

シロイヌナズナ変異体を用いた栄養吸収と花芽形成に関する遺伝学研究

昭和学院中学校・高等学校

榎本 裕介

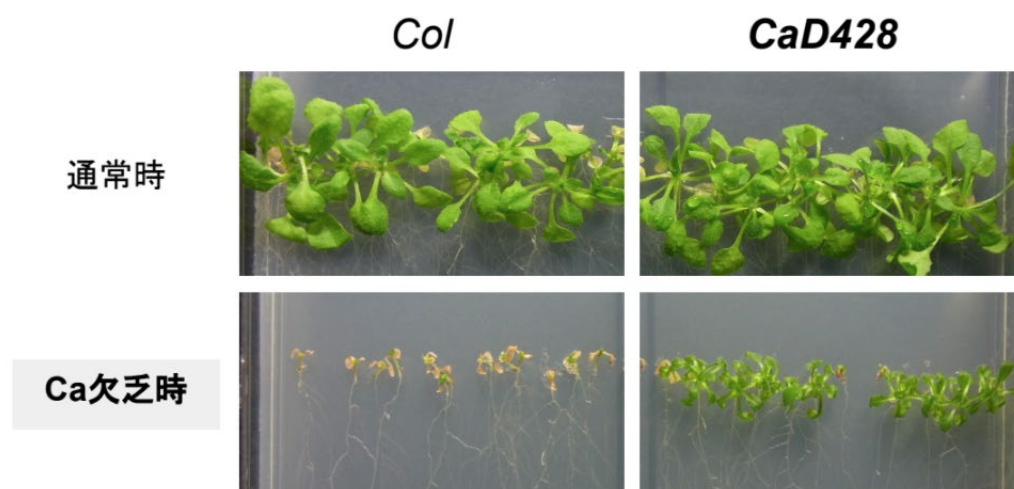
1. 背景

1.1.シロイヌナズナの遺伝学的研究

シロイヌナズナは、世界中で植物科学における基礎研究の対象である¹。近年、特に中高生にとっての理科が「役に立つもの」を学ぶ学問だと誤解されがちとなっている。中高生のうちに純粋な基礎研究に触れ、その意義・価値を知ることが今後の我が国の理系人材の育成に非常に有効であると期待できる。

カルシウムは植物の必須栄養素のひとつである。細胞壁合成や細胞内シグナル伝達などさまざまな生命現象に関わる元素で、古くから研究対象とされてきた²。ところで、シロイヌナズナの変異体*CaD428* (Calcium Deficiency) は野生型Columbia-0 (Col)を背景にEMS (Ethyl Methanesulfonate)によって変異を誘発された突然変異系統である。藤原徹氏(東京大学)がカルシウム(Ca)栄養に関わる遺伝学研究の材料として用いていた。その中で東京大学では扱わないこととされたいくつかの系統を、申請者へ分譲していただき、そのうちの一つ*CaD428*がCa欠乏時に野生型と表現型に差が出ることを当時の高校生たちが突き止めた(2011年・未発表)。

図 1 変異体*CaD428*のカルシウム耐性表現型



通常時(Ca濃度2.00 mM：上段)とCa欠乏時(Ca濃度0.15 mM：下段)において、野生型(Col：左)と変異体*CaD428* (右)における生育状況の様子。寒天培地を用いて人工気象器を用いて明記16時間・暗期8時間、22℃の条件で18日間生育させた。

*CaD428*は寒天培地を用いた無菌栽培において、通常のCa濃度2.00 mMで生育させたときには野生型であるColと同様に生長した。一方、Ca欠乏となるCa濃度0.15 mMで生育させると地上部が野生型より大きく、葉の色は野生型より緑色が濃く生長した(図 1³)。これはCa欠乏に耐性があると考えられ、Ca栄養の吸収・分配・利用などに関わる遺伝子に変異していると推察された。ICP-MSを用いた元素分析の結果から、生育に差が出たCa欠乏条件において地上部・地下部それぞれのCa濃度には有意差が認められなかった³。すなわち、*CaD428*は通常であれば枯れてしまうほどの少ないCaを何らかの手段で節約して使える変異体であると考

えられる。Caは細胞壁合成に必要な栄養素である。それにも関わらずCa欠乏条件下において*CaD428*が野生型より成長しているのは、*CaD428*はいわゆる手抜き工事のような細胞壁合成をすることで低栄養状態に適した形態形成を行っているのかもしれない。この変異の原因遺伝子については候補の絞り込みが進んでいない。

*CaD428*はCa栄養に関する変異体として研究対象としていたが、研究の過程で実験に用いる種子を増やすために土で生育させていた際に花芽形成に遅れがあることが示唆された。人工気象器にて明期16時間、暗期8時間、22℃で生育させた場合、*CaD428*の花芽形成が野生型と比較して約3週間遅延することが明らかになった（図 2⁴）。これを受けて、花芽形成遅延のメカニズム解明を新規の研究テーマとした。この表現型に注目すると、野生型(Landsberg erecta (Ler))と*CaD428*との掛け合わせ系統F1ではすべて野生型と同様の花芽形成時期を示



図 2 変異体*CaD428*の花芽形成遅延の表現型

播種後7週目において野生型(Col)では花茎が伸長するが、変異体では栄養成長期のまま花茎の伸長が認められない。

し、後代のF2では通常の花芽形成時期と遅咲きが3 : 1に分離することが示された⁴。ここで用いた野生型Lerは*CaD428*作出の背景となっているCol-0とほぼ同じ表現型を示す野生型でありながら、ゲノムDNAにわずかな差がある。これにより、マップベースクローニング法を利用して変異の原因遺伝子を絞り込むことができる。このF2を用いてマップベースクローニングを進め、次世代シーケンサによって解析されたゲノム配列情報と照らし合わせることで、原因遺伝子の候補が絞られた。現在、最有力な候補として考えられているのは、EARLY FLOWERING MYB PROTEIN (EFM) 遺伝子のプロモーター領域の変異である。EFMは花を咲かせるために必要な遺伝子FTの上流で働く転写因子であると考えられており⁵、欠損変異は早咲きになると報告されている。本研究とは真逆の表現型であるため、*CaD428*の変異は何らかの作用機序によってEFMが過剰にはたらいっていると考えられる。現在、花芽形成遅延の表現型の原因がEFM遺伝子周辺の1塩基置換であることを明らかにするために、ゲノム編集技術を用いて当該1塩基変異を野生型と同じ塩基配列に戻すことを試みている（プラスミド構築の段階）。

さらに*CaD428*変異体は短日条件（明期8時間・暗期16時間）で生育させると、葉柄が野生型より伸長する表現型を示すことが花芽形成研究の途中で見つかった（図 3）。



図 3 変異体*CaD428*の葉柄伸長の表現型

短日条件下で育てた播種から6週間目の*Col-0*と*CaD428*のようす。赤い部分が葉柄、白い部分が葉身を示している。

葉柄の伸長は避陰反応と呼ばれ、本来は葉が陰に入った際に日光を求めて伸長する現象である⁶。この変異体ではその反応が過剰に起こっており、何らかの光応答のステップに異常があると考えられる。マップベースクローニングによって原因遺伝子の絞り込みが行われた結果、上述の花芽形成の原因遺伝子であるEFM遺伝子の可能性が強く示唆された⁷。花芽形成も避陰反応も光応答に関わるものであり、EFM遺伝子変異がいずれの表現型にも影響を及ぼしていると考えられている。

1.2.昭和学院における研究環境

上述の*CaD428*に関する研究は前任校広尾学園中学校・高等学校にて中高生が行ったものであり、私が2021年4月に着任した昭和学院中学校・高等学校ではこれらの研究成果を再現・推進する研究環境が整っていなかった。また、本校では2020年度よりコース制が発足していたが、本研究に従事するようなサイエンス系のコースは存在していなかった。部活動などの形で研究をする生徒を募ることもできるが、カリキュラムを整えて研究の意義・作法を教育活動に落とし込むことの有効性を考えると、コースとして整備することが望ましい。本研究では、実験環境を整備しこれらの変異体の表現型を再現する条件の検討を行う。また、学校全体での取り組みとしてこうした基礎研究の位置づけを周知し、中高生が取り組むことへの理解を得て、生徒が研究を行う体制を構築することを目的とした。

2. 方法

2.1. 実験環境の整備

本研究を実施するために、総額1000万円ほどの予算をかけて備品や消耗品などを購入した。これらの多くについては本助成金だけではなく、本研究の取り組み方針について本助成金獲得を含め学外からの評価を受けて使用できることとなった理科教育振興法に基づく理科教育設備整備費および高校生科学教育大賞の研究支援金（100万円）が充てられた⁸。本校にはすでにサーマルサイ클ラー、クリーンベンチ、遠心分離機、オートクレーブなどの備品が整備されていたため、これらと合わせて一連の分子生物学実験を行う環境は整ったといえる。また、核酸抽出のためのキットやPCR酵素などの消耗品についても、当面生徒が研究を行うにあたって十分な量を整備することができた。

2.2. サイエンスアカデミーコース設立

2023年4月より新たにサイエンスアカデミーコースの新設が決定した（図 4）。「科学のロマンを追え」をコンセプトに未知の世界を切り拓くことを楽しむコースである。昨今の中高生における探究の取り組みでは生徒の興味関心に従ってテーマを設定することが多く見られる。しかし、学術の世界で通用する研究をするためには指導する教員の専門性、実験を行う環境などが研究の質に大きく関わることは自明である。本物の思考力を養うためには井の中の蛙で終わる研究ではなく、本物の新規性のある研究をすることが最適であると考えている。サイエンスアカデミーコースで行う研究活動においてはこれらを考慮して、扱うことのできる研究分野が限られることを生徒にも明言する。おそらく、本研究で成果が蓄積されている植物遺伝学的な研究分野を、中高生が内発的な動機から思いつく可能性は非常に低い。しかし、当事者意識をもって研究に携われればどんな研究分野でも夢中になりうるものであることは前任校での取り組みで立証済みである。このような理念を共有し活動をするには部活動の体制では難しく、こうしてコースの一つとして設置することで今後も本研究を推進する体制が整ったといえる。



図 4 サイエンスアカデミーコース紹介スライド

『科学のロマンを追え』をコンセプトに研究を通じた学びを実現するコース。2023年4月に昭和学院中学校・高等学校に新設される

2.3. シロイヌナズナの生育条件検討

シロイヌナズナの野生型Columbia-0 (Col-0)、Landsberg erecta (Ler)、またCol-0をもとに作出された*CaD428*変異体を、明期16時間・暗期8時間、23～25℃の条件で生育させた(図 5)。土壌での栽培においては、ジフィーセブン(直径30 mm サカタのタネ)にシロイヌナズナの種子を播種し、トレイに置いて生育させた。人工気象室は本校生物準備室内にあり、部屋全体を22℃設定の空調で温度管理した。生育後の種子はシリカゲルを用いる非電子制御式の防湿庫に保管した。寒天培地を用いる無菌栽培においては、1/2ムラシゲ・スクーグ培地(ムラシゲ・スクーグ培養用混合塩類(FUJIFILM)、ショ糖1%、寒天1%)を調整し、オートクレーブ(120℃ 20分)をかけたのちにクリーンベンチ内で滅菌シャーレに分注した(図 6)。シロイヌナズナの種子を1.5 mLチューブに入れて純水を加えて3～7日間4℃で静置して吸水させた。マイクロピペットで純水を取り除き、滅菌溶液(キッチンハイターを5倍希釈し、食器用洗剤を1滴加えた)を1 mL加えて10分間静置し種子の表面の滅菌を行った。クリーンベンチ内で滅菌溶液を除き、滅菌水を加えて取り除くという洗浄工程を3回繰り返した。マイクロピペット(P1000)のチップを用いて寒天培地に種子を1粒ずつ配置し、滅菌シャーレをサージカルテープで巻いた。これを人工気象室内で静置し、3週間観察した。



図 5 人工気象器でのシロイヌナズナの生育

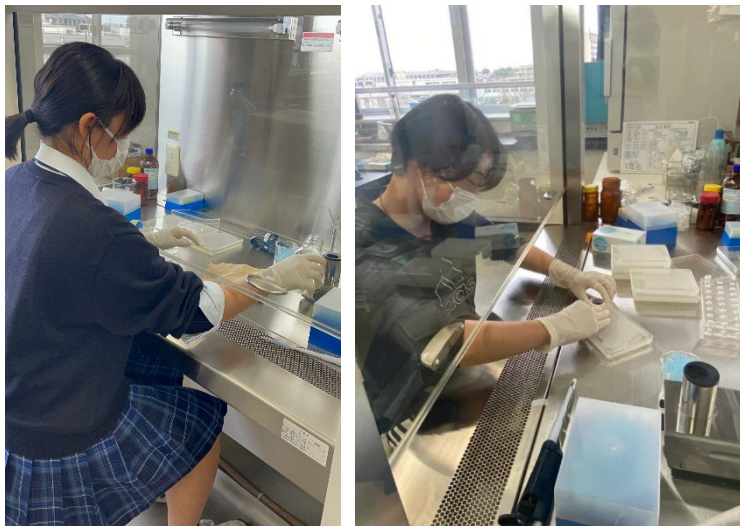


図 6 無菌播種の様子

授業の延長として有志の生徒が行った。

2.4. DNA抽出・PCR

マップベースクローニングによる変異体の原因遺伝子の特定を目指す実験を行うために、本校の実験設備を用いてDNAを抽出し、PCR法により増幅させた。播種後4週程度のシロイヌナズナの葉約100 mgを用いてPlant Genomic DNA Extraction Mini Kit(チヨダサイエンス)でDNAを抽出した。抽出したDNAを鋳型としてSapphireAmp® Fast PCR Master Mix (TaKaRa)でPCRを行い、各系統における染色体上のいくつかの箇所の遺伝子型を調べた。PCR産物はUltraPowerDNA セーフダイ (Gelllex)で染色した後にアガロースゲル電気泳動(Mupid-2plus)を行い、トランスイルミネーター(EmbiTec)で検出した(図7)。

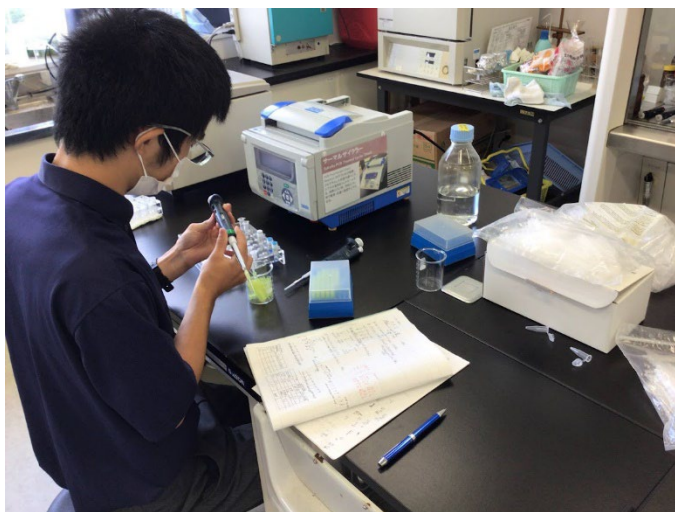


図7 DNA抽出・PCR実験のようす
理科の授業の延長として有志の生徒が行った。

2.5. 実験講座の開講(受験生向けオープンスクール)

上述2.4.の結果を活かし、2.2.にて述べたサイエンスアカデミーコースの紹介のために中学受験生(小学生)向けの体験授業を開講した。まず、来校した小学生を4人程度の班に分け、シロイヌナズナのDNAの入ったチューブを渡し、その中身がCol-0型なのかLer型なのかをPCR法によるDNA鑑定で明らかにする実験を行った。実際に小学生にマイクロピペットを操作させ、PCRの反応液を調製し、サーマルサイクラーにて約70分間の反応を行った。実験授業には在学中の生徒の中で本研究に興味を持つ有志の生徒たちに各班での実験スタッフを務めてもらった。反応の待ち時間を利用して英語の授業を体験してもらった後に、実験室に戻ってきて電気泳動から検出までを実施した(図8)。

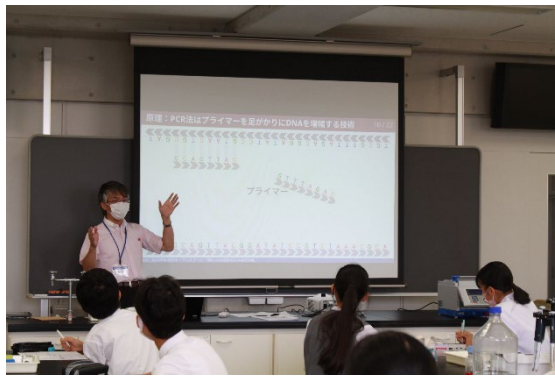
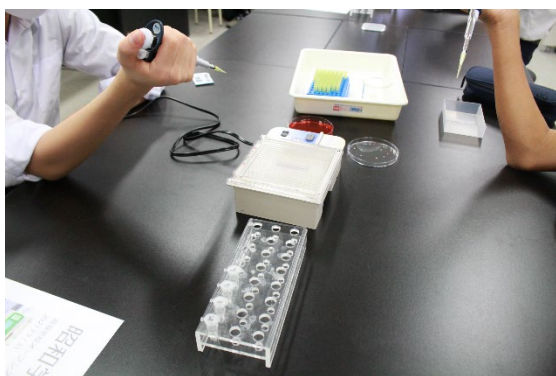


図8 小学生を対象とした体験授業

3. 結果

3.1.シロイヌナズナの生育環境

人工気象室内は四季を通じて安定的に23度から25度を維持できることがわかった。2021年前半では8割から9割程度の安定した発芽率を示していたが、2021年後半以降は極端に発芽率が低下し、2割程度しか発芽しない状態となってしまった。発芽後の植物体は種子を採取できる段階まで健全に生育できることが確認できた。実験室は4階にあることもあり、害虫や病原菌などによる生育阻害も無く管理できることが確認できた。

3.2.分子生物学実験環境

シロイヌナズナCol-0, Lerからそれぞれ抽出したDNAにおける遺伝子型を解析した(図9)。遺伝子型の解析にはSSLP (Simple sequence length polymorphism: 異なる品種間、ここではCol-0とLerにおいて染色体上に存在する反復配列の長さが違う領域をPCR法で増幅させることで、同じプライマーを用いたPCRで品種ごとに長さの違うDNA断片を得ることができる)を利用した。これにより、前任校より持ち込んだCol-0とLerの種子について、複数個所でそれぞれ固有の断片長のDNAが検出された。シロイヌナズナの5本ある染色体のうち、今回は2番染色体(Chr. 2)と3番染色体(Chr. 3)における遺伝子型を解析した。いずれもCol-0のバンド(検出された光る帯)がLerのバンドより上側に検出されたので、増幅されたDNAについてLerよりCol-0のほうが長いものが得られたことがわかった。

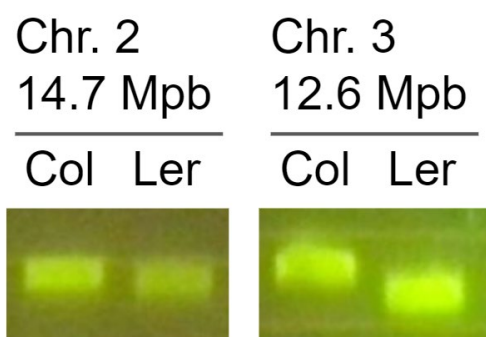


図 9 電気泳動の結果

SSLPではDNAの断片長によって遺伝子型を判定する。2番染色体の末端から14.7 Mbp(bpはDNAの塩基対数を示す。1,000,000 bp = 1 Mpb)の位置と、3番染色体の末端から12.6 MbpにあるSSLPを検出した。いずれもLerに比べてColのほうが繰り返し配列が長い領域をPCRで増幅した(それぞれ36 bp、57 bp)。ここでは写真上方が電気泳動の開始位置で上から下に向かってDNAがアガロースゲル内を移動したことを示している。すなわち、図の上側に検出され、断片長が長いPCR産物がCol由来であることがわかる。

3.3.研究指導体制

2.2で述べたとおり本校にてサイエンス教育を主軸とする新コースが設立されることが決定し、本稿を執筆している2022年度には、2023年度に迎える一期生を募集する活動が実施できている。コースとして持続的・安定的に研究指導が行える環境が整ったこと、またその研究の推進が2.5で述べた実験講座の開講など、学内他コースのサイエンス教育にも貢献できることを示すことができた。

4. 考察と今後の展望

4.1.基礎研究を推進していくために十分な実験環境が整った

人工気象室を用いたシロイヌナズナの土壌における生育、寒天培地における生育において、種子の採取まで行えたことから、温度・湿度・照明などについては問題の無い環境であることが確認できたといえる。しかし、研究開始から数ヶ月が経過してから発覚したこととして、発芽率が著しく低下するという深刻な問題が生じてしまった。これについては特定の系統ではなく、複数系統において認められることから、種子の保管条件に原因があると考えられた。2021年度中は電子制御式でない防湿庫にシリカゲルを入れて運用していた。また、湿度計も設置することなく、定期的にシリカゲルを交換するのみでの保管だった。これまで、前任校では簡易的な保管方法として常温で電子制御式の防湿庫を利用していたが、それをさらに簡易化して非電子制御式の防湿庫としたため、発芽率の低下を抑制できなかったものと考えられる。今後は一般的に推奨される4℃以下での保存に切り替える⁹。

DNA抽出やPCRについては既存の装置と整備した装置を用いて問題なく一通りの実験ができることが確認でき、さらにはオープンスクールという形で小学生が実験の一部を実施することもできた。電気泳動の結果より（図 9）Col-0とLerのDNAを鋳型として用いたPCRによって、理論値通りの断片長のDNAが検出されたことから、現時点では種子のコンタミネーション（異物混入・他サンプルとの混合）も無くサンプルが維持できているといえる。計画していた変異体の掛け合わせ実験は、発芽率の低下に伴い開花時期のコントロールに失敗して実施できなかった。

*CaD428*変異体の示す表現型で今後研究対象としていきたいもののうち、開花遅延は複数回の再現性が確認できた。しかし、Ca欠乏耐性を示すためには超純水製造装置の設置と、安定的な高い発芽率の種子が必要であるため、今後実施していく予定である。栄養欠乏の培地を調製するには、まず対象となる元素の含有量が限りなくゼロに近い状態の水をベースとして培地を作る必要があり、超純水製造装置の設置が不可欠であった。2022年夏に設置工事が完了し、いよいよこれから実験が可能となる。同様に発芽率の高い種子が得られたのちに、人工気象器を用いて短日条件（明期8時間・暗期16時間）で生育させて葉柄伸長の表現型も観察したい。さらなる研究を進めるためには、リアルタイムPCRによる発現量の定量や、遺伝子組換えを伴う実験が必要となると考えられる。また、これらの基礎研究で得た知見を応用すれば、レタスなど葉物野菜を対象とした植物工場を目指した研究も可能になると考えている。レタスはCa欠乏によりチップバーンと呼ばれる褐変が起こりやすく、商品価値の維持のために様々な工夫が考案されている¹⁰。Ca欠乏下で野生型では起こる褐変が起こらない*CaD428*を応用すれば、現在はメカニズムが解明できていない段階だが、農業的に価値のある系統を作出できるかもしれない。こうした応用ビジョンを描きつつも、基礎研究としての遺伝子の機能解明に向けて中高生とともに今後も研究を推進していく。

4.2.学校全体の理科教育への期待が高まった

新コースの設立の決定と、高額装置を多数含む実験設備の整備は、学校を挙げて理科教育を推進する意思表示と言える。2023年3月には中高生でも扱える操作性を持つ電子顕微鏡が納品され、2023年4月に迎えるサイエンスアカデミーコースの生徒たちがこれらの装置を利用して研究をすすめる準備が整いつつある。研究対象としている*CaD428*はCa欠乏条件において何らかの形態形成における差が生まれているものと考えられるので、まずこの点については電子顕微鏡による成長点の観察でこれまで得られなかった知見が得られると期待してい

る。0が1になることの価値は大きく、中高生が本物の研究に携わることで、それに憧れる受験生が集まる。本研究の活動により今後の大きな変化を生む第一歩を踏み出すことができた。次の段階としてはまずサイエンスアカデミーコースの生徒に基礎研究として本研究で推進する植物科学研究に取り組ませる。そこで得たマインドやスキルを広げる機会として学内での他コースを巻き込んだ特別講座の開講に繋げていきたい。

シロイヌナズナはモデル生物として扱いやすい一方で世界中の研究者が研究対象にする、すなわちライバルの多い題材である。例えば開花という現象に興味を持つところから研究を始め、文献を調査して戦略を練ると、そのアイデアの多くは既に実践済みであり新規性のある研究に繋げることは非常に難しい。しかし、変異体として表現型を示すものを持っていることは、他の研究者と時間的な競争にならない大きなアドバンテージであり、中高生のペースで落ち着いて研究に没頭できる最適な題材となる。なぜなら、約130,000,000塩基対のたった1つに生じた変異によって引き起こされた変異体と、世界の他の研究者が偶然同じ変異を持った系統を研究する確率は極めて低いからである。iPS細胞の開発や、量子コンピュータの実現など社会的にインパクトの大きい研究の偉大さだけでなく、地道な基礎研究の偉大さを中高生に伝える手段として、本研究で注目するシロイヌナズナの変異体は大きな価値を持つ。学校を挙げてこの研究を通した教育活動の主旨に賛同し推進の環境を整えることができたことが本研究における最も大きな成果であり、今後、ここで生徒が成長していくことが非常に楽しみである。

5. 謝辞

本研究は下中記念財団2021年度研究助成によって行われました。また、研究を遂行するにあたり、東京大学藤原徹教授、神谷岳洋准教授、東京理科大学島田浩章名誉教授をはじめ多くの方々にご指導・ご協力をいただきました。この場を借りて深く感謝申し上げます。

6. 参考文献

-
- ¹ Provart, N. J., et al. (2016). 50 years of Arabidopsis research: highlights and future directions. *New Phytologist*, 209(3), 921-944.
- ² Thor, K. (2019). Calcium-nutrient and messenger. *Frontiers in plant science*, 10, 440.
- ³ 中村 愛海ら (2016)、シロイヌナズナのカルシウム欠乏耐性変異体の解析、日本植物生理学会
- ⁴ 吉田 安佑ら (2019)、シロイヌナズナのEFM を介した開花制御機構の解析、日本植物細胞分子生物学会
- ⁵ Yan, Y., et al. (2014). A MYB-domain protein EFM mediates flowering responses to environmental cues in Arabidopsis. *Developmental cell*, 30(4), 437-448.
- ⁶ Ballaré, C. L., & Pierik, R. (2017). The shade-avoidance syndrome: Multiple signals and ecological consequences. *Plant, cell & environment*, 40(11), 2530-2543.
- ⁷ 萩原 美優ら (2022)、シロイヌナズナの葉柄が長くなる変異体を用いた葉の形態形成解析、日本植物バイオテクノロジー学会
- ⁸ 高校生科学教育大賞2021 バイテク情報普及会、最優秀賞「学内植物工場設立を目指した分子生物実験環境の構築とPCR 実験講座の開講」、<https://cbi.japan.com/education/education2021/> (2022/8/30アクセス)
- ⁹ シロイヌナズナ野生型リソースについて RIKEN BRC-実験植物開発室-、https://epd.brc.riken.jp/ja/resource/catalog_plantc/wildtype (2022/8/30アクセス)
- ¹⁰ 坂 幸憲「レタス栽培に於ける風によるチップバーン抑制効果」、https://www.ckd.co.jp/assets/images/company/giho/ckdgh_vol8_04.pdf (2022/8/30アクセス)

<略歴>

1983年 埼玉県生まれ
2001年 埼玉県立越ヶ谷高等学校 卒業
2005年 東京理科大学 基礎工学部 生物工学科 卒業
2007年 東京理科大学大学院 基礎工学研究科 生物工学専攻修士課程 修了
2009年 日本学術振興会 特別研究員DC2 (2010年に資格変更しPD)
2010年 東京理科大学大学院 基礎工学研究科 生物工学専攻博士後期課程 修了
2010年 東京大学 生物生産工学研究センター 共同研究員
2011年 東京農工大学 アグロイノベーション高度人材センター 特別研究員
2011年 広尾学園中学校・高等学校 理科実験助手
2011年 東京理科大学 理学部二部 科目等履修生
2012年 工学院大学 教職特別課程
2013年 広尾学園中学校・高等学校 教諭 (理科)
2019年 帝京平成大学現代ライフ学部 経営マネジメント学科 科目等履修生
2020年 広尾学園中学校・高等学校 教諭 (理科・情報科)
2021年 昭和学院中学校・高等学校 教諭 (理科・情報科)
現在に至る



<学術論文>

- Hodoshima, H., Enomoto, Y., Shoji, K., Shimada, H., Goto, F., & Yoshihara, T. (2007). Differential regulation of cadmium - inducible expression of iron - deficiency - responsive genes in tobacco and barley. *Physiologia Plantarum*, 129(3), 622-634.
- Enomoto, Y., Hodoshima, H., Shimada, H., Shoji, K., Yoshihara, T., & Goto, F. (2007). Long-distance signals positively regulate the expression of iron uptake genes in tobacco roots. *Planta*, 227(1), 81-89.
- Enomoto, Y., & Goto, F. (2008). Long-distance signaling of iron deficiency in plants. *Plant signaling & behavior*, 3(6), 396-397.
- Enomoto, Y., Hashida, S. N., Shoji, K., Shimada, H., Yoshihara, T., & Goto, F. (2009). Expressions of iron uptake genes in roots are affected by long-distance signals both in non-graminaceous and in graminaceous plants.
- Teramura, H., Enomoto, Y., Aoki, H., Sasaki, T., & Shimada, H. (2012). A long 5' UTR of the rice OsMac1 mRNA enabling the sufficient translation of the downstream ORF. *Plant Biotechnology*, 29(1), 43-49.
- Goto, F., Enomoto, Y., Shoji, K., Shimada, H., & Yoshihara, T. (2019). Copper treatment of peach leaves causes lesion formation similar to the biotic stress response. *Plant Biotechnology*, 36(3), 135-142.
- Shikanai, Y., Yoshida, R., Hirano, T., Enomoto, Y., Li, B., Asada, M., Kamiya, T., & Fujiwara, T. (2020). Callose synthesis suppresses cell death induced by low-calcium conditions in leaves. *Plant Physiology*, 182(4), 2199-2212.

- Shikanai, Y., Takahashi, S., Enomoto, Y., Yamagami, M., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Kamiya, T., & Fujiwara, T. (2022). Arabidopsis GSL1 is Required for Tolerance to Low Calcium Conditions and Exhibits a Function Comparable to GSL10. *Plant and Cell Physiology*.
- Shikanai, Y., Asada, M., Sato, T., Enomoto, Y., Yamagami, M., Yamaguchi, K., ... & Fujiwara, T. (2022). Role of GSL8 in low calcium tolerance in Arabidopsis thaliana. *Plant Biotechnology*, 22-0421.

<書籍>

- Enomoto, Y., & Goto, F. (2013). Long-distance signaling of iron deficiency in plants. In Long-distance systemic signaling and communication in plants (pp. 167-188). Springer, Berlin, Heidelberg.

<学会発表(多数のため国内で自身が発表したものは割愛)>

※2016年以降の4演題はいずれも著者が指導教官を務め、当時高校生が発表したもの

- Enomoto, Y., Aotsuka, S., Nakahara, M., Shoji, K., Shimada, H., Yoshihara, T., Goto, F. (2008). Expression analysis involved in long-distance signals for iron uptake in Arabidopsis thaliana. International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (ISINIP).
- Enomoto, Y., Hashida, S. N., Shoji, K., Shimada, H., Yoshihara, T., & Goto, F. (2009). Expressions of iron uptake genes in roots are affected by long-distance signals both in non-graminaceous and in graminaceous plants. International Plant Nutrition Colloquium (IPNC)
- 中村 愛海, 森谷 薫平, 山上 睦, 神谷 岳洋, 藤原 徹, 木村 健太, 榎本 裕介, (2016)、シロイヌナズナのカルシウム欠乏耐性変異体の解析、日本植物生理学会
- 石田 萌音、後藤 文之、木村 健太、榎本 裕介、(2018)、カドミウム曝露に対するシロイヌナズナの応答解析、日本植物細胞分子生物学会
- 吉田 安佑、山口 愛美、神谷 岳洋、藤原 徹、榎本 裕介、(2019)、シロイヌナズナのEFM を介した開花制御機構の解析、日本植物細胞分子生物学会
- 萩原 美優、東木 美桜、八木橋 春和、小松原 美乃、吉田安佑、神谷岳洋、藤原 徹、北本 武郎、鈴木 健太、榎本 裕介、(2022)、シロイヌナズナの葉柄が長くなる変異体を用いた葉の形態形成解析、日本植物バイオテクノロジー学会

<ウェブ掲載記事>

中学受験者数トップ！広尾学園人気の理由 超人気校のIT教育はどうなっている？ (2015) 東洋経済オンライン (<https://toyokeizai.net/articles/-/58825>)

Withコロナの時代にアップデートを迫られる教育現場と教師たち～広尾学園が実践するオンライン授業の成果と将来展望 (2020) EdTechZine (<https://edtechzine.jp/article/detail/3956>)

<勤務校>

昭和学院中学校・高等学校

〒272-0823 千葉県市川市東菅野 2-17-1
電話：047-323-4171