

京都大学大学院理学研究科

# 植物学教室年報



2022 年度

---

表紙の図：Flora Japonica (von Siebold and Zuccarini, 1835–1870; 植物学教室所蔵) より

(記載名) *Wisteria japonica* Sieb. et Zucc.

(現在の学名) *Zucc. Millettia japonica* (Sieb. et Zucc.) A. Gray

(和名) ナツフジ

# 植物生理学分科

## 研究内容の概略

植物は、複数の光受容体(タンパク質)を使い分け、光を貴重な「情報源」として巧みに利用している。当研究室では、フィトクロム(phy)、フォトトロピン(phot)などの光受容体(図1)が様々な生理現象を制御する分子機構について、主にモデル植物であるシロイヌナズナを材料に、分子・細胞レベルの研究を進めている。また、これらの過程に対する葉緑体シグナルの関与についても研究を行っている。さらに、これまで実験室内で明らかにされてきた光応答が、野外の自然環境下でどのように実現されているかに興味をもち、生態学的視点からの研究も開始した。以下、最近の成果を中心に紹介する。

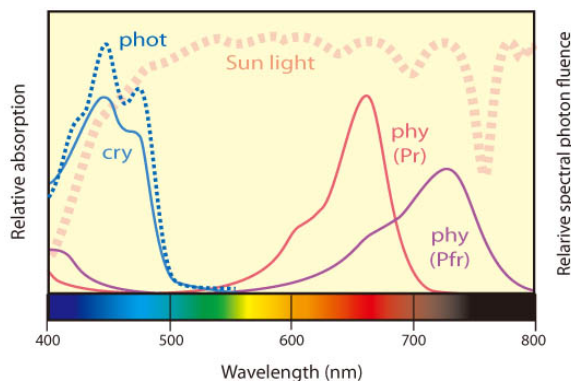


図1 植物の代表的光受容体の光吸収スペクトル

## A. 光受容体の構造とシグナル伝達機構

### 背景

我々は、赤／遠赤色光の受容体である phy や青色光受容体である phot の構造やシグナル伝達に関わる研究を進めてきた。本年度の成果を中心に以下に紹介する。

### 1. フォトリノプの細胞内シグナル伝達機構

フォトトリノプ (phot) は、光合成の効率化と密接に関わる「植物の運動 (光屈性・葉緑体定位運動・気孔開口)」を制御する (図2)。我々は、(1) phot 情報伝達機構の解明、に加え (2) phot を利用した光操作技術の開発も行っています。

#### (1) phot 情報伝達機構の解明

植物は、効率的に光エネルギーを獲得するため巧みに光に応答して細胞・組織・個体レベルで運動している。この運動を光の強度や方向に応じて制御するのが青色光受容体 phot である。青色光照射後、(a) phot 分子がどこで青色光を受容し、(b) その受容した情報を

phot 分子内でどのように伝達して、(c) どんな因子に情報伝達するのかを一つずつ明らかにしたいと考えている。

(a) シロイヌナズナ黄化芽生えの光屈性では、胚軸上部約 1 mm の範囲内で光受容と屈曲が生じることを生理学的解析によって明らかにし、単子葉植物との比較を行った (Yamamoto et al., 2014)。また、2 分子種ある phot (phot1、phot2) のうち、phot2 が青色光照射によって速やかに細胞膜からゴルジ体に局在変化することを見出した (Kong et al., 2006)。この局在変化が「植物の運動」においてどのような意味を持つのか明らかにするため解析を進めている。

(b) phot の分子内情報伝達様式を明らかにする目的で、ハイスループットな酵母解析系を新たに確立し解析を行った。その結果、暗所でのキナーゼ活性の抑制を行うのに重要な新規領域 (A'α 領域) の存在を明らかにした (図2)。この研究では、これまで非常に困難であった全長 phot を高度精製することに世界で初めて成功した (Aihara et al., 2012)。

(c) 独自の解析法にて phot 情報伝達に関連する因子の取得に成功した。現在、それら因子の役割と機能について詳細に解析を進めている。

#### (2) phot を利用した光操作技術の開発

生命機能のメカニズム解明のための強力なツールとして、タンパク質等の機能を光で制御する技術が盛んに開発されている。我々は、フォトトリノプを利用して生体膜機能を青色光で制御できる技術の開発を目指している。これまでに、出芽酵母にて脂質輸送体フリッパーゼの活性を光制御するシステムを確立し、膜機能及び細胞の成長方向を青色光にて制御可能であることを報告した (Suzuki et al., 2020)。

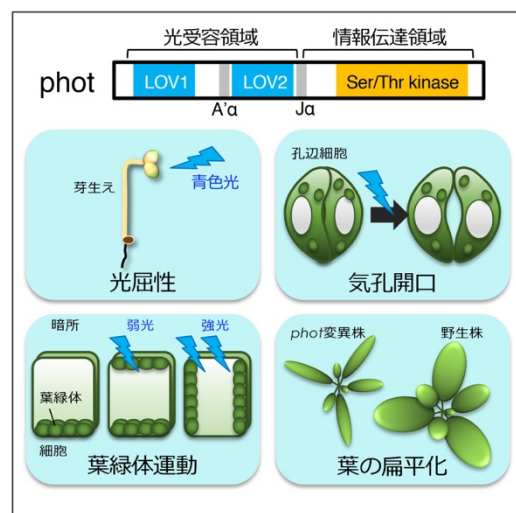


図2 フォトリノプが制御する植物応答

## 2. フィトクロムのシグナル伝達機構

フィトクロム (phy) は、発芽から花芽形成まで植物の生活環の様々な場面で広範囲の生理現象を制御する。暗所から明所への移行に伴う光形態形成、光が遮られた場合に見られる避陰応答などがその典型的な応答である。我々は、フィトクロム A (phyA) 分子の特殊機能獲得や、避陰応答の空間構造に関する研究を進めてきた。

### phyA の高光感度化

phyA は高光感度受容体として機能し、超低光量応答 (VLFR) や遠赤色光高照射反応 (FR-HIR) を制御している。我々は、低感度型である phyB と phyA のキメラタンパク質を植物体で発現させその性質を調べてきた (Oka et al., 2012 など)。特に最近では、phy 分子内の“舌”構造内にアミノ酸置換変異を導入し (図 3)、3 つのアミノ酸残基が高光感度化に寄与することを突き止めた。現在、これらのアミノ酸置換とフィトクロム分子の進化の関係について研究を進めている。

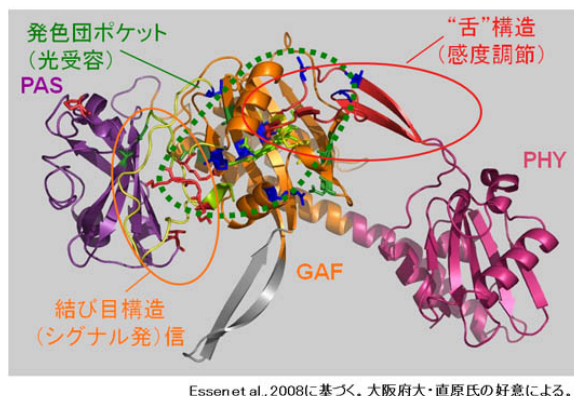


図 3 フィトクロム分子内の“舌”構造

### A. 光受容体の構造とシグナル伝達機構

#### 背景

植物の個体レベルの光応答は、組織／器官間シグナル伝達を含む時空間制御システムにより制御されていると考えられる。我々はその実態を明らかにすべく、避陰応答や光刺激によるフック解消を題材に研究を進めている。以下、最近の成果を記す。

#### 避陰応答の空間構造の解析

##### (1) 微細組織片遺伝子発現解析

陰刺激を与えたシロイヌナズナ芽生えより、維管束を含む領域と含まない領域から微細組織片を採取し、さらに単離維管束試料を加え、発現が上昇する遺伝子を RNA-seq 法により網羅的に解析した。その結果、(1)

多数の新規避陰応答遺伝子が維管束特異的な応答を示す事、(2) 維管束においては、これらに加えて多数のオーキシン応答性遺伝子が応答していることなどが分かった。現在、これらの発現応答の生理学的意義などについて解析を進めている。

##### (2) 微光速照射法による解析

(1) の解析により、オーキシン応答性遺伝子の発現誘導は維管束でより顕著なものに対して、この原因となるオーキシン合成遺伝子の発現誘導は、主に葉肉／表皮組織で特異的に起こることが明らかになった。そこで、微光速照射による局所的な刺激の効果を調べたところ (図 4)、維管束におけるオーキシン応答には局所的刺激では不十分で、より広い領域の照射が必要ことが示された。

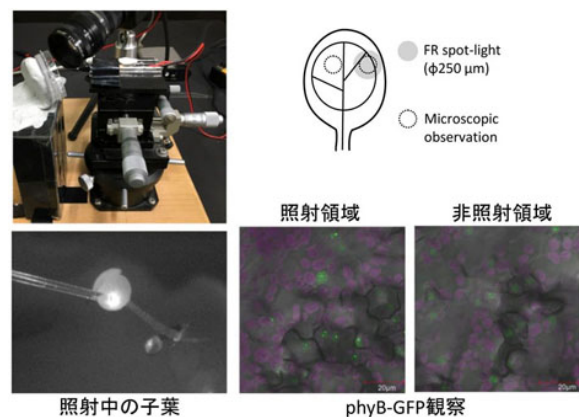


図 4 子葉の微光束照射

### C. GUN プラスチドシグナルの機能と進化

宿主真核細胞に細胞内共生した光合成細菌は、プラスチド (色素体、葉緑体) になる過程で、それ自身の機能や分化状態を細胞核に伝達し、必要な遺伝情報を核ゲノムから効率良く受け取る仕組み (プラスチドシグナル) を作り出した。種子植物シロイヌナズナでは、プラスチド内のクロロフィル合成やタンパク質合成、光合成電子伝達系の働きがシグナルとなって、GUN (Genomes Uncoupled) タンパクを介して核に伝わり、遺伝子発現が調節される。これにより、植物はプラスチドを最適な状態に保ち、環境に適応する。本プロジェクトではシロイヌナズナを主な材料として、プラスチドシグナル伝達機構の解明を目指している。

(1) プラスチドシグナルにおいて中心的な役割を果たす GUN (GUN1-GUN6) 遺伝子について、シロイヌナズナ突然変異体や過剰発現体を用いた遺伝学的解析や変異体スクリーニングを行い、これまで知られていない経路が見つかった。また、GUN1 組換えタンパクを用いて、シグナル伝達の分子機構を調べている。(図 5A)。



(2) GUN1 は PPR(Pentatricopeptide Repeat)モチーフをもつタンパクであり、他の PPR タンパクと同様に、植物が陸上化する直前、シャジクモ類で出現した。GUN1 を持たない紅藻類でもプラスチドシグナルが働いているが、GUN1 の出現によってこのシグナル伝達は大きく変化したと考えられる。進化の過程で、GUN1 はプラスチド内の多様なタンパクや低分子化合物と特異的に相互作用し、RNA 編集にも関わる多機能を獲得した。シャジクモ類や基部陸上植物ゼニゴケ、種子植物の GUN1 分子の構造と機能を比較することで、GUN1 とプラスチドシグナルの進化、植物の陸上進出の関係を調べている (図 5B)。

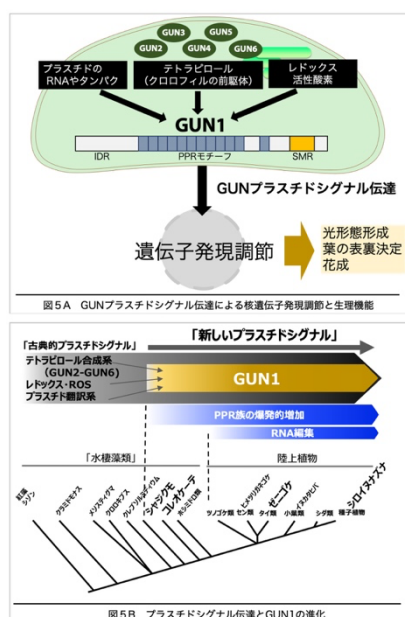


図 5 GUN プラスチドシグナルの進化と植物の陸上化

## D. 自然条件下における光応答

### 背景

植物の光応答を本当の意味で理解するためには、それが形作られ実際に機能する場である自然環境下における実態を知る必要がある。そこで我々は、大学の生態学研究センター・工藤洋教授らの協力を受け、シロイヌナズナと近縁なハクサンハタザオを対象とする野外研究をスタートした (図 6)。



図 6 野外のハクサンハタザオ

## 1. 自然条件下における光環境測定

野外において時々刻々と変化する光環境をモニターする手法を確立するため、ハクサンハタザオ生育地で、照度レコーダーや携帯型分光照射照度計などを用い基礎データを収集した。次に、これらをの結果を総合し、ハクサンハタザオが生育する環境において、赤遠赤色光(RFR)、遠赤色光強度(F)、青色光強度(B)などの個々の光受容体と対応したスペクトル成分がどのように変化するかを明らかにした (図 7)。

## 2. ハクサンハタザオの野外採取個体の継代栽培と観察

野外のハクサンハタザオ集団は遺伝的な多様性をもつ。そこで、野外の多数の地点から植物を採取し、それを室内で同一条件で栽培・クローン繁殖した時に、光応答に関わるような形態や生理応答がどの程度異なるかを観察した。その結果、葉柄長や花芽形成のしやすさについて、遺伝的と考えられるバリエーションが存在することが分かった。現在、これらの表現型と光環境との関連について解析を進めている。

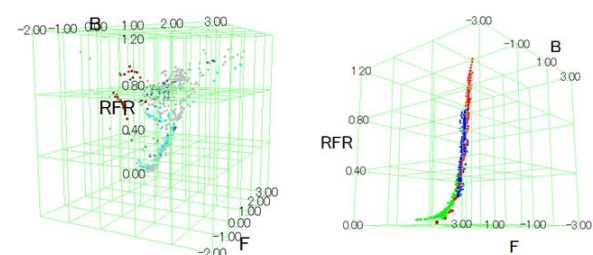


図 7 野外光スペクトル成分の 3D プロット

## 最近の主な発表論文

- Yoo CY, He J, Sang Q, Qiu Y, Long L, Kim RJ, Chong EG, Hahm J, Morffy N, Zhou P, Strader LC, Nagatani A, Mo B, Chen X, Chen M. (2021) Direct photoresponsive inhibition of a p53-like transcription activation domain in PIF3 by Arabidopsis phytochrome B. *Nat Commun.* **12**, 5614.
- Ikeda H, Suzuki T, Oka Y, Gustafsson ALS, Brochmann C, Mochizuki N, Nagatani A (2021) Divergence in red light responses associated with thermal reversion of PHYTOCHROME B between high- and low-latitude species. *New Phytol.*, **231**,
- Rovira A, Sentandreu M, Nagatani A, Leivar P, Monte E (2021) The sequential action of MIDA9/PP2C.D1, PP2C.D2, and PP2C.D5 is necessary to form and maintain the hook after germination in the dark. *Front Plant Sci.* **12**, 636098.
- Yagi H, Nagano AJ, Kim J, et al.(2020) Fluorescent protein-based imaging and tissue-specific RNA-seq

- analysis of Arabidopsis hydathodes. *J EXP Bot.* **72**, 1260-1270.
5. Suzuki T, Mioka T, Tanaka K, Nagatani A (2020) An optogenetic system to control membrane phospholipid asymmetry through flippase activation in budding yeast. *Sci Rep.* **10**, 12474.
  6. Kozuka T, Sawada Y, Imai H, et al. (2020) Regulation of Sugar and Storage Oil Metabolism by Phytochrome during De-etiolation. *Plant Physiol.* **182**, 1114-1129.
  7. Shimizu T, Kacprzak SM, Mochizuki N, et al. (2019) The retrograde signaling protein GUN1 regulates tetrapyrrole biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA* **116**, 24900-6.
  8. Kacprzak SM, Mochizuki N, Naranjo B, et al. (2019) Plastid-to-Nucleus Retrograde Signalling during Chloroplast Biogenesis Does Not Require ABI4. *Plant Physiol* **179**, 18-23.
  9. Kim S, Mochizuki N, Deguchi A, Nagano AJ, Suzuki T, Nagatani A (2018) Involvement of auxin in intra-organ regulation of gene expression responses to the shade stimulus. *Plant Physiol* **177**, 847-62.
  10. Qiu Y, Pasoreck EK, Reddy AK, Nagatani A, Ma W, Chory J, Chen M (2017) Mechanism of early light signaling by the carboxy-terminal output module of Arabidopsis phytochrome B. *Nat Commun* **8**(1):1905.
  11. Bowman JL et al. (2017) Insights into Land Plant Evolution Garnered from the Marchantia polymorpha Genome. *Cell* **171**, 287-304e15.
  12. Page MT, Kacprzak SM, Mochizuki N, Okamoto H, Smith AG, Terry MJ (2017) Seedlings lacking the PTM protein do not show a genomes uncoupled (gun) mutant phenotype. *Plant Physiol* **174**(1):21-26.
  13. Dietrich D et al (2017) Root hydrotropism is controlled via a cortex-specific growth mechanism. *Nat Plants* **3**:17057.
  14. Ibata, H., A. Nagatani and N. Mochizuki (2016) CHLH/GUN5 Function in Tetrapyrrole Metabolism Is Correlated with Plastid Signaling but not ABA Responses in Guard Cells. *Front Plant Sci.*, **7**:1650.
  15. Jeong, A.R., S.S. Lee, Y.J. Han, A.Y. Shin, A. Baek, T. Ahn, M.G. Kim, Y.S. Kim, K.W. Lee, A. Nagatani and J.I. Kim (2016) New constitutively active phytochromes exhibit light-independent signaling activity. *Plant Physiol.*, **171**(4):2826-2840.
  16. Endo, M., T. Araki and A. Nagatani (2016) Tissue-specific regulation of flowering by photoreceptors. *Cell. Mol. Life Sci.*, **73**(4):829-39.
  17. Nagatani A, Mimura T. (2015) Editorial: Emerging technologies for the study of plant environmental sensing. *Plant Cell Physiol.*, **56**(7):1249-1251.
  18. Takahashi, K., T. Kozuka, A. Anegawa, A. Nagatani and T. Mimura (2015) Development and application of high resolution imaging mass spectroscope for the study of plant tissues. *Plant Cell Physiol.*, **56**(7):1329-1338.
  19. Kajiyama, T., A. Fujii, K. Arikawa, T. Habu, N. Mochizuki, A. Nagatani and H. Kambara\* (2015) Position-specific gene expression analysis using a microgram dissection method combined with on-bead cDNA library construction. *Plant Cell Physiol*, **56**(7):1320-1328.
  20. Nito, K., T. Kajiyama, J. Unten-Kobayashi, A. Fujii, N. Mochizuki, H. Kambara and A. Nagatani (2015) Spatial regulation of the gene expression response to shade in Arabidopsis seedlings. *Plant Cell Physiol.* **56**(7):1306-1319.
  21. Tomiyama, M., S. Inoue, T. Tsuzuki, M. Soda, S. Morimoto, Y. Okigaki, T. Ohishi, N. Mochizuki, K. Takahashi, and T. Kinoshita (2014) Mg-chelatase I subunit 1 and Mg-Protoporphyrin IX methyltransferase affect the stomatal aperture in Arabidopsis thaliana” *J. Plant Res.* **127**:553-63
  22. Mano\*, S., T. Nakamura, M. Kondo, T. Miwa, S.I. Nishikawa, T. Mimura, A. Nagatani and M. Nishimura\* (2014) The Plant Organelles Database 3 (PODB3) update 2014: Integrating electron micrographs and new options for plant organelle research. *Plan Cell Physiol.*, **55**:e1
  23. Sharma, S., E. Kharshiing, A. Srinivas, K. Zikihara, S. Tokutomi, A. Nagatani, H. Fukuyuma, R. Bodanapu, R. K. Behera, Y. Sreelakshmi and R. Sharma\* (2014) A novel mutation in the N terminal region of LOV2 domain impairs phototropin1 signaling in tomato. *Plant Physiol.* **164**:2030-44.
  24. Okajima, K., Y. Aihara, Y. Takayama, M. Nakajima, S. Kashojiya, T. Hikima, T. Oroguchi, A. Kobayashi, Y. Sekiguchi, M. Yamamoto, T. Suzuki, A. Nagatani, M. Nakasako\* and S. Tokutomi\* (2014) Light-induced conformational changes of LOV (Light Oxygen Voltage-sensing domain) 1 and LOV2 relative to the kinase domain and regulation of kinase activity in Chlamydomonas phototropin. *J. Biol. Chem.*, **289**:413-422
  25. Ibata, H., A. Nagatani and N. Mochizuki\* (2014) Perforated-tape epidermal detachment (PED): A simple and rapid method for isolating epidermal peels from specific areas of Arabidopsis leaves. *Plant Biotechnol.* **30**:497-502.

## メンバー (2023 年 4 月 1 日現在)

- 野田口 理孝 (教授)
- 望月 伸悦 (助教)
- 鈴木 友美 (助教)
- 佐々木 知沙 (事務補佐員)

# 形態統御学分科

## 研究内容の概略

太陽光からエネルギーをえる植物は太陽の動きで生じる昼夜環境変動に対してうまく適応しなければならない。生物時計の一種である概日時計はその適応的な形質の一つとして捉えることができ、生物時計が示す時刻をうまく利用することで植物は変動環境のなかで生き抜いている。当分科では、植物の概日時計システムにおける階層性、時刻情報伝達様式、さらに時計合わせや時計の利用法を対象に、分子、細胞から個体、生態レベルまで多彩な視点から研究を進めている(図1)。さらに、時間の使い方に現れる生き物の多様性・個性についても興味をもって研究を進めている。また、小さいながらも多彩な生理学的側面を見せるウキクサ植物を材料として利用する点と生物発光レポーター系を駆使した実験をする点が当分科の特徴としてあげられる。

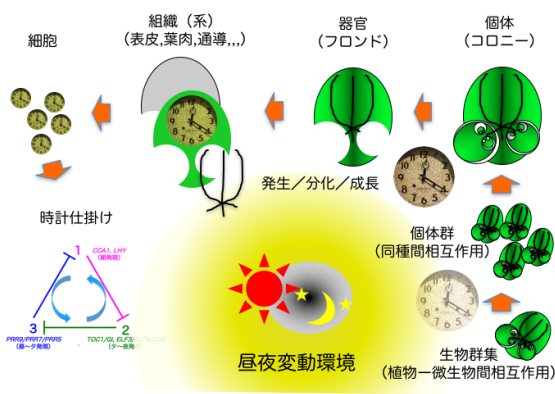


図1 植物にみられる階層性と概日時計のイメージ図(ウキクサ植物をベース)

### 1. 各階層の植物概日時計システムの多様性とその意義

概日時計システムは生物の計時機構を代表する普遍的なシステムであり、植物においても光エネルギー利用の最適化など非常に重要な役割をもっている。その基盤となる概日時計(振動体)は、バクテリア、真菌、動物、植物等でそれぞれ異なった構成因子で形成されているが、どの生物においても細胞単位で発振することが基本となっている。植物細胞は光受容機構を備えるため、昼夜の環境情報をもとに細胞単位で時計の時刻(針)を調節できると考えられているが、植物個体内では個々の細胞時計は近接細胞間相互作用や長距離時刻情報伝達などを介して時空間的に制御されて働くことが想定されている。当分科では、ウキクサの仲間を材料に個々の細胞時計の動き(つまり細胞概日リズム)の測定および細胞時計の集合体で

ある植物個体(増殖期)の時計の挙動解析に成功した。ウキクサは单子葉類のサトイモ科に属し、個体サイズが小さく扁平で水面に浮いた状態で成長する。この構造的特徴から個体が増殖する状態でも、その主要部分(フロンドあるいは葉状体とよぶ)の上面が常に水平かつ水面からの距離(高さ)が一定になり、植物個体を一定の条件で高解像度に観測し続けることが可能となる。これらの特性を生かして、植物個体内の概日時計システムを単一細胞の遺伝子発現の挙動測定から解析する手法を開発した(図2)。同一個体上でも単一細胞のリズムの性質は細胞間でバラつく他、同一細胞でも恒常条件下でのサイクル毎のバラツキが非常に大きくなることを定量的に示した。さらに、概日発光リズムを示す形質転換ウキクサ(コウキクサ:*Lemna minor*)を材料に、増殖する植物個体における概日リズムの自律的な秩序形成にアプローチした(図3、Ueno et al. 2022)。位相(時計の時刻)の空間パターンの初期状態を出発点に、細胞時計間の局所的なカップリング(お互いの時刻を揃えようとする作用)がおこることで、それ以降の動的な位相パターンが生じることを明らかにした。さらにカップリングの程度が発生に伴い低下していくことを仮定すれば、発生/成長を伴う様々な概日リズムの秩序形成様式を説明できることを示した。局所的な細胞時計間の相互作用(カップリング)の動態が植物個体内の概日リズムの秩序形成の基本となることを提案している。一方で、細胞間の相互作用のない単離された細胞(概日発光リズムをもつシロイヌナズナ形質転換体由来)の概日リズムを細胞ごとに観測したところ、周期や安定性などの時計の重要性質は葉由来細胞と根由来細胞とは異なっていた(Nakamura, Oyama 2022)。つまり、細胞時計の基本性質は相互作用によらずに細胞種ごとに決まっていることが分かってきた。

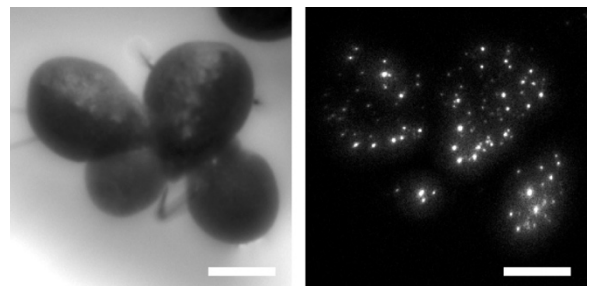


図2 パーティクルボンバードメント法で発光レポーター(*CaMV35S::PtRLUC*)を導入したコウキクサ(*Lemna minor*)

明視野像(左)と生物発光像(右)。バーは2 mm。



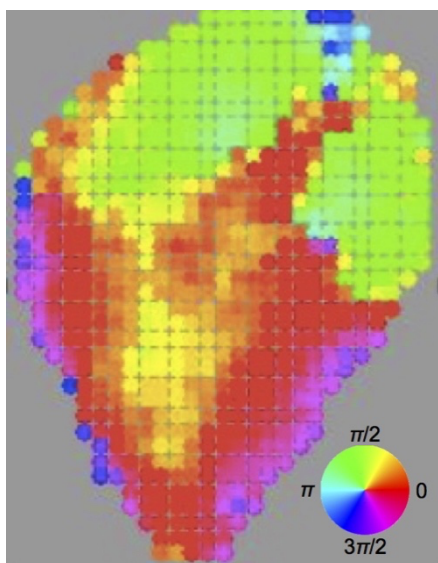


図3 連続明中で *CCA1:LUC* 形質転換コウキクサのフロンドに生じた概日時計の位相（時刻）の空間パターンの一例

色はその領域が示している概日時計の位相を表している。このフロンドは明暗条件など外部環境変化を一度も受けておらず、自発的に生じた位相パターンであり、時間の経過とともに動的に変化する。

植物個体内で細胞間の時刻情報のやり取りを含む自律的な時計の制御機構については、原形質連絡などを介した細胞間の物質のやり取りが重要であると想定されているが、情報を受けた細胞内でのどのような変化が細胞時計に影響をあたえているかについては理解が進んでいない。当分科では、同一細胞内で発光色の異なる2つのレポーター遺伝子を発現させ、それらの発光時系列データを同時に取得できる実験系を確立した(図4、Watanabe et al. 2021)。時計遺伝子 *CCA1* のプロモーター下で発現させたホタルのルシフェラーゼ (*LUC*: 黄緑色発光) と植物での過剰発現に頻用されるウィルス由来の *CaMV35S* プロモーター下で発現させた色変換ルシフェラーゼ (*PtRLUC*: 橙-赤色発光) を用いた。*CaMV35S:LUC* の発光が概日リズムを示すことは当分科の研究で明らかになっていた。これらの2つの概日リズムは同一細胞で異なる周期を示すなど発光挙動に違いが見られるのみならず、*LUC* の細胞発光リズムは細胞時計の動きに追従するが、*PtRLUC* の細胞発光リズムはその細胞がもつ時計の動きとは独立した挙動を示すことを明らかにした(Watanabe et al. 2023)。一方で、*PtRLUC* の発光概日リズムは細胞間の物質のやり取りを必要とするが、*LUC* の発光リズムは独立した細胞でも動き続けることが明らかとなった。時計遺伝子 *CCA1* プロモーターの細胞発光リズムが時計遺伝子群で構成された細胞時計の挙動を表す一方で、*CaMV35S* プロモーターによる細

胞発光リズムは細胞時計の直接的な下流（出力）ではないことが示された。興味深いことに、同一個体内では *PtRLUC* の細胞発光リズムが *LUC* の細胞発光リズムよりお互いに同調して動いていた。つまり、植物個体内では個々の細胞時計の精度は悪くても、どの細胞もお互いに同調した生理学的リズムを作れることが分かってきた。

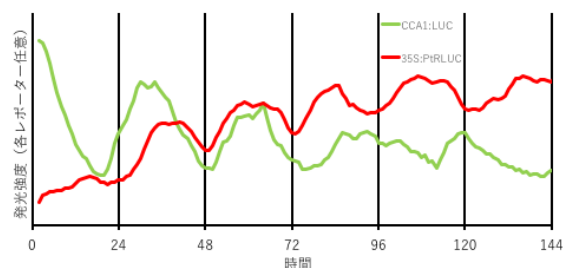


図4 同一細胞に導入された *CCA1:LUC* と *CaMV35S:PtRLUC* 由来の発光リズム例

明暗同調を経験したことのないコウキクサに対して、パーティクルボンバードメント法で2つの発光レポーターを同一細胞に共導入している。発光画像取得時にそれぞれの発光色を透過しやすいフィルタを使用することで、それぞれに由来する発光強度が算出できる。2つのリズムのピーク間隔が時間とともにずれている。

## 2. ウキクサ植物の多彩な時間の使い方

ウキクサ植物は5属からなり、熱帯から亜寒帯まで世界中の淡水を有する地域に広く分布している。種によっては経度のみならず緯度的にも広く分布するものもある。そのため同種であっても、温度や日長変化に対して多彩な環境適応が生じていると考えられる。当分科では、世界や日本国内の様々な地域で採取され、栄養成長（クローン増殖）で維持されてきたウキクサの仲間を材料に、概日時計の性質や季節変化に応じた成長相転換様式（栄養成長から生殖成長）の多様性に注目し、植物の多彩な時間の使い方の理解を進めてきた。例えば、アオウキクサ属(*Lemna* 属)の植物には春から初夏にかけて開花する長日性の種と夏から秋にかけて開花する短日性の種が両方存在する。イボウキクサ(*Lemna gibba*)、コウキクサ(*Lemna minor*)は前者に属し、アオウキクサ(*Lemna aequinoctialis*)は後者に属する(図5)。アオウキクサは日本の水田で一般的にみられるウキクサであるが、国内各地のアオウキクサの概日リズムの性質と花成抑制に必要な明期長（限界日長）を調べた結果、緯度が高いところほど周期が短く、限界日長が長くなる（つまり花成しやすい）傾向が明らかとなった(Muranaka et al. 2022)。このような緯度に応じた性質の傾斜（緯度クラインと呼ぶ）は他生物でも知られていたが、内在の概日時計の性質と花成の傾向



を同時に調べたことにより、周期の多様化が花成時期の多様化に寄与していることを示唆することができた。内在の概日時計の性質の多様化をより広範囲に調べるために、世界各地のウキクサ（8種の *Lemna* 属ウキクサと7種の *Wolffiella* 属ウキクサ）の概日リズム特性を観測した結果、*Wolffiella* 属ウキクサのリズムの自律的な概日周期性が低下していることが明らかとなった。この属のウキクサは根や維管束系を退化させており、形態的な単純化と時間制御の単純化が同時に進んでいる可能性が示された。興味深いことに、*Wolffiella* 属のウキクサは主に低緯度地域に分布する一方で、*Lemna* 属のなかでも低緯度に分布するウキクサ種では、自律的な概日周期性が弱まっており、低緯度での時間制御の単純化が一般的に起こる可能性も示した。海洋性シアノバクテリアにおいても、自律的な概日周期性を失った *Prochlorococcus* 類は低緯度にものみ分布することが知られており、概日時計の自律性と生育環境の日長変化の度合いとの関連性が明らかになりつつある。

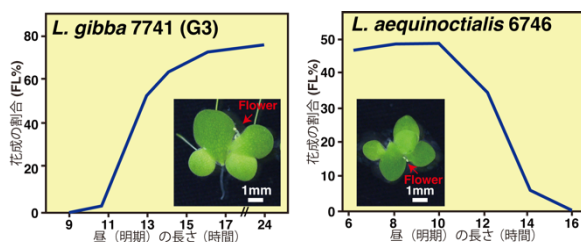


図5 アオウキクサ属の光周期依存的な花成反応

様々な日長条件における長日性イボウキクサ (*L. gibba*) G3株の花成の割合(左)。24時間周期中の昼(明期)の長さに対して花成率をプロットしてある。様々な日長条件における短日性ナンゴクアオウキクサ (*L. aequinoctialis*) 6746株の花成の割合(右)。

ウキクサの仲間は冬季や高生育密度・貧栄養などの悪環境期を種子の状態で切り抜ける種があるほか、デンプンを蓄積して水中に沈み休眠するタイプの種も存在する。例えば、キタグニコウキクサ (*Lemna turionifera*)は生育環境が悪化すると *turion* と呼ばれる休眠芽を発達させる(図6)。当分科で、高緯度地域に分布するキタグニコウキクサは、短日処理によって休眠を誘導できることを発見した。さらに、休眠の誘導される限界日長、暗期中断の影響、生育温度との関係性を明らかにし、休眠芽を用いた RNA-seq による網羅的発現変動解析を行うことで、光周期依存的な休眠誘導の分子機構の解明を目指している。

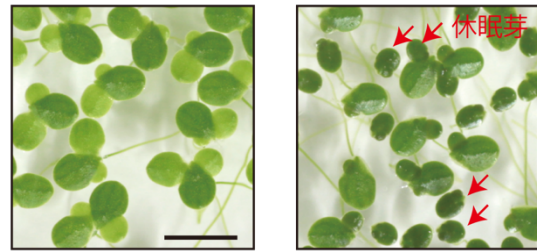


図6 キタグニコウキクサの光周期依存的な休眠芽形成

長日条件(15時間明期/9時間暗期)で栄養成長している植物(左)と短日条件(9時間明期/15時間暗期)で休眠芽を発達させている植物(右)。スケールバーは5mm。矢印が発達してきた休眠芽。

### 3. 研究材料としてのウキクサ植物

ウキクサ植物は基礎研究から生物環境浄化、バイオマス燃料生産、機能性化合物の生産等の植物材料として期待されている。植物のバイオマス生産効率をあげる手法の一つとして、植物の成長を促進するバクテリアの利用が考えられており、それら有用微生物の選抜や応用研究のための植物材料としてウキクサは適している。当分科では、他研究室と共同で選抜法や成長促進の分子機構の解明を進めている(Khairina et al. 2021; Juma et al. 2022)。それらのバクテリアの中には昼夜応答を示すものもあり、植物表面の生態系における時間制御の可能性が示されている。

当分科は、ウキクサ植物の日本におけるストックセンター的な役割を果たしている。現在、5属・32種にわたる約180株の国内外で採取されたウキクサ野生株、形質転換の可能なコウキクサ、キタグニコウキクサについては約350株の遺伝子組換え体は無菌状態の継代培養によって維持している。これらの株の永続的な維持を目的に、大学連携バイオバックアッププロジェクトのサポートのもと、ウキクサ植物の液体窒素による凍結保管(Cryopreservation)技術の開発を進めている。この技術は、種子を介さず植物体をそのままの状態で半永久的に保存するものであり、有用株の絶滅を防げるだけでなく、クローン増殖するウキクサにとっては、時代を超えた同一植物の比較を可能にする点でも革新的な意味を持っている。

### 最近の主な発表論文

1. Watanabe, E., Muranaka, T., Nakamura, S., Isoda, M., Horikawa, Y., Aiso, T., Ito, S., Oyama, T. (2023) A non-cell-autonomous circadian rhythm of bioluminescence reporter activities in individual duckweed cells. *Plant Physiol.* in press.
2. Muranaka, T., Ito, S., Kudoh, H., Oyama, T. (2022) Circadian-period variation underlies the local

- adaptation of photoperiodism in the short-day plant *Lemna aequinoctialis*. *iScience* **25**, 104634.
3. Isoda, M., Ito, S., Oyama, T. (2022) Interspecific divergence of circadian properties in duckweed plants. *Plant Cell Environ.* **45**, 1942-1953.
  4. Nakamura, S., Oyama, T. (2022) Adaptive diversification in the cellular circadian behavior of Arabidopsis leaf- and root-derived cells. *Plant Cell Physiol.* **63**, 421-432.
  5. Ueno, K., Ito, S., Oyama, T. (2022) An endogenous basis for synchronization characteristics of the circadian rhythm in proliferating *Lemna minor* plants. *New Phytol.* **233**, 2203-2215.
  6. Taoka, K.-I., Kawahara, I., Shinya, S., Harada, K.-I., Yamashita, E., Shimatani, Z., Furuita, K., Muranaka, T., Oyama, T., Terada, R., Nakagawa, A., Fujiwara, T., Tsuji, H., Kojima, C. (2022) Multifunctional chemical inhibitors of the florigen activation complex discovered by structure-based high-throughput screening. *Plant J.* **112**, 1337-1349.
  7. Edelman, M., Appenroth K.J., Sree K.S., Oyama T. (2022) Ethnobotanical history of duckweeds in different civilizations. *Plants* **11**, 2124.
  8. Juma, P.O., Fujitani, Y., Alessa, O., Oyama, T., Yurimoto, T., Sakai, Y., Tani, A. (2022) Siderophore for lanthanide and iron uptake for methylotrophy and plant growth promotion in *Methylobacterium aquaticum* strain 22A. *Front. Microbiol.* **13**, 921635.
  9. Watanabe, E., Isoda, M., Muranaka, T., Ito, S., Oyama, T. Detection of uncoupled circadian rhythms in individual cells of *Lemna minor* using a dual-color bioluminescence monitoring system. (2021) *Plant Cell Physiol.* **62**, 815-826.
  10. Yoshida, A., Taoka, K., Hosaka, A., Tanaka, K., Kobayashi, H., Muranaka, T., Toyooka, K., Oyama, T. and Tsuji, H. (2021) haracterization of frond and flower development and identification of FT and FD genes from duckweed *Lemna aequinoctialis* Nd. *Front. Plant Sci.* **12**, 697206.
  11. Acosta, K., Appenroth, K.J., Borisjuk, L., Edelman, M., Heinig, U., Jansen, M.A.K., Oyama, T., Pasariu, B., Schubert, I., Sorrels, S., Sree, K.S., Xu, S., Michael, T.P., Lam, E. (2021) Return of the Lemnaceae: duckweed as a model plant system in the genomics and postgenomics era. *Plant Cell* **33**, 3207-3234.
  12. Khairina, Y., Jog, R., Boonmak, C., Toyama, T., Oyama, T., Morikawa, M. Indigenous bacteria, an excellent reservoir of functional plant growth promoters for enhancing duckweed biomass yield on site. (2021) *Chemosphere* **268**, 129247
  13. Takakura, R., Ichikawa, M., Oyama, T. A solvable model of entrainment ranges for the circadian rhythm under light/dark cycles. *BioRxiv* DOI: 10.1101/683615
  14. Muranaka, T., Oyama, T. The application of single cell bioluminescent imaging to monitor circadian rhythms of individual plant cells. (2020) *Methods in Mol. Biol. – Bioluminescent Imaging –* (Springer Nature), pp 231–242.
  15. Kanesaka, Y., Okada, M., Ito, S., Oyama T. Monitoring single-cell bioluminescence of Arabidopsis leaves to quantitatively evaluate the efficiency of a transiently introduced CRISPR/Cas9 system targeting the circadian clock gene ELF3. (2019) *Plant Biotech.* **36**, 187–193.
  16. 村中智明、小山時隆 植物個体内の単一細胞発光モニタリング (2019) 実験医学別冊『発光イメージング実験ガイド』(永井健治・小澤岳昌編) pp 145–158.

## 2022 年度学位論文

### 博士論文

- 中村 駿志「シロイヌナズナ単離細胞の概日リズム特性の研究」(2021 年度)
- 上野 賢也「増殖中の植物における概日リズム動態の時空間的解析」
- 磯田 珠奈子「ウキクサ植物の概日リズムの種間・属間多様性の研究」

### 修士論文

- 北山 七海「ウキクサ植物の成長様式に関する研究」
- 羅 秋嫻「ウキクサ(*Spirodela polyrhiza*)の CCT 遺伝子ファミリーに関するゲノム解析および発現解析」

## メンバー (2023 年 4 月 1 日現在)

- 小山 時隆 (准教授)
- 伊藤 照悟 (助教)
- 大坪 真樹 (研究補助員)
- 羅 迪(Luo Di) (博士後期課程 3 年、国費留学)
- 上野 稜平 (博士後期課程 2 年)
- 羅 秋嫻(Luo Qiuxian) (博士後期課程 1 年)
- 相磯 豪志 (修士課程 2 年)
- 堀川 湧 (修士課程 1 年)
- 井上 賢登 (学部 4 回生)
- 一色 竜一郎 (学部 4 回生)
- 奥村 悠樹 (学部 4 回生)
- 津田 祐伍 (学部 4 回生)
- 鳥羽 重孝 (学部 4 回生)
- 廣津 尚仁 (学部 4 回生)
- 伊藤 有希乃 (教務補佐員)

# 植物系統分類学

植物系統分類学学科では、4 人の教員をはじめ、大学院生など、合わせて 22 名が、野生の陸上植物を材料として、植物系統進化の研究を行っている。主に被子植物を中心に様々な形質情報（形態学的、解剖学的・発生学的形質、DNA 等の分子情報など）を統合的に解析し、植物群の系統進化過程の科学的解明を試みている。

## 研究内容の概略

### A. 系統分類学

#### 1. 単子葉植物の系統分類学

単子葉植物は約 2700 属 6 万 7 千種からなる分類群で、動物との相互関係を高度に築き上げたランの仲間や、体の構造を著しく退化させたウキクサの仲間を含み、形態的に多様である。有用植物も多く、世界三大作物のコムギ、トウモロコシ、イネは全て単子葉植物のイネ科に含まれる。そして、最近の分子系統解析の結果、その単子葉植物の分類は大きく変わりつつある。当研究グループでは、その変わりつつある単子葉植物の分類に関する研究を数多く行っている。

##### (1) 単子葉植物全体の分子系統樹の構築

以前の単子葉植物の分子系統樹は、主として *rbcL* 遺伝子を用いて構築されていたが、当研究グループは、2000 年に *matK* 遺伝子に着目して単子葉植物全体の分子系統樹を構築し、単子葉植物の目レベルの分化の順序を明らかにした。さらに、2004 年には *matK* 遺伝子と *rbcL* 遺伝子の結合データに着目して、信頼度の高い単子葉植物全体の分子系統樹の構築に成功している。現在は、単子葉植物の全属の約 1/3 にあたる 931 属の大規模分子系統樹を構築している。この研究結果は、単子葉植物の DNA バーコードの基礎データとしても活用できると考えている。

##### (2) 単子葉植物はいったいどんな植物から分化してきたのか

単子葉植物に最も近縁な双子葉植物はいったい何なのか。これは、昔から議論の絶えない課題であったが、未だに決着していない。形態的側面からは、長らくそれは原始的な双子葉植物であろうと考えられてきた。しかし、最近の分子系統解析では、それはむしろある程度派生的な双子葉植物ではないかという結論になりつつある。当研究グループでは、これまでとは異なるサンプリング法で、分子系統的側面からこの課題に取り組んでいる。現在のところ、単子葉植物に最も近縁な植物は、やはり原始的な双子葉植物という中間結果が出ている。この真偽について、そして、原始的な双子葉植物のいったいどれが単子葉植物に最も近縁なのかについて、現在さらに研究を進めている。

##### (3) ユリ科の分割

ユリ科 (広義) は、約 3500 種を含み、単子葉植物の中で 4 番目に種数の多い科である。形態的にも大変多様で、単子葉植物であるにもかかわらず、木になるものの、網状脈の葉をもつもの、2 数性や 4 数性の花をもつものを含む。当研究グループは、上述の単子葉植物全体の分子系統樹を用いて、そのユリ科 (広義) を少なくとも 5 つの科に分割しなければならないことを見出した。それらは、チシマゼキショウ科、サクライソウ科、キンコウカ科、ユリ科 (狭義)、クサスギカズラ科である。現在は、オゼソウ科をサクライソウ科から独立させるか、ユリ科 (狭義) とクサスギカズラ科をさらに細分化するかについて、研究を進めている。

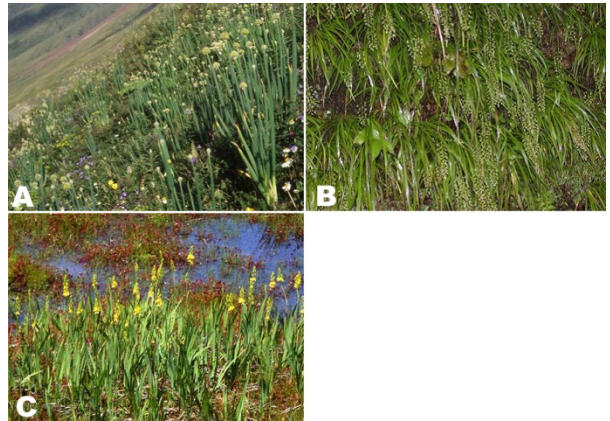


図 1 いろいろなユリ科 (広義) 植物 A: ネギの原種と言われている *Allium altaicum*. B: ハナゼキショウ *Tofieldia nuda*. C: キンコウカ *Narthecium asiaticum*

##### (4) チシマゼキショウ科の系統と分類

チシマゼキショウ科は、単子葉植物の中で形態的に原始的な植物として注目されてきたが、当研究グループは、葉緑体の *trnK* 遺伝子領域 (*matK* 遺伝子を含む)、*trnL* 遺伝子領域、*trnL-F* 遺伝子間領域と核の ITS 領域に基づいて、チシマゼキショウ科に含まれるチシマゼキショウ属とイワショウブ属の全 15 種のうち 14 種の分子系統解析を行った。その結果、これまでハナゼキショウとされてきた植物は、実は異なる 3 種 3 変種の寄せ集めであったことを見出した。

##### (5) 日本産ヤマノイモ属の系統

ヤマノイモ属は雌雄異株のつる植物であるが、当研究グループは、日本に自生、または野生化しているヤマノイモ属 17 種全種を含めたヤマノイモ属 142 種の分子系統解析を行った。その結果、つるの巻く方向、葉序、葉の切れ込み、雄花の花被片の開き方などが分類形質として重要である可能性を見出した。



#### (6) 日本産ホシクサ属の系統

ホシクサ属は雌雄同株異花の1年生または多年生草本である。当研究グループは、日本に自生しているホシクサ属約40種のうち、19種の分子系統解析を葉緑体DNA領域(7998 bp)と核DNA領域(843 bp)に基づいて行い、両者を比較した。その結果、日本産ホシクサ属の進化の過程において、少なくとも2度のchloroplast captureが起ったことが示唆された。「苞や萼片の白短毛」や「花序内での雌花と雄花の開花順序」などの特徴は、葉緑体系統樹ではなく、核系統樹に沿って変化したことがわかった。



図2 ニッポニヌノヒゲ *Eriocaulon taquetii*

#### (7) スゲ属の分類地理

スゲ属(カヤツリグサ科)は世界に約1700種、日本には200種が分布する大きな属であり、国内においても現在も多くの新分類群が報告され続けている。この属のうち、特に日本において多様な分化がみられるミヤマカンスゲ群について細胞生物地理学的な解析を含む詳細な生物地理学的研究を進めている。ツルミヤマカンスゲについてはタイプ標本の再検討の結果、新学名の提案を行った。その他、ハリスゲ類の1新種の報告、雑種タカオスゲの新産地報告とレクトタイプ指定を行った。

### 2. 双子葉植物の系統分類学

基部被子植物に含まれ、形態的に原始的な双子葉植物であるコショウ科とセンリョウ科の系統分類を研究している。このうちコショウ科のサダソウ属では、葉緑体DNA領域(10483 bp)と核DNA領域(603 bp)に基づく系統関係が一致せず、花序をつける茎が花後も枯れずに伸長するという特徴や葉序は、上述のホシクサ属でみられた場合と同様に、核系統樹に沿って変化したと考えられたが、逆に、茎下方の葉が若い段階から厚くなるという特徴や地下茎の形質は葉緑体系統樹に沿って変化していることが判明した。分岐年代推定の結果、incomplete lineage sortingを仮定するほど短期間に分岐が進んだとは考えにくく、現在、この核系統樹と葉緑体系統樹の不一致の要因と茎下方の葉が若い段階から厚くなるという特徴や地下茎の形質が葉緑体系統樹に沿って変化した原因の解明に取り組んでいる。

### B. 形態学・解剖学・発生学

被子植物の雌雄生殖器官の発生と進化：この数十年

間のあいだに分子系統解析の研究が大きく進展し、植物の分類システムもまた大きく変わりつつある。その結果、被子植物では479科が認められるようになったが、この数は過去最高の数であると同時に、今後もまだ増える可能性がある。その一方、どの科がどのような特徴を持つのか、それを明らかにするための個々の科の形態的特徴に関する研究の必要性が急速に高まっている。なかでも雌雄生殖器官の発生学の研究が世界でも急速に進み、重要な発見や観察結果の報告が相次ぐようになっている。当研究室でも、新たな分類システムを立証する形態的特徴の探索のために、さまざまな植物群について、雌雄生殖器官の発生学の研究を行ってきた。

その一例として、サトイモ科(オモダカ目)の内乳発生と単子葉植物における発生様式の進化について研究している。単子葉植物の原始的科であるサトイモ科には多様な内乳形成様式が記録されてきた。(再)研究の結果、全て細胞壁形成型であり、これを単子葉植物全体と比較をすることにより、単子葉植物では細胞壁形成型が原始的で、自由核型とイバラモ型は派生形質であることが明らかになった。



図3 サトイモ科の原始的グループ *Orontium aquaticum*

### C. 生物多様性に関する研究

日本が属する東アジアから東南アジア熱帯地域にかけては赤道域から温帯域にわたって連続的に湿潤な気候に恵まれ、世界でも最も生物多様性の高い生物群集を有する地域の一つとなっている。京都大学ではこの地域に何度も調査隊を派遣し、多くの学術標本資料を集積し植物多様性の解明に取り組んでいる。

#### 1. 東アジアから東南アジアのユリ科とその近縁科の多様性

当研究グループは、東アジアから東南アジアのユリ科とその近縁科の分類を研究してきており、これまでに1新属、14新種、6新変種を発表してきた。2000年には、Flora of Chinaのユリ科部分を発表し、中国には55属715種のユリ科が自生することを報告した。Flora of Japanについては、2016年に、ユリ科、ヤマノイモ科、ビャクブ科、キンバイザサ科の部分を発表してい



る。Flora of Thailand のユリ科とその近縁科については、2017 年にシュロソウ科（広義ユリ科の一部）の部分を発表し、現在、その他の科について研究を進めている。



図 4 タイの植物調査

## 2. 熱帯林の構造と植物の多様性

ボルネオ各地の熱帯林に多数設置された永久方形区から得られた樹木の多様性情報に基づいて、熱帯林の構造と樹木の多様性パターンに関する総合的な解析が国際的な協力のもとで進められている。また、インドネシアとの共同研究である Heart of Borneo 調査の一環として、西カリマンタン州カプアス川上流域 (Betung-Kalihin 国立公園) の植物相調査を行った。その他、東南アジアの各地におけるベルト・トランセクト法を中心とした熱帯植物の種多様性解析に関する共同研究に参画している。

## D. 生物地理学

生物の分布パターンは種によって大きく異なる。複数の大陸にまたがる広域分布種から隔離分布種、地域固有種まで実に多様である。生物の分布域形成過程を解明するためには、各々の種の移動分散の歴史や地史を明らかにし、さらには種間の相互作用を調べるなど、多面的なアプローチが必要となる。当研究グループでは、系統地理学的・集団遺伝学的なアプローチを軸に、様々な陸上植物の生物地理の解明を試みている。

### 1. 汎熱帯海流散布植物の系統地理

汎熱帯海流散布植物は地球上で最大級の分布域を持ち、世界の熱帯・亜熱帯の海岸に遍く分布している。汎熱帯海流散布植物の起源と分布域形成過程を解明するために、アオイ科フヨウ属やヒルギ科ヤエヤマヒルギ属の植物に着目した全球規模での遺伝解析を行ってきた。その結果、共通の地理的障壁としての南北アメリカ大陸の存在や、長距離種子散布を介した種分化、姉妹種の分布域の二次的接触が明らかとなった。現在、全球的に分布する集団が様々なレベルに分化していること、その分化の要因が種子分散、地理的隔離、局所適応の組合せであることを、ゲノム解析によって明らかにしようとしている。

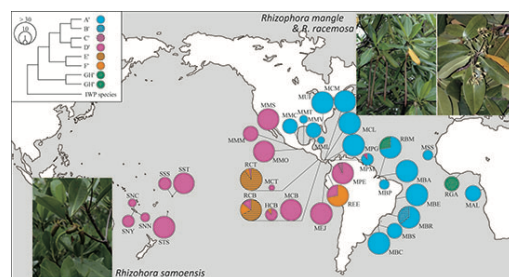


図 5 ヒルギ属の長距離散布と集団分化

## 2. 日本の海浜植物の系統地理

日本列島には様々な海浜植物の分布北限と南限が存在することから、日本の海浜は、植物の分布域形成過程の最前線を観察する上で適した場所である。これまでに太平洋沿岸を中心に分布するハマボウ（アオイ科）やヒロハマツナ（アカザ科）に着目して、分布域形成過程の解明や集団ごとの遺伝的多様性の偏りについて解析を進めている。ハマボウと近縁種の比較から、ハマボウの遺伝的多様性が著しく低いことを明らかにし、最終氷期以降の急速な分布拡大が、現在の遺伝構造に大きく影響している可能性を示唆した。

## 3. 島嶼生物地理

小笠原諸島、チリ共和国のファンフェルナンデス諸島、スペインのカナリー諸島において、固有種の起源と島間の集団分化に関する研究を行っている。複数の植物種に着目し、分子系統解析による島嶼環境への侵入過程を解明を行い、さらに種子散布様式の変化や種間相互作用などの生態学的なアプローチを行うことで、島嶼生物地理の総合的な理解を目指している。また、小笠原諸島においては、生物地理の全貌把握の一環として植物相の調査も実施しており、2017 年には南硫黄島学術調査にも参加した。

## E. 種生物学

生物は種ごとに異なる特徴を持っている。それぞれの種が持つ特徴が、どのような進化的過程を経て獲得されてきたのか、また、どのようにして維持されているのかを明らかにすることは、現在の生物多様性の形成過程を理解する上で重要となる。当研究グループでは、様々な陸上植物に着目して、生活史進化（繁殖様式や性表現）や種分化機構の解明を行っている。

### 1. 性表現に関する研究

植物の性は多様である。花レベルでは雌花・雄花・両性花だが、個体レベルでは雌株、雄株、両性株（両性花のみ、雌花+雄花、雌花+両性花、雄花+両性花など）、集団レベルでは更に複雑になる。また、時期によって性を変化させる植物も少なくない。ユリ科のケイビランは雌雄異株とされてきたが、形態的に異なる 2 種類の両性花を持つ植物である可能性が出てきた。現在、その生態的意義や種の取扱いについて研究を進めている。

## 2. 海洋島における種分化機構の解明

海洋島には独自の進化を遂げた固有種が数多く見られることから、海洋島は種分化過程を解明する上で適した実験場である。小笠原諸島の固有樹種モンテンボクを対象に、系統解析、形態比較、種子散布実験を行い、本種が広域分布する海流散布植物のオオハマボウから種分化し、その過程で種子の海流散布能力を喪失したことを明らかにした。また、同諸島に固有の全寄生植物ハマウツボの宿主特異性の進化も研究している。さらに、韓国の鬱陵島やチリ共和国のファンフェルナンデス諸島においても国際共同研究を推進し、種分化様式の違い（適応放散と非適応放散）と遺伝構造との関連についても調べている。

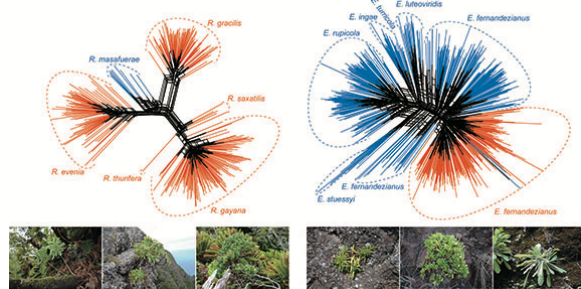


図 6. ファンフェルナンデス諸島で適応放散した固有種群

## 最近の主な発表論文

1. Fuse, S., Sirimongkol, S., Pooma, R. and Tamura, M. N. 2023. A New Species of *Curculigo* (Hypoxidaceae) from Thailand. *Acta Phytotax. Geobot.* 74: 29-32.
2. Tagane, S., Souladeth, P. and Tamura, M. N. 2023. *Smilax bolavenensis*, a new species of Smilacaceae from southern Laos. *Phytotaxa* 585(1): 55-60.
3. Yamazaki, Y., Kajita, T. and Takayama, K. 2023. Spatiotemporal process of long-distance seed dispersal in a pantropically distributed sea hibiscus group. *Molec. Ecol.* 7: 1726-1738.
4. Nishimura, A. and Takayama, K. 2023. First record of potential bird pollination in the holoparasitic genus *Orobanchella* L. *Plant Species Biol.* 38: 6-17.
5. Takahashi, K. T., Noguchi, T., Oda, J., Fuse, S. and Tamura, M. N. 2022. Biosystematic studies of *Carex* (Cyperaceae) II. *Carex nasuensis*, a new species from Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 73: 107-118.
6. Ito, G., Fuse, S., Akamatsu, T. and Tamura, M. N. 2022. *Allium schoenoprasum* var. *tangoense* (Amaryllidaceae), a new variety from Kyoto Pref., Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 73: 141-146.
7. Nakagawa, H., Nagamasu, H., Nemoto, S., Fuse, S., Ebihara, A. and Shutoh, K. 2022. *Leymus komarovii* (Triticeae, Poaceae) in Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 73: 151-157.
8. Kobayashi, Y. H., Fuse, S. and Tamura, M. N. 2022.

Biosystematic studies on the family Piperaceae (Piperales) II. Incongruence between plastid and nuclear ITS phylogenetic trees of *Peperomia* subgenus *Micropiper* and revision of the section-equivalent groups based on ITS data. *Acta Phytotax. Geobot.* 73: 183-193.

9. Lee, C.-K., Fuse, S., Poopath, M., Pooma, R. and Tamura, M. N. 2022. Phylogeny and infrafamilial classification of Commelinaceae (Commelinales). *Bot J. Linn. Soc.* 198: 117-130.
10. Noda, H., Fuse, S., Yamashita, J., Poopath, M., Pooma, R. and Tamura, M. N. 2022. Phylogenetic analysis of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) from Japan and adjacent regions based on plastid and nuclear DNA sequences, with special reference to the taxonomic status of selected taxa. *Bot J. Linn. Soc.* 198: 186-214.
11. Stuessy, T. F., Crawford, D. J., Greimler, J., Lopez-Sepulveda, P., Ruiz, E. A., Baeza, C. M. and Takayama, K. 2022. Metamorphosis of flora and vegetation during ontogeny of the Juan Fernandez (Robinson Crusoe) Islands. *Bot. J. Linn. Soc.* 199: 609-645.
12. Noda, H., Nishimura, A., Kato, H., Naiki, A., Xiao, W., Martinez, M., Marutani, M., McConnell, J. and Takayama, K. 2022. Multiple origins of two *Ochrosia* (Apocynaceae) species endemic to the Bonin (Ogasawara) Islands. *Molec. Phylogenet. Evol.* 171: 107455.
13. 嶋田正和・坂井建雄・塩川光一郎・鈴木 誠・園池公毅・田村 実・仲田崇志・中野賢太郎・成川礼・湯本貴和・和田 洋・板山 裕・大野智久・岡本元達・久保田一暁・佐野寛子・田中秀二・中井一郎・中垣篤志・中村厚彦・中村哲也・鍋田修身・大森茂樹・早崎博之・矢嶋正博・数研出版株式会社編集部. 2022. 生物. 440 pp. 数研出版, 東京.
14. Takahashi, K. T., Oda, J., Fuse, S. and Tamura, M. N. 2021. Biosystematic studies of *Carex* (Cyperaceae) I. Molecular phylogenetic analysis of the *C. macroglossa* complex with reference to variation in morphology, chromosomal features and species delimitation. *Acta Phytotax. Geobot.* 72: 81-92.
15. Watanabe, S. T., Hayashi, K., Arakawa, K., Fuse, S., Nagamasu, H., Ikeda, H., Kuyama, A., Suksathan, S., Poopath, M., Pooma, R., Yang, Y. P. and Tamura, M. N. 2021. Biosystematic studies on *Lilium* (Liliaceae) I. Phylogenetic analysis based on chloroplast and nuclear DNA sequences and a revised infrageneric classification. *Acta Phytotax. Geobot.* 72: 179-204.
16. 野田博士・木下 覚・梅林正芳・布施静香・田村 実. 2021. カイナンカンガレイ(カヤツリグサ科)の雑種性の検証ー染色体数と塩基配列の観点からー. *植物地理・分類研究* 69: 117-126.
17. Ohgane, T., H. Akiyama, H. Suzuki-Azuma and H. Nagamasu. 2021. Phylogenetic study of the genus *Pohlia* (Mielichhoferiaceae, Bryophyta) based on chloroplast DNA sequences. *Bryophyte Diversity &*

- Evolution 44: 48-60.
18. Takayama, K., Tateishi, Y. and Kajita, T. 2021. Global phylogeography of a pantropical mangrove genus *Rhizophora*. *Sci. Rep.* 11: 7228.
  19. 嶋田正和・坂井建雄・園池公毅・田村 実・中野賢太郎・成川 礼・湯本貴和・和田 洋 (監修). 2021. フォトサイエンス生物図録, 新課程. 304 pp. 数研出版, 東京.
  20. Noda, H., Yamashita, J., Fuse, S., Pooma, R., Poopath, M., Tobe, H. and Tamura, M. N. 2020. A large-scale phylogenetic analysis of *Dioscorea* (Dioscoreaceae), with reference to character evolution and subgeneric recognition. *Acta Phytotax. Geobot.* 71: 103-128.
  21. Noda, H., Fuse, S., Yamashita, J., Pooma, R., Poopath, M., Tobe, H. and Tamura, M. N. 2020. A revised infrageneric classification of Old World species of *Dioscorea* (Dioscoreaceae). *Acta Phytotax. Geobot.* 71: 187-199.
  22. Murakami, S., Takayama, K., Fuse, S., Hirota, S. K., Koi, S., Ideno, T., Yamamoto, T. and Tamura, M. N. 2020. Recircumscription of sections of the genus *Hemerocallis* (Asphodelaceae) from Japan and its adjacent regions based on MIG-seq data. *Acta Phytotax. Geobot.* 71: 1-11.
  23. Nishimura A., Fuse, S., Tamura, M. N., Kato, H. and Takayama, K. 2020. DNA barcoding reveals evolutionary changes in host specificity of a parasitic plant, *Orobanche boninsimae* (Orobanchaceae), endemic to the Bonin (Ogasawara) Islands. *Pacific Sci.* 74: 87-97.
  24. Oda, J., Naito, A., Ohmori, H., Ichikawa, M., Yamawaki, K., Suzuki, H. and Nagamasu, H. 2020. A taxonomic study of *Chrysosplenium album* (Saxifragaceae) in the Kii Peninsula, Japan. *J. Jap. Bot.* 95: 193-210.
  25. Camara-Leret, R. and the other 98 authors including Nagamasu, H. 2020. New Guinea has the world's richest island flora. *Nature* 584: 579-583.
  26. Dodd, A. N., Harper, H., Hiscock, S. J., Koch, M. A., Kudoh, H., Oyama, T., Schumacher, K., Shimada, T. and Tamura, M. N. 2019. Self-organizing researcher networks in plant sciences. *Plants, People, Planet* 1: 44-47.
  27. Kobayashi, Y. H., Fuse, S. and Tamura, M. N. 2019. Biosystematic studies on the family Piperaceae (Piperales) I. Plastid DNA phylogeny and chromosome number of *Peperomia* subgenus *Micropiper*. *Acta Phytotax. Geobot.* 70: 1-17.
  28. Oda, J., Fuse, S., Yamashita, J. and Tamura, M. N. 2019. Phylogeny and taxonomy of *Carex* (Cyperaceae) in Japan I. *C. sect. Rarae*. *Acta Phytotax. Geobot.* 70: 69-85.
  29. Takayama, K., Tsutsumi, C., Kawaguchi, D., Kato, H. and Yukawa, T. 2019. Rediscovery of *Liparis hostifolia* (Orchidaceae) from Minami-iwo-jo Island of the Bonin (Ogasawara) Archipelago, Japan, and its identification using molecular sequences from a herbarium specimen collected more than 100 years ago. *Acta Phytotax. Geobot.* 70: 149-158.
  30. 永益英敏・邑田 仁 (編集代表). 2019. 国際藻類・菌類・植物命名規約 (深圳規約) 2018, 日本語版. xxxvi+254 pp. 北隆館, 東京. (日本植物分類学会国際命名規約邦訳委員会 訳・編集)
  31. Tobe, H., Huang, Y.-L., Kadokawa, T. and Tamura, M. N. 2018. Floral structure and development in *Nartheciaceae* (Dioscoreales), with special reference to ovary position and septal nectaries. *J. Plant Res.* 131: 411-428.
  32. Takayama, K., Crawford, D. J., Sepulveda, P. L., Greimler, J. and Stuessy, T. F. 2018. Factors driving adaptive radiation in plants of oceanic islands: a case study from the Juan Fernandez Archipelago. *J. Plant Res.* 131: 469-485.
  33. Oda, J., Kinoshita, S. and Nagamasu, H. 2018. *Carex × ishimaensis*, a hybrid between *Carex bootiana* and *C. subdita* (Cyperaceae, sect. Rhomboidales) from Ishima Island, Tokushima Prefecture, Japan. *J. Jap. Bot.* 93: 269-277.
  34. 田村 実. 2018. 生物の多様性を考える一生態学と分類学: 植物の分類. 所収: 京大発! フロンティア生命科学 (編: 京都大学大学院生命科学研究科), pp. 310-318. 講談社, 東京.
  35. 嶋田正和・坂井建雄・塩川光一郎・鈴木孝仁・鈴木 誠・園池公毅・田村 実・仲田崇志・湯本貴和・和田 洋・板山 裕・大野智久・大森茂樹・久保田一暁・中井一郎・中道貞子・中村厚彦・中村哲也・鍋田修身・早崎博之・林 誉樹・矢嶋正博・数研出版株式会社編集部. 2018. 改訂版 生物 教授資料. 数研出版, 東京.
  36. 高山浩司・朱宮丈晴・川口大朗・加藤英寿. 2018. 南硫黄島の維管束植物相. *Ogasawara Research* 44: 125-135.
  37. Lee, C.-K., Fuse, S. and Tamura, M. N. 2017. Biosystematic studies on Commelinaceae (Commelinales) I. Phylogenetic analysis of *Commelina* in eastern and southeastern Asia. *Acta Phytotax. Geobot.* 68: 193-198.
  38. Kakezawa, A., Tamura, M. N., Agata, K. and Shinohara, W. 2017. Crossability of a high-mountain dwarf variety of *Lysimachia japonica* (Primulaceae) endemic to Yakushima Island with its normal-sized lowland counterpart. *Plant Syst. Evol.* 303: 807-813.
  39. Oda, J., Masaki, T. and Nagamasu, H. 2017. *Carex tokuii* (sect. *Mitratae*, Cyperaceae), a new species from Japan and Korea. *J. Jap. Bot.* 92: 148-156.
  40. Trias-Blasi, A., Suksathan, P. and Tamura, M. N. 2017. Melanthiaceae. In: Santisuk, T. and Balslev, H. (eds.), *Flora of Thailand*, vol. 13 (3), pp. 520-524. The Forest Herbarium, Department of National Parks, Wildlife and Plant Conservation, Bangkok.
  41. 田村 実・鈴木浩司. 2017. 日本植物分類学会和文誌と植物地理・分類学会誌の統合による日本植物分類学会の新しい和文誌について. *分類* 17: 109-111.
  42. 永益英敏. 2017. ハイノキ科・クロタキカズラ科. 所収: 改訂新版日本の野生植物 4 (編: 大橋広

- 好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩), pp. 208-212, 263-264. 平凡社, 東京.
43. Eguchi, S. and Tamura, M. N. 2016. Evolutionary timescale of monocots determined by the fossilized birth-death model using a large number of fossil records. *Evolution* 70: 1136-1144.
  44. Fuse, S. and Tamura, M. N. 2016. Biosystematic studies on the genus *Heloniopsis* (Melanthiaceae) I. Phylogeny inferred from plastid DNA sequences and taxonomic implications. *Nord. J. Bot.* 34: 584-595.
  45. Tamura, M. N. 2016. *Kinugasa japonica* (Melanthiaceae). *Curtis's Bot. Mag.* 33: 261-267.
  46. Nagamasu, H. 2016. *Ilex dimorphophylla* (Aquifoliaceae). *Curtis's Bot. Mag.* 33: 235-240.
  47. Tamura, M. N. 2016. Hypoxidaceae; Stemonaceae; Liliaceae: General, *Tofieldia*, *Triantha*, *Petrosavia*, *Japonolirion*, *Nartheceum*, *Metanartheceum*, *Aletris*, *Anticlea*, *Gagea*, *Lloydia*, *Tulipa*, *Erythronium*, *Clintonia*, *Streptopus*, *Disporum*, *Dianella*, *Barnardia*, *Comospermum*, *Polygonatum*, *Convallaria*, *Reineckea*, *Rohdea* and *Aspidistra*. In : Iwatsuki, K., Boufford, D. E. and Ohba, H. (eds.), *Flora of Japan*, vol.IVb. Angiospermae: Monocotyledoneae (b), pp. 69-85, 88, 102-106, 118, 125-130, 139-140, 149-150, 152-161. Kodansha, Tokyo.
  48. Tamura, M. N. and Fujita, N. 2016. Liliaceae: *Hosta*. In : Iwatsuki, K., Boufford, D. E. and Ohba, H. (eds.), *Flora of Japan*, vol.IVb. Angiospermae: Monocotyledoneae (b), pp. 140-147. Kodansha, Tokyo.
  49. Yamashita, J. and Tamura, M. N. 2016. Liliaceae: *Asparagus*, *Liriope* and *Ophiopogon*; Dioscoreaceae. In : Iwatsuki, K., Boufford, D. E. and Ohba, H. (eds.), *Flora of Japan*, vol.IVb. Angiospermae: Monocotyledoneae (b), pp. 147-149, 161-166, 171-179. Kodansha, Tokyo.
  50. Fuse, S. 2016. Liliaceae: *Heloniopsis*; Amaryllidaceae. In : Iwatsuki, K., Boufford, D. E. and Ohba, H. (eds.), *Flora of Japan*, vol.IVb. Angiospermae: Monocotyledoneae (b), pp. 88-91, 167-170. Kodansha, Tokyo.
  51. Slik, J. W. F. and the other 172 authors including Nagamasu, H. 2015. An estimate of the number of tropical tree species. *PNAS* 112: 7472-7477.
  52. Nagamasu, H., Rueangruea, S., Sudee, S. and Tagane, S. 2015. *Prunus kaengkrachanensis* (Rosaceae), a new species from southwestern Thailand. *Thai Forest Bull.* 43: 43-45.
  53. 田村 実. 2015. チシマゼキシウ科・キンコウカ科・イヌサフラン科・クサスギカズラ科. 所収: 日本の野生植物 改訂新版 1 (編: 大橋広好・門田裕一・邑田 仁・米倉浩司・木原 浩), pp. 112-114, 141-142, 163-164, 246-260. 平凡社, 東京.
  54. 田村 実・高橋 弘. 2015. ユリ科. 所収: 日本の野生植物 改訂新版 1 (編: 大橋広好・門田裕一・邑田 仁・米倉浩司・木原 浩), pp. 168-177. 平凡社, 東京.
  55. 田村 実・布施静香. 2015. ツユクサ科. 所収: 日本の野生植物 改訂新版 1 (編: 大橋広好・門田裕一・邑田 仁・米倉浩司・木原 浩), pp. 265-268. 平凡社, 東京.
  56. 布施静香. 2015. ヒガンバナ科. 所収: 日本の野生植物 改訂新版 1 (編: 大橋広好・門田裕一・邑田 仁・米倉浩司・木原 浩), pp. 240-245. 平凡社, 東京.
  57. Tamura, M. N., Fuse, S., Li, H., Yang, Y. P., Meng, Y. and Ikeda, H. 2014. *Polygonatum dolichocarpum* (Asparagaceae), a new species from Yunnan, China. *Acta Phytotax. Geobot.* 65: 157-159.
  58. Tamura, M. N. and Pooma, R. 2014. *Chlorophytum longissimum* var. *phukhaense* (Asparagaceae), a new variety from Thailand. *Acta Phytotax. Geobot.* 65: 25-28.
  59. 戸部 博・田村 実 (編著). 2012. 新しい植物分類学 I・II (監修: 日本植物分類学会). 講談社, 東京.

## 最近の受賞

- 高橋 晃太郎「第 17 回日本植物分類学会論文賞: Biosystematic studies of *Carex* (Cyperaceae) II. *Carex nasuensis*, a new species from Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 73: 107-118 (2022).」(2023 年 3 月)
- 布施 静香「第 17 回日本植物分類学会論文賞: Biosystematic studies of *Carex* (Cyperaceae) II. *Carex nasuensis*, a new species from Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 73: 107-118 (2022).」(2023 年 3 月)
- 田村 実「第 17 回日本植物分類学会論文賞: Biosystematic studies of *Carex* (Cyperaceae) II. *Carex nasuensis*, a new species from Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 73: 107-118 (2022).」(2023 年 3 月)
- 渡邊 誠太「第 16 回日本植物分類学会論文賞: Biosystematic studies on *Lilium* (Liliaceae) I. Phylogenetic analysis based on chloroplast and nuclear DNA sequences and a revised infrageneric classification. *Acta Phytotax. Geobot.* 72: 179-204 (2021).」(2022 年 3 月)
- 布施 静香「第 16 回日本植物分類学会論文賞: Biosystematic studies on *Lilium* (Liliaceae) I. Phylogenetic analysis based on chloroplast and nuclear DNA sequences and a revised infrageneric classification. *Acta Phytotax. Geobot.* 72: 179-204 (2021).」(2022 年 3 月)
- 永益 英敏「第 16 回日本植物分類学会論文賞: Biosystematic studies on *Lilium* (Liliaceae) I. Phylogenetic analysis based on chloroplast and nuclear DNA sequences and a revised infrageneric classification. *Acta Phytotax. Geobot.* 72: 179-204 (2021).」(2022 年 3 月)
- 田村 実「第 16 回日本植物分類学会論文賞: Biosystematic studies on *Lilium* (Liliaceae) I.



Phylogenetic analysis based on chloroplast and nuclear DNA sequences and a revised infrageneric classification. *Acta Phytotax. Geobot.* 72: 179-204 (2021).」(2022 年 3 月)

- 田村 実「第 20 回日本植物分類学会賞：単子葉植物の系統分類学」(2021 年 3 月)
- 野田 博士「第 15 回日本植物分類学会論文賞：A large-scale phylogenetic analysis of *Dioscorea* (Dioscoreaceae), with reference to character evolution and subgeneric recognition. *Acta Phytotax. Geobot.* 71: 103-128 (2020).」(2021 年 3 月)
- 布施 静香「第 15 回日本植物分類学会論文賞：A large-scale phylogenetic analysis of *Dioscorea* (Dioscoreaceae), with reference to character evolution and subgeneric recognition. *Acta Phytotax. Geobot.* 71: 103-128 (2020).」(2021 年 3 月)
- 田村 実「第 15 回日本植物分類学会論文賞：A large-scale phylogenetic analysis of *Dioscorea* (Dioscoreaceae), with reference to character evolution and subgeneric recognition. *Acta Phytotax. Geobot.* 71: 103-128 (2020).」(2021 年 3 月)
- 西村 明洋「2019 年度笹川科学研究奨励賞：海洋島の根寄生植物シマウツボにおける生態と宿主特異性進化の実態」(2020 年 4 月)
- 高山 浩司「第 14 回日本植物分類学会論文賞：Rediscovery of *Liparis hostifolia* (Orchidaceae) from Minami-iwo-uo Island of the Bonin (Ogasawara) Archipelago, Japan, and its identification using molecular sequences from a herbarium specimen collected more than 100 years ago. *Acta Phytotax. Geobot.* 70: 149-158 (2019).」(2020 年 3 月)
- 小林 千浩「第 14 回日本植物分類学会論文賞：Biosystematic studies on the family Piperaceae (Piperales) I. Plastid DNA phylogeny and chromosome number of *Peperomia* subgenus *Micropiper*. *Acta Phytotax. Geobot.* 70: 1-17 (2019).」(2020 年 3 月)
- 布施 静香「第 14 回日本植物分類学会論文賞：Biosystematic studies on the family Piperaceae (Piperales) I. Plastid DNA phylogeny and chromosome number of *Peperomia* subgenus *Micropiper*. *Acta Phytotax. Geobot.* 70: 1-17 (2019).」(2020 年 3 月)
- 田村 実「第 14 回日本植物分類学会論文賞：Biosystematic studies on the family Piperaceae (Piperales) I. Plastid DNA phylogeny and chromosome number of *Peperomia* subgenus *Micropiper*. *Acta Phytotax. Geobot.* 70: 1-17 (2019).」(2020 年 3 月)

## 2022 年度学位論文

### 博士論文

- 小林 千浩  
「Phylogeny and divergence time estimation of Piperales (コショウ目の系統と分岐年代推定)」
- 渡邊 誠太  
「Phylogeny and taxonomic reexamination of the genus *Lilium* (Liliaceae) (ユリ属 (ユリ科) の系統と分類学的再検討)」

### メンバー (2023 年 4 月 1 日現在)

- 田村 実 (教授)
- 高山 浩司 (准教授)
- 布施 静香 (准教授)
- 永益 英敏 (教授) (総合博物館)
- 金 宣希 (ポスドク)
- 門川 朋樹 (教務補佐員)
- 野田 博士 (教務補佐員)
- 小林 千浩 (教務補佐員)
- 有井 宏子 (事務補佐員)
- 伊藤 徹 (博士後期課程 3 年)
- 新宅 和憲 (博士後期課程 3 年)
- 西村 明洋 (博士後期課程 3 年)
- 高橋 晃太郎 (博士後期課程 2 年)
- Fernando Vélez (博士後期課程 1 年)
- 三浦 聖玄 (修士課程 2 年)
- 小嶋 健太 (修士課程 2 年)
- 比嘉 魁人 (修士課程 2 年)
- 廣内 誠 (修士課程 1 年)
- 増田 理子 (修士課程 1 年)
- 菊地 永作 (学部 4 年)
- 小林 智 (学部 4 年)
- 塚本 佳生 (学部 4 年)

# 植物分子生理学分科

## 研究内容の概略

本研究室では、植物が示す驚異的な環境適応能力の分子基盤として、環境刺激に応答したゲノム規模の遺伝子発現制御、およびその結果もたらされるプロテオームの多様化やオルガネラの機能分化、また細胞・組織・器官間で行われる長距離シグナル伝達などの過程に着目し、それらの現象を遺伝子、タンパク質および細胞レベルで研究しています。その際、ゲノム科学、分子遺伝学、分子生物学、生化学、細胞生物学、植物生理学などの手法を複合的に駆使し、多面的なアプローチによって研究を展開しています。

### 1. 転写開始点選択の仕組みと遺伝子機能の多面性

生物の複雑さはプロテオームの多様さに依存しますが、ある1つの生物種が持つ遺伝子の数には限りがあります。そこで、より高度な生命活動を営むためには、機能の異なる複数のタンパク質を1つの遺伝子から生み出す仕組みが必要となります。

転写開始点選択とは、1つの遺伝子内に存在する複数の転写開始点から、長さの異なる mRNA 分子が転写される現象のことであり、選択的スプライシングと並んで、プロテオームの拡大に貢献しうる機構として知られています。しかしながらこれまで、プロテオームに対するインパクトは小さいと考えられていたため、その重要性は軽んじられてきました。

私たちは最近、植物の主要な光受容体であるフィトクロムが、シロイヌナズナにおいて 2,000 を超える遺伝子に直接働きかけそれらの転写開始点を変化させること、これに伴い約 400 のタンパク質の細胞内局在が光によって変化すること、そしてそれらタンパク質の細胞内局在変化が植物の様々な光環境への適応に寄与することを発見しました (Ushijima et al., Cell 2017) (図1)。

これらの発見は、転写開始点選択という現象が、転写・スプライシング・翻訳と並び、真核生物のセントラルドグマにおける新たな普遍的過程として、プロテオームの機能的な多様化に少なからず寄与することを強く示すものであります。そして同規模の転写開始点変化は、フィトクロムシグナルに限らず、ありとあらゆるシグナルにより、真核生物において共通の分子機構で引き起こされるものである可能性が高いと考えられます。

そこで私たちは、モデル植物であるシロイヌナズナを用いて、フィトクロムによる転写開始点制御をモデルケースとしてその分子機構を解明することで、真核生物に普遍的な新規遺伝子発現制御機構を明らかにし、セントラルドグマに新たな一過程を付け加えることを目指します。その結果として近い将来、生物の教科書の書きかえが行われるものと期待されます。

また、様々な環境刺激に応じて転写開始点が変わることによって、同じ1つの遺伝子から、これまで知られていなかった機能とは全く異なる機能を持ったタンパク質が生じるケースが、次々と明らかになってきました。そこで今後私たちは、さらに多くの遺伝子について、転写開始点の切り替えによって発揮される遺伝子機能の多面性を明らかにし、多くの遺伝子が持つ「裏の顔」を暴くことで、プロテオームの未開領域の開拓を進めます。

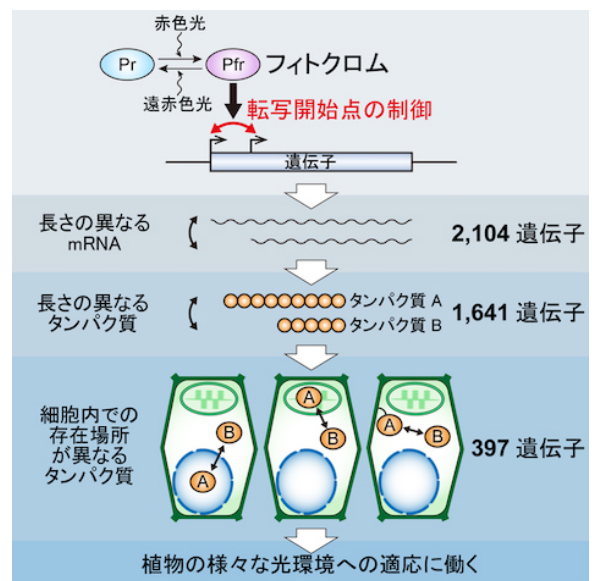


図1. フィトクロムによる転写開始点制御

### 2. 葉の気孔ができるしくみの解明

植物は大気中から二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) を吸い込み、その CO<sub>2</sub> を基にして私達の大切な食糧となるデンプンや油を作ります。植物が CO<sub>2</sub> を吸い込むときに使う「口」に相当するのが気孔で、まさに唇のような形をしています。私達はモデル植物シロイヌナズナを用いて、この気孔がどのようなメカニズムで形成されているのかを調べています。

私達は気孔の数を調節する機能をもつ新しい生理活性ペプチド「Stomagen」を発見しました (図2上)。Stomagen は 45 個のアミノ酸からなる小さなペプチドで、雑草から作物や樹木に至る多種多様な植物がもっている普遍的な因子です。Stomagen を植物に与えると気孔の数が増えることから、様々な植物の CO<sub>2</sub> 吸収能力を上げる応用研究への発展が期待されます。

さらに私達は最近、気孔形成に影響を与える新規化合物 Bubblin を発見しました (図2下)。3,650 種の低分子化合物からなるケミカルライブラリーをスクリーニングした結果、ピリジン-チアゾール化合物の一種が気孔の分布や形成パターンに影響を与えることを見出しました。私達はこの化合物を Bubblin と名付け解析を行いました。

植物体に Bubblin を処理すると、互いに隣接した気孔が多数形成されます。詳しい解析の結果、Bubblin は気孔前駆細胞の極性形成に影響しており、非対称分裂に異常を示すことが判明しました。植物細胞における極性形成メカニズムは未解明な部分も多く、今後 Bubblin の解析によって気孔前駆細胞をモデルとした植物の細胞極性の形成をつかさどるメカニズムの解明につながることが期待されます。

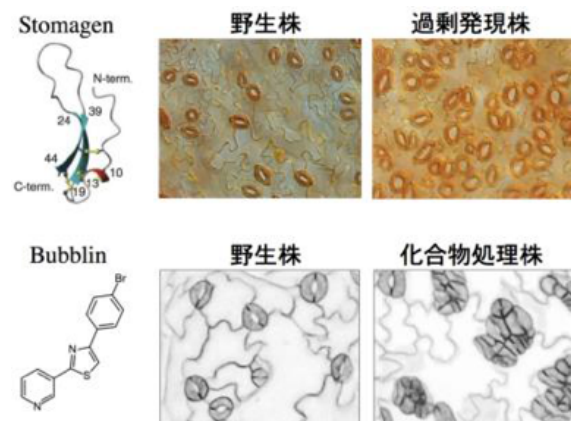


図 2. 気孔形成に影響を与える Stomagen と Bubblin  
上段は左から Stomagen の立体構造、シロイヌナズナ野生株、Stomagen 過剰発現株。下段は左から Bubblin の構造式、シロイヌナズナ野生株、Bubblin 処理株。

## 最近の主な発表論文

- Shimada T, Moriya KC. (2023) Co-option of stomatal bHLH genes drives development of the seta in *Marchantia*. *Nature Plants*. **9**, 207-208.
- Kobayashi H, Murakami K, Sugano SS, Tamura K, Oka Y, Matsushita T, Shimada T. (2023) Comprehensive analysis of peptide-coding genes and initial characterization of an LRR-only microprotein in *Marchantia polymorpha*. *Front Plant Sci*. **13**, 1051017.
- Moriya KC, Shirakawa M, Loue-Manifel J, Matsuda Y, Lu YT, Tamura K, Oka Y, Matsushita T, Hara-Nishimura I, Ingram G, Nishihama R, Goodrich J, Kohchi T, Shimada T. (2023) Stomatal regulators are co-opted for seta development in the astomatous liverwort *Marchantia polymorpha*. *Nature Plants*. **9**, 302-314.
- Kozuka T, Oka Y, Kohzuma K, Kusaba M. (2023) Cryptochromes suppress leaf senescence in response to blue light in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. **191**, 2506-2518.
- Takeda T, Shirai K, Kim YW, Higuchi-Takeuchi M, Shimizu M, Kondo T, Ushijima T, Matsushita T, Shinozaki K, Hanada K. (2023) A de novo gene originating from the mitochondria controls floral transition in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*. **111**, 189-203.

- Hu S, Li B, Wu F, Zhu D, Zouhar J, Gao C, Shimada T, Rojo E, Hara-Nishimura I, Jiang L, Shen J. (2022) SPlant ESCRT protein ALIX coordinates with retromer complex in regulating receptor-mediated sorting of soluble vacuolar proteins. *Proc. Natl Acad Sci USA*. **119**, e2200492119.
- Yagi H, Tamura K, Matsushita T, Shimada T. (2021) Spatiotemporal relationship between auxin dynamics and hydathode development in *Arabidopsis* leaf teeth. *Plant Signal. Behav.* **16**, 1989216.
- Yagi H, Nagano AJ, Kim J, Tamura K, Mochizuki N, Nagatani A, Matsushita T, Shimada T. (2021) Fluorescent protein-based imaging and tissue-specific RNA-seq analysis of *Arabidopsis* hydathodes. *J Exp. Bot.* **72**, 1260-1270.
- Sakoda K, Yamori W, Shimada T, Sugano SS, Hara-Nishimura I, Tanaka Y. (2021) Higher Stomatal Density Improves Photosynthetic Induction and Biomass Production in *Arabidopsis* Under Fluctuating Light. *Front Plant Sci*. **11**, 589603.
- Nomoto M, Skelly MJ, Itaya T, Mori T, Suzuki T, Matsushita T, Tokizawa M, Kuwata K, Mori H, Yamamoto YY, Higashiyama T, Tsukagoshi H, Spoel SH, and Tada Y. (2021) Suppression of MYC transcription activators by the immune cofactor NPR1 fine-tunes plant immune responses. *Cell Rep*. **37**, 110125.
- Izuishi Y, Isaka N, Li H, Nakanishi K, Kageyama J, Ishikawa K, Shimada T, Masuta C, Yoshikawa N, Kusano H, Yazaki K. (2020) Apple latent spherical virus (ALSV)-induced gene silencing in a medicinal plant, *Lithospermum erythrorhizon*. *Scientific Rep*. **10**, 13555.
- Takagi T, Kimori Y, Shimada T, Hara-Nishimura I. (2020) Fluorescent protein-based imaging and tissue-specific RNA-seq analysis of *Arabidopsis* hydathodes. *iScience* **23**, 101265.
- Ichino T, Maeda K, Hara-Nishimura I, Shimada T. (2020) *Arabidopsis* ECHIDNA protein is involved in seed coloration, protein trafficking to vacuoles, and vacuolar biogenesis. *J Exp. Bot.* **71**, 3999-4009.
- Ishishita K, Higa T, Tanaka H, Inoue SI, Chung A, Ushijima T, Matsushita T, Kinoshita T, Nakai M, Wada M, Suetsugu N, and Gotoh E. (2020) Phototropin 2 contributes to the chloroplast avoidance response at the chloroplast-plasma membrane interface. *Plant Physiol*. **183**, 304-316.
- Matsushita T. (2019) Regulation of alternative splicing by phytochromes. *Methods Mol. Biol.* **111**, 189-203.
- Ishikawa K, Tamura K, Fukao Y, Shimada T. (2019) Structural and functional relationships between plasmodesmata and plant endoplasmic reticulum-plasma membrane contact sites consisting of three synaptotagmins. *New Phytologist*. **226**, 798-808.
- Sakaguchi J, Matsushita T, and Watanabe Y. (2019) DWARF4 accumulation in root tips is enhanced via blue light perception by cryptochromes. *Plant Cell*

- Environ.* **42**, 1615-1629.
18. Nakazaki A, Yamada K, Kunieda T, Tamura K, Hara-Nishimura I, Shimada T. (2019) Biogenesis of leaf endoplasmic reticulum body is regulated by both jasmonate-dependent and independent pathways. *Plant Signal. Behav.* **14**, 1622982.
  19. Shimada TL, Shimada T, Okazaki Y, Higashi Y, Saito K, Kuwata K, Oyama K, Kato M, Ueda H, Nakano A, Ueda T, Takano Y, Hara-Nishimura I. (2019) HIGH STEROL ESTER 1 is a key factor in plant sterol homeostasis. *Nature Plants* **5**, 1154-1166.
  20. Maeda K, Kunieda T, Tamura K, Hatano K, Hara-Nishimura I, Shimada T. (2019) Identification of periplasmic root-cap mucilage in developing columella cells of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* **60**, 1296-1303.
  21. Yoshinari A, Hosokawa T, Amano T, Beier MP, Kunieda T, Shimada T, Hara-Nishimura I, Naito S, Takano J. (2019) Polar Localization of the Borate Exporter BOR1 Requires AP2-Dependent Endocytosis. *Plant Physiol.* **179**, 1569-1580
  22. Nakazaki A, Yamada K, Kunieda T, Sugiyama R, Hirai MY, Tamura K, Hara-Nishimura I, Shimada T. (2019) Leaf endoplasmic reticulum bodies identified in *Arabidopsis* rosette leaves are involved in defense against herbivory. *Plant Physiol.* **179**, 1515-1524.
  23. Ishikawa K, Tamura K, Shimada T. (2018) Subcellular localisation of an endoplasmic reticulum-plasma membrane tethering factor, SYNAPTOTAGMIN 1, is affected by fluorescent protein fusion. *Plant Signal. Behav.* **13**, e1547577.
  24. Sugano SS, Nishihama R, Shirakawa M, Takagi J, Matsuda Y, Ishida S, Shimada T, Hara-Nishimura I, Osakabe K, Kohchi T. (2018) Efficient CRISPR/Cas9-based genome editing and its application to conditional genetic analysis in *Marchantia polymorpha*. *PLoS One* **13**, e0205117.
  25. Ishikawa K, Tamura K, Ueda H, Ito Y, Nakano A, Hara-Nishimura I, Shimada T. (2018) Synaptotagmin-Associated Endoplasmic Reticulum-Plasma Membrane Contact Sites Are Localized to Immobile ER Tubules. *Plant Physiol.* **178**, 641-653.
  26. Shimada T, Kunieda T, Sumi S, Koumoto Y, Tamura K, Hatano K, Ueda H, Hara-Nishimura I. (2018) The AP-1 Complex is Required for Proper Mucilage Formation in *Arabidopsis* Seeds. *Plant Cell Physiol.* **59**, 2331-2338.
  27. Ueda H, Ohta N, Kimori Y, Uchida T, Shimada T, Tamura K, Hara-Nishimura I. (2018) Endoplasmic Reticulum (ER) Membrane Proteins (LUNAPARKs) are Required for Proper Configuration of the Cortical ER Network in Plant Cells. *Plant Cell Physiol.* **59**, 1931-1941.
  28. Shimada T, Fuji K, Ichino T, Teh OK, Koumoto Y, Hara-Nishimura I. (2018) GREEN FLUORESCENT SEED, to Evaluate Vacuolar Trafficking in *Arabidopsis* Seeds. *Methods Mol Biol.* **1789**, 1-7.
  29. Shimada T, Takagi J, Ichino T, Shirakawa M, Hara-Nishimura I. (2018) Plant Vacuoles. *Annu Rev Plant Biol.* **69**, 123-145.
  30. Hatsugai N, Nakatsuji A, Unten O, Ogasawara K, Kondo M, Nishimura M, Shimada T, Katagiri F, Hara-Nishimura I. (2018) Involvement of Adapter Protein Complex 4 in Hypersensitive Cell Death Induced by Avirulent Bacteria. *Plant Physiol.* **176**, 1824-1834.
  31. Ushijima T, Hanada K, Gotoh E, Yamori W, Kodama Y, Tanaka H, Kusano M, Fukushima A, Tokizawa M, Yamamoto YY, Tada Y, Suzuki Y, Matsushita T. (2017) Light controls protein localization through phytochrome-mediated alternative promoter selection. *Cell* **171**, 1316-1325.
  32. Wang S, Yoshinari A, Shimada T, Hara-Nishimura I, Mitani-Ueno N, Ma JF, Naito S, Takano J. (2017) Polar Localization of the NIP5;1 Boric Acid Channel Is Maintained by Endocytosis and Facilitates Boron Transport in *Arabidopsis* Roots. *Plant Cell* **29**, 824-842.
  33. Sakai Y, Sugano SS, Kawase T, Shirakawa M, Imai Y, Kawamoto Y, Sugiyama H, Nakagawa T, Hara-Nishimura I, Shimada T. (2017) The chemical compound bubblin induces stomatal mispatterning in *Arabidopsis* by disrupting the intrinsic polarity of stomatal lineage cells. *Development* **144**, 499-506.
  34. Shimada T, Hara-Nishimura I. (2017) Isolation of Protein Storage Vacuoles and Their Membranes. *Methods Mol Biol.* **1511**, 163-168.
  35. Wang Q, Zuo Z, Wang X, Gu L, Yoshizumi T, Yang Z, Yang L, Liu Q, Liu W, Han Y, Kim J, Liu B, Wohlschlegel JA, Matsui M, Oka Y, Lin C. (2016) Photoactivation and inactivation of *Arabidopsis* cryptochrome 2. *Science* **354**, 343-347.
  36. Shikata H, Hanada K, Ushijima T, Nakashima M, Suzuki Y, Matsushita T. (2014) Phytochrome controls alternative splicing to mediate light responses in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA.* **111**, 18781-18786.
  37. Sugano SS, Shimada T, Imai Y, Okawa K, Tamai A, Mori M, Hara-Nishimura I. (2010) Stomagen positively regulates stomatal density in *Arabidopsis*. *Nature* **463**, 241-244.

## 最近の受賞

- 守屋 健太「令和4年度京都大学総長賞(学業)」  
(2023年3月)

## 2022 年度学位論文

### 博士論文

- 小林 遼亮「ゼニゴケを用いた新規植物ペプチド遺伝子の探索および多面的手法による機能解析」



- 守屋 健太「陸上植物における Ia-IIIb bHLH 転写因子モジュールの進化発生学的研究」

#### 修士論文

- 三星 亮太郎「転写開始点変化により生じるヘプチンホルモンの探索と生理機能解析」

#### メンバー (2023 年 4 月 1 日現在)

- 松下 智直 (教授)
- 嶋田 知生 (講師)
- 岡 義人 (助教)
- 得津 隆太郎 (博士研究員)
- 大西 美輪 (博士研究員)
- 神山 佳明 (日本学術振興会特別研究員 PD)
- 木村 泉美 (教務補佐員)
- 河本 恭子 (教務補佐員)
- 竹中 佐知 (技術補佐員)
- 吉村 恵実 (事務補佐員)
- 細川 智佳 (博士後期課程 3 年)
- 三星 亮太郎 (博士後期課程 1 生)
- 河原 直也 (修士課程 2 年)
- 島 孝元 (修士課程 2 生)
- 杉本 佐和 (修士課程 2 生)
- 豊田 隆藏 (修士課程 2 生)
- 村上 吉朗 (修士課程 2 生)
- 河野 弘道 (学部 4 回生)
- 古賀 大翔 (学部 4 回生)

# 植物分子遺伝学分科

## 研究内容の概略

### 1. 光合成電子伝達の調節に関する研究

#### (1) 葉緑体プロトン駆動力制御の研究

光化学系 I サイクリック電子伝達は半世紀以上前に発見されたが、その生理機能は不明であった。シロイヌナズナの変異株の解析から、高等植物では、PGR5 タンパク質に依存する経路と NDH 複合体に依存する経路が存在し、特に PGR5 依存経路は、光合成と葉緑体を過剰な光から守る反応に重要な役割を果たすことが明らかになった(図 1)。サイクリック電子伝達は、葉緑体チラコイド膜を介したプロトン駆動力の大きさを調節するが、さらにプロトン駆動力の成分(プロトン濃度勾配と膜電位)を調節する装置や電子伝達のブレーキについて研究を行っている。

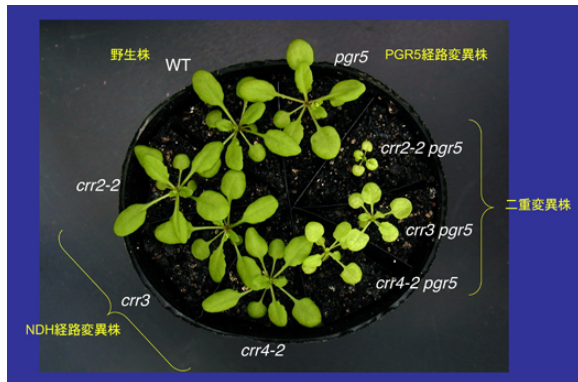


図 1 光化学系 I サイクリック電子伝達を完全に欠く二重突然変異体は正常に生育できない

野生型(WT)と PGR5 経路変異株(*pgr5*)、NDH 経路変異株(*crr2-2*, *crr3*, *crr4-2*)、PGR5 経路と NDH 経路両方を欠く二重突然変異体(*crr2-2 pgr5*, *crr3 pgr5*, *crr4-2 pgr5*)。

#### (2) NDH 複合体の構造、機能、進化、アセンブリの解析

NDH 複合体はシアノバクテリアに由来し、葉緑体で光化学系 I サイクリック電子伝達を触媒する。私たちは、NDH 複合体のサブユニット遺伝子の発現調節および複合体アセンブリに関する研究を行っている。また陸上植物の進化の過程で、構造と機能の変化の相関を研究している。

### 2. 葉緑体遺伝子発現調節機構の解明

葉緑体は独自のゲノムを持つオルガネラであるが、その遺伝子発現調節は、核コード遺伝子が行なっている。私たちはクロロフィル蛍光イメージングの手法で、葉緑体遺伝子発現調節が異常な変異株を多数単離、解

析してきた。遺伝子発現調節の主役を担うのが配列特異的な RNA 結合活性を持つ PPR タンパク質である。私たちは PPR タンパク質による RNA 編集、RNA 安定化、翻訳制御の分子機構、生理機能の解明を目指して研究を行っている。

トウモロコシなどの C<sub>4</sub> 植物は、細胞によって異なる葉緑体を作ることで、効率の良い光合成を実現している。そのためには、葉緑体遺伝子の組織特異的発現の必要がある。私たちは、その分子機構の解明を目指している。

### 3. 植物ミトコンドリアや葉緑体の RNA 編集機構

陸上植物のミトコンドリアと葉緑体には RNA の特定のシチジン(C)をウリジン(U)へと変換する RNA 編集が存在する。オルガネラゲノムにコードされた遺伝子の機能は、この編集を経てはじめて正常に発現する。これまで私たちは植物オルガネラの RNA 編集因子として多数の PPR タンパク質を遺伝学的に同定してきた。私たちは、これらの PPR タンパク質の多くがもっている DYW ドメインが RNA 編集酵素であることを生化学的に示した。また最近、その立体構造の解析に成功した。DYW ドメインは他のシチジン脱アミノ化酵素には存在しないゲーティング(門)ドメインをもっていた。このドメインがスイッチのように動くことでその酵素活性が制御されることが分かってきた。現在、私たちは、ゲーティングドメインがどのように制御され DYW 編集酵素活性化に寄与するのか、その分子機構を解析している。また MORF など、他の RNA 編集因子の機能や PPR タンパク質との相互作用を解析し、RNA 編集複合体の分子機構を明らかにしたいと考えている。

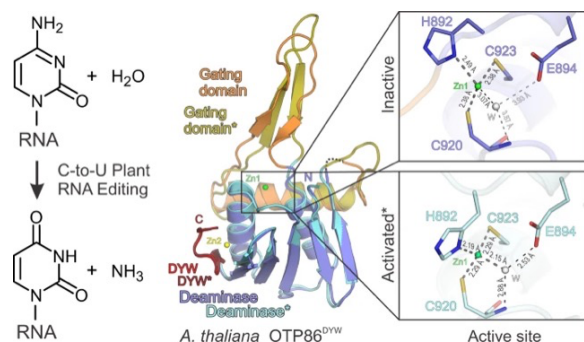


図 2 RNA 編集酵素 DYW ドメインの立体構造

DYW ドメインの内部にあるゲーティングドメインがスイッチのように動くことで、亜鉛を含む活性中心の構造が変化し、酵素が活性化される(Nature Catal. 2021 より)。

#### 4. 植物幹細胞の分化、増殖を制御する仕組みにせまる

植物の幹細胞とはどういうものなのか？未分化な状態とは何であるのか？分化能の獲得・維持はどのように制御されているのか？これらは、植物の発生を理解する上で重要な問題であるが、分子レベルでの解明にはほとんど至っていない。植物幹細胞の分化、増殖の制御に関わる遺伝子を単離同定し、解析している。

*NOV* 遺伝子は、植物特異的な新規核タンパク質をコードし、オーキシンを介した細胞分化・器官形成、幹細胞維持などに関わる。*NOV* が遺伝子発現制御に関わることを明らかにしている。*CUV* 遺伝子は、パン酵母からヒト、植物に広く保存されているスプライシング因子 *Prp16* オーソログをコードする。*CUV* が、オーキシン合成や極性輸送、受容、応答に関わる遺伝子の発現を遺伝子特異的、組織特異的に促すこと、オーキシンを介した根端分裂組織の維持などに関わることを明らかにしている。また、葉の発生過程でオーキシンの局所的な合成が葉脈形成の鍵になっていることを発見した。

幹細胞の未分化状態の維持についての研究は多いが、喪失に着目した研究はほとんどない。植物幹細胞の未分化状態の解除に関わる新規遺伝子として、*VAH* を同定している。*VAH* は、複数の *WOX* 遺伝子の発現を負に制御する。幹細胞領域の制限に関わる。*VAH* は、植物の再生過程においても機能することを明らかにしている。*VAH* について分子生化学的な解析を始めており、これまでに *VAH* タンパク質と相互作用するタンパク質因子を同定している。これらから、幹細胞らしさを制御する仕組みの一端を明らかにしたい。

#### 5. ミトコンドリアや葉緑体がもつ“染色体”のダイナミズム

葉緑体やミトコンドリアには独自のゲノム「葉緑体／ミトコンドリアゲノム」が存在している。葉緑体／ミトコンドリアゲノムは多様なタンパク質と結合することで「核様体」を形成している。葉緑体／ミトコンドリア核様体は、細胞核における染色体の様に、葉緑体／ミトコンドリア DNA の複製、修復、遺伝子発現、遺伝の機能的な中核であり、光合成や呼吸をはじめとした生命活動の中核を支えている。

私たちは、これら葉緑体／ミトコンドリア核様体の構造、機能、進化に迫りたいと考えている。

##### (1)母性遺伝

葉緑体やミトコンドリア DNA は、ヒトを含む多くの生物において母親のみから子孫へと伝えられる。この母性遺伝といわれる現象は、父親由来の葉緑体／ミトコンドリア核様体が受精／接合後に未知の機構によって積極的に破壊されることで引き起こされる。私たちは緑藻クラミドモナスや菌類クリプトコッカスなどをモデルとした遺伝学・細胞学・分子生物学的解

析によって、この未知の機構を明らかにしようとしている。

##### (2)葉緑体核様体の形と機能

葉緑体やミトコンドリア核様体は、細胞周期や植物の発達段階に応じてその形態をダイナミックに変化させる。私たちは核様体の形態制御機構を明らかにすることで、葉緑体／ミトコンドリアゲノムの複製・修復、転写や遺伝の分子機構および進化を理解したいと考えている。

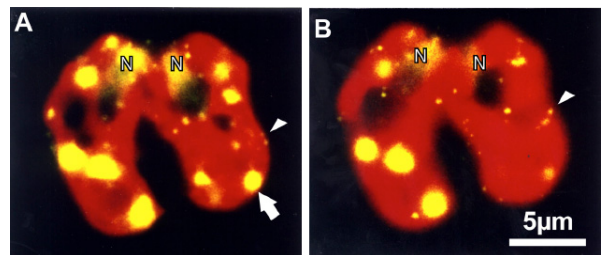


図3 クラミドモナスの母性遺伝

(A, B) SYBR Green I で接合子の DNA を標識し、経時的に母性遺伝の様子を追った。核(緑色, N)と葉緑体のクロロフィル自家蛍光(赤色)と核様体(黄色)。接合直後(A)は雄雌両方の葉緑体に核様体が存在するが、時間と共に雄由来の葉緑体の核様体が消失している(B)。

#### 最近の主な発表論文

1. Yamamoto, H., Cheuk, A., Shearman, J., Nixon, P.J., Meier, T., Shikanai, T. (2023) Impact of engineering the ATP synthase rotor ring on photosynthesis in tobacco chloroplasts. *Plant Physiol.*, in press.
2. Zhou, Q., Yamamoto, H., Shikanai, T. (2023) Distinct contribution of two cyclic electron transport pathways to P700 oxidation. *Plant Physiol.* in press.
3. Joo, S.J., Kobayashi, Y., Lee, J.-H., Nishimura, Y. (2023) Chapter7: Organelle heredity. The *Chlamydomonas* sourcebook 3rd ed., Academic Press, Elsevier.
4. Toma-Fukai, S., Sawada, Y., Maeda, A., Shimizu, H., Shikanai, T., Takenaka M., Shimizu, T. (2022) Structural insight into the activation of an Arabidopsis organellar C-to-U RNA editing enzyme by active site complementation. *Plant Cell* in press.
5. Maeda A., Takenaka S., Wang T., Frink B., Shikanai T., Takenaka M. (2022) DYW deaminase domain has a distinct preference for neighboring nucleotides of the target RNA editing sites. *Plant J.* **111**, 756-767.
6. Basso, L., Sakoda, K., Kobayashi, R., Yamori, W., Shikanai T. (2022) Flavodiiron proteins enhance the rate of CO<sub>2</sub> assimilation in Arabidopsis under fluctuating light intensity. *Plant Physiol.* **189**, 375-387.
7. Zhou, Q., Wang, C., Yamamoto, H., Shikanai T. (2022) PTOX-dependent safety valve does not

- oxidize P700 during photosynthetic induction in the *Arabidopsis pgr5* mutant. *Plant Physiol.* **188**, 1264–1276.
8. Kato, Y., Odahara, M., Shikanai T. (2021) Evolution of an assembly factor-based subunit contributed to a novel NDH-PSI supercomplex formation in chloroplasts. *Nat. Commun.* **12**, 3685.
9. Takenaka, M., Takenaka, S., Barthel, T., Frink, B., Haag, S., Verbitskiy, D., Oldenkott, B., Schallenberg-Rüdinger, M., Feiler, C.G., Weiss, M.S., Palm, G.J., Weber, G. (2021) DYW domain structures imply an unusual regulation principle in plant organellar RNA editing catalysis. *Nature Catal.* **4**, 510–522.
10. Higashi, H., Kato, Y., Fujita, Y., Iwasaki, S., Nakamura, M., Nishimura, Y., Takenaka, M., Shikanai, T. (2021) The pentatricopeptide repeat protein PGR3 regulates the translation of *petL* and *ndhG* by binding their 5'UTRs. *Plant Cell Physiol.* **62**, 1146–1155.
11. Yamamoto, H., Sato N., Shikanai, T. (2021) Critical role of NdhA in the incorporation of the peripheral arm into the membrane-embedded part of the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex. *Plant Cell Physiol.* **62**, 1131–1145.
12. Takusagawa, M., Kobayashi, Y., Fukao, Y., Hidaka, K., Endo, M., Sugiyama, H., Hamaji, T., Kato, Y., Miyakawa, I., Misumi, O., Shikanai, T., Nishimura, Y. (2021) HBD1 protein with a tandem repeat of two HMG box domains is a DNA clip to organize chloroplast nucleoids in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **118**, e2021053118.
13. Kneuper, I., Teale, W., Dawson, J., Tsugeki, R., Katifori, E., Palme, K., Dittengou, F. A. (2021) Auxin biosynthesis and cellular efflux act together to regulate leaf vein patterning. *J. Exp. Bot.*, **72**, 1151–1165.
14. Basso, L., Yamori, W., Szabo, I., Shikanai, T. (2020) Collaboration between NDH and KEA3 allows maximally efficient photosynthesis after a long dark adaptation. *Plant Physiol* **184**, 2078–2090.
15. Okegawa, Y., Basso, L., Shikanai T., Motohashi, K. (2020) Cyclic electron transport around photosystem I contributes to photosynthetic induction with Thioredoxin *f*. *Plant Physiol.* **184**, 1291–1302.
16. Yamamoto, H., Shikanai, T. (2020) Does the *Arabidopsis proton gradient regulation 5* mutant leak protons from the thylakoid membrane? *Plant Physiol* **184**, 421–427.
17. Nishimura, Y., Shikanai, T., Kawamoto, S., Toh-e, A. (2020) Step-wise elimination of  $\alpha$ -mitochondrial nucleoids and mitochondrial structure as a basis for the strict uniparental inheritance in *Cryptococcus neoformans*. *Sci Rep* **10**, 2468.
18. Small, I., Schallenberg-Rüdinger, M., Takenaka, M., Mireau, H., Ostersetzer-Biran, O. (2020) Plant organellar RNA editing: what 30 years of research has revealed. *Plant J.* **101**, 1040–1056.
19. Wang, C., Shikanai, T. (2019) Modification of activity of the thylakoid H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> antiporter KEA3 disturbs  $\Delta$  pH-dependent regulation of photosynthesis. *Plant Physiol* **181**, 762–773.
20. Ishibashi, K., Small, I., Shikanai, T. (2019) Evolutionary model of plastidial RNA editing in angiosperms presumed from genome-wide analysis of *Amborella trichopoda*. *Plant Cell Physiol.* **60**, 2141–2151.
21. Mermod, M., Takusagawa, M., Kurata, T., Kamiya, T., Fujiwara, T., Shikanai, T. (2019) SQUAMOSA promoter-binding protein-like 7 mediates copper deficiency response in the presence of high nitrogen in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Rep* **38**, 835–846.
22. Nakano, H., Yamamoto, H., Shikanai, T. (2019) Contribution of NDH-dependent cyclic electron transport around photosystem I to the generation of proton motive force in the weak mutant allele of *pgr5*. *Biochim. Biophys. Acta-Bioenerg.* **1860**, 369–374.
23. Yamamoto, H., Shikanai, T. (2019) PGR5-dependent cyclic electron flow protects PSI under fluctuating light at donor and acceptor sides. *Plant Physiol.* **179**, 588–600.
24. Kato, Y., Odahara, M., Fukao, Y., Shikanai, T. (2018) Stepwise evolution of supercomplex formation with photosystem I is required for stabilization of chloroplast NADH dehydrogenase-like complex: Lhca5-dependent supercomplex formation in *Physcomitrella patens*. *Plant J.* **96**, 937–948.
25. Wang, C., Takahashi, H., Shikanai, T. (2018) PROTON GRADIENT REGULATION 5 contributes to ferredoxin-dependent cyclic phosphorylation in ruptured chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta-Bioenerg.* **1859**, 1173–1179.
26. Kamimura, Y., Tanaka, H., Kobayashi, Y., Shikanai, T., Nishimura, Y. (2018) Chloroplast nucleoids as a transformable network revealed by live-imaging with a microfluidic device. *Communications Biology* **1**, 47.
27. Araki, R., Mermod, M., Yamasaki, H., Kamiya, T., Fujiwara, T., Shikanai, T. (2018) SPL7 locally regulates copper-homeostasis-related genes in *Arabidopsis*. *J. Plant Physiol.* **224–225**, 137–143.
28. Otani, T., Kato, Y., Shikanai, T. (2018) Specific substitutions of light-harvesting complex I proteins associated with photosystem I are required for supercomplex formation with chloroplast NADH dehydrogenase-like complex. *Plant J.* **94**, 122–130.
29. Kato, Y., Sugimoto, K., Shikanai, T. (2018) NDH-PSI supercomplex assembly precedes full assembly of the NDH complex in chloroplast. *Plant Physiol.* **176**, 1728–1738.
30. Kobayashi, Y., Misumi, O., Odahara, M., Ishibashi, K., Hirono, M., Hidaka, K., Endo, M., Sugiyama, H., Iwasaki, H., Kuroiwa, T., Shikanai, T., Nishimura, Y. (2017) Holliday junction resolvases mediate



- chloroplast nucleoid segregation. *Science* **356**, 631-634.
31. Otani, T., Yamamoto, H., Shikanai, T. (2017) Stromal loop of Lhca6 is responsible for the linker function required for the NDH-PSI supercomplex formation. *Plant Cell Physiol.* **58**, 851-861.
  32. Wang, C., Yamamoto, H., Narumiya, F., Munekage, Y.N., Finazzi, G., Szabo, I., Shikanai, T. (2017) Fine-tuned regulation of the K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter KEA3 is required to optimize photosynthesis during induction. *Plant J.*, **89**, 540-553.
  33. Shikanai, T., Yamamoto, H. (2017) Contribution of cyclic and pseudo-cyclic electron transport to the formation of proton motive force in chloroplasts. *Mol. Plant*, **10**, 20-29.
  34. Bayer-Császár E., Haag, S., Jörg A., Glass F., Härtel, B., Obata, T., Meyer, E. H., Brennicke, A., Takenaka, M. (2017) The conserved domain in MORF proteins has distinct affinities to the PPR and E elements in PPR RNA editing factors, *BBA Gene Regul. Mech.*, **1860**, 813-828.
  35. Haag, S., Schindler, M., Berndt, L., Brennicke, A., Takenaka, M., Weber, G. (2017) Crystal structures of the Arabidopsis organellar RNA editing factors MORF1 and MORF9. *Nucleic Acids Res.*, **45**, 4915-4928.
  36. Odahara, M., Kobayashi, Y., Shikanai T., Nishimura, Y. (2016) Dynamic interplay between nucleoid segregation and genome integrity in *Chlamydomonas* chloroplasts. *Plant Physiol.*, **172**, 2337-2346.
  37. Kobayashi, Y., Takusagawa, M., Harada, N., Fukao, Y., Yamaoka, S., Kohchi, T., Hori, K., Ohta, H., Shikanai, T., Nishimura Y. (2016) Eukaryotic components remodeled chloroplast nucleoid organization during the green plant evolution. *Genome Biol. Evol.*, **8**, 1-16.
  38. Tsugeki, R., Terada, S. (2015) The Arabidopsis ortholog of the DEAH-box ATPase Prp16 influences auxin-mediated development. *Plant Signaling Behavior*, **10**, e1074369.
  39. Tsugeki, R., Tanaka-Sato, N., Maruyama, N., Terada, S., Kojima, M., Sakakibara, H., Okada, K. (2015) CLUMSY VEIN, the *Arabidopsis* DEAH-box Prp16 ortholog, is required for auxin-mediated development. *Plant J.*, **81**, 183-197.

## メンバー (2023 年 4 月 1 日現在)

- 鹿内 利治(教授)
- 竹中 瑞樹(准教授)
- 槻木 竜二(助教)
- 西村 芳樹(助教)
- 田草川 真理(博士研究員)
- 黄 超(博士研究員)
- Deborah Schatz-Daas(博士研究員)
- Brody Frink(博士課程 3 年)
- 王 騰華(博士課程 3 年)
- 小林 亮平(博士課程 1 年)
- 翁 梓玲(修士課程 2 年)
- 金澤 晴樹(修士課程 2 年)
- 川島 愛音(修士課程 2 年)
- 奥井 想大(修士課程 1 年)
- 與那嶺 宝冬(4 回生)
- 竹中 佐知(技術補佐員)
- 得津 縁(技術補佐員)

## 2022 年度学位論文

### 修士論文

- 小原 一成「母性遺伝の制御機構の解析」
- 小林 亮平「ゲノム編集技術を用いた陸上植物の変動光ストレスへの適応戦略の究明」

2023年4月

---

京都大学大学院理学研究科 生物科学専攻 植物学系

606-8502 京都市左京区北白川追分町  
(075) 743-4090, <http://www.bot.kyoto-u.ac.jp/j/>

---