

機関番号：14603

領域設定期間：平成29年度～令和3年度

領域番号：3903

研究領域名（和文）植物の生命力を支える多能性幹細胞の基盤原理

研究領域名（英文）Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality

領域代表者

梅田 正明（UMEDA Masaaki）

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授

研究者番号：80221810

交付決定額（領域設定期間全体）：（直接経費）1,190,600,000円

研究成果の概要

本領域では植物幹細胞の増殖性や多能性の維持に必須な制御系の解明を目指した。分野横断的な研究領域を開拓することにより、植物生存の永続性や旺盛な繁殖力を支える幹細胞システムを理解するための研究基盤を構築することを目標とした。研究項目 A01（幹細胞増殖）では、幹細胞の新生・増殖・維持を支える制御システムについて理解することを目指した。異なる幹細胞新生過程に関わる共通の転写因子を見出し、コケ植物を用いてリプログラミングを促す鍵転写因子を複数同定した。また、ホルモンによる幹細胞増殖の調節機構を明らかにするとともに、幹細胞維持に必要な微小管集合体を発見した。これらの研究により、植物幹細胞の新生・増殖・維持に必須な分子装置が明らかになっただけでなく、それらが生体内で機能するための多細胞空間制御の必要性も浮き彫りになった。一方、研究項目 A02（幹細胞性維持）では、幹細胞の多能性とゲノム恒常性を維持し、永続的な器官発生を可能にする制御システムについて理解することを目標とした。まず、幹細胞性の維持に必要な転写因子と、それら転写因子間の競合関係を明らかにした。また、一過性幹細胞である気孔幹細胞の分裂制御機構を解明するとともに、幹細胞が増殖活性を失う花発生過程においてホルモンの役割を明らかにした。さらに、ゲノムストレスに伴う幹細胞死の誘導機構を解明し、長寿命樹木を用いた研究から幹細胞ゲノムの恒常性維持に関わる遺伝子を見出した。これらの研究を通して、幹細胞性の維持に不可欠な遺伝子発現制御や DNA 損傷応答の分子メカニズムが次々と明らかになった。

研究分野：植物発生生物学

キーワード：幹細胞、多能性、細胞増殖、リプログラミング

1. 研究開始当初の背景

数千年生き続ける樹木があるように、植物は適切な環境条件が整えば延々と生き続けることができる。また、その間成長を続け、個体は巨大化し、さらに個体の一部から新たなクローンが生じることもある。このような永続的かつ旺盛な生命力の源は、植物がもつ幹細胞（以下、植物幹細胞）にある。植物幹細胞は多様な細胞に分化する能力（多能性）をもち、このような多能性幹細胞が一生を通じて生体内に維持される。また、幹細胞集団が別の幹細胞集団を生み出し、それらが起点となり新たな器官を創り出す。これにより、植物個体は長期にわたって生存し、成長を続けることができるのである（図1）。一方、動物では多能性幹細胞が受精後間もなく消滅するため、発生初期に細胞運命が方向づけられ、器官発生は止まる。そして成体では、限られた種類の細胞にのみ分化することができる組織幹細胞が組織の恒常性維持に働く（図1）。このように、動植物間で幹細胞の振る舞いが全く異なっており、

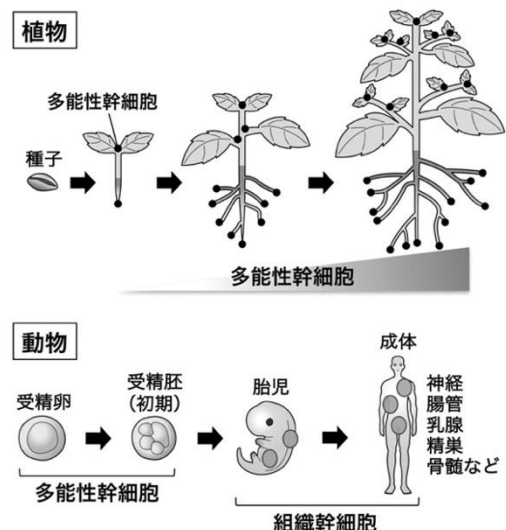


図1 植物と動物における多能性幹細胞の違い

この違いが器官発生を続ける植物と途中で止める動物という、成長様式の大きな違いを生み出す根本要因になっていると考えられる。

植物科学分野では、これまで主にモデル植物のシロイヌナズナやイネを用いて、器官発生におけるメリステム（幹細胞を含む植物の成長点）の機能について精力的に研究が進められてきた。しかし、メリステムに含まれる幹細胞の実体に迫るような研究は進んでおらず、ましてや幹細胞が生体内で多能性をもち続け、さらに増えていくメカニズムについては解析の端緒についていなかった。また、植物の細胞分裂や細胞分化に関する研究は近年急速に進展したが、幹細胞の不等分裂やリプログラミングによる新生といった、植物幹細胞の特性に関わる現象にフォーカスした生物学は植物科学分野に存在しなかった。一方で、発生生物学、細胞生物学、生理学、生化学、生態学、数理生物学といった多岐にわたる分野で、植物を対象とした研究は格段に進展しており、これらの分野で世界を先導する成果を挙げてきた研究者が連携を組み、植物幹細胞の増殖性や多能性の理解に向けて一致団結して取り組めば、研究を飛躍的に発展させることができる時期を迎えていた。

2. 研究の目的

本領域では、植物発生、細胞分裂周期、細胞骨格、ホルモン応答、植物微生物相互作用、数理モデリングなどの分野で世界をリードする第一線の研究者が集結し、メンバー間で強力な連携をとりながら研究を推進することにより、植物幹細胞の増殖性や多能性の維持に必須な制御系の解明を目指した。そして、分野横断的な研究領域を開拓することにより、植物生存の永続性や旺盛な繁殖力を支える幹細胞システムを理解するための研究基盤を構築することを目標とした。これにより、これまで植物科学分野に存在しなかった幹細胞生物学を創成し、多能性幹細胞の動作原理、ひいては生命の生存メカニズムの本質的理解に到達できると考えた。

3. 研究の方法

本領域では、計画・公募班を問わず、研究グループ間の共同研究を促し有機的連携を図る目的で、総括班に植物幹細胞解析センター（Plant Stem Cell Analysis Center, PSAC）を設置した。PSACでは1細胞解析及びイメージング解析を進め、得られたデータを領域メンバーにフィードバックすることにより領域内連携を促した。また、毎年夏に技術講習会を開催し、領域メンバーがPSACに導入した高額機器を効率的に利用できるよう、実験手法からデータ解析まで手厚い支援を行った。また、異分野融合を一層進めるため、前半の研究期間中に「オーキシシグナルの低下がクロマチン構造を変化させ、リプログラミングを誘導し、分裂組織における幹細胞の維持に関わる」という作業仮説を立て、後半の研究でこの作業仮説を領域メンバー全員で共有することにより、更なる共同研究の活性化を図った。

4. 研究の成果

(1) 研究項目 A01-幹細胞増殖

①計画研究

動物細胞では中心体が細胞分裂の非対称性を保証することが証明されているが、植物は進化の過程で中心体を失っており、細胞分裂の対称性・非対称性を制御する仕組みは謎だった。本研究ではコケ植物の幹細胞などを使い、動物の中心体に相当する構造体（ガメトソームと命名）を発見した（図2）。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った。植物はガメトソームを形成する場所を操ることで幹細胞性を維持している可能性が示唆された。また、イネ胚において茎頂幹細胞の形成と接合子の非対称分裂が独立に制御されていることを明らかにした。

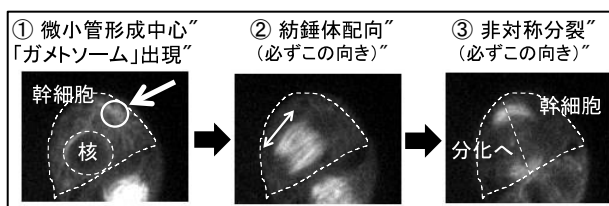


図2 ガメトソームによるコケ幹細胞の非対称分裂

マメ科植物の根粒形成では分化した皮層細胞のごく一部が幹細胞性を獲得し、根粒の由来となる。これまで根粒形成に関わる鍵転写因子として NIN を、またその標的遺伝子として転写因子をコードする NF-Y を同定していたが、新たに側根形成に重要な役割をもつ ASL18/LBD16 を標的遺伝子として同定した。ASL18 と NF-Y は複合体を形成し、NIN の下流で根粒形成を正に制御していると考えられた。また、ゼニゴケの R2R3 型 MYB 転写因子 GCAM1 が杯状体底部で幹細胞新生と維持を制御し、杯状体と無性芽の発生に不可欠な機能をもつことを明らかにした。

サイトカイニン根と地上部間の情報伝達に関わるシグナル分子として重要な役割を担っているが、道管内を輸送されるサイトカイニンに前駆体と活性型の二種類の輸送形態があり、これらが茎頂における幹細胞の増殖制御において異なる役割を担っていることを明らかにした。また、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) を発見した。SD1 は、節間幹細胞の増殖を促進する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あるが、浮きイネの SD1 の酵素活性は一般的なイネのものよりも圧倒的に高いことも判明した。

ストリゴラクトン (SL) は腋芽幹細胞の活性を抑制するホルモンである。以前の研究で、SL

受容体候補として見出されたイネの DWARF14 (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、実際に SL を分解することがわかっていた。本研究において、D14 は (加水分解される前の) SL そのものを認識して信号を伝達すること、また D14 による SL の加水分解は役割を終えたホルモンの不活性化であることが明らかとなった。

②公募研究

ゼニゴケの頂端側を切除した葉状体断片では、切断面領域において内生オーキシシン量が一過的に減少し、それが AP2/ERF 転写因子 *LOW-AUXIN RESPONSIVE* (MpLAXR) の発現を誘導することでリプログラミングを引き起こすことが明らかになった。この発見から、オーキシシン量の減少がリプログラミングを引き起こすという新たな概念が提示された。また、ヒメツリガネゴケにおいて、遺伝子特異的にヒストン修飾変化を起こし、幹細胞化に必要な遺伝子群の発現を統御する転写因子として *STEMIN1* を発見した。一方、シロイヌナズナにおいて植物の再生能力を制限する内生的な機構として、*WOX13* 遺伝子がオーキシシンによって発現誘導され、茎頂の幹細胞維持に必要な *WUSCHEL* 遺伝子の発現抑制を介してシュート再生を抑制することを見出した。

(2) 研究項目 A02-幹細胞性維持

①計画研究

イネ科植物の葉は、基部側から幹細胞を起点として分化する葉鞘と、先端側の葉身と呼ばれる二つのパーツから構成されているが、*BLADE ONPETIOLE* (*BOP*) 遺伝子が葉鞘の形成を決定するマスター遺伝子であることが明らかになった。また、ゼニゴケの *LATERAL ORGAN SUPPRESSOR 1* (MpLOS1) は頂端の幹細胞では発現せず、側生器官で発現して側生器官の細胞分裂を抑制し、これにより頂端細胞の幹細胞性の維持に関わることを明らかにした (図3)。

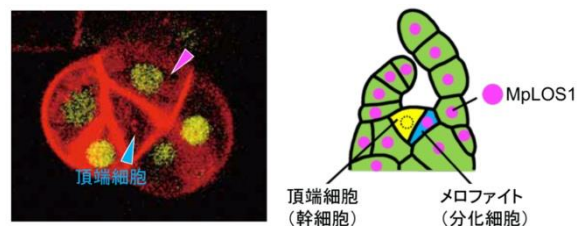


図3 ゼニゴケ MpLOS1 による頂端細胞の幹細胞性の維持機構

気孔幹細胞の分化過程において、気孔分化のマスター転写因子 MUTE が対称分裂に必要な細胞周期因子を誘導し、さらにこれら細胞周期因子を抑制する転写因子を直接誘導することにより、細胞分裂が対称的に一回のみ起こり孔辺細胞が作られることを発見した。また、MUTE によって直接発現誘導される CDK インヒビター *SMR4* によって幹細胞の非対称分裂が遅延し、分化状態での対称分裂へと誘導される仕組みを解明した。さらに、維管束分化誘導系 *VISUAL* を用いた解析から、維管束幹細胞の未分化性の維持に *BES/BZR* 転写因子ファミリーが働くことを明らかにし、*BES/BZR* 転写因子間の競合関係が維管束幹細胞としての安定性制御に重要であることを示した。

植物は DNA 損傷に応答して細胞周期を G2 期で停止させるが、幹細胞だけは細胞死を起こし、傷ついたゲノムをもつ幹細胞を残さないようにする。シロイヌナズナにおいて DNA 損傷シグナルの伝達に機能する転写因子 *SOG1* の直接の標的遺伝子として、オーキシシンシグナルを抑制する因子や *SOG1* と最も近縁な転写因子 *ANAC044/085* などを同定した。*ANAC044/085* の下流で安定化される 3R 型 MYB 転写因子が、細胞周期の G2 期停止と幹細胞死に必須な役割をもつことを見出した。また、*SOG1* の下流ではサイトカイニン生合成遺伝子の発現も誘導され、その影響で根端のサイトカイニンシグナルが活性化されオーキシシンレベルが低下すること、これも G2 期停止や幹細胞死に必要なことが示された。

長寿命植物において幹細胞ゲノムが安定的に維持されているかどうかを調べるために、赤道直下に生息する樹齢 400 年を超える熱帯産樹木 *Shorea laevis* から高品質ゲノムを作成し、体細胞変異を検出することにより、突然変異の速度を正確に推定することに成功した。また、比較ゲノム解析によって、樹木はポリ ADP リボースポリメラーゼ (*PARP*) 遺伝子のコピー数が多年草や一年草と比べて多く、樹木が DNA 損傷や病原体の感染から長期間身を守り、生存を維持するのに貢献していることを明らかにした。

②公募研究

シロイヌナズナの根では内鞘細胞のみが脱分化を介した側根形成開始能力をもっており、自発的に発生するオーキシシンピークに反応して不等分裂を行い、側根原基を形成する。本研究において、内鞘細胞の性質を付与する bHLH 型の転写因子複合体 (PFA/PFB) を明らかにした。また、花幹細胞の増殖活性を自ら停止し、生殖器官を分化させる仕組みについて解析した結果、花幹細胞の増殖抑制に機能する *SUP* は、ポリコム因子 *CLF* と結合することでオーキシシン合成を抑制することや、*CRC* によるクロマチン構造制御を介したオーキシシン合成酵素遺伝子の発現制御機構が明らかになった。

5. 主な発表論文等 (受賞等を含む)

1. Kozgunova E, Yoshida MW, Reski R, Goshima G. (2022) Spindle motility skews division site determination during asymmetric cell division in *Physcomitrella*. *Nat. Commun.* 13, 2488.

2. Mashiguchi K, Seto Y, Onozuka Y, Suzuki S, Takemoto K, Wang Y, Dong L, Asami K, Noda R, Kisugi T, Kitaoka N, Akiyama K, Bouwmeester H, Yamaguchi S. (2022) A carlactonoic acid methyltransferase that contributes to the inhibition of shoot branching in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 119, e2111565119.
3. Nomoto Y, Takatsuka H, Yamada K, Suzuki T, Suzuki T, Huang Y, Latrasse D, An J, Gombos M, Breuer C, Ishida T, Maeo K, Imamura M, Yamashino T, Sugimoto K, Magyar Z, Bögre L, Raynaud C, Benhamed M, Ito M. (2022) A hierarchical transcriptional network activates specific CDK inhibitors that regulate G2 to control cell size and number in Arabidopsis. *Nat. Commun.* 13, 1660.
4. Han SK, Herrmann A, Yang J, Iwasaki R, Sakamoto T, Desvoyes B, Kimura S, Gutierrez C, Kim ED, Torii KU. (2022) Deceleration of the cell cycle underpins a switch from proliferative to terminal divisions in plant stomatal lineage. *Dev. Cell* 57, 569-582.
5. Qian P, Song W, Zaizen-Iida M, Kume S, Wang G, Zhang Y, Kinoshita-Tsujimura K, Chai J, Kakimoto T. (2022) A Dof-CLE circuit controls phloem organization. *Nat. Plants in press.*
6. Uchihara Y, Permata TBM, Sato H, Kawabata-Iwakawa R, Katada S, Gu W, Kakoti S, Yamauchi M, Kato R, Gondhowiardjo S, Hosen N, Yasuhara T, and Shibata A. (2022) DNA damage promotes HLA class I presentation by stimulating a pioneer round of translation associated antigen production. *Mol. Cell in press.*
7. Bao L, Inoue N, Ishikawa M, Gotoh E, Teh OK, Higa T, Morimoto T, Ginanjar EF, Harashima H, Noda N, Watahiki M, Hiwatashi Y, Sekine M, Hasebe M, Wada M, Fujita T. (2022) A PSTAIRE-type cyclin-dependent kinase controls light responses in land plants. *Sci. Adv.* 8, eabk2116.
8. Zhang Y, Mitsuda N, Yoshizumi T, Horii Y, Oshima Y, Ohme-Takagi M, Matsui M, Kakimoto T. (2021) Two types of bHLH transcription factor determine the competence of the pericycle for lateral root initiation. *Nat. Plants* 7, 633-643.
9. Nakazato I, Okuno M, Yamamoto H, Tamura Y, Itoh T, Shikanai T, Takanashi H, Tsutsumi N, Arimura SI. (2021) Targeted base editing in the plastid genome of Arabidopsis thaliana. *Nat. Plants* 7, 906-913.
10. Yamaguchi N, Matsubara S, Yoshimizu K, Seki M, Hamada K, Kamitani M, Kurita Y, Nomura Y, Nagashima K, Inagaki S, Suzuki T, Gan ES, To T, Kakutani T, Nagano AJ, Satake A, Ito T. (2021) H3K27me3 demethylases alter HSP22 and HSP17.6C expression in response to recurring heat in Arabidopsis. *Nat. Commun.* 12, 3480.
11. Takahashi N, Inagaki S, Nishimura K, Sakakibara H, Antoniadi I, Karady M, Ljung K, Umeda M. (2021) Alterations in hormonal signals spatially coordinate distinct responses to DNA double-strand breaks in Arabidopsis roots. *Sci. Adv.* 7, eabg0993.
12. Shimotohno A, Aki SS, Takahashi N, Umeda M. (2021) Regulation of the plant cell cycle in response to hormones and the environment. *Annu. Rev. Plant Biol.* 72, 273-296.
13. Hachiya T, Inaba J, Wakazaki M, Sato M, Toyooka K, Miyagi A, Kawai-Yamada M, Sugiura D, Nakagawa T, Kiba T, Gojon A, Sakakibara H. (2021) Excessive ammonium assimilation by plastidic glutamine synthetase causes ammonium toxicity in Arabidopsis thaliana. *Nat. Commun.* 12, 4944.
14. Mizuno Y, Komatsu A, Shimazaki S, Naramoto S, Inoue K, Xie X, Ishizaki K, Kohchi T, Kyojuka J. (2021) Major components of the KARRIKIN INSENSITIVE2-dependent signaling pathway are conserved in the liverwort Marchantia polymorpha. *Plant Cell* 33, 2395-2411.
15. Tsai AY, Iwamoto Y, Tsumuraya Y, Oota M, Konishi T, Ito S, Kotake T, Ishikawa H, Sawa S. (2021) Root-knot nematode chemotaxis is positively regulated by l-galactose sidechains of mucilage carbohydrate rhamnogalacturonan-I. *Sci. Adv.* 7, eabh4182.
16. Oota M, Tsai AY, Aoki D, Matsushita Y, Toyoda S, Fukushima K, Saeki K, Toda K, Perfus-Barbeoch L, Favery B, Ishikawa H, Sawa S. (2020) Identification of naturally occurring polyamines as root-knot nematode attractants. *Mol. Plant* 13, 658-665.
17. Toriba T, Tokunaga H, Nagasawa K, Nie F, Yoshida A, Kyojuka J. (2020) Suppression of leaf blade development by BLADE-ON-PETIOLE orthologs is a common strategy for underground rhizome growth. *Curr. Biol.* 30, 509-516.
18. Nagai K, Mori Y, Ishikawa S, Furuta T, Gamuyao R, Niimi Y, Hobo T, Fukuda M, Kojima M, Takebayashi Y, Fukushima A, Himuro Y, Kobayashi M, Ackley W, Hisano H, Sato K, Yoshida A, Wu J, Sakakibara H, Sato Y, Tsuji H, Akagi T, Ashikari M. (2020) Antagonistic regulation of the gibberellic acid response during stem growth in rice. *Nature* 584, 109-114.
19. Shimoda Y, Nishigaya Y, Yamaya-Ito H, Inagaki N, Umehara Y, Hirakawa H, Sato S, Yamazaki T, Hayashi M. (2020) The rhizobial autotransporter determines the symbiotic nitrogen fixation activity of Lotus japonicus in a host-specific manner. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 117, 1806-1815.
20. Cui S, Kubota T, Nishiyama T, Ishida JK, Shigenobu S, Shibata TF, Toyoda A, Hasebe M, Shirasu K, Yoshida S. (2020) Ethylene signaling mediates host invasion by parasitic plants. *Sci. Adv.* 6, eabc2385.
21. Soyano T, Shimoda Y, Kawaguchi M, Hayashi M. (2019) A shared gene drives lateral root development and root nodule symbiosis pathways in Lotus. *Science* 366, 1021-1023.
22. Yasui Y, Tsukamoto S, Sugaya T, Nishihama R, Wang Q, Kato H, Yamato KT, Fukaki H, Mimura T, Kubo H, Theres K, Kohchi T, Ishizaki K. (2019) GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB1, an ortholog of axillary meristem regulators, is essential in vegetative reproduction in Marchantia polymorpha. *Curr.*

- Biol.* 29, 3987-3995.
23. Hiwatashi T, Goh H, Yasui Y, Koh LQ, Takami H, Kajikawa M, Kirita H, Kanazawa T, Minamino N, Togawa T, Sato M, Wakazaki M, Yamaguchi K, Shigenobu S, Fukaki H, Mimura T, Toyooka K, Sawa S, Yamato KT, Ueda T, Urano D, Kohchi T, Ishizaki K. (2019) The RopGEF KARAPPO is essential for the initiation of vegetative reproduction in *Marchantia polymorpha*. *Curr. Biol.* 29, 3525-3531.
 24. Seto Y, Yasui R, Kameoka H, Tamiru M, Cao M, Terauchi R, Sakurada A, Hirano R, Kisugi T, Hanada A, Umehara M, Seo E, Akiyama K, Burke J, Takeda-Kamiya N, Li W, Hirano Y, Hakoshima T, Mashiguchi K, Noel JP, Kyojuka J, Yamaguchi S. (2019) Strigolactone perception and deactivation by a hydrolase receptor DWARF14. *Nat. Commun.* 10, 191.
 25. Ishikawa M, Morishita M, Higuchi Y, Ichikawa S, Ishikawa T, Nishiyama T, Kabeya Y, Hiwatashi Y, Kurata T, Kubo M, Shigenobu S, Tamada Y, Sato Y, Hasebe M. (2019) Physcomitrella STEMIN transcription factor induces stem cell formation with epigenetic reprogramming. *Nat. Plants* 5, 681-690.
 26. Toriba T, Tokunaga H, Shiga T, Nie F, Naramoto S, Honda E, Tanaka K, Taji T, Itoh JI, Kyojuka J. (2019) BLADE-ON-PETIOLE genes temporally and developmentally regulate the sheath to blade ratio of rice leaves. *Nat. Commun.* 10, 619.
 27. Putarjunan A, Ruble J, Srivastava A, Zhao C, Rychel AL, Hofstetter AK, Tang X, Zhu JK, Tama F, Zheng N, Torii KU. (2019) Bipartite anchoring of SCREAM enforces stomatal initiation by coupling MAP kinases to SPEECHLESS. *Nat. Plants* 5, 742-754.
 28. Uchida N, Takahashi K, Iwasaki R, Yamada R, Yoshimura M, Endo TA, Kimura S, Zhang H, Nomoto M, Tada Y, Kinoshita T, Itami K, Hagihara S, Torii KU. (2018) Chemical hijacking of auxin signaling with an engineered auxin-TIR1 pair. *Nat. Chem. Biol.* 14, 299-305.
 29. Yamada M, Goshima G. (2018) The KCH kinesin drives nuclear transport and cytoskeletal coalescence to promote tip cell growth in *Physcomitrella patens*. *Plant Cell* 30, 1496-1510.
 30. Kuroha T, Nagai K, Gamuyao R, Wang DR, Furuta T, Nakamori M, Kitaoka T, Adachi K, Minami A, Mori Y, Mashiguchi K, Seto Y, Yamaguchi S, Kojima M, Sakakibara H, Wu J, Ebana K, Mitsuda N, Ohme-Takagi M, Yanagisawa S, Yamasaki M, Yokoyama R, Nishitani K, Mochizuki T, Tamiya G, McCouch SR, Ashikari M. (2018) Ethylene-gibberellin signaling underlies adaptation of rice to periodic flooding. *Science* 361, 181-186.
 31. Kiba T, Inaba J, Kudo T, Ueda N, Konishi M, Mitsuda N, Takiguchi Y, Kondou Y, Yoshizumi T, Ohme-Takagi M, Matsui M, Yano K, Yanagisawa S, Sakakibara H. (2018) Repression of nitrogen starvation responses by members of the Arabidopsis GARP-type transcription factor NIGT1/HRS1 subfamily. *Plant Cell* 30, 925-945.
 32. Xu Y, Prunet N, Gan ES, Wang Y, Stewart D, Wellmer F, Huang J, Yamaguchi N, Tatsumi Y, Kojima M, Kiba T, Sakakibara H, Jack TP, Meyerowitz EM, Ito T. (2018) SUPERMAN regulates floral whorl boundaries through control of auxin biosynthesis. *EMBO J.* 37, e97499.
 33. Qian P, Song W, Yokoo T, Minobe A, Wang G, Ishida T, Sawa S, Chai J, Kakimoto T. (2018) The CLE9/10 secretory peptide regulates stomatal and vascular development through distinct receptors. *Nat. Plants* 4, 1071-1081.
 34. Osugi A, Kojima M, Takebayashi Y, Ueda N, Kiba T, Sakakibara H. (2017) Systemic transport of trans-zeatin and its precursor have differing roles in Arabidopsis shoots. *Nat. Plants* 3, 17112.
 35. Kosetsu K, Murata T, Yamada M, Nishina M, Boruc J, Hasebe M, Van Damme D, Goshima G. (2017) Cytoplasmic MTOCs control spindle orientation for asymmetric cell division in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 114, E8847-E8854.
 36. Chen P, Takatsuka H, Takahashi N, Kurata R, Fukao Y, Kobayashi K, Ito M, Umeda M. (2017) Arabidopsis R1R2R3-Myb proteins are essential for inhibiting cell division in response to DNA damage. *Nat. Commun.* 8, 635.
 37. Argunhan B, Leung WK, Afshar N, Terentyev Y, Subramanian VV, Murayama Y, Hochwagen A, Iwasaki H, Tsubouchi T, Tsubouchi H. (2017) Fundamental cell cycle kinases collaborate to ensure timely destruction of the synaptonemal complex during meiosis. *EMBO J.* 36, 2488-2509.

受賞

1. 2021年度朝日賞(朝日新聞文化財団)鳥居啓子(2022年1月)
2. 2021年度日本植物バイオテクノロジー学会学術賞 梅田正明(2021年9月)
3. 第16回日本学術振興会賞 佐竹暁子(2019年12月)
4. 第15回日本学術振興会賞 五島剛太(2018年12月)
5. Clarivate Analytics / Highly Cited Researchers(2017, 2018, 2019, 2020, 2021) 榊原均
6. Clarivate Analytics / Highly Cited Researchers(2017, 2018, 2019, 2020) 山口信次郎

領域ホームページ

<http://www.plant-stem-cells.jp/>