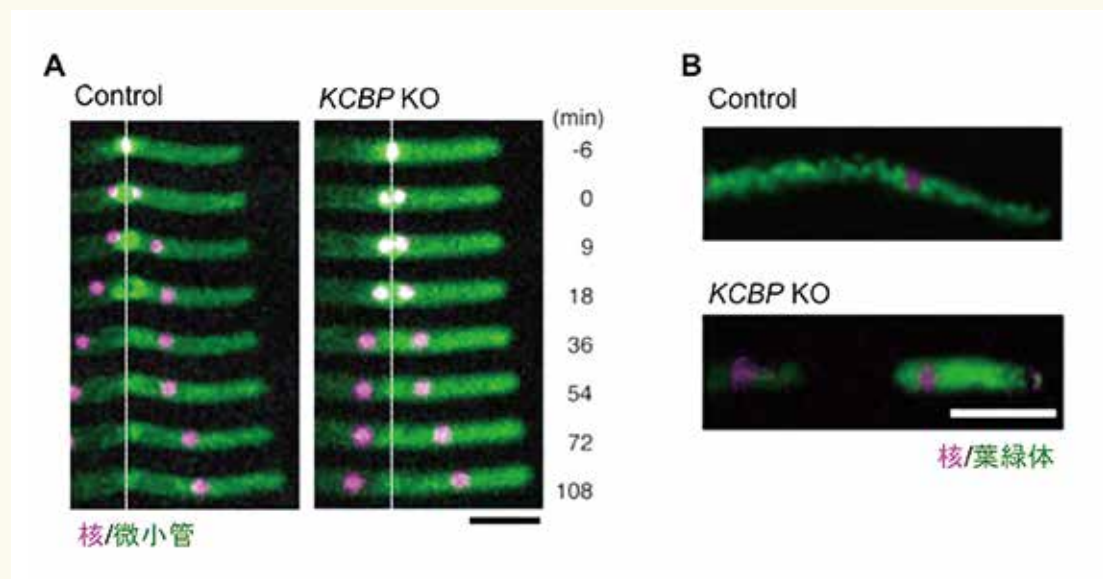
Moé Yamada, Yohko Tanaka-Takiguchi, Masahito Hayashi, Momoko Nishina, **Gohta Goshima** (2017) *The Journal of Cell Biology* 216, 1705-1714.

本研究では、名古屋大学の同僚と共同で、植物で独自に進化したタンパク質が細胞核などのオルガネラ輸送を担うことを発見しました。

細胞には様々な物質をそれぞれの適切な位置へ配置するための輸送機構が備わっています。その主要機構の一つが微小管と呼ばれる「レール」と微小管上を「走る」モータータンパク質による輸送です。動物細胞では「キネシン」と「ダイニン」と呼ばれる2種類のモータータンパク質（「列車」）が微小管上をそれぞれ逆方向に走行することで、付随した積荷が任意の方向へと運ばれます。しかし、陸上植物は進化の過程でダイニンを失ったため、どの様にして輸送が行われるのかは謎でした。今回の研究では、ヒメツリガネゴケの幹細胞を使った解析により、KCBPと呼

ばれる植物に特殊なキネシンが細胞分裂直後の細胞核や細胞質内の葉緑体を輸送していることを見出しました。KCBPを欠失すると、普段は分裂後の細胞の中央にすばやく移動する核が、分裂面近くに長時間とどまったままになりました。核の位置は将来の分裂面に影響を与えるため、KCBPは幹細胞の分裂面の位置制御に関わっている可能性があります。

動物ではこれらの過程でダイニンの関与が示されており、KCBPは「植物のダイニン」とも呼べるタンパク質であることが示唆されました。今回の発見は、陸上植物における物質輸送機構の進化だけでなく、植物幹細胞の分裂面制御機構を紐解く手がかりになることが期待されます。



図：輸送モーターであるKCBPが欠損したことにより核と葉緑体の運搬に異常をきたした細胞

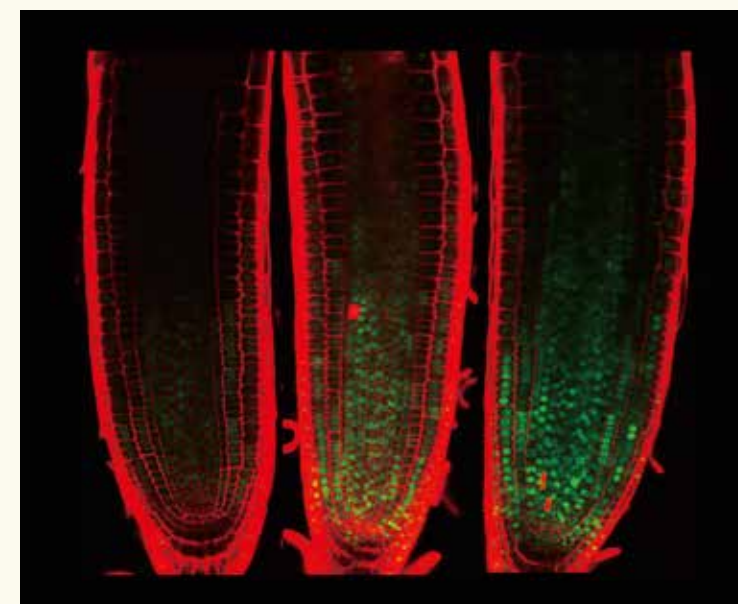
Arabidopsis R1R2R3-Myb proteins are essential for inhibiting cell division in response to DNA damage.

Poyu Chen, Hiroto Takatsuka, Naoki Takahashi, Rie Kurata, Yoichiro Fukao, Kosuke Kobayashi, **Masaki Ito, Masaaki Umeda** (2017) *Nature Communications* 8, 635.

DNAが傷つくと、ゲノムの恒常性を維持するためにDNA修復系が活性化されますが、修復のための時間稼ぎをするために、生物は細胞周期を遅延または停止させる仕組みをもっています。これはDNA損傷チェックポイントと呼ばれており、動物では細胞のガン化を防ぐ機構としてよく研究されています。植物でも同様な制御系が存在しますが、以前の私達の研究で、植物細胞がDNA損傷を受けるとなぜか細胞周期がG2期で停止することがわかっていました。G2期で止まった細胞は、①DNA修復後に再び細胞分裂を開始する、②M期をスキップしてS期に移行し、DNA倍加を始める、③細胞死を起こす、のいずれかの道を辿ります。通常の分裂細胞は①または②のような振る舞いをしますが、植物に特徴的なのは、③の細胞死誘導が幹細胞特異的に起こるという点です。いずれにしても、DNA損傷に応答した細胞周期のG2期停止は細胞タイプにより異なる現象を引き起こしますが、そもそものようなメカニ

ズムでG2期停止が制御されているかは不明のままでした。

私達は、シロイヌナズナにおいてR1R2R3型Myb転写因子(MYB3R)がDNA損傷に応答したG2期停止に重要な役割をもつことを明らかにしました。MYB3Rには転写活性化型と抑制型の二種類が存在しますが、抑制型(Rep-MYB3R)の方がG2/M期特異的遺伝子群の発現を抑えることにより、G2期停止を引き起こすことを見出しました。また、DNA損傷がないとRep-MYB3Rタンパク質は積極的に分解されますが、DNA損傷を受けるとサイクリン依存性キナーゼの活性低下に伴い、Rep-MYB3Rタンパク質が安定化する様子も観察されました(図)。Rep-MYB3Rは幹細胞の細胞死誘導にも必要不可欠であることがわかったので、DNA損傷により変異が入った幹細胞を除去し、そのゲノム恒常性を維持する上でも重要な役割を担っていると考えられます。



図：DNA損傷に応答したRep-MYB3Rタンパク質の蓄積
DNA二本鎖切断を誘導するゼオシンで処理すると、時間とともに（左から右）、GFPを融合させたRep-MYB3Rタンパク質が根端で蓄積する様子が観察されます。

SUPERMAN regulates floral whorl boundaries through control of auxin biosynthesis

Yifeng Xu, Nathanaël Prunet, Eng-Seng Gan, Yanbin Wang, Darragh Stewart, Frank Wellmer, Jiangbo Huang, Nobutoshi Yamaguchi, Yoshitaka Tatsumi, Mikiko Kojima, Takatoshi Kiba, **Hitoshi Sakakibara**, Thomas P Jack, Elliot M Meyerowitz, **Toshiro Ito** (2018) *The EMBO Journal* 37, e97499.

私たちのグループは、植物の花において、雄しべと雌しべの境界領域ではたらく「境界遺伝子」が植物ホルモンのオーキシンを制御することで、雄しべの数の決定および花幹細胞の増殖抑制にはたらくという新たなメカニズムを発見しました。このとき、境界領域でオーキシンの合成量が抑えられることで雄しべの数を一定に保ち、旺盛な増殖能力を持つ花の幹細胞の増殖を抑える役割を果たすことがわかりました。

植物のもつ花の幹細胞の高い増殖能を抑えるためには、複数の遺伝子が協調してはたらくと考えられます。その中の1つとして、遺伝子が壊れることで雄しべの数が増えるSUPERMAN遺伝子があります。SUPERMAN(SUP)遺伝子は花発生の初期に雄しべと雌しべの原基の境界領域ではたらく「境界遺伝子」であり、Zinc Finger型の転写因子をコードしているということは、今から20年以上前に明らかにされていました。しかし、実際にSUPタンパク質が雄しべの数を決定する仕組みはわかっていませんでした。

私たちは、SUPタンパク質は、雄しべと雌しべの境界領域におい

てオーキシンの合成酵素であるYUCCA1/4(YUC1/4)というタンパク質の遺伝子に対して発現を抑制することを見いだしました。

実際の実験としては、まず、*sup*突然変異体で幹細胞マーカーを発現する細胞数が増えており、幹細胞の異常増殖が雄しべの数の増加と関連していることを示しました。さらに、SUP遺伝子の誘導系を用いた発現プロファイリングにより、オーキシン関連遺伝子の発現が変動しており、実際に*sup*突然変異体でオーキシンマーカーの発現が上昇していることを示しました。次にオーキシンシグナルを阻害する試薬を外から与えることで*sup*突然変異体での雄しべの数の異常増加を抑制したり、オーキシン量を異所的に増やすことで*sup*突然変異体の表現型を再現したりできることを示しました。さらに、*sup*突然変異体での幹細胞の増殖抑制は、増えすぎたYUC1/4の活性を壊すことによって元に戻ることも確認しました(図)。さらに、SUPタンパク質がYUC1/4遺伝子座に直接結合しており、ポリコムタンパク質であるCURLY LEAF (CLF)と直接相互作用して、抑制的ヒストン修飾を導入することがわかりました。

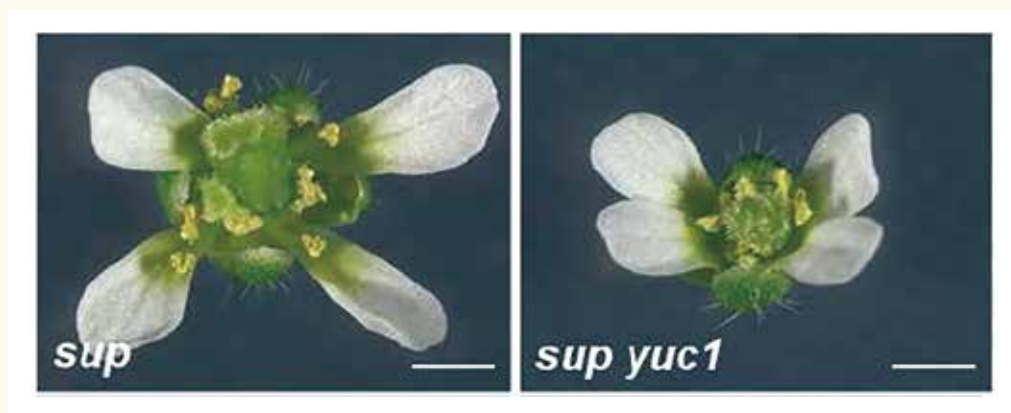


図. *superman(sup)*突然変異体の花(左)と*yucca1(yuc1)*突然変異体との二重突然変異体によって、雄しべの異常増加が元に戻った花(右)

国際シンポジウム報告 Report on the international symposium

国際シンポジウム「植物の生命力を支える植物多能性幹細胞の基盤原理」

May 11 Sat. - 14 Tue. 2019 東北大学

東北大学大学院生命科学研究科・教授・経塚淳子

2019年5月11日(土)から14日(火)までの4日間にわたり、東北大学片平キャンパスにおいて国際シンポジウム「Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality」を開催し、3名の基調講演者、21名の招待講演者(国外から11名、国内から10名)、領域から14名の講演者の合計38題の講演と48件のポスター発表が行われました。

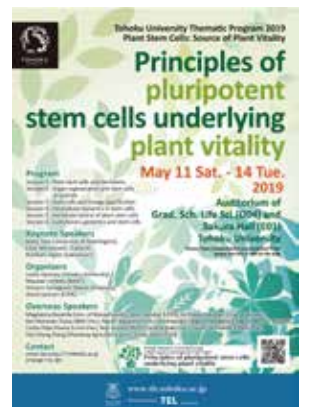
初日は午後2時からのポスター発表で幕を開けました。その後、新学術領域「植物多能性幹細胞」の研究者であるワシントン大学の鳥居啓子教授による、気孔幹細胞からの気孔形成をタイムリーに進行させる仕組みについての講演がありました。続いて、花器官形成のABCモデルの発見者として著名なカリフォルニア工科大学のElliot Meyerowitz教授による、細胞の力学的シグナルが幹細胞の性質や分裂方向を決める仕組みについての講演がありました。その後、ポスター&ウェルカムパーティで飲み物を片手に活発な議論が行われました。

2日目からは招待講演セッションが始まり、セッション1「Plant stem cells and meristems」では、さまざまなメリステムにおける幹細胞の維持機構をめぐって活発な議論が交わされました。

3日目からは、同じ片平キャンパスのさくらホールに会場を移し、5つのセッションが開催されました。基礎生物学研究所の阿形清和所長による基調講演では、プラナリアの再生をめぐる研究の歴史的背景から最新の成果まで、研究にかける同氏の熱い情

熱が伝わる講演がありました。引き続きセッション2「Stem cells and regeneration in animals」では、動物の幹細胞・再生研究に関する6題の講演がありました。さらに、セッション3「Stem cell lineage specification」、セッション4「Intracellular dynamics in stem cells」、セッション5「Hormonal control of plant stem cells」、セッション6「Evolutionary genomics and stem cells」で植物幹細胞について多方面からの議論が交わされました。

本シンポジウムでは、「ダイバーシティ」をひとつのキーワードに設定しました。新学術領域「植物多能性幹細胞」が目指すのは植物幹細胞とは何かを理解することですが、動物の幹細胞を論じるセッションも設け、阿形所長と東北大学の田村宏治教授にオーガナイザーをお願いし、6題の話題を設定していただきました。このセッション以外にも動物幹細胞の研究者が多く参加してくださいました。これにより、植物と動物の幹細胞に共通する点と異質な点を浮き彫りにすることができたことにとどまらず、幹細胞を研究する者どうしが情報交換をする機会となり、相互の連帯感が深まり、とても有意義な会議となりました。また、スピーカーのジェンダー比は11:27(女性29%)でした。同数にはまだ遠い現状ですが、質疑応答では、女性の方が多いいのではないかと錯覚するほど女性から積極的な発言がありました。



Photos ©Tohoku Forum for Creativity

2日目午後のエクスカーションでは、仙台市内の瑞宝殿、仙台城址、東北大学付属植物園を訪れました。瑞宝殿は仙台藩祖伊達政宗公ら伊達家三藩主の霊廟です。参加者は、江戸時代から続く杉並木の静けさに包まれて、霊廟周辺の苔に癒され、江戸時代にタイムトリップしたかのような錯覚を覚えたのではないかと思います。仙台城址の後に訪れた東北大学植物園は、青葉山の丘陵地にある約52万㎡の自然植物園です。青葉山は伊達政宗による開城以来仙台藩の厳重な監視下に置かれていたため、ほとんど人手が加えられておらず、貴重な動植物の宝庫として天然記念物



international symposium experience

国際シンポジウム体験記1

国立遺伝学研究所 津田勝利

5月11日から14日にかけて、東北大学で開かれた国際シンポジウム“Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality”に参加しました。今回の参加にあたって、自分で決めていた目標がありました。それは、「直前に読んでいくつかの論文の著者に直接質問する」です。イネ研究者の私にとっては、動物だけでなくシロイヌナズナの分野でさえ海外の第一線の研究者のトークを直接聴く機会はありません。国内学会は慣れっこの自分も、久しぶりに緊張しつつ興奮気味の気持ちで臨みました。

まず、初めの目標はAri Pekka Mähönen博士です。形成層幹細胞のbifacialな挙動と木部細胞のニッチ的な働きを明らかにした素晴らしい研究を発表されたばかりです。Full paper 3本分ぐらいに匹敵するのではないかとされる実験量で、様々な角度から幹細胞挙動の詳細な記述と制御機構に迫った論文でした。博士のトークの後の休憩時間にさっそく質問しようと近づきましたが、すでに何人かの人に囲まれています。笑顔でズイッと中に入り込む度胸のない自分は、近くにあったお茶菓子を取って通り過ぎてしまいました。そのあと何度か休憩時間やランチでモジモジした後、ようやく1人で佇んでいるMähönen博士を見つけ、話しかけることができました。論文には載せきれなかったデータや実験技術について色々教えてもらうことができ、おまけにプラスミドまで送っていただけることになりました。

1人目標を達成して気が楽になったので、もう1人のターゲット

に指定されています。5月の仙台は新緑がとても美しく、シンポジウム中は特に好天に恵まれたのは幸いでした。

国際シンポジウムは、東北大学が国際的学際研究を推進するために2013年に設立した組織The Tohoku Forum for Creativity (TFC)から多大なサポートを受けました。講演会では、TFCの前田教授からTFCについて紹介していただきました。

東北大学からも生命系の研究者、学生など大勢の参加があり、東北大学にとっても有意義なシンポジウムとなりました。

Venu Gonehal博士を探します。有名な幹細胞制御因子WUSについて、生化学・イメージング・数理モデルを駆使した非常に丁寧な実験で、分子レベルの制御メカニズムを次々と明らかにされている方で、自分は彼の研究のファンです。パーティがすでに始まって、少し酔いが回ってきた頭でぼやっと探していると、なんと自分のポスターの前にいます！口をパクパクさせながら「これは僕の研究です」と話しかけ、自分の研究との共通点や相違点（彼も自分も幹細胞で働く転写因子のタンパク質レベルでの挙動を研究しています）などについて詳しく議論することができました。

この他にも数名の海外から来られた方と熱のこもった議論や笑い話を共にさせていただき、一応目標は達成できたと言えます。とても収穫の多いシンポジウムとなりました。最後に、素晴らしいシンポジウムとワークショップを準備してくださったオーガナイザーの先生方ならびに経塚先生の研究室の皆様にご挨拶いたします。どうもありがとうございました。



国際シンポジウム体験記2

国立遺伝学研究所 鈴木俊哉

元号が令和と改められて間もない5月11日、新幹線でシンポジウムが開かれる仙台へ。東北では新緑がちょうど盛りを迎え、天気も快晴で非常に心地よい。会場は東北大学片平キャンパス内の建物で、仙台駅からは徒歩圏内とアクセスも良好。初日のプログラムは午後からで、まず気孔形成の分野をリードする鳥居啓子博士、そして花のABCモデルを提唱したEliot Meyerowitz博士によるプレナリートークから始まった。ABCモデルが発表されてからもう30年近くになるが、現在も新たなテーマに精力的に取り組み続けるMeyerowitz博士には大きな感銘を受けた。夕方からはウェルカムパーティー兼ポスター発表といった感じで、ビールを片手にポスターを囲んでディスカッション。自分も研究の成果をポスターで発表し、有意義な議論することができた。

プログラム二日目、午前中は植物の幹細胞やメリステムについて第一線で活躍する研究者たちの発表が続ぎ、この分野における最先端の成果を聞くことができた。ランチでは海外のゲストと出席し、一緒にいた研究室の院生とともに自己紹介。静岡の三島から来たと言っても首をかしげられたが、富士山が毎日見えると云ったらいい反応を示してくれた。そして午後は、今回のシンポジウムの目玉企画とも言えるエクスカーション。仙台市内の史跡と東北大学植物園を巡る企画とあって非常に盛況で、海外からのゲストはほとんど参加しているようだった。貸切バス2台に分乗し、まずは仙台藩の礎を築いた伊達政宗の廟所である瑞鳳殿へ。

残念ながら戦災で焼失し、現在の建物は忠実に復元されたものであるが、周囲に緑に囲まれて厳かな雰囲気を感じられた。続いて仙台藩伊達氏の居城であった仙台城へ。有名な政宗の銅像がある本丸に直行し、そこで集合写真を撮ってからしばし自由時間。この日もいい天気で、高台にある本丸からは仙台市街地だけでなく遠く海まで見渡すことができた。そしてエクスカーションの最終目的地は、東北大学青葉キャンパスにある付属植物園。ここ

では東北大学を退官後、現在は植物園に勤務しておられる片岡博尚博士に案内をしていただいた。植物園ということで、温室や庭園を見て回るのかと思っていたら、案内されたのは軽い登山になるような山の中。かつては仙台城の一部ということで開発から免れ、今では貴重な自然の森が残っているとのことだ。片岡博士手書きの案内図をもとに山道を歩き、ところどころで注目すべき植物について丁寧に説明していただいた。その中でも、ちょうど花の時期を迎えていたのがハナイカガで、花が葉の中央部分に咲くという非常にユニークな植物である。これは自分を含め参加者みな興味を覚えたようで、しきりに写真を撮っていた。またヒメシャガも花盛りで、林床に咲くピンク色の花が可憐であった。

プログラム三日目は、朝から夕方まで動植物の幹細胞に関連した研究のトークセッション。植物のほうは参加している学会や研究会などで聞いている内容も多かったが、ブラナリアやイモリなどの動物の話は普段耳にする機会がなく非常に新鮮であった。夜の懇親会では笹かまぼこなど仙台名物も提供され、国内外の研究者と交流を深めることができた。

プログラム最終日の午前中は、昨日に引き続き動植物の幹細胞研究者によるトークセッション。研究対象もイネやミヤコグサから樹木、果てはハダカデバネズミまで多彩であった。昼過ぎに全てのプログラムが終了し、シンポジウムは散会となった。今回のシンポジウムは幹細胞がテーマであったが、一言で幹細胞の研究といってもその対象やアプローチの方法は非常に多様であることを実感した。毎日研究室で実験や観察を繰り返していると視野が狭くなりがちであるが、自身の研究ももう少し広い視点から見ることで新たな展開が生まれるかもしれない、といったことに気付かされた。こういう点でも、今回のシンポジウムに参加したことは非常に有意義であった。



Voices from overseas attendees



Dr. Ari Pekka Mähönen

I really enjoyed the meeting. The quality of the invited and local talks were excellent – I learned a lot. I especially enjoyed the fact that there were a combination of both animal and plant development talks. And I felt that I was able to follow also the animal talks, as everybody had a broad introduction to their work. I hope that there will be continuation for this symposium.



Dr. Filipe Pereira

“Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution” – This quote by Theodosius Dobzhansky illustrates the main lesson of the symposium that was beautifully conveyed by the program. There is so much to be learned by comparing and contrasting concepts of cell fate and reprogramming across model organisms and disciplines. The Symposium at Tohoku University excelled in this philosophy: evolving paradigms of stem cell biology were discussed across kingdoms in biology, both in plants and animals, by scientists from around the globe.



Dr. Yunde Zhao

I was very impressed by the scientific program that included the most prominent scientists in the field. The symposium was an outstanding venue for Japanese scientists, especially graduate students and young faculty, to interact with international speakers. I personally enjoyed the talks and had many discussions with students and postdocs. I hope that you will continue to organize such events.



Dr. Gonehal Venugopala

I express my deep appreciation and gratitude for organising the symposium "Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality". The scientific program which included both international and Japanese speakers was both exciting and balanced in representing topics on both plant and animal stem cell biology. The poster sessions provided an excellent opportunity for graduate students and post docs to interact with speakers from US, Europe and China. Overall the symposium was an excellent learning experience in the fast developing area of stem cell biology.



Dr. Lieven De Veylder

It was highly informative to me (especially because of the mixing with non-plant stem cell talks) and that the meeting was very well organised (including splendid food).



Dr. David Jackson

Just writing to say how much I enjoyed the "Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality" Conference held in Sendai this May. The quality of the talks was outstanding, and I especially enjoyed the mix of animal and plant stem cell presentations. The posters were also excellent, and the hospitality was first class. Thanks again for a very inspiring meeting.



Dr. Keiko Torii

The plant stem cell symposium offered exciting, diverse cutting-edge research topics unified with a theme of stem cell maintenance and differentiation. I learned a lot with interaction with scientists studying animal stem cells as well as computational biologists aiming to uncover the regulatory networks underlying regeneration at a single-cell resolution. Equally impressive was the diversity of participating scientists: over 1/3 speakers were women, and many early-career scientists of different nationalities joined the conference. So proud to be a part of this conference, held in the beautiful city of Sendai, thanks to the organizers for the amazing job!



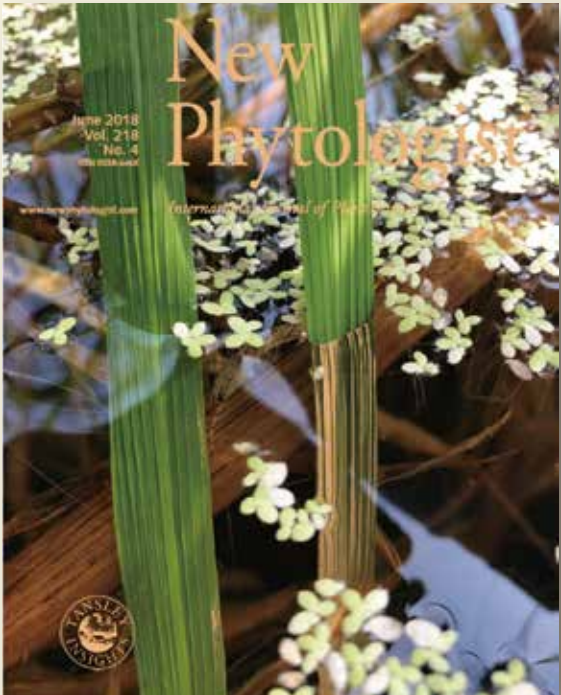
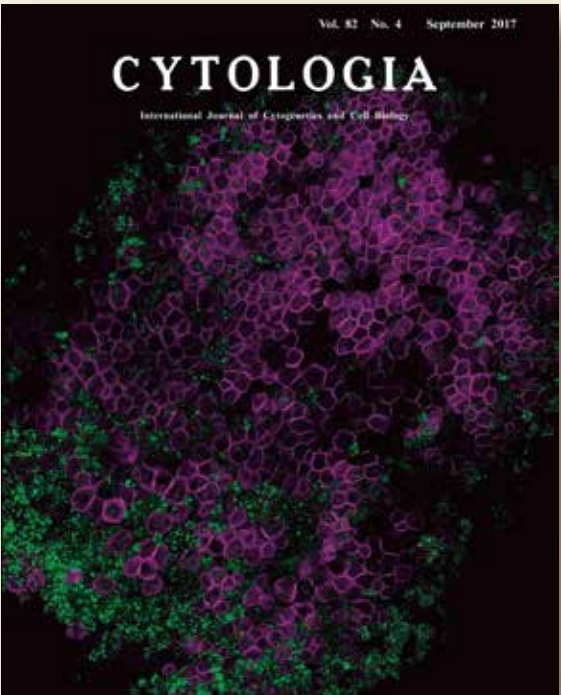
Dr. Eliot Meyerowitz

I found the meeting to be extremely interesting - excellent talks on a variety of subjects, some closely related to my work on plants and some talks that were very informative about areas where I know little. Overall I think the mix of topics was just right. In addition, the opportunities for discussions outside of the talks were much welcomed and for me, scientifically productive. I should add that I also enjoyed very much seeing Sendai for the first time, meeting with some of my old friends and colleagues who also were in attendance, and sampling the local cuisine! Thanks for a superb meeting,

雑誌表紙リスト

Journal Cover List

班員名	雑誌名	年	巻号
近 藤	Cytologia	2017	vol.82
芦 莉	New Phytologist	2018	vol.218
鳥 居	Developmental Cell	2018	vol.45



Developmental Cell誌の表紙に採用された原画

雑誌表紙は転載許諾済み

報道リスト

Newspaper reports

班員名	掲載誌	日付	紙面 / オンライン	Headline
梅田	日本経済新聞	170925	紙面	植物の DNA が損傷　細胞分裂を一時停止
梅田	読売新聞	171005	紙面	植物成長スイッチ役発見
西浜	京都新聞	171006	紙面	ゼニゴケ全遺伝情報解読　植物研究「モデル」に
西浜	産経新聞	171016	紙面	ゼニゴケのゲノム解読
五島	日刊工業新聞	171101	紙面	植物の発生・形成に重要　名大、細胞内構造を解明
西浜	朝日新聞	171123	紙面	ゼニゴケ　全ゲノム解読
梅田	化学工業日報	180222	紙面	植物 DNA　損傷で働く遺伝子群　奈良先端大　耐ストレス作物期待
梅田	読売新聞	180320	紙面	DNA 破壊時 独自遺伝子群　先端大など研究チーム　植物、身守る働き解明
芦刈	日本経済新聞	180713	紙面	イネの背丈　伸ばす遺伝子
芦刈	中日新聞	180713	紙面	イネ伸ばす遺伝子発見
芦刈	河北新聞	180713	紙面	水没時背伸び　イネ遺伝子解明
芦刈	日経産業新聞	180717	紙面	背丈伸ばすイネの遺伝子発見
芦刈	米麦日報	180718	紙面	遺伝子「SD1」に「浮きイネ」制御機能発見＝東北大学ら
芦刈	農業共済新聞	180725	紙面	水没時に急激伸長　浮きイネ　仕組みを解明
芦刈	日刊工業新聞	180726	紙面	水没で背丈伸ばす「浮きイネ」　名大、カギ遺伝子発見
五島	科学新聞	190118	紙面	第 15 回　日本学術振興会賞に 25 氏　細胞骨格形成遺伝子を 8 つ特定
北口	化学工業日報	190405	紙面	グルコースセンサー　広範濃度を定量検出　東工大東大イメージング応用へ
梅田	日刊工業新聞	190418	紙面	ストレス下でも植物成長　特定たんばく質機能停止　奈良先端大
北口	科学新聞	190419	紙面	新規緑色蛍光タンパク質型センサー　グルコース動態を可視化
伊藤寿朗	日本経済新聞	190609	紙面	めしべ作る遺伝子解明
石川	中日新聞	190709	紙面	葉の細胞　幹細胞化
石川	毎日新聞	190709	紙面	幹細胞化 ON OFF 遺伝子
石川	東海愛知新聞	190709	紙面	幹細胞への変化に成功　岡崎基生研　ステミン遺伝子を発見
石川	朝日新聞	190717	紙面	「幹細胞」に変化　たった一つの遺伝子で
石川	日経産業新聞	190718	紙面	幹細胞に戻す遺伝子　コケで発見
石川	読売新聞	190725	紙面	幹細胞生む遺伝子発見　挿し木不可植物も増殖
梅田	EurekAlert	180301	オンライン	Plants fix DNA differently from animals
芦刈	共同通信	180713	オンライン	背伸ばすイネの遺伝子発見　水没時にホルモン合成
芦刈	時事通信	180713	オンライン	「浮きイネ」の仕組み解明＝水没に対応、草丈急成長 - 名大など
山口	日本経済新聞	190118	オンライン	植物の枝分かれ制御ホルモン『ストリゴラクトン』の受容メカニズムを解明
山口	日経バイオテック	190122	オンライン	植物の枝分かれ制御ホルモン『ストリゴラクトン』の受容メカニズムを解明
梅田	EurekAlert	190404	オンライン	Plants grow less in hotter temperatures
有村	日本経済新聞	190709	オンライン	植物ミトコンドリアのゲノム編集に成功
有村	日経バイオテック	190709	オンライン	植物のミトコンドリアをゲノム編集
梶原	日刊工業新聞	190719	オンライン	名大、サイトカイニン輸送で成長制御 - 植物の仕組み解明



朝日新聞　2017 年 11 月 23 日



読売新聞　2018 年 3 月 20 日



中日新聞　2018 年 7 月 13 日



日本経済新聞　2019 年 6 月 9 日



中日新聞　2019 年 7 月 9 日



朝日新聞　2019 年 7 月 17 日



産経新聞　2017 年 10 月 16 日



日経産業新聞　2019 年 7 月 18 日



読売新聞　2019 年 7 月 25 日



毎日新聞　2019 年 7 月 9 日

2017年度アウトリーチ活動

Outrech activity

日付	活動名	対象	概要	場所	活動者
7月13日	滝川第二中学校での模擬授業	中学生	大学生生活や研究活動の紹介と、「陸上植物のなりたちと進化」と題した模擬授業を行った。	瀧川学園 滝川第二中学校（神戸市）	石崎 公庸
8月9日	名古屋大学オープンキャンパスでの研究紹介	高校生	様々な植物ホルモンの役割と最近の研究成果について、ポスターと植物観察などを交えて説明した。	名古屋大学 生命農学研究科	榊原 均
8月9日	名古屋大学オープンキャンパスでの研究紹介	高校生	イネの節間伸長や収量性に関与する遺伝子機能の紹介と、有用農業形質遺伝子による育種について説明した。	名古屋大学 生物機能開発利用研究センター	芦苅 基行
8月10日	名古屋大学オープンキャンパスでの進路相談	高校生	オープンキャンパス企画の、高校生に対する進路相談コーナーに相談役として参加した。	名古屋大学 理学研究科	五島 剛太
8月23日～25日	基礎生物学研究所 大学生のための夏の実習・大学院説明会	大学学部生	研究内容の概説・研究室見学を実施。特に興味を持つ学部生に対して3日間の実習を行った。今年はフランスからの参加者を含め4名を受け入れた。	基礎生物学研究所	坪内 知美
9月1日～14日	学部生長期インターンシップ	大学学部生	同志社大学理工学部の3年生1名が2週間梅田研に滞在し、実験と研究発表を行った。	奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科	梅田 正明
9月23日	理化学研究所 一般公開 2017	一般	植物や昆虫、微生物など生物のミクロの世界を、横浜フロンティア高校の高校生ボランティアと共に子供から大人までが様々な顕微鏡を使って観察した。	理化学研究所 横浜キャンパス	豊岡 公徳
9月23日	理化学研究所 一般公開 2017	一般	モデル植物に関わる展示と、モデル植物を使ったキーホルダー作製により、植物についての理解を深めた。	理化学研究所 横浜キャンパス	木羽 隆敏 榊原 均
10月10日	科学雑誌ニュートン別冊：「細胞と生命」協力	一般	科学雑誌ニュートン別冊：「細胞と生命」の中の「染色体の分配」の章に協力した。		五島 剛太
10月28日	国立遺伝学研究所 公開講演会 2017	一般	国立遺伝学研究所が主催する公開講演会において、「植物の形作りと作物育種」というタイトルで一般向けの講演を行なった。	一橋講堂 学術総合センター	佐藤 豊
11月26日 12月3日	ラジオ番組出演	一般	三島函南エリアのFMラジオ局ボイスキューの番組サイエンス NOW において、パーソナリティと科学研究の面白さを話し合った様子が一般向けに放送された。	FM ラジオ局 ボイスキュー 収録室	佐藤 豊
12月1日	岡崎市長立竜海中学校での出前授業	中学生	中学2年生に対して「細胞を操る仕組み」と題した授業を行なった。	愛知県岡崎市 岡崎市長立竜海中学校	坪内 知美
12月19日	高校生 研究所見学対応	高校生	品川女子学院の高校1年生の研究所見学に対応し、上田が座談会に参加した。	理化学研究所 横浜キャンパス	榊原 均 上田 七重



理化学研究所一般公開2017



岡崎市長立竜海中学校での出前授業

2018年度アウトリーチ活動

Outrech activity

日付	活動名	対象	概要	場所	活動者
4月14日	京都府立洛西高等学校 校西サイエンス チャレンジ講座	高校生	高大連携授業「SDGs ハテナソン授業：わたしの学びの未来を探す」の講師。	京都府立洛西高等学校	木村 成介
5月12日 13日	第40回すずかけ祭	一般	植物や動物の細胞内の様子を可視化するセンサーの開発研究の説明と、最新研究機器の紹介。	東京工業大学 すずかけ台キャンパス	北口 哲也
5月21日 24日 6月18日 24日	JST さくらサイエンスプラン講師	アジアからの高校生、教員	アジア各国からの高校生と引率の教員に対する研究紹介。	立教大学理学部	榊原 恵子 養老 瑛美子
6月4日	清水東高校見学会	高校生	「植物細胞をのぞいてみよう」と題した模擬授業と、研究室見学、最新の研究機器の紹介。	京都大学理学2号館	嶋田 知生
6月9日	第28回名古屋大学 理学懇話会「植物たちの巧妙な生き方」	高校生および一般	植物のかたちをつくり出す細胞の骨格について、写真や動画をつかって平易に紹介。	名古屋大学 坂田・平田ホール	五島 剛太
6月9日	高校生のためのサイエンスカフェ in 名大	高校生	高校生との議論および研究室見学ツアーと最新研究機器の紹介。	名古屋大学 坂田・平田ホール	五島 剛太
6月10日	京都産業大学オープンキャンパス	高校生および一般	京都産業大学オープンキャンパスでの研究内容の紹介。	京都産業大学	木村 成介
7月10日	滝川第二中学校での模擬授業	中学生	生徒3と教員への大学生生活や研究活動の説明と、「陸上植物のなりたちと進化」と題した模擬授業の開催。	神戸大学大学院 理学研究科	石崎 公庸
7月13日 17日	グローバルネットワーク 京都講演会 講師	高校生	SDGs2030の概要解説と、SDGs2030を自分の学びや将来を結びつけて考えるワークの開催。	京都府立洛西高等学校	木村 成介
7月24日 ～8月1日	体験入学	学部学生	学部学生1名の体験入学の受入。細胞培養等の基本操作と、多能性幹細胞の特殊な細胞周期制御を学んだ。	自然科学研究機構 基礎生物学研究所	坪内 知美
7月25日 26日	東北大学オープンキャンパス	一般（主に高校生）	代表的な植物ホルモンの作用の説明と、植物ホルモン関連の突然変異体の展示と説明。	東北大学 青葉山キャンパス	山口 信次郎 増口 潔
7月25日 ～28日	JST さくらサイエンスプラン講師	アジアからの大学生	韓国、タイ、インドネシア、日本の学生への講義と実験の指導。	京都産業大学	木村 成介
7月26日	高大連携授業 講師	高校生	京産大附属高校の高大連携授業（KSU サイエンス講座）における実験授業の講師。	京都産業大学	木村 成介
7月28日	神戸大学理学部サイエンスセミナー	高校生および一般	一般向け講演会「サイエンスセミナー」にて、「植物はいつ、どのように陸上へ進出したのか」の講演。	神戸大学大学神大会館 六甲ホール	石崎 公庸
7月31日 8月1日	東北大学オープンキャンパス	高校生	イネ、ゼニゴケ、ヒメツリガネゴケの展示と研究の紹介、ならびに、メリステムや幹細胞の性質の説明。	東北大学青葉山キャンパス（理学部）	経塚 淳子
8月1日	仙台第二高校での模擬授業	高校生	「植物細胞はどうやって運命を決めているのか」と題した模擬授業と、研究室見学ツアー、最新研究機器の紹介。	東京大学理学部2号館	近藤 侑貴

2018年度アウトリーチ活動

Outrech activity

日付	活動名	対象	概要	場所	活動者
8月1日 ～3日	立教大学オープン キャンパス	高校生	ヒメツリガネゴケ、コマチゴケ、フタバ ネゼニゴケ、ツノゴケの展示と研究室・ 研究紹介。	立教大学理学部	榊原 恵子
8月5日	公開実験講座 特別 セミナー「植物の成 長の仕組み」	高校生および 一般	植物の成長についての説明と、植物ホル モンが農業や世の中の生活にどのように 貢献しているかを平易に説明。	名古屋大学・ 生物機能開発利用 研究センター	芦苅 基行
8月6日	北海道大学オープン キャンパス	高校生	植物研究におけるコケ植物の魅力の紹介 と、キャンパス内で採集したコケの顕微 鏡を用いた種の同定実験など。	北海道大学札幌 キャンパス (理学部5号館)	藤田 知道
8月6日 ～9日	高校生ラボステイ	高校生	高温ストレスがクロマチン構造に与える 影響と、クロマチン構造変化がG2期進行 に与える影響を調べる実験。	奈良先端科学技術 大学院大学 先端科学 技術研究科	梅田 正明
8月9日	名古屋大学 オープンキャンパス	一般（主に 高校生）	農業形質遺伝子研究のイネ育種への応用 可能性を概説。育種されたイネの食糧問 題解決への貢献の紹介。	名古屋大学・ 生物機能開発利用 研究センター	芦苅 基行
8月9日	名古屋大学 オープンキャンパス	一般（主に 高校生）	植物ホルモンが制御する様々な生理応答 と植物ホルモンを定量技術の解説。	名古屋大学・ 東山キャンパス	木羽 隆敏 榊原 均
8月9日	京都大学農学部 オープンキャンパス	一般（主に 高校生）	「植物の生存戦略を探り地球環境問題に挑 む」と題した講演と、ゼニゴケの実物を 用いた説明。	京都大学・ 北部キャンパス・ 農学部総合館	西浜 竜一
8月10日	TOKYO TECH OPEN CAMPUS	高校生および 一般	植物や動物の細胞内の様子を可視化する センサーの紹介と、蛍光タンパク質などの 観察。	東京工業大学大 岡山キャンパス	北口 哲也
8月10日	京 都 大 学 オープン キャンパス	高校生	植物の発生や環境応答に関する説明と、研 究室見学ツアー、最新研究機器の紹介。	京都大学理学2号館	嶋田 知生
8月10日	科学体験イベント 「あそびとまなびの 玉手箱」	小学生	子供向けの科学体験イベント「あそびと まなびの玉手箱」の開催。	イオン洛南 ショッピングセンター (京都市)	木村 成介
8月18日	京都産業大学 オープンキャンパス	高校生および 一般	オープンキャンパスにける研究内容の紹介。	京都産業大学	木村 成介
8月21日	大阪高等学校夏期講 座2018 講師	高校生	「京都産業大学理工系学部を体験しよう」に おける模擬講義と見学会。	京都産業大学	木村 成介
9月1日	理化学研究所 横浜キャンパス 一般公開	一般	植物や昆虫、微生物など生物のミクロの 世界を様々な顕微鏡を使って観察。	理化学研究所 横浜キャンパス	豊岡 公德 林 誠
9月9日	京都産業大学 オープンキャンパス	高校生および 一般	オープンキャンパスにおける研究内容の 紹介。	京都産業大学	木村 成介
9月10日	大阪高等学校理系向 け実験講座講師	高校生	実験講座「植物の環境応答と遺伝子発現 解析」の開催。	京都産業大学	木村 成介
10月13日	奈良先端大 サイエンス塾	一般 (主に小学 生と保護 者)	植物の花の構造の成り立ちについて、遺 伝学的なABCモデルを平易に解説。	奈良先端科学技術 大学院大学高山 サイエンスプラザ	伊藤 寿朗



近藤脩貴先生による仙台第二高中生への模擬授業



北海道大学オープンキャンパス（藤田知道先生）

2018年度アウトリーチ活動

Outrech activity

日付	活動名	対象	概要	場所	活動者
10月13日 20日	JST 次世代育成事業 「科学の未来を創る 女子中高生チャレ ンジ・ラボ ～家族・先 生と一緒に知ろう!! 多彩な理系の未来 ～」チャレンジラボ	高校生	「生き物はみんな親戚？ DNA をつかって 近縁関係しらべよう」と題した講義と分 子系統解析の体験講座の実施。	立教大学理学部	榊原 恵子
10月20日	第14回名古屋大学 ホームカミングデイ	理学部・ 理学研究科 の卒業生	研究の成果と活動の道のりの紹介。被子 植物の生殖過程の概説。	名古屋大学 坂田・平田ホール	武内 秀憲
10月25日 26日	中学生職業体験学 習「イネの葉っぱで DNA 診断をしてみ よう！」	三島市・ 沼津市の 中学生	DNA と遺伝のしくみの概要と農作物の栽 培化・品種改良との関わりの講義と遺伝 子多型分析実験。	国立遺伝学研究所・ 実験圃場	津田 勝利 野々村 賢一
10月26日	西宮東高校への出張 授業 植物の形作り	高校生数理 科学コース 1年生	生物の遺伝情報のポイント、植物の形作 りのしくみなどの解説、研究紹介。	西宮市立西宮東 高等学校	柿本 辰男
11月2日	埼玉県立大生への講 義および施設見学	学部生、 教員	電子顕微鏡に関する講義と研究室見学ツ アーの実施、最新研究機器の紹介。	理化学研究所 横浜キャンパス	豊岡 公德
11月10日	苔・こけ・コケ展 2018 での講演会	高校生および 一般	「庭の嫌われ者ゼニゴケから探る植物陸上 進出の謎」と題した講演。	京都府立植物園 植物園会館	石崎 公庸
11月11日	奈良先端大 オープンキャンパス	一般	植物の花の形作りについて、幹細胞の分 化過程の解説。	奈良先端科学技術大学 院大学 先端科学技術 研究科	伊藤 寿朗
11月13日	奈良先端大 オープンキャンパス	一般	寄生植物の種類やその寄生のしくみ、私た ちの生活との関わりについての紹介。冊 子の配布と顕微鏡による観察。	奈良先端科学技術大学 院大学 バイオサイエ ンス研究棟	吉田 聡子
11月15日	高校生への 研究室紹介	宝塚北高校 2年生	研究紹介、研究室見学の実施。蛍光顕微 鏡観察などの体験。	大阪大学大学院 理学研究科	柿本 辰男
12月9日	小学校児童向け科学 体験イベント「かみ がもラボ」	小学生	小学校で子供向けの科学体験イベント「か みがもラボ」の開催。	京都市立上賀茂小学校	木村 成介
12月15日	中学生への体験授 業「ぶらりがく for you」	中学生	百花繚乱 “一様で多様な植物の形づく り”と題した講義。顕微鏡を用いた花や イネなどの観察と発表。	東北大学 青葉山 サイエンスホール	経塚 淳子
12月19日	愛知淑徳高校研究室 見学ツアー	高校生	研究室見学ツアーの実施。ヒメツリガネゴ ケや顕微鏡、遺伝子解析装置などの紹介。	名古屋大学理学部	五島 剛太
12月22日	日本植物学会 一般 講演会「植物が好 き！ - 植物科学が拓 く新しい世界-」	一般	日本植物学会の市民講演会において植物 の世代交代と形態の多様性をもたらす分 子機構について講演。	東京理科大学神楽坂 キャンパス	榊原 恵子
3月21日	名古屋大学オープン レクチャー	高校生および 一般	「植物の中の会話の話し」と題した講演	名古屋大学	榊原 均



TOKYO TECH OPEN CAMPUS（北口哲也先生）



理研横浜一般公開（豊岡公德先生）



中学生への体験授業「ぶらりがくfor you」（経塚淳子先生）