

領域略称名：植物発生ロジック
領域番号：3503

平成30年度科学研究費補助金「新学術領域研究
(研究領域提案型)」に係る事後評価報告書

「植物発生ロジックの多元的開拓」

(領域設定期間)

平成25年度～平成29年度

平成30年6月

領域代表者 (東京大学・大学院理学系研究科・教授・塚谷 裕一)

目 次

1. 研究領域の目的及び概要	7
2. 研究領域の設定目的の達成度	9
3. 研究領域の研究推進時の問題点と当時の対応状況	12
4. 審査結果の所見及び中間評価の所見等で指摘を受けた事項への対応状況	13
5. 主な研究成果（発明及び特許を含む）	15
6. 研究成果の取りまとめ及び公表の状況（主な論文等一覧、ホームページ、公開発表等）	18
7. 研究組織（公募研究を含む。）と各研究項目の連携状況	23
8. 研究経費の使用状況（設備の有効活用、研究費の効果的使用を含む）	25
9. 当該学問分野及び関連学問分野への貢献度	29
10. 研究計画に参画した若手研究者の成長の状況	30
11. 総括班評価者による評価	31

研究組織 (総：総括班, 支：国際活動支援班, 計：総括班及び国際活動支援班以外の計画研究, 公：公募研究)

研究項目	課題番号 研究課題名	研究期間	代表者氏名	所属機関 部局 職	構成員数
X00 総	25113001 植物発生ロジックの多 元的開拓	平成25年度～ 平成29年度	塚谷 裕一	東京大学・理学系研究科・教授	12
X00 支	15K21758 植物発生ロジックの多 元的開拓	平成27年度～ 平成29年度	塚谷 裕一	東京大学・理学系研究科・教授	7
A01 計	25113002 葉の発生ロジックの多 元的開拓	平成25年度～ 平成29年度	塚谷 裕一	東京大学・理学系研究科・教授	6
A01 計	25113003 根の成長・発生ロジッ クの解明	平成25年度～ 平成29年度	深城 英弘	神戸大学・理学研究科・教授	5
A01 計	25113004 維管束幹細胞形成ロジ ックの多元的研究	平成25年度～ 平成29年度	伊藤 恭子(大橋 恭子)	東京大学・理学系研究科・准教授	3
A01 計	25113005 有性生殖の実現を可能 にする発生ロジックの 多元的かつ総合的理解	平成25年度～ 平成29年度	荒木 崇	京都大学・生命科学研究科・教授	3
A01 計	25113006 細胞外シグナルと細胞 内調節の相互作用によ る器官形成ロジックの 多元的理解	平成25年度～ 平成29年度	柿本 辰男	大阪大学・理学系研究科・教授	5
A01 計	25113007 細胞運命の決定と機能 発現を支えるパターン 形成の制御ロジック	平成25年度～ 平成29年度	中島 敬二	奈良先端科学技術大学院大学・バイ オサイエンス研究科・教授	6
A01 計	25113008 花序と花の構築ロジッ クの解明	平成25年度～ 平成29年度	平野 博之	東京大学・理学系研究科・教授	2
A01 計	25113009 陸上植物進化を基軸と した発生ロジックの解 明	平成25年度～ 平成29年度	河内 孝之	京都大学・生命科学研究科・教授	10

A01 計	25113010 植物個体発生を支える 代謝ネットワークの解 明	平成25年度～ 平成29年度	平井 優美	国立研究開発法人理化学研究所・ 環境資源科学研究センター・チーム リーダー	8
総括・支援・計画研究 計 11 件					
A01 公	26113503 イネの葉における発生制 御機構の遺伝学的解析	平成26年度～ 平成27年度	伊藤 純一	東京大学・農学生命科学研究科・准 教授	2
A01 公	26113504 植物の発生を支える microRNA ネットワー クの解明	平成26年度～ 平成27年度	濱田 隆宏	東京大学・総合文化研究科・助教	3
A01 公	26113505 木部細胞分化をモデル とした細胞内空間制御 機構の解析	平成26年度～ 平成27年度	小田 祥久	国立遺伝学研究所・准教授	2
A01 公	26113506 植物の組織形成を規定 するリン酸とピロリン 酸の濃度バランス	平成26年度～ 平成27年度	前島 正義	名古屋大学・生命農学研究科・教授	3
A01 公	26113507 植物表皮の幹細胞維持 と分化の制御ロジック に関わる内的因子と新 奇化合物の探索	平成26年度～ 平成27年度	鳥居 啓子	名古屋大学・トランスフォーマティ ブ生命分子研究所・客員教授	2
A01 公	26113508 新奇 ROS 応答転写因子 RFRT1 による根の伸 長制御メカニズム	平成26年度～ 平成27年度	塚越 啓央	名古屋大学・リーディング大学院 PhD 登龍門推進室／遺伝子実験施設・講 師	4
A01 公	26113509 植物の器官形成におけ る細胞分裂停止のロジ ック	平成26年度～ 平成27年度	伊藤 正樹	名古屋大学・生命農学研究科・准教 授	3
A01 公	26113510 概日リズムから解き明 かす植物の発生・分化 の基本原理	平成26年度～ 平成27年度	遠藤 求	京都大学・生命科学研究科・准教授	1
A01 公	26113511 花器官数の正確性と確 率性を調節する発生基	平成26年度～ 平成27年度	藤本 仰一	大阪大学・理学研究科・准教授	1

	盤の数理解析				
A01 公	26113512 茎頂分裂組織の相転換 制御ロジックの解明	平成26年度～ 平成27年度	田岡 健一郎	横浜市立大学・木原生物学研究所・ 特任助教	3
A01 公	26113513 オーキシン極性輸送に 関する理論的・実験的 研究	平成26年度～ 平成27年度	古谷 将彦	奈良先端科学技術大学院大学・バイ オサイエンス研究科・准教授	4
A01 公	26113514 一細胞遺伝子発現解析 を用いたステム・ニッ チ形成機構の解明	平成26年度～ 平成27年度	久保 稔	奈良先端科学技術大学院大学・研究 推進機構・特任准教授	5
A01 公	26113515 根の成長プログラムの 分子基盤の解明	平成26年度～ 平成27年度	高橋 直紀	奈良先端科学技術大学院大学・バイ オサイエンス研究科・助教	2
A01 公	26113516 植物発生におけるサー モスペルミンの機能の 解明	平成26年度～ 平成27年度	高橋 卓	岡山大学・自然科学研究科・教授	3
A01 公	26113518 代謝物多様性獲得によ って駆動された植物ボ ディプラン進化の解明	平成26年度～ 平成27年度	太田 大策	大阪府立大学・生命環境科学研究 科・教授	2
A01 公	261135019 ETTIN 遺伝子を基軸 とした葉形成制御にお ける細胞分化と分裂の ロジックス	平成26年度～ 平成27年度	小島 晶子	中部大学・応用生物学部・講師	5
A01 公	261135020 受容体ライブラリーを 基盤とした植物リガン ド・受容体ペアの探索	平成26年度～ 平成27年度	篠原 秀文	名古屋大学・理学研究科・助教	3
A01 公	261135021 植物発生・パターン形 成に関する数理的研究	平成26年度～ 平成27年度	藤田 浩徳	基礎生物学研究所・特別協力研究員	6
A01 公	16H01228 フロリゲン制御におけ る2つの鍵転写因子の 機能解析	平成28年度～ 平成29年度	阿部 光知	東京大学・理学系研究科・准教授	1

A01 公	16H01229 植物の発生を支える microRNA ネットワークの解明	平成28年度～ 平成29年度	濱田 隆宏	東京大学・総合文化研究科・助教	3
A01 公	16H01230 イネの葉における発生 制御機構の遺伝学的解 析	平成28年度～ 平成29年度	伊藤 純一	東京大学・農学生命科学研究科・准 教授	2
A01 公	16H01231 オーキシン不均等分布 に依存しない偏差成長 誘導機構の解析	平成28年度～ 平成29年度	酒井 達也	新潟大学・自然科学系研究科・教授	2
A01 公	16H01232 植物の新規幹細胞運命 決定ロジックの解明	平成28年度～ 平成29年度	榊原 恵子	立教大学・理学部・准教授	4
A01 公	16H01233 動物ステロイドホルモ ンが制御する植物の性 分化ロジックの解明	平成28年度～ 平成29年度	大西 利之	静岡大学・農学部・准教授	5
A01 公	16H01234 植物細胞間コミュニケ ーションの解明にむけ た受容体ライブラリー の応用	平成28年度～ 平成29年度	篠原 秀文	名古屋大学・理学研究科・助教	3
A01 公	16H01235 植物の組織形成を規定 するリン酸とピロリン 酸の濃度バランス	平成28年度～ 平成29年度	前島 正義	名古屋大学・生命農学研究科・教授	3
A01 公	16H01236 植物の器官形成におけ る細胞分裂停止のロジ ック	平成28年度～ 平成29年度	伊藤 正樹	名古屋大学・生命農学研究科・准教 授	3
A01 公	16H01237 (廃止) 植物表皮の幹細胞維持 と分化の制御ロジック に関わる内的因子と新 奇化合物の探索	平成28年度～ 平成29年度	鳥居 啓子	名古屋大学・トランスフォーマティ ブ生命分子研究所・客員教授	3
A01 公	16H01238 ROS 応答性転写因子に よる新たな根の成長制 御メカニズム	平成28年度～ 平成29年度	塚越 啓央	名城大学・農学部・准教授	4

A01 公	16H01240 概日リズムから解き明 かす植物の発生・分化の 基本原理	平成28年度～ 平成29年度	遠藤 求	京都大学・生命科学研究所・准教授	1
A01 公	16H01241 数と対称性の発生進化 ロジック:花器官配置の 数理解析	平成28年度～ 平成29年度	藤本 仰一	大阪大学・理学研究科・准教授	4
A01 公	16H01243 根の幹細胞再生を支え る分子基盤の解明	平成28年度～ 平成29年度	高橋 直紀	奈良先端科学技術大学院大学・バイ オサイエンス研究科・助教	2
A01 公	16H01244 pH 依存的オーキシン輸 送モデルの構築と実験 的研究	平成28年度～ 平成29年度	古谷 将彦	名古屋大学・生命農学研究科・特任 助教	5
A01 公	16H01245 植物発生におけるサー モスペルミンの機能の 解明	平成28年度～ 平成29年度	高橋 卓	岡山大学・自然科学研究科・教授	3
A01 公	16H01246 葉形成における ETTIN 遺伝子の抑制を介した 細胞分化と分裂の制御 機構の解明	平成28年度～ 平成29年度	小島 晶子	中部大学・応用生物学部・講師	5
A01 公	16H01247 木部細胞分化をモデル とした転写因子に寄る 細胞形態形成制御機構 の解明	平成28年度～ 平成29年度	小田 祥久	国立遺伝学研究所・准教授	3
A01 公	16H01248 植物発生・パターン形成 に関する数理解析	平成28年度～ 平成29年度	藤田 浩徳	基礎生物学研究所・助教	5
公募研究 計 37 件					

1. 研究領域の目的及び概要（2 ページ以内）

研究領域の研究目的及び全体構想について、応募時に記述した内容を簡潔に記述してください。どのような点が「我が国の学術水準の向上・強化につながる研究領域」であるか、研究の学術的背景（応募領域の着想に至った経緯、応募時までの研究成果を進展させる場合にはその内容等）を中心に記述してください。

【領域の目標】植物の発生成長は、動物と異なるロジックで制御されている。植物の場合には幹細胞や分化細胞のアイデンティティが、細胞環境に応じた柔軟な転写ネットワークにより決まる。また転写因子やその調節因子、低分子 RNA も細胞・器官間を移動してシグナルとしてはたらく。また動物にはないロジックとして、光合成生物ならではの、同化産物や様々な代謝過程による発生成長の制御も明らかになってきている。しかし植物発生の理解の**根幹をなす発生ロジック**の多くは未解明・未開拓である。そこで本領域では、「植物発生ロジックの多元的開拓」という新しい視点から、植物の発生・成長プログラムの、その背景にある本質的機構の解明を目指し、多元的アプローチで取り組む。一言で言えばそれは、**教科書に載る・書き替える新知見の追求**である。

① 研究の学術的背景・経緯

植物の発生生物学は、1990 年ごろからシロイヌナズナの分子遺伝学を用いて国内外で急速に発展し、2000 年以降、イネの分子遺伝学の発展やモデル植物・作物のゲノムプロジェクトの相次ぐ完了により大きく進展した。特に日本においても、本計画の班員により植物ホルモンのジベレリンやサイトカイニンの受容体の発見、花成ホルモンであるフロリゲン (FT/Hd3a) タンパク質の同定とその作用機構の解明など、生物学の歴史に残る多くの発見がなされてきた。その結果、この十数年の間に、日本の植物発生生物学は、欧米の研究とともに**世界をリードする地位を確保した**と言える。これは平成 14-18 年度の特定領域研究「植物の軸と情報」に引き続き、平成 19-24 年度にわたってこの分野を推進してきた特定領域研究「植物メリステムと器官の発生を支える情報統御系（植物メリステム）」の成果の一つである。一方、昨今、地球規模での環境悪化に伴い、国内外で植物の成長やバイオマスの向上につながる応用を目指した大型プロジェクトが進んでいる。しかし、このような応用研究の成功は植物の発生・成長の本質の理解なくしてあり得ない。

では、『植物の発生・成長の本質』とは何か？動物の発生の場合、幹細胞や分化細胞のアイデンティティはエピジェネティック制御で強化された転写ネットワークにより固定されるのに対して、植物の幹細胞や分化細胞のアイデンティティは、細胞環境に応じた柔軟な転写ネットワークにより決まる。とくに植物は光合成生物であるため、代謝産物の蓄積状況に応じて発生を調節する。また近年、植物では転写因子やその調節因子、低分子 RNA も細胞・器官間を移動してシグナルとして働くことが明らかにされ、従来の予想以上に植物の発生は、動物の発生と大きく異なり柔軟かつ堅実に制御されていることがわかってきた。そこで本研究領域は、このような植物の**本質的な発生ロジック**を理解すべく、以下のような目的を掲げ新たな学術領域を提案した。

② 研究領域の目的

本研究領域では、植物の発生成長制御における**本質的なロジック**、すなわち**発生生物学の教科書を書き替える・書き加える新発見**の追求である。主な対象は、植物発生・成長の中心的問題である植物の幹細胞性を与える仕組み、器官発生における細胞の分化、増殖と配置の仕組み、成長相転換などである。これらを牽引する鍵遺伝子を徹底して見だし、その機能を解き明かす。また遺伝子冗長性が極めて低いゼニゴケを用いて、徹底した網羅的かつ入念な研究により、形態形成の本質的制御システムを見いだす。さらに代謝に注目して、発生・成長を調節する新奇シグナル分子を探索し、新たに「代謝発生生物学」の分野を打ち立てる。

③研究領域の概要

以上の目標を効率的に達成するため、9つの研究グループからなる計画研究班に2年目から十数グループの公募研究班を加え、緊密な協力にもとづく研究空間を組むことで、**植物の発生ロジック**の解明を目指す。その基盤としての、計画研究班全体で構築する多元的な研究の場は、以下の5つの軸からなる。

- 1：植物の生命現象の階層性を意識した、「器官別の解析」という最も基盤となる次元。
- 2：情報伝達因子や転写関連因子、ペプチド性細胞間シグナル分子、低分子RNAの解明という分子機能を意識した第2次元。
- 3：シロイヌナズナ（真正双子葉植物）からイネ（単子葉植物）やゼニゴケ（維管束のない陸上植物）へとといった、別システムへの投射によって本質経路を抽出する第3次元。
- 4：発生現象を代謝のメタボローム解析から捉えるという第4次元。
- 5：複雑なネットワークから本質的な経路を抽出する数理解析という第5次元。

これらが立体的に組み合わさった研究の網の目を使って、**計画班自ら、世界をリードし未開拓の分野を切り開く**。それと共に、この網の目状の研究の場に、**優秀な若手を中心とした公募班研究**をそこへ組み合わせ、一丸となって、植物の発生の本質的なロジックを解き明かす。そこで総括班では、各班員の研究が円滑に進むように、メタボローム解析基盤や、シロイヌナズナ全転写因子ライブラリー構築などの研究支援体制・支援ツールを整えるとともに、**若手研究者の積極的な育成を進めつつ**、班会議や国際シンポジウム・ワークショップの開催など領域の活動を推進させるための運営を行なう。

④ 領域から期待される新しい研究の創造

本領域は植物の本質的な発生ロジックについて、対象とする発生現象が異なる9つの計画班と4つの支援体制の強い協力体制によって解き明かすことを目指している点で、国内外に類のない植物発生に関する研究グループを構築していく。この領域による多元的かつ開拓的な研究によって、植物発生戦略に留まらず、広く生物発生戦略の体系的理解に寄与することが期待される。また、本領域で得られる成果が、将来、生産環境農学分野の遺伝育種科学、作物生産科学、園芸科学、環境農学といった応用研究分野にも広くインパクトを与え、ひいては地球環境悪化や食料不足問題といった地球規模の問題解決に寄与することができれば、本領域研究の成功は非常に意義深いものとなるだろう。

特に「植物の発生現象理解に特化したメタボロミクス解析」すなわち、代謝と発生のクロストークに基づく機構については、全く新しい研究分野の創造が期待される。また、望月による数理生物学の視点から各班員の発生制御ネットワークに新たな本質的経路が見出されることが期待できる。さらに、公募班には計画班ではカバーできない発生・成長現象を扱う班員も含まれることが期待され、それら公募班と計画班との連携を深めることにより、新たな共同研究による分野の創出を推進する。

2. 研究領域の設定目的の達成度（3ページ以内）

研究期間内に何をどこまで明らかにしようとし、どの程度達成できたか、また、応募時に研究領域として設定した研究の対象に照らしての達成度合いについて、具体的に記述してください。必要に応じ、公募研究を含めた研究項目ごとの状況も記述してください。

●研究領域の設定目的

植物の発生成長は、動物と異なるロジックで制御されている。植物の場合には幹細胞や分化細胞のアイデンティティが、細胞環境に応じた柔軟な転写ネットワークにより決まる。また転写因子やその調節因子、低分子 RNA も細胞・器官間を移動してシグナルとしてはたらく。また動物にはないロジックとして、光合成生物ならではの、同化産物や様々な代謝過程による発生成長の制御も明らかになってきている。しかし植物発生の理解の根幹をなす発生ロジックの多くは未解明・未開拓である。そこで本領域では、「植物発生ロジックの多元的開拓」という新しい視点から、植物の発生・成長プログラムの、その背景にある本質的機構の解明を目指し、多元的アプローチで取り組む。一言で言えばそれは、教科書に載る・書き替える新知見の追求である。

上記の設定目標に関し、予定通り従前の達成ができたと自己評価している。特に、最後の「教科書に載る・書き換える新知見」については、別項の「9. 当該学問分野及び関連学問分野への貢献度」に記したとおり、数多くの成果を得ている。

また本領域の具体的な目標は、「植物発生・成長の中心的問題である植物の幹細胞性を与える仕組み、器官発生における細胞の分化、増殖と配置の仕組み、成長相転換の仕組みなどを牽引する鍵遺伝子を徹底して見だし、その機能を解き明かす。また遺伝子冗長性が極めて低いゼニゴケを用いて、徹底した網羅的かつ入念な研究により、形態形成の本質的制御システムを見いだす。さらに代謝に注目して、発生・成長を調節する新奇シグナル分子を探索し、新たに「代謝発生生物学」の分野を打ち立てる」となっていた。これに即して、以下、具体的に達成を述べる。

このうちまず「植物発生・成長の中心的問題である植物の幹細胞性を与える仕組み」に関しては、伊藤の維管束幹細胞形成の鍵となる転写因子と、植物ホルモンとの関係性に関する解析 (Curr. Biol. 2014、2015) や、深城による側根創始細胞の選択機構や、側根原基の静止中心の確立の解明

(Development 2016)、平野によるイネの腋芽メリステムの制御メカニズム解明 (Plant Cell 2015)、あるいは高橋による、根端幹細胞の再生にはオーキシンおよびブラシノステロイド活性の時空間的变化が必須であることの発見など、多くの重要知見を導き出すことができた。

続いて「器官発生における細胞の分化、増殖と配置の仕組み」に関しては、塚谷と平井が、葉原基における細胞分裂の時空間的分布パターンの制御メカニズムとして、転写共訳因子である AN3 が、古典的なモルフォゲンで想定された通りの細胞間拡散を見いだした (Biophysics J.)。また藤田と塚谷は、袋状の食虫植物の葉が、従来の仮説と大きく異なり、葉原基中の細胞分裂角度の局所的变化によって作られることを発見した (Nature Commun. 2015)。またこうした器官原基内における細胞分裂の角度と頻度を迅速にモニターする実験系の構築を進めた (New Phytol. 2017)。また柿本は気孔系譜の幹細胞が環境ストレスでどう分裂活性を変えるかを解明 (PCP 2014) するなど、多くの器官で独自性の高い知見を多数積み上げた。

一方、上記を支える細胞の増殖の基本的仕組みに関しては、伊藤と高橋が共同研究により、DNA 損傷による細胞周期停止に、G2/M 期進行制御に関わる R1R2R3 MYB 転写因子が必須であることを発見 (Nature Commun. 2017) した。また榊原は、ヒメツリガネゴケのさく柄分裂組織で発現する PpKNOX1 遺伝子が、PpBELL 遺伝子とともに細胞周期関連遺伝子を制御することを見いだした。

またこうした細胞増殖の上の次元で起きる「器官の配置と増殖」に関しては、藤本が数理解析から、花器官の5数性と4数性を決めるロジックを数理モデルから予測 (PLOS Comp. Biol. 2015) し、花器官数の種内変異に関する法則性 (Annals of Bot. 2016) とその要因に関する数理的予測 (Frontiers Plant Sci. 2014) を進めるといった、ユニークな展開を見せた。一方藤田は、葉序の規則的パターンに関し、植物ホルモンオーキシンは、未知の拡散性分子 X を介してオーキシン排出キャリア PIN1 を間接的に制御することを、数理解析により予測した (PLOS Comp. Biol. 2018)。

さらに「成長相転換の仕組み」に関しては、荒木がシロイヌナズナの花成について、主要無機栄養カリウムによる制御機構 (PCP 2018)、光情報伝達経路の新規因子 PHL の発見 (PNAS 2013)、フロリゲンの輸送とその制御に関する新知見 (Plant J. 2013, PCP 2018a)、フロリゲン複合体形成に関わるキナーゼ CPK33 の同定 (Sci. Rep. 2015) などを進めた。これに関連して一方田岡は、花成への相転換を妨げるアンチフロリゲン RCN が、花成ホルモンのフロリゲン Hd3a と競合する仕組みを解明した (PCP 2018)。さらに阿部は遠藤とともに、シロイヌナズナ Myb 型転写制御因子 FE が、葉の篩部伴細胞におけるフロリゲンの産生と輸送制御の両方に関わる鍵因子であることを明らかにした (PCP 2017, PCP 2018)。

また平野はイネの生殖相において、YABBY 転写因子である 3 つの *TOB* 遺伝子が、花の発生と、その前段階の相である花序の発生とを、細胞非自律的に制御していることを明らかにした (New Phytol. 2017)。また河内は、ゼニゴケの特質を活かして、その成長相転換に関与する制御経路とその統合因子となる転写因子とを解明した (Nature Commun. 2013, Curr. Biol. 2018)。

このように、それぞれの目標に関しては、それぞれの生物学的過程を「牽引する鍵遺伝子を徹底して見だし、その機能を解き明かす」という形で目標としてきた通り、それぞれ重要な鍵遺伝子を多数見だし、機能解明に進めることができた。

したがって、本領域で設定した 5 つの多元的開拓の軸のうち、まず最初の 1, 2 にあたる

- 1 : 植物の生命現象の階層性を意識した、「器官別の解析」という最も基盤となる次元
- 2 : 情報伝達系因子や転写関連因子、ペプチド性細胞間シグナル分子、低分子 RNA の解明という分子機能を意識した第 2 次元

については、全く問題なく目標を達成できたといえる。この背景としては、支援班で尽力した、シロイヌナズナ転写因子全ライブラリー構築が、大きな威力を発揮した。また班員の篠原が作成した、シロイヌナズナ受容体キナーゼ群の発現ライブラリーも、ペプチド性細胞間シグナル因子の解明にきわめて強力なツールとなった。また河内により提供されたゼニゴケのゲノム情報 (Cell 2017)、濱田と河内が同定したゼニゴケの miRNA のカタログ化 (PCP 2016) も大きなサポートになった。なお中島は、miR165/6 による HD-ZIPIII の発現抑制を介した制御系が、根端のみならず葉原基や胚珠形成においても広く機能することを示した (Curr. Opin. Plant Biol. 2014, Plant J. 2015, Development 2015, Cell Rep. 2015, PCP 2018)。

一方、5 つの多元的開拓の軸のうち残りの 3 つ、

- 3 : シロイヌナズナ (真正双子葉植物) からイネ (単子葉植物) やゼニゴケ (維管束のない陸上植物) へといった、別システムへの投射によって本質経路を抽出する第 3 次元。
- 4 : 発生現象を代謝のメタボローム解析から捉えるという第 4 次元。
- 5 : 複雑なネットワークから本質的な経路を抽出する数理解析という第 5 次元。

に関しても、順調な成果達成を進めることができた。

まず「シロイヌナズナ (真正双子葉植物) からイネ (単子葉植物) への投射による本質経路の抽出」は、主に平野と伊藤が担当し、シロイヌナズナでシュート頂の幹細胞ニッチ形成に重要な因子としてどの教科書にも書かれている WUSCHEL (WUS) が、イネでは異なる機能をもつことを平野

が解明 (Plant Cell 2015)。またシロイヌナズナの葉の発生において多面的な機能をもつことで、世界的に注目が集まっている AN3 については、伊藤が塚谷とともに機能解析を進め、イネにおいても基本的に同じ機能を保有するものの、その機能を発揮するにあたって見られる細胞層間の移動方向が、シロイヌナズナとイネとでは全く逆方向であることを見いだした (Development 2018)。ほかにも、シロイヌナズナだけで解析しては見落とされるであろう重要な特性の違いが、いくつも発見されている。

また「ゼニゴケへの投射による本質経路の抽出」は、河内を中心にきわめて多彩な研究が展開された。河内研が主導したものとしては、まずは何よりもゲノムの解読 (Cell 2017) 光環境応答の解明 (Plant Physio. 2014, PNAS 2016, Plant Cell 2016)、先述済みの成長相転換に関する制御 (Nature Commun. 2013, Curr. Biol. 2018) の他、植物ホルモンの生合成と信号伝達の進化的変遷 (PLOS Genet. 2015, Plant Cell 2015, Nature Chem. Biol. 2018)、オーキシン信号伝達のパターン形成における役割 (PCP 2017) などがあげられる。塚谷も河内とともにシロイヌナズナにおいて葉の横幅と厚さを制御する重要因子・AN の、ゼニゴケでの機能解析を進め、細胞レベルでは同様の機能を有すること、ただしシロイヌナズナでは複相の胞子体世代で機能しているのに対し、ゼニゴケでは単相の配偶体世代で機能していることなどの違いを見いだした (Development, in revision)。また中島は陸上植物で広く保存されている *RKD* 遺伝子が、生殖細胞形成の鍵因子であることを明らかにし (Curr. Biol. 2016, Curr. Opin. Plant Biol. 2018)、荒木はゼニゴケの雄性生殖器官と配偶子形成の解析を進めた (PCP 2016)。ゼニゴケを用いた研究の利便性が急速に進んだこと、また班員への積極的な技術提供を進めたことから、別項で述べたとおり、ゼニゴケを研究材料に採用する研究者は、この研究班を核として爆発的に増加し、日本中で標準研究スタイルの一つとなるに至った。新しいモデル生物・ゼニゴケの確立とそれを用いた研究者コミュニティの急速な発展は、本領域の大きな成果の一つである。

さらに「発生現象を代謝のメタボローム解析から捉える」ことに関しては、全く新しい試みだっただけに初動はゆっくりであったが、着実に手法が浸透し、多くの班員が研究手法に取り入れた。その結果、平井と塚谷は、シロイヌナズナ胚の極性形成にこれまで発生生物学上ノーマークであったチトクロム P450 酵素の、CYP77A4 が必要であることを解明した (投稿中)。また平井と河内は、シロイヌナズナ及びゼニゴケのセリン生合成酵素 PGDH がある種のアミノ酸で活性化されることを解明 (Sci. Rep. 2017)。また望月と平井と塚谷は、望月が見いだした代謝経路に関する数理解論 (Phys. Rev. Lett. 2016, J. Theor. Biol. 2016) を応用し、葉の形態形成とある代謝ネットワークを繋ぐ代謝不全を、メタボロミクス解析と数理解析を組み合わせることで同定することに成功した (投稿中)。また前島は、ピロリン酸の濃度調節に関わる液胞膜 H^+ -pyrophosphatase (H^+ -PPase) と可溶性 PPase の変異株解析から、ピロリン酸の濃度維持機構と細胞分裂、細胞壁形成、組織形成とを関連づける機構を解明した (Plant Cell 2014, Plant Cell 2018)。

また「複雑なネットワークから本質的な経路を抽出する数理解析」については、上記の通り望月が見いだした代謝経路に関する数理解論 (Phys. Rev. Lett. 2016, J. Theor. Biol. 2016) を応用した解析、藤本や藤田が推進した数理解析、小田による反応拡散と導管細胞壁パターン形成、鳥居と藤田による気孔パターン形成と反応拡散パターンの関連性 (PLOS Genet. 2015) 等が進んだ。遠藤と荒木による発見の一つ、植物の概日時計システムが組織ごとに異なる特性を持つことも、一種の数理解析の一つと言える (Nature 2014, Nature Plants 2015)。

以上のように、本領域では5つの軸を設定した多元的開拓により、植物の発生のロジックに関して、教科書に載る・記述を書き換える新知見を目標通り、多数世に送り出すことができた。

3. 研究領域の研究推進時の問題点と当時の対応状況（1 ページ以内）

研究推進時に問題が生じた場合には、その問題点とそれを解決するために講じた対応策等について具体的に記述してください。また、組織変更を行った場合は、変更による効果についても記述してください。

本領域では、『植物の発生・成長の本質』とは何か？を問いとして掲げてきた。植物の幹細胞や分化細胞のアイデンティティは、細胞環境に応じた柔軟な転写ネットワークにより決まる。とくに植物は光合成生物であるため、代謝産物の蓄積状況に応じて発生を調節する。また近年、植物では転写因子やその調節因子、低分子 RNA も細胞・器官間を移動してシグナルとして働くことが明らかにされ、従来の予想以上に植物の発生は、動物の発生と大きく異なり、柔軟かつ堅実に制御されていることがわかってきた。そこで本研究領域は、このような植物の発生成長制御における**本質的なロジック、すなわち発生生物学の教科書を書き替える・書き加える新発見**を追求してきた。

そのため、従来日本の第一線の研究者が推進してきた「器官別の解析」と「分子機能」の2つの軸をもつ個別研究を基盤に、新たな3つの軸として(1)遺伝子冗長性が極めて低いゼニゴケを用いて、徹底した網羅的かつ入念な研究により、形態形成の本質的制御システムを見いだすこと、また(2)代謝に注目して、発生・成長を調節する新奇シグナル分子を探索し、新たに「代謝発生生物学」の分野を打ち立てること、さらに(3)複雑なネットワークから本質的な経路を抽出する数理解析も加え、多元的な開拓を提案した。したがってもし**問題があるとするれば、これらの新しい3つの軸をどう領域に有機的に行き渡らせるかであった。**

これは発足時から審査所見として特に留意するよう求められた点でもあり、別項4にも詳述したように、念入りに準備の上、**領域として総括班・支援班から強力に推進**をしてきた。具体的には以下の通りである。

(1) 新しいモデル植物・ゼニゴケの利活用

ゼニゴケ研究の有利な点を周知すべく、平成26年度と29年度には国際ゼニゴケワークショップを神戸大学と基礎生物学研究所で開催し、**合計320名（うち海外44名）の参加者**を得て、密な情報交換や共同研究の打ち合わせを推進した。また積極的にゼニゴケを用いた研究手法の講習会を開いたその結果、ゼニゴケ研究者の爆発的増加を見るに至り、これは班の中にとどまらず日本の植物生理学全般に波及している。2017年には、ゼニゴケゲノム論文を **Cell 誌に公刊**した。

(2) 代謝発生生物学の打ち立て

メタボロミクス研究会を毎年開催し、積極的にメタボロミクス解析を研究手法に取り入れるよう促した結果、それまで全く代謝にタッチしていなかった班員が、新たにこの手法を採用した。また研究代表者の塚谷が、岡崎統合バイオサイエンスセンターの時限付きプロジェクトにおいて、メタボロミクスと発生生物学を橋渡しするハブを立ち上げる機会を得たことから、これも援用して、解析を推進した。その結果、平成30年3月までに**のべ54件（約2,000検体）**のメタボローム解析支援を行ない、班に貢献してきた。これまでに発生を制御する新たな代謝因子の発見、また代謝回路の形状から従来の直感で類推したのでは、その素過程の機能欠損変異体がしめす代謝異常を正しく推定できないことを数理的に示すなど、全く新しい成果が生まれている。

(3) 数理解析

数理解析を取り入れるための助けとして、総括班の望月を中心に、公募班の藤本・藤田が支えとなって、数理モデル研究会を2015年9月、2016年11月、2017年3月、そして2017年11月に開催し、**実験植物学者と数理生物学者との間のマッチングを推進**した。その結果、宮島＝藤本、古谷＝藤田、小田＝望月などという形でそれぞれのペアが形成され、共同研究による論文発表が多く実現している。

4. 審査結果の所見及び中間評価の所見等で指摘を受けた事項への対応状況（2 ページ以内）

審査結果の所見及び中間評価において指摘を受けた事項があった場合には、当該コメント及びそれへの対応策等を記述してください。

<審査結果の所見において指摘を受けた事項への対応状況>

当初所見・指摘事項 本研究領域は、日本がリードする植物発生生物学が、世界のフロントに到達したとの認識の上に立ち、発生・成長の本質部分のロジックに焦点をあて、発生過程の制御機構を明らかにしようとする独創性・新規性のある提案である。（中略）

一方で、領域内の有機的な繋がりを一層促進するための工夫や、数理解析と各計画研究との連携の強化が望まれる。また、次世代シーケンスを活用したグループの必要性や、数理解析の層を厚くする必要も検討すべきだと思われる。

領域としての対応：領域としては、以上に掲げられた3つの課題に対し、それぞれ以下のような工夫・強化をとり、さらに一層の領域の体制強化を図った。

●領域内の有機的なつながりを一層促進するための工夫

本領域の1つの特徴は、支援班が提供する新たなツールおよび研究手法である。そこでこれらを、領域内をまたがる有機的なつながりの柱とするため、多くの取り組みをおこなってきた。

まず転写因子ライブラリーの構築については、シロイヌナズナの転写因子のリストを洗い直し、不足分の追加を進め、全転写因子の99%を網羅する酵母1/2ハイブリッドスクリーニングライブラリーを完成させた。この間に班員からの要望を集め、それに基づき yeast two hybrid(Y2H)や Y1H 用ベクターなどを使い勝手の良い形で構築し、利用可能になった段階から、希望に応じ班員へ配布した。その利用実績としてのべ35回の依頼を受け、Y1H/Y2Hのスクリーニングを実施したほか、アグロバクター-系統、ベクター、形質転換体などの分与はのべ391件に及んだ。

メタボロミクスについては、全くこれまで手をつけたことのない班員が大多数であったことから、総括班研究費の補助で毎年メタボローム勉強会を開催し、そのたびに、先駆的メタボローム研究を行なっている研究者を毎年2名招聘して講演してもらったほか、班からの公開研究相談や進捗、成果報告を行なった。その結果、平成25年度に導入した液体クロマトグラフィー質量分析機、および理研に既存の質量分析機を用いて、平成30年3月までにのべ54件（約2,000検体）のメタボローム解析支援を行なった。

ゼニゴケについても、ゼニゴケ研究の有利な点を周知する機会を増やすべく、26年度と29年度には国際ゼニゴケワークショップを神戸大学と基礎生物学研究所で開催し、合計175名（うち海外21名）と145名（うち海外23名）の参加者を得、口頭とポスター発表により密な情報交換や共同研究の打ち合わせを推進した。また2017年には、ゼニゴケゲノムを *Cell* 誌に論文公開した。

また何よりも次世代を担う若手の横のつながりこそが、将来に亘って領域内の有機的なつながりを実のあるものとするという考えから、合宿形式による研究発表・交流の場として若手の会を年1回開き、相互の共同研究を推奨してきた（5年間で総計397名が参加）。

●数理解析と各研究計画との連携の強化・数理解析の層を厚くする必要性

この点については、採択前の面接においてもご指摘の多かった点であったため、公募班の選定に当たって特に留意し、総括班に予定した望月の他に、望月とは数理生物学のスタイルの異なる大阪大学の藤本と基礎生物学研究所の藤田を迎えた。またこの3名を中心として、数理生物学をどう実際の研究に取り込むかのマッチングの会を開催し、班員の間に数理生物学を浸透させる努力を行なった。その結果、維管束組織形成、器官原基の隆起のモデル化、事故組織的反応のシミュレーショ

ン、葉序パターンの数理モデル化、代謝関連遺伝子の機能欠損がメタボロミクスに与える効果の数理的解析など、多くのテーマで数理生物学の採用が推進できた。

● 次世代シーケンスを活用したグループの必要性

これに関しては、折しも代表者の所属する東京大学理学部2号館で次世代シーケンサーの導入が始まったことから、その整備に加わり、植物の微量サンプルを用いた次世代シーケンスの条件検討を進め、その結果として確立した最適条件に関し、希望者に技術講習した。

また河内を主体として、次世代シーケンサーを活用したゼニゴケの遺伝子発現解析支援を進めた。次世代シーケンサーのライブラリー作成に関する試薬は高コストであり、また小口の使用者にはロスも大きい。そこで、新学術領域の支援活動として、ライブラリー調製のノウハウを共有し、試薬を有効に活用する体制を構築した。具体的には、RNAの品質確認段階からライブラリーのサンプル識別バーコード管理、調製を行った。次世代シーケンスは外部との連携で行い、シーケンサーのランニングコストは計画班員・公募班員の受益者負担とした。次世代シーケンスの解析は京都大学の大型計算機センターの機器を活用して解析補助を行った。実験データの解析を加速するため、26年度には並列処理可能な高性能ワークステーションを導入し、ゲノム情報を用いた解析、25-29年度で次世代シーケンス解析は **5年で400サンプル余**の結果を得た。

<中間評価の所見等で指摘を受けた事項への対応状況>

中間評価・総合所見 個々の計画研究の進展状況は概ね計画通りで良好であり、葉・維管束・根・花等それぞれの形成の分子機構に関して既に進展が得られている。しかしながら、高次の発生ロジックの理解を深めるためにも、個々の研究成果の統合や、上記の5次元の目標達成に向けて、特に数理解析など研究体制の強化策を打ち出すことが望ましい。

● 数理解析など研究体制の強化

これについては、前ページでも触れたとおり、数理生物学を専門とする研究者を公募班において前期・後期ともに積極的に登用したほか、ウェットの研究をしている班員からの要望に対して数理生物学からどういう対応ができるか検討・意見交換するマッチングの会を、2015年9月、2016年11月、2017年3月、そして2017年11月に開催して、実験植物学と数理生物学との間の橋渡しを促進していった。結果、数理生物学の取り入れが班全体に広がった。その成果として、*Nature Communication* への公刊をはじめ、数理生物学を用いた解析成果が上がった。

またこの間に望月が発見・発表した **structural sensitivity analysis (SSA)** は、代謝経路の特定のステップに異常があったときに代謝ネットワークのどこにどういう変動があるべきかを予言する数理手法で、直感とは異なる正答を与える点、大変汎用性の高いものである(Mochizuki and Fisher 2015; Okada and Mochizuki 2016)。これをメタボロミクスチームとともに取り入れた複合領域的研究も、班員を中心に推進することができた。

5. 主な研究成果（発明及び特許を含む）[研究項目ごとに計画研究・公募研究の順に整理する]

（3 ページ以内）

本研究課題（公募研究を含む）により得られた研究成果（発明及び特許を含む）について、新しいものから順に発表年次をさかのぼり、図表などを用いて研究項目ごとに計画研究・公募研究の順に整理し、具体的に記述してください。なお、領域内の共同研究等による研究成果についてはその旨を記述してください。記述に当たっては、本研究課題により得られたものに厳に限ることとします。

■ 研究項目 A01 計画研究（9 件）の主な研究成果

【塚谷】葉のサイズ制御に関連して、核内倍加による細胞体積制御に関し、従来知られていた法則は表皮細胞には当てはまるが、葉肉細胞には成立せず、また表皮細胞のアイデンティティを異所的に与えると当てはまるようになること、核内倍加はポアソン過程に従って起こることを見いだした

（Development 2016, PLOS One 2017）。葉原基における細胞分裂の頻度・分裂角度を簡便かつ正確にモニターする新手法を開発した（New Phytol. 2017）。転写共因子AN3の細胞間移動速度が、葉原基の基部と先端部とで異なるバイアスの存在を見だし、これが葉原基における細胞分裂の空間的分布パターンの制御上重要な役目を果たすことを示した（Biophys. J. 2017）。藤田（公募班）と食虫植物ムラサキヘイシソウの捕虫葉の袋状の形態形成の仕組みを解析した（Nature Commun. 2015）。

【伊藤（大橋） 恭子】維管束幹細胞形成の分子機構を明らかにするために、鍵となる転写因子複合体 LHW-T5L1の機能解明を中心に研究を進めた。LHW-T5L1はサイトカニンの合成とシグナル伝達を制御することで細胞非自律的に維管束幹細胞の分裂の活性化を促し（Curr. Biol. 2014、小田（公募班）との共同研究）、VND遺伝子を制御することで細胞自律的に道管分化を促すことを明らかにした。また、LHW-T5L1には、サーモスペルミン作用の制御を介した、負のフィードバック機構（Curr. Biol. 2015）と、オーキシン合成を介した正のフィードバック機構があることを明らかにした。

【深城】側根形成開始を制御する鍵転写因子 LBD16 の下流因子の解析から、MAKR4 が側根創始細胞のオーキシン応答の確立・維持に必要なこと、および TOLS2 ペプチドと PUCHI を介した側根の側方抑制による側根創始細胞の選択機構を明らかにした（篠原（公募班）と連携、改稿中）。また、側根原基の静止中心の確立（Development 2016）、側根形成開始に関わる RALF ペプチド（J. Exp. Bot. 2016）、側根形成における概日時計の影響（Nature Commun. 2015）、側根発生を促進する転写カスケード（Nature Commun. 2015, Plant Cell 2015, Development 2016）について新知見を得た。

【柿本】浸透圧ストレスに応答した葉の幹細胞の数の調節機構を明らかにした（PCP 2014）。また、CLE9 ペプチドは、気孔系譜の新たな制御因子として働くとともに維管束細胞列の数の制御をすること、これらの二つの機能は CLE9 が別の受容体によって受容されることによる制御であることを見出した。さらに、内鞘細胞の幹細胞性を制御するマスター転写因子を見出した。

【中島】根端のみならず葉原基や胚珠形成においても、miR165/6 による HD-ZIPIII の発現抑制を介した制御系が機能することを示した（Curr. Opin. Plant Biol. 2014, Plant J. 2015, Development 2015, Cell Rep. 2015, PCP 2018）。根冠において、最外層の細胞でマスター制御因子が細胞壁分解酵素の転写を直接活性化することで、これらの細胞の剥離を細胞自律的に促進することを解明した（Development 2016）。ゼニゴケ変異体を用いて陸上植物で広く保存されている RKD 遺伝子が、生殖細胞形成の鍵因子であることを明らかにした（Curr. Biol. 2016, Curr. Opin. Plant Biol. 2018）。

【荒木】花成に関して、主要無機栄養カリウムによる制御機構に関する知見（PCP 2018）、光情報伝達経路の新規因子 PHL（PNAS 2013）、フロリゲンの輸送とその制御に関する知見（Plant J. 2013, PCP 2018a）、フロリゲン複合体形成に関わるキナーゼ CPK33（Sci. Rep. 2015）などの成果を挙げた。また、有性生殖機構の理解に関しては、ゼニゴケの雄性生殖器官と配偶子形成を解析する枠組みの構築（PCP 2016）を終え、転写因子 DUO1 や SPL2 について成果を得た（改稿中）。

【平野】イネの花序と花に関して、YABBY 転写因子である 3 つの *TOB* 遺伝子が、花の発生と花序構築を細胞非自律的に制御していること明らかにした (New Phytol. 2017)。また、花メリステムを負に制御する *fon2* 変異を昂進する変異体を出発として、*OsMADS3* 遺伝子が花メリステムのサイズ制御と有限性を制御することを明らかにした (PCP 2017)。さらに、*WUS* のイネオーソログ *TAB1* が腋芽メリステム形成を促進し、花序構築にも関与することを解明した (Plant Cell 2015)。

【平井】シロイヌナズナ胚の極性形成に *CYP77A4* が必要なことを塚谷 (計画班) と解明した (改稿中)。シロイヌナズナ及びゼニゴケのセリン生合成酵素 PGDH がある種のアミノ酸で活性化されることを河内 (計画班) と解明した (Sci. Rep. 2017, 投稿中)。分担者の望月はネットワーク系や形態形成に対し、数理を用いた研究を展開した。理論の開発 (Phys. Rev. Lett. 2016, J. Theor. Biol. 2016)、Ferjani とスクロス合成系の解明、小田 (公募班) と微小管周期パターン形成の解明などを行った。

【河内】基部陸上植物ゼニゴケのモデル生物化を推進し、進化的な発生研究を展開した。ゼニゴケゲノムを解読し遺伝子構成を明らかにした (Cell 2017)。ゲノム編集を含む多様な実験法を開発し研究基盤を整備した (BBB 2013, Sci. Rep. 2013, PCP 2014, PLOS One 2015, PCP 2016, PCP 2016)。光環境応答に関与する受容体や信号伝達系を明らかにした (Plant Physio. 2014, PNAS 2016, Plant Cell 2016)。成長相転換に関与する制御経路と統合因子となる転写因子を明らかにした (Nature Comm. 2013, Curr. Biol. 2018)。植物ホルモンの生合成と信号伝達の進化的変遷を明らかにするとともに (PLOS Genet. 2015, Plant Cell 2015, Nature Chem. Biol. 2018)、オーキシン信号伝達のパターン形成における役割を明らかにした (PCP 2017)。

■ 研究項目 A01 公募研究 (平成 26-27 年度・18 件、平成 28-29 年度・19 件) の主な研究成果

【伊藤純一】イネの葉の発生に関わるイネ AN3 ホモログの *MKB3* 遺伝子の機能を、塚谷 (計画班) と連携して明らかにした (Development 2018)。また、イネ *LSY1* 遺伝子 (PCP 2017)、*FIB* 遺伝子 (Plant J. 2014) の機能を明らかにした。

【伊藤正樹】細胞周期中で G2/M 期に働く遺伝子群を制御する MYB3R 転写抑制因子が、ジベレリン信号伝達因子 DELLA とのタンパク質相互作用を通じて、DELLA の成長抑制作用の一部を媒介している可能性を示した。また、細胞サイズの決定に関わる新奇 GRAS 型転写因子を同定した。

【久保】植物組織の 1 細胞からマイクロキャピラリーを用いて 1 細胞液を単離し、網羅的遺伝子発現解析を行う実験系を開発した (BSJ-Review 2016)。

【遠藤】植物の概日時計システムが組織ごとに異なる特性を持つことを荒木 (計画班) と共に明らかとした (Nature 2014, Nature Plants 2015)。また、表皮の単離方法や柵状組織と海綿状組織を単離する技術を開発した (Nature Protocols 2016, Methods in Molecular Biology 2018)。

【小田】道管分化において新規の微小管付随タンパク質 (Curr. Biol. 2017, Plant Cell 2017)、微小管における新規輸送経路 (PCP 2015, New Phytol. 2017) が二次細胞壁のパターンを制御することを明らかにした。

【小島】葉の向背軸性確立において、AS1-AS2 が *ETTIN* の発現抑制を介して、サイトカイニン合成酵素 *AtIPT3* と CDK 阻害タンパク質 *KRP5* の転写抑制をする重要性を明らかにした。また、*ETTIN* コード領域の DNA メチル化維持に必要な因子を同定した (Biol. Open 2016, PCP 2018)。

【篠原】受容体キナーゼ群の発現ライブラリーを作製し、窒素飢餓を伝える CEP および CEPR (Science 2014)、根端メリステム活性を維持する RGF と RGFR (PNAS 2016)、およびカスパー線形成を担う CIF と GSO1/SGN3 (Science 2017) の各リガンド-受容体ペアを同定した。

【田岡】アンチフロリゲン RCN は、14-3-3 への結合をフロリゲン Hd3a と競合することでフロリゲン活性を抑制することを示した (PCP 2018)。

【高橋卓】サーモスペルミンが、オーキシンによる木部分化誘導に対して負のフィードバック制御を担うこと (Front. Plant Sci. 2014)、サーモスペルミンが翻訳過程に作用すること (PLOS One 2015) を明らかにした。また、サーモスペルミン合成阻害剤 (ザイレミン) を開発した (Sci. Rep. 2016)。

【高橋直紀】根端幹細胞の再生にオーキシンおよびブラシノステロイドの活性が時空間的に変化することが必須であることを明らかにした。DNA損傷による細胞周期停止に、G2/M期進行制御に関わる R1R2R3 MYB転写因子が必須であることを、伊藤正樹 (公募班) らと見出した (Nature Commun. 2017)

【塚越】活性酸素種に素早く応答する転写因子MYB30を見だし、これが極長鎖脂肪酸の輸送に関わる遺伝子群の発現を正に制御して根の細胞伸長を抑制していること、およびMAMPエリシターFlg22に応答した根の成長制御にも関わることを示した (PNAS 2018)。

【鳥居】気孔の数を増やす化合物約 100 種類を同定した。さらに、C-H 活性型触媒反応を駆使してヒット化合物の構造類縁体を合成し、成長阻害の副作用のない化合物を創出した (Chem. Comm. 2017)。また、ペプチド-受容体を介した細胞間シグナルによる発生ロジックを解析した (Curr. Biol. 2016)

【濱田】ゼニゴケ small RNA 解析により、陸上植物間で保存された 9 種類の microRNA とゼニゴケ特有の 213 種類の microRNA を河内 (計画班) らとの共同研究により見出した (PCP 2016)。

【藤田】数理解析から、気孔パターン形成は反応拡散パターンで理解できること鳥居 (公募班) と連携して示した (PLOS Genet. 2015)。葉序の規則的パターンにおいて、オーキシンは、拡散性分子 (X) を介して PIN1 を間接的に制御することを数理解析により予測した (PLOS Comp. Biol. 2018)。

【藤本】花器官の 5 数性と 4 数性を決めるロジックを数理モデルから予測した (PLOS Comp. Biol. 2015)。花器官数の種内のばらつきに被子植物で広く共通する法則を発見し (Annals of Bot. 2016)、ABC遺伝子の発現領域の確率的な揺らぎに起因することを予測した (Frontiers Plant Sci. 2014)。この種内変異は 5 数性から 3 数性への遷移を選択的に生じることを発見した (Acta Soc. Bot. Poloniae 2016, J. Plant Res. 2018)。

【古谷】オーキシン依存的なAux/IAAの分解が転写メディエーターの構成因子の変化を引き起こし、下流遺伝子の転写を制御することを深城 (計画班) らと明らかにした (PNAS 2016)。シロイヌナズナLAZY1遺伝子群が重力屈性及び側枝・側根の伸長角度を制御することを見出した (Plant Cell 2017)。

【太田】C24 エチルステロールが膜脂質の高次配列構造、細胞分裂、細胞膜からの PIN2 リサイクリングなど、オーキシン関連機能を含む正常な細胞機能に必要なことを示した (Plant J. 2015)。

【前島】ピロリン酸の濃度調節に関わる液胞膜 H⁺-pyrophosphatase (H⁺-PPase) と可溶性 PPase の変異株解析から、ピロリン酸を一定濃度以下に調節する機能を失うことで細胞分裂、細胞壁形成、組織形成が異常となることを発見し、その機構を解明した (Plant Cell 2014, Plant Cell 2018)。

【阿部】シロイヌナズナMyb型転写制御因子FEが、葉の篩部伴細胞におけるフロリゲンの産生と輸送制御の両方に関わる鍵因子であることを明らかにした (PCP 2017, PCP 2018)。また、イメージング手法の改良により茎頂部におけるフロリゲン複合体の可視化に成功した。

【大西】性分化異常突然変異体 *tasselseed2* がコードする TS2 酵素の活性解析から、複数の植物ステロールを基質とすることを明らかにした。また、苔類やシダ植物に、植物ステロイドホルモンであるブラシノステロイドが内生することを定性的かつ定量的に明らかにした (Phytochemistry 2017)。

【酒井】シロイヌナズナの根の光屈性がオーキシン不均等勾配非依存的に誘導されることを明らかにした (PCP 2018a)。 *pin3 pin4 pin7* 多重変異体及び *d6pk* 多重変異体が連続光照射の胚軸二次正光屈性反応を示すこと、AGC1-12 が光屈性調節因子として働くことを明らかにした (PCP 2018b)。

【榊原】ヒメツリガネゴケ胞子体幹細胞及びさく柄分裂組織で発現する *PpKNOX1* 遺伝子は胞子体さく状組織で *PpBELL* 遺伝子とともに働き、細胞周期関連遺伝子を制御することを示した。

6. 研究成果の取りまとめ及び公表の状況（主な論文等一覧、ホームページ、公開発表等）（5ページ以内）

本研究課題（公募研究を含む）により得られた研究成果の公表の状況（主な論文、書籍、ホームページ、主催シンポジウム等の状況）について具体的に記述してください。記述に当たっては、本研究課題により得られたものに厳に限ることとします。

- 論文の場合、新しいものから順に発表年次をさかのぼり、研究項目ごとに計画研究・公募研究の順に記載し、研究代表者には二重下線、研究分担者には一重下線、連携研究者には点線の下線を付し、corresponding author には左に*印を付してください。
- 別添の「(2) 発表論文」の融合研究論文として整理した論文については、冒頭に◎を付してください。
- 補助条件に定められたとおり、本研究課題に係り交付を受けて行った研究の成果であることを表示したもの（論文等の場合は謝辞に課題番号を含め記載したもの）について記載したもののについては、冒頭に▲を付してください（前項と重複する場合は、「◎▲・・・」と記載してください）。
- 一般向けのアウトリーチ活動を行った場合はその内容についても記述してください。

<発表論文> 計 503 件（査読有 481 件、査読無 22 件）

計画・塚谷裕一 計 37 件（査読有 36 件、査読無 1 件）

- 1▲ Kawade K, Tanimoto H, Horiguchi G, Tsukaya H (2017) Spatially different tissue-scale diffusivity shapes ANGUSTIFOLIA3 gradient in growing leaves. *Biophys. J.* 113: 1109-1120 (査読有)
- 2▲ Katagiri Y, Hasegawa J, Fujikura U, *Matsunaga S, *Tsukaya H (2016) The coordination of ploidy and cell size differs between cell layers in leaves. *Development* 143: 1120-1125 (査読有)
- 3▲ Yin X, *Tsukaya H (2016) A pulse-chase strategy for EdU labelling assay is able to rapidly quantify cell division orientation. *New Phytol.* 211: 1462-1469 (査読有)
- 4▲◎ Fukushima K, Fujita H, Yamaguchi T, Kawaguchi M, Tsukaya H, *Hasebe M (2015) Oriented cell division shapes carnivorous pitcher leaves of *Sarracenia purpurea*. *Nat. Commun.* 6: 6450. (査読有)

計画・伊藤（大橋）恭子 計 32 件（査読有 31 件、査読無 1 件）

- 1▲ Katayama H, Iwamoto K, Kariya Y, Asakawa T, Kan T, *Fukuda H, *Ohashi-Ito K (2015) A negative feedback loop controlling bHLH complexes is involved in vascular cell division and differentiation in the root apical meristem. *Curr. Biol.* 25: 3144-3150. (査読有)
- 2▲ *Ohashi-Ito K, Saegusa M, Iwamoto K, Oda Y, Katayama H, Kojima M, Sakakibara H, *Fukuda H (2014) A bHLH complex activates vascular cell division via cytokinin action in root apical meristem. *Curr. Biol.* 24: 2053-2058. (査読有)

計画・深城英弘 計 21 件（査読有 21 件）

- 1▲ *Goh T, Toyokura K, Wells DM, Swarup K, Yamamoto M, Mimura T, Weijers D, Fukaki H, Laplaze L, Bennett MJ, *Guyomarc'h S (2016) Quiescent center establishment in Arabidopsis lateral root coincides with developmental phase transition to promote organ emergence. *Development* 143: 3363-3371. (査読有)
- 2▲ Porco S, Larrieu A, Du Y, Gaudinier A, Goh T, Swarup K, Swarup R, Kuempers B, Bishopp A, Lavenus J, Casimiro I, Hill K, Benkova E, Fukaki H, Brady SM, Scheres B, *Péret B, *Bennett MJ (2016) Lateral root emergence in Arabidopsis is dependent on transcription factor LBD29 regulating auxin influx carrier LAX3. *Development* 143: 3340-3349. (査読有)

計画・柿本辰男 計 25 件（査読有 25 件）

- 1▲ Kurihara Y, Makita Y, Kawashima M, Fujita T, Iwasaki S, Matsui M (2018) Transcripts from downstream alternative transcription start sites evade uORF-mediated inhibition of gene expression in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* in press. (査読有)
- 2▲ Kumari A, Jewaria PK, Bergmann DC, *Kakimoto T (2014) Arabidopsis Reduces Growth Under Osmotic Stress by Decreasing SPEECHLESS Protein. *Plant & Cell Physiol.* 55: 2037-2046. (査読有)

計画・中島敬二 計 51 件（査読有 46 件、査読無 5 件）

- 1▲ Koi S, Hisanaga T, Sato K, Shimamura M, Yamato KT, Ishizaki K, Kohchi T, *Nakajima K (2016) An

Evolutionarily conserved plant RKD factor controls germ cell differentiation. *Curr. Biol.* 26: 1775-1781. (査読有)

- 2▲ Kamiya M, Higashio SY, Isomoto A, Kim JM, Seki M, Miyashima S, *Nakajima K (2016) Control of root cap maturation and cell detachment by BEARSKIN transcription factors in Arabidopsis. *Development* 143: 4063-4072. (査読有)

計画・荒木崇 計 41 件 (査読有 41 件)

- 1▲ Higo A, Niwa M, Yamato KT, Yamada L, Sawada H, Sakamoto T, Kurata T, Shirakawa M, Endo M, Shigenobu S, Ishizaki K, Nishihama R, Kohchi T, *Araki T (2016) Transcriptional framework of male gametogenesis in the liverwort *Marchantia polymorpha* L. *Plant Cell Physiol.* 57, 325-338. (査読有)
- 2▲ Kawamoto N, Sasabe M, Endo M, Machida Y, *Araki T (2015) Calcium-dependent protein kinases responsible for the phosphorylation of a bZIP transcription factor FD crucial for the florigen complex formation. *Sci. Rep.* 5: 8341. 1-9. (査読有)

計画・平野博之 計 19 件 (査読有 16 件、査読無 3 件)

- 1▲ Tanaka W, Toriba T, *Hirano H-Y (2017) Three TOB1-related YABBY genes are required to maintain proper function of the spikelet and branch meristems in rice. *New Phytol.* 215: 825-839. (査読有)
- 2▲ Tanaka W, Ohmori Y, Ushijima T, Matsusaka H, Matsushita T, Kumamaru T, Kawano S, *Hirano H-Y (2015) Axillary meristem formation in rice requires the WUSCHEL ortholog TILLERS ABSENT1. *Plant Cell* 27: 1173-1184. (査読有)

計画・平井優美 計 30 件 (査読有 29 件、査読無 1 件)

- 1▲ Okamura E, *Hirai MY (2017) Novel regulatory mechanism of serine biosynthesis associated with 3-phosphoglycerate dehydrogenase in Arabidopsis thaliana. *Sci. Rep.* 7: 3533. (査読有)
- 2▲ Okada T. and Mochizuki A. (2016) Law of Localization in Chemical Reaction Networks. *Phys. Rev. Lett.* 117: 048101. (査読有)

計画・河内孝之 計 58 件 (査読有 55 件、査読無 3 件)

- 1▲ Yamaoka S, Nishihama R, Yoshitake Y, Ishida S, Inoue K, Saito M, Okahashi K, Bao H, Nishida H, Yamaguchi K, Shigenobu S, Ishizaki K, Yamato KT *Kohchi T (2018) Generative cell specification requires transcription factors evolutionarily conserved in land plants. *Curr. Biol.* 28: 479-486 e475. (査読有)
- 2▲◎▲Monte I, Ishida S, Zamarreno AM, Hamberg M, Franco-Zorrilla JM, Garcia-Casado G, Gouhier-Darimont C, Reymond P, Takahashi K, Garcia-Mina JM, Nishihama R, Kohchi T, *Solano R (2018) Ligand-receptor co-evolution shaped the jasmonate pathway in land plants. *Nat. Chem. Biol.* 14, 480-488. (査読有)
- 3▲◎*Bowman JL, *Kohchi T, *Yamato KT, Jenkins J, Shu S, Ishizaki K, Yamaoka S, Nishihama R, Nakamura Y, Berger F, et al. (2017) Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell* 171: 287-304.e215. (査読有)
- 4▲ *Suetsugu N, Takemiya A, Kong SG, Higa T, Komatsu A, Shimazaki K, Kohchi T, *Wada, M. (2016) RPT2/NCH1 subfamily of NPH3-like proteins is essential for the chloroplast accumulation response in land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 113: 10424-10429. (査読有)
- 5▲ Inoue K, Nishihama R, Kataoka H, Hosaka M, Manabe R, Nomoto M, Tada Y, Ishizaki K, *Kohchi T (2016) Phytochrome signaling is mediated by PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR in the Liverwort *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell* 28: 1406-1421. (査読有)
- 6▲ Kubota A, Kita S, Ishizaki K, Nishihama R, Yamato KT, *Kohchi T (2014) Co-option of a photoperiodic growth-phase transition system during land plant evolution. *Nat. Commun.* 5: 3668. (査読有)

公募・阿部光知 (H28-H29) 計 4 件 (査読有 4 件)

- 1▲ Shibuta M, *Abe M (2017) FE controls the transcription of downstream flowering regulators through two distinct mechanisms in leaf phloem companion cells. *Plant & Cell Physiol.* 58: 2017-2025. (査読有)
- 公募・伊藤純一 計 8 件 (査読有 8 件)
- 1▲ Shimano S, Hibara K, Furuya T, Arimura S, Tsukaya H, *Itoh JI (2018) Conserved functional control, but distinct regulation of cell proliferation in rice and Arabidopsis leaves revealed by comparative analysis of GRF-INTERACTING FACTOR 1 orthologs. *Development* 145 pii: dev159624 (査読有)
- 公募・伊藤正樹 計 12 件 (査読有 11 件、査読無 1 件)
- 1▲ Kobayashi K, Suzuki T, Iwata E, Nakamichi N, Suzuki T, Chen P, Ohtani M, Ishida T, Hosoya H, Müller S, Levczky T, Pettkó-Szandtner A, Darula Z, Iwamoto A, Nomoto M, Tada Y, Higashiyama T, Demura T, Doonan JH, Hauser MT, Sugimoto K, Umeda M, Magyar Z, Bögre L, *Ito M (2015) Transcriptional repression by MYB3R proteins regulates plant organ growth. *EMBO J.* 34: 1992-2007. (査読有)
- 公募・遠藤求 計 17 件 (査読有 17 件)
- 1▲ Shimizu H, Katayama K, Koto T, Torii K, Araki T, *Endo M (2015) Decentralized clock discretely process thermal and photoperiodic cues in a specific tissue. *Nature Plants* 1: 15163. (査読有)
- 公募・太田大策 (H26-H27) 計 1 件 (査読有 1 件)
- 公募・大西利幸 (H28-H29) 計 2 件 (査読有 2 件)
- 公募・小田祥久 計 9 件 (査読有 9 件)
- 1▲ Sugiyama Y, Wakazaki M, Toyooka K, Fukuda H, Oda Y (2017) A novel plasma membrane-anchored protein regulates xylem cell-wall deposition through microtubule-dependent lateral inhibition of Rho GTPase domains. *Curr Biol* 27:2522-2528. (査読有)
- 2▲ Sasaki T, Fukuda H, Oda Y (2017) CORTICAL MICROTUBULE DISORDERING1 is Required for Secondary Cell Wall Patterning in Xylem Vessels. *Plant Cell* 29:3123-3139. (査読有)
- 公募・久保稔 (H26-H27) 計 4 件 (査読有 4 件)
- 1▲ *久保 稔 (2016) 次世代シーケンサーを用いた 1 細胞遺伝子発現解析の現状と展望～植物細胞のリプログラミング機構の解明に向けて～. *BSJ-review*, 7: 189-200. (査読有)
- 公募・小島晶子 計 15 件 (査読有 14 件、査読無 1 件)
- 1◎▲ Vial-Pradel S, Keta S, Nomoto M, Takahashi H, Suzuki M, Yokoyama Y, Sasabe M, Kojima S, Tada Y, *Machida Y, *Machida C (2018) Arabidopsis zinc-finger-like protein ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) and two nucleolar proteins maintain gene body DNA methylation in the leaf polarity gene ETTIN (ARF3). *Plant & Cell Physiol.* 2018 Feb 5. Online (査読有)
- 公募・酒井達也 (H28-H29) 計 2 件 (査読有 2 件)
- 1◎▲ Kimura T, Haga K, Shimizu-Mitao Y, Takebayashi Y, Kasahara H, Hayashi K, Kakimoto T, *Sakai T (2018) Asymmetric auxin distribution is not required to establish root phototropism in Arabidopsis. *Plant & Cell Physiol.* 58: 823-835. (査読有)
- 公募・榊原恵子 (H28-H29) 計 10 件 (査読有 10 件)
- 公募・篠原秀文 計 5 件 (査読有 5 件)
- 1▲ Nakayama T1, Shinohara H1, Tanaka M, Baba K, Ogawa-Ohnishi M, *Matsubayashi Y (2017) (1These authors contributed equally to this work) A peptide hormone required for Casparian strip diffusion-barrier formation in Arabidopsis roots. *Science* 355: 284-286 (査読有)
- 2▲ Shinohara H, Mori A, Yasue N, Sumida K, *Matsubayashi Y (2016) Identification of three LRR-RKs involved in perception of root meristem growth factor in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 113: 3897-3902 (査読有)
- 公募・田岡健一郎 (H26-H27) 計 2 件 (査読有 2 件)

- 1▲ Teo CJ, Takahashi K, Shimizu K, Shimamoto K, *Taoka KI (2017) Potato Tuber Induction is Regulated by Interactions Between Components of a Tuberigen Complex. *Plant Cell Physiol.* 58:365-374. (査読有)
- 公募・高橋卓 計 11 件 (査読有 11 件)
- 1▲ Yoshimoto K, Takamura H, Kadota I, Motose H, *Takahashi T (2016) Chemical control of xylem differentiation by thermospermine, xylemin, and auxin. *Sci. Rep.* 6: 21487 (査読有)
- 公募・高橋直紀 計 19 件 (査読有 16 件、査読無 3 件)
- 1▲ Ogita N, Okushima Y, Tokizawa M, Yamamoto YY, Tanaka M, Seki M, Makita Y, Matsui M, Okamoto-Yoshiyama K, Sakamoto T, Kurata T, Hiruma K, Saijo Y, Takahashi N, *Umeda M (2018) Identifying the target genes of SUPPRESSOR OF GAMMA RESPONSE 1, a master transcription factor controlling DNA damage response in Arabidopsis. *Plant J.* 94:439-453. (査読有)
- 公募・塚越啓央 計 3 件 (査読有 2 件、査読無 1 件)
- 1▲ Mabuchi K, Maki H, Itaya T, Suzuki T, Nomoto M, Sakaoka S, Morikami A, Higashiyama T, Tada Y, Busch W, *Tsukagoshi H (2018) MYB30 Links ROS Signaling, Root Cell Elongation and Plant Immune Responses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 115: E4710-E4719. (査読有)
- 公募・鳥居啓子 計 29 件 (査読有 28 件、査読無 1 件)
- 1◎▲ Hirakawa Y, Shinohara H, Matsubayashi Y, *Torii KU, *Uchida N (2017) Cryptic bioactivity capacitated by synthetic hybrid peptide. *Nat. Commun.* 8: 14318 (査読有)
- 2▲ Tameshige T, Okamoto S, Lee JS, Aida M, Tasaka M, *Torii KU, *Uchida N (2016) A Secreted Peptide and its Receptors Specifying the Auxin Response Pattern during Leaf Margin Morphogenesis. *Curr. Biol.* 26: 2478-2485. (査読有)
- 公募・濱田隆宏 計 5 件 (査読有 4 件、査読無 1 件)
- 1▲ Tsuzuki M, Nishihama R, Ishizaki K, Kurihara Y, Matsui M, Bowman JL, Kohchi T, Hamada T, *Watanabe Y (2016) Profiling and Characterization of Small RNAs in the Liverwort, *Marchantia polymorpha*, Belonging to the First Diverged Land Plants. *Plant Cell Physiol.* 359-372. (査読有)
- 公募・藤田浩徳 計 3 件 (査読有 3 件)
- 1▲ *Fujita H, Kawaguchi M (2018) Spatial regularity control of phyllotaxis pattern generated by the mutual interaction between auxin and PIN1. *PLoS Comput. Biol.* 14: e1006065. (査読有)
- 2◎ Horst RJ, Fujita H, Lee JS, Rychel AL, Garrick JM, Kawaguchi M, Peterson KM, *Torii KU (2015) Molecular framework of a regulatory circuit initiating two-dimensional spatial patterning of stomatal lineage. *PLoS Genet.* 11: e1005374. (査読有)
- 公募・藤本仰一 計 7 件 (査読有 6 件、査読無 1 件)
- 1◎▲ *Kitazawa MS, Fujimoto K (2016) Relationship between the species-representative phenotype and intraspecific variation in Ranunculaceae floral organ and Asteraceae flower numbers. *Ann. Bot.* 11: 925-935. (査読有)
- 2◎▲ *Kitazawa MS, *Fujimoto K (2015) A dynamical phyllotaxis model to determine floral organ number. *PLoS Comput. Biol.* 11: e1004145. (査読有)
- 公募・古谷将彦 計 4 件 (査読有 4 件)
- 1▲ Ito J, Fukaki H, Onoda M, Li L, Li C, Tasaka M, *Furutani M (2016) Auxin-dependent compositional change in Mediator in ARF7- and ARF19-mediated transcription. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 113: 6562-6567. (査読有)
- 公募・前島正義 計 18 件 (査読有 18 件)
- 1◎▲ Segami S, Tomoyama T, Sakamoto S, Gunji S, Fukuda M, Kinoshita S, Mitsuda N, Ferjani A, Maeshima M (2018). Vacuolar H⁺-pyrophosphatase and Cytosolic Soluble Pyrophosphatases Cooperatively Regulate Pyrophosphate Levels in Arabidopsis thaliana. *Plant Cell* 30, In press. (査読有)

<書籍> 計 61 件

- 1 塚谷裕一・荒木 崇 (編)『改訂版 植物の科学』放送大学教育振興会 2015 年、289 ページ
- 2 浅見忠男・柿本辰男 (編) 荒木崇・柿本辰男・高橋卓・中島敬二・平川有宇樹・古谷将彦 (分担執筆)『新しい植物ホルモンの科学』第 3 版、講談社、2016 年
- 3 榑原恵子 (著)『世代交代制御因子の発見』慶応大学出版、2016 年、190 ページ
- 4 平野博之・阿部光知 (著)『花の分子発生遺伝学』裳華房、2018 年、214 ページ
- 5 鳥居啓子『挑む！科学を拓 28 人』日経新聞出版社、「鳥居啓子 植物の気孔から発生の謎に迫る」2017 年

<ホームページ・新聞等> 計 237 件

研究成果等が、新聞・ニュースとして 222 件報道された。

- 1 日本経済新聞「葉っぱの形自在に操作？ 農作物の品種改良に期待」2016.10.30 (塚谷班)
- 2 朝日新聞「植物の生殖細胞作る遺伝子」2016.6.4 (中島班)
- 3 朝日新聞「ゼニゴケ全ゲノム解読」2017.11.23 (河内班)
- 4 NHK ニュース、RGF レセプターの発見について、2017.1.20 (篠原班)
- 5 日本経済新聞「植物の生殖細胞をつくるための鍵となる遺伝子を発見」2018.1.26 (河内班)

<主催シンポジウム等の状況> 計 19 件

- 1 Marchanita Workshop 2017、モデル生物ゼニゴケを用いた研究の国際的な研究集会、140 名 (2017.12.16-18)
- 2 TAIWAN-Japan 2017 Plant Biology Conference Session 5: Evolution, Taxonomy, Non-model plant, Education 参加者総数 680 名 (2017.11.4)
- 3 日本発生生物学会第 50 回大会 Symposium スピーカーとして 21 名 (2017.5.10)
- 4 日本発生生物学会第 48 回大会 Symposium 5 : Topics in plant and animal development (2015.6.5)
- 5 Marchanita Workshop 2014、モデル生物ゼニゴケを用いた研究の国際的な研究集会、170 名 (2014.12.8-10)
- 6 日本植物学会第 78 回大会 シンポジウム 発生ロジックをもたらすシグナル分子群 (2014.9.13)
- 7 第 55 回日本植物生理学会年会 シンポジウム 11 植物発生ロジックの多元的研究 (2014.3.19)

<アウトリーチ活動> 計 121 件

- 1 国立科学博物館 2017.4.4~6.11 企画展「卵からはじまる形づくり～発生生物学への誘い～」
- 2 三浦しをん、読売新聞連載小説『愛なき世界』2016.10.12~2017.9.29、344 回、題材提供・監修
上記 2 点の活動を領域として推進した。1 の企画展は、30 万人以上が来場した特別展の出口付近における展示であり、また、2 は約 1 年に渡る全国紙での小説の連載であったため、植物科学、植物発生学の知見を非常に多くの一般の方々へ発信することができた。
- 3 テレビ・ラジオ出演 11 件、NHK『視点・論点』(塚谷)、TBS ラジオ 森本毅郎 スタンバイ (平野) 等。
- 4 中島敬二「植物が創る模様のはなし：美しいパターンを作る精巧なメカニズム」奈良先端科学技術大学院大学 公開講座 2014、2014.10.11、約 300 名
- 5 小田祥久「細胞を見ればわかる！植物の不思議」国立遺伝学研究所 公開講演会 2016、2016.10.19、約 150 名
その他には、中学生・高校生への講義、一般講演会、オープンキャンパス等があり、3000 名を超える方々 (講演会などカウント可能な活動のみ) に、直接研究成果等をお伝えした。

7. 研究組織（公募研究を含む。）と各研究項目の連携状況（2 ページ以内）

領域内の計画研究及び公募研究を含んだ研究組織と領域において設定している各研究項目との関係を記述し、総括班研究課題の活動状況も含め、どのように研究組織間の連携や計画研究と公募研究の調和を図ってきたか、組織図や図表などを用いて具体的かつ明確に記述してください。

●本領域の研究組織と連携の状況

本領域の計画研究9課題と公募研究18課題（平成26年度～27年度）および19課題（平成28年度～29年度）は、すべて同じ研究項目A01に含まれる。本領域の研究目的を果たすため総括班の支援体制を充実させ、計画研究および公募研究各課題の推進に活かすよう、領域内での支援班との連携・共同研究の可能性を積極的に促進した。また、班会議等で互いの研究計画・成果などの情報交換を密に行い、必要に応じて組織間の連携を促した。その結果、これまでに行われた共同研究の件数は71件（研究グループ間ベース）となった。また、その中からこれまでに25件の共同研究による論文が公表された。

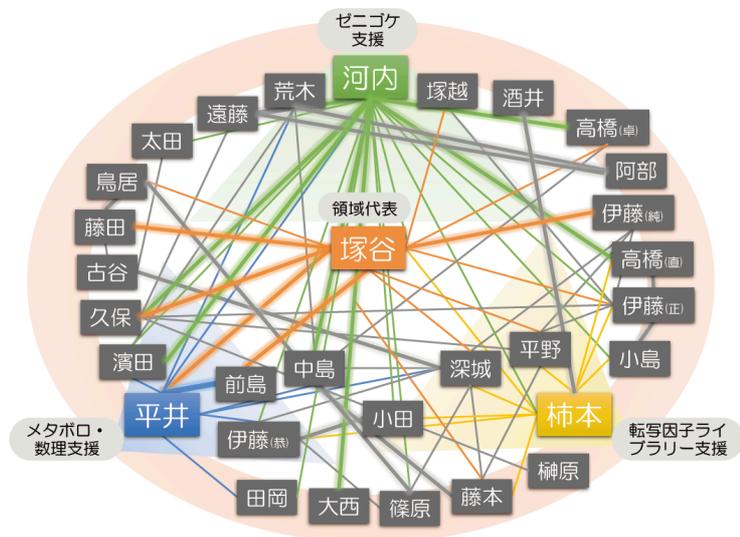


図 領域内の連携状況

領域内で行われた共同研究の実施状況を研究代表者間の線で示した。太線は論文発表に至った共同研究を示す。緑色・黄色・青色は、支援班による支援ベースの共同研究を示す。

● 支援班の利用状況

支援体制のうち、メタボローム解析基盤を担当する平井との共同研究は、9件（塚谷、荒木、伊藤（大橋）恭子、深城、中島、Ferjani Ali [塚谷班]、大和 [河内班]、濱田、前島）実施した。また、ゼニゴケ研究基盤の支援を受けた班員の数は13名（塚谷、伊藤（大橋）恭子、荒木、中島、河内、太田、伊藤雅樹、久保、篠原、小島、高橋卓、濱田、田岡、大西）と3分の1以上の課題でゼニゴケを研究材料に取り入れた。また、本領域が推進する植物の発生研究への数理解析の導入に関しては、これまで複数の班員が、数理生物学者の望月、藤田、藤本と連携する研究を進めた（塚谷、松永 [塚谷班]、深城、中島、郷 [深城・中島班]、平野、高橋卓、長谷部 [久保班]、鳥居、古谷）。柿本、松井 [柿本班]、大島 [柿本班]、光田 [柿本班]らによるシロイヌナズナ全転写因子ライブラリーも完成したことで、酵母ワンハイブリッド/ツーハイブリッドスクリーニングなどが可能となり、10名以上の班員がこのライブラリーを利用した。本領域の実施期間に、これらの支援班の利用によって行った共同研究により、8件の論文が発表された（図・太線）。メタボローム解析支援、数理解析支援、ゼニゴケ解析支援、転写因子ライブラリーの利用による共同研究は、領域終了後の現在も進行中であり、今後、さらなる論文発表につながる事が期待される。

● 計画研究課題を中心とした研究組織間の協力

塚谷（計画）は、藤田、久保、前島（公募）と、捕虫葉の形態形成、葉の発生におけるDNA修復応答、葉の細胞伸長における液胞V-ATPase機能に関してそれぞれ共同研究を行い、3報の論文を共著で出版した（Fukushima et al., 2015, Nature Commun.; Hisanaga et al., 2013, Plant Physiol.; Ferjani et al., 2013, PCP）。また、平井（計画）と4倍体植物のメタボローム解析、平井の研究分担者・望月と数

理解析、伊藤純一（公募）とイネ AN3 の機能解析を、それぞれ共同研究として進めた（Shimano et al., 2018, Development; Kawade et al., 2013, BMC Plant Biology）。伊藤（大橋）恭子は、小田（公募）と維管束細胞の分裂機構について共著論文を出版した（Ohashi-Ito et al., 2014, Curr. Biol.）。深城（計画）は、古谷（公募）と側根形成開始におけるオーキシンを介した遺伝子発現調節機構について共同研究を進めた（Ito et al., 2016, PNAS）。また、篠原（公募）、藤本（公募）と連携し、リガンド-受容体を介した側根形成開始位置の決定機構について数理解析を含む研究を進めた（改訂中）。荒木（計画）は、河内（計画）とゼニゴケのトランスクリプトーム解析を行い、精細胞形成のマスター遺伝子を同定した（Higo et al., 2016, PCP）。また、遠藤（公募）、阿部（公募）と花成制御について共著論文を発表した（Kawamoto et al., 2015, Sci. Report; Negishi et al., 2018, PCP）。中島（計画）は河内（計画）と連携し、ゼニゴケ変異体を用いて陸上植物で広く保存されている *RKD* 遺伝子が、生殖細胞形成の鍵因子であることを明らかにした（Koi et al., 2016, Curr. Biol.）。河内（計画）は、自身の研究課題を推進しつつ、ゼニゴケ支援体制の拠点として、他班員と 18 件の共同研究（塚谷、伊藤（大橋）恭子、荒木、中島、太田、久保、篠原、小島、高橋卓、濱田、田岡、大西ら）を進めた（Tsuzuki et al., 2016, PCP; Otani et al., 2018, Development）。平井（計画）は、メタボローム拠点として、LC-MS を導入し非ターゲット分析系を立ち上げた。これと理研の既存技術であるワイドターゲット分析系、CE-MS による非ターゲット分析系を用いて、塚谷、荒木、伊藤（大橋）恭子、深城、中島、Ferjani Ali [塚谷班]、大和 [河内班]、濱田、前島らと 9 件の共同研究を進めた（Sawada et al., 2017, Metabolomics）。

以上のようにこの 5 年間で、本領域の計画研究課題グループを中心とした、公募研究課題の班員との共同研究・連携が促進された。

● 公募研究課題を中心とした研究組織間の協力

遠藤（公募）は、植物の概日時計システムに関して、荒木（計画班）と共に明らかとした（Endo et al., 2014, Nature; Shimizu et al., 2015, Nature Plants）。また、久保（公募）がヒメツリガネゴケで行った「一細胞の遺伝子発現解析」をシロイヌナズナに応用し、共同研究を行った。小田（公募）は、支援班の松井・大島・光田が提供するシロイヌナズナ転写因子ライブラリーや関連する支援ツールを大規模に利用し、木部細胞の細胞骨格の空間配置を決定する新規因子を多数同定した。伊藤正樹（公募）と高橋直紀（公募）と梅田 [高橋直紀班] は、ともに植物の細胞増殖制御研究の専門家として、互いの得意分野を活かした共同研究を行い、共著の論文を出版した（Maruyama et al., 2015, Nature Commun.）。鳥居（公募）と分担者の打田は、篠原（公募）と連携し、植物の合成ハイブリッドペプチドの生理活性に関して研究を進めた（Hirakawa et al., 2017, Nature Commun.）。数理生物学者の藤田（公募）は、上述した塚谷との共同研究の他、鳥居（公募）と気孔パターンニングについて、古谷（公募）とオーキシンの輸送モデルについて、塚谷（計画）の連携研究者・松永と共同研究をおこなった。一方、藤本（公募）も、塚谷（計画）、深城（計画）、平野（計画）と、器官別の解析に数理解析を導入する計画を進めた。前島（計画）は、上述した塚谷との共同研究に加えて、液胞膜 H⁺-ピロホスファターゼの機能解析に関連したメタボローム解析を平井（計画）と共同で行うとともに、Ferjani [塚谷班（計画）] と光田 [柿本班（計画）] と連携して、ピロリン酸異常が形態形成に顕著な影響を持つことを発見した（Asaoka et al., 2016, Front. Plant Sci.; Segami et al., 2018, Plant Cell）。酒井（公募）は柿本（計画）の協力を得て、根の光屈性にオーキシンの不均等勾配が必要ないことを明らかにした（Kimura et al., 2018 PCP）。

以上のように公募研究課題が加わってからの 4 年間で、公募研究課題グループを中心とした、公募研究課題-計画研究課題間の連携、および公募研究課題間の共同研究・連携が新たに促進された。

8. 研究経費の使用状況（設備の有効活用、研究費の効果的使用を含む。）（1ページ以内）

領域研究を行う上で設備等（研究領域内で共有する設備・装置の購入・開発・運用・実験資料・資材の提供など）の活用状況や研究費の効果的使用について記述してください（総括班における設備共用等への取組の状況を含む。）。

● 領域内で共有する設備等の活用状況および総括班活動状況

本領域総括班には4つの研究支援体制がある。総括班研究費を用いて以下の4つの支援体制において共有する設備の導入・実験材料の作出を行った。

【シロイヌナズナ転写因子ライブラリーの整備】（平成25年度13,600,000円、26年度2,000,000円、27年度1,000,000円、28年度1,500,000円、29年度1,500,000円）発生生物学の研究においては転写因子が重要な位置を占める。「植物発生ロジック」領域においても、発生生物学上重要な転写因子の発見を目指している。また、転写因子の転写ネットワークや、転写因子の相互作用も重要となると考えられる。本研究領域では、これまでに理化学研究所と産業技術総合研究所により作成された転写因子ライブラリーを拡充することにより、転写因子個別ライブラリーを整備した。具体的には、H25年度予算で676個の遺伝子をクローン化してエントリークローンを拡充し理研BRCを通じて公開した（松井）。転写因子の活用として形質転換によらず全ての植物への応用が可能な転写因子のゲノム全体の物理的結合部位の解析法としてgDB-Seq法を独自に考案し、共同研究で転写因子結合部位予測を進めることで成果を挙げた。また転写因子を誘導的に発現する形質転換シロイヌナズナを作成し、共同研究を進めるとともにBRCへの移管を進めた（松井）。これらはH26年度予算で酵母1/2ハイブリッドスクリーニングに用いることができるライブラリーへと変換し、全転写因子の約90%にあたる約1700転写因子をカバーする体制を整えた（大島）。大島らは、H27年度予算で酵母1/2ハイブリッド（Y1/2H）スクリーニング法を洗練させ、96穴プレートとロボットを用いたハイスループットかつ信頼性の高い実験系を構築した。光田らはH28年度予算で酵母の代わりにシロイヌナズナのプラストを用いてスクリーニングを行う系の開発を行い、パイロット実験を成功させた。H29年度はY1/2Hライブラリーを一新して大幅に感度を高めた。これらの実験系は多くの班員との共同研究に使用され成果を上げつつある。

【ゼニゴケ研究支援】（平成25年度1,000,000円、26年度3,000,000円、27年度2,300,000円、28年度2,400,000円、29年度2,000,000円）技術支援者を雇用し、ゼニゴケを用いた実験の導入支援と次世代シーケンサーを活用した遺伝子発現解析の支援を行った。随時、技術講習を行い、標準系統や形質転換ベクターを提供した（領域内19班、29名の研究者に提供）。本研究期間中に登場したゲノム編集技術の普及のため汎用性の高いベクターとガイドRNA設計ソフトを開発し、領域内外の研究者に配布・公開した。次世代シーケンサーのライブラリー作成に関する試薬は高コストであり、また小口の使用者にはロスも大きい。そこで、本領域の支援活動として、ライブラリー調製のノウハウを共有し、試薬を有効に活用する体制を構築した。具体的には、RNAの品質確認段階からライブラリーのサンプル識別バーコード管理、調製を行った。次世代シーケンスランは外部との連携で行い、シーケンサーのランニングコストは計画班員・公募班員の受益者負担とした。25-29年度で次世代シーケンス解析は5年で400サンプル余りの結果を得た。データ解析を加速するため、26年度には並列処理可能な高性能ワークステーションを導入し、ゲノム情報を用いた解析、特に分子系統樹作成に要する時間を短縮した。ゼニゴケゲノム解析に関する論文をオープンアクセスとして公開した。また、ゼニゴケゲノムの利用のためのデータベースを開発し、一般に公開した。さらに、ゼニゴケ研究者の交流を促進するため、26年度と29年度には国際ゼニゴケワークショップを神戸大学と基礎生物学研究所で開催し、175名（うち海外21名）と145名（うち海外23名）の参加者を得た。口頭とポスター発表により密な情報交換や共同研究の打ち合わせが行われた。本新学術領域の活動を中心に、進化的な軸を取り入れた植物の比較解析研究が確実に推進された（以上、河内が担当）。

【メタボローム解析支援】（平成25年度50,000,000円、26年度2,500,000円、27年度1,500,000円、28年度2,000,000円、29年度2,000,000円）平成25年度に導入した液体クロマトグラフィー質量分析機、および理研に既存の質量分析機を用いて、平成30年3月までのべ54件（約2,000検体）のメタボローム解析支援を行なった。各個別課題に対応した分析技術開発の費用、およびすべてのランニングコストを総括班研究費で賄った。また、総括班研究費の補助で毎年メタボローム勉強会を開催し、先駆的メタボローム研究を行なっている研究者を毎年2名招聘して講演してもらったほか、公開研究相談や進捗、成果報告を行なった。平成30年度にも継続してメタボローム解析支援を行うことが確実にであることから、分析機の保守費およびランニングコストとして、平成29年度予算のうちの1,028,000円を繰り越した。平成27年度からは領域代表が岡崎統合バイオの教授としてメタボロミクス発生学のプロジェクト研究を立ち上げた（以上、平井が担当）。

【マイクロアレイ解析支援】（平成26年度2,300,000円、27年度1,500,000円、28年度1,500,000円、29年度800,000円）シロイヌナズナとイネのトランスクリプトーム解析を支援した。依頼者から受け取ったRNAサンプルを調整しマイクロアレイを用いて解析したデータを依頼者に戻した。4年間で73件、424サンプルの解析を実施した。研究費は主に消耗品に利用した（以上、伊藤（大橋）が担当）。

・研究費の使用状況（（１），（２），（３）を合わせて３ページ以内）

（１）主要な物品明細（計画研究において購入した主要な物品（設備・備品等。実績報告書の「主要な物品明細書」欄に記載したもの。）について、金額の大きい順に、枠内に収まる範囲で記載してください。）

年度	品名	仕様・性能等	数量	単価（円）	金額（円）	設置(使用)研究機関
25	セクションニング 蛍光顕微鏡システム	Zeiss 社 Apotome Axio Z1	1	10,000,800	10,000,800	大阪大学
	正立蛍光顕微鏡 システム一式	ライカマイクロシステムズ社製 M5500B	1	7,760,550	7,760,550	東京大学
	共焦点レーザー 走査顕微鏡用高 感度ディテクタ システム	オリンパス・FV12-HSD	1	4,810,050	4,810,050	京都大学
	蛍光実体顕微鏡	ライカマイクロシステムズ社製 M205C	1	3,491,000	3,491,000	京都大学
	振動刃ミクロト ーム一式	ライカマイクロシステムズ社製 VT1200S	1	2,886,240	2,886,240	立教大学
26	研究用電動倒立 顕微鏡	ニコン社製 エクリプスTi-E Zyla-4.2	1	8,132,400	8,132,400	奈良先端科学技術大学院 大学
	フローサイトメ ーター	日本ベクトンデッキン ソン BDAccuri C6	1	3,799,980	3,799,980	東京大学
27	Leica 回転式ミ クロトーム	RM2255 一式自動切削機 能付	1	3,429,735	3,429,735	東京学芸大学
	正立顕微鏡シス テム	ライカマイクロシステムズ社製 DM2500	1	2,040,282	2,040,282	神戸大学
	シリコン浸対 物レンズ	オリ ン パ ス ・ UPLSAPO30XS	1	1,810,404	1,810,404	京都大学
	人工気象器	日本医化器械製作所社 製 LH-411S	1	1,285,200	1,285,200	東京大学
28	顕微鏡用テ ジタルカラーカメラセ ット	CarlZeiss Axiocam506Color	1	1,706,400	1,706,400	東京大学
	レブコ超低温槽	サーモフィッシャーサ イエンティフィック・ ULT-1390-10	1	1,413,720	1,413,720	京都大学
29	in vivo発光・蛍 光イメージング システム	ベルトールド社製 NightSHADE LB958	1	9,717,840	9,717,840	神戸大学
	人工気象器 〈クロス型〉	日本医化器械製作所社 製 LH-411PFDT-S	1	1,542,240	1,542,240	奈良先端科学技術大学院 大学

(2) 計画研究における支出のうち、旅費、人件費・謝金、その他の主要なものについて、年度ごと、費目別に、金額の大きい順に使途、金額、研究上必要な理由等を具体的に記述してください。

【平成25年度】

・旅費

1. 奈良先端科学技術大学院大学「細胞を創る操る」に参加（東京⇄生駒市 7名の交通費、宿泊費）532,160円（塚谷班）
2. 第55回日本植物生理学会年会（富山大学）に出席（東京⇄富山市 6名の交通費、宿泊費）392,400円（塚谷班）
3. 日本植物学会（札幌）に参加（4名、京都⇄札幌の交通費、宿泊費）317,950円（河内班）
4. 奈良先端未来開拓コンキウム” Signaling and Coordination in Plant Development”（奈良県）及び新学術領域研究「植物発生ロジック」若手の会（大阪府）に参加（東京⇒奈良⇒大阪⇒東京の交通費、宿泊費）215,640円（平野班）
5. UC Davis、スタンフォード大学カーネギー研究所、ジョージア大学、デューク大学にてセミナー及び研究打合せ（奈良⇒カリフォルニア、ノースカロライナ⇒奈良の交通費、宿泊費）198,360円（中島班）
6. ノッティンガム大学、ベルギー・ゲント大学 共同研究打ち合せ、セミナー講演およびLateral root workshop 参加発表のため176,000円（深城班）

・人件費・謝金

1. 教務補佐員2名の雇用（京都大学）3,650,000円（河内班）
2. 特別研究員及び有期雇用職員3名の雇用（東京大学）3,548,134円（塚谷班）
3. 研究支援員1名の雇用（東京大学）2,261,472円（伊藤班）
4. 博士研究員1名の雇用（奈良先端科学技術大学院大学）2,207,612円（中島班）
5. 特別研究員1名の雇用（理化学研究所）2,200,000円（平井班）
6. 特別研究員1名の雇用（東京大学）1,735,660円（平野班）

【平成26年度】

・旅費

1. シロイヌナズナ国際会議に参加（東京⇄バンクーバー 2名の交通費、宿泊費）728,795円（塚谷班）
2. 日本植物学会（川崎）に参加（4名、京都⇄川崎の交通費、宿泊費）270,200円（河内班）
3. 東京農業大学世田谷キャンパス 第56回日本植物生理学会年会への参加発表および情報収集のため（3名）（深城班）212,700円

・人件費・謝金

1. 研究支援員2名の雇用（東京大学）9,406,556円（伊藤班）
2. 技術員2名の雇用（理化学研究所）8,900,000円（平井班）
3. ポスドク研究員雇用1名（神戸大学）6,371,357円（深城班）
4. 研究員1名の雇用（理化学研究所）6,200,000円（平井班）
5. 特別研究員1名の雇用（理化学研究所）5,600,000円（平井班）
6. 博士研究員1名の雇用（大阪大学）5,094,522円（柿本班）
7. ポスドク研究員1名の雇用（京都大学）4,901,308円（荒木班）
8. 技術補佐員4名の雇用（京都大学）4,546,741円（荒木班）
9. 特別研究員1名の雇用（東京大学）4,224,896円（平野班）
10. 特別研究員1名の雇用（立教大学）3,893,180円（塚谷班）
11. 特別研究員1名の雇用（東京大学）3,129,860円（塚谷班）

【平成27年度】

・旅費

1. 日本植物生理学会（盛岡）に参加（7名、京都⇄盛岡の交通費、宿泊費）603,280円（河内班）
2. ENS De Lyon へ出張（共同研究）（東京⇄リヨン（フランス）1名の交通費、宿泊費）429,613円（塚谷班）
3. 日本植物学会第79回に参加（東京⇄新潟 6名の交通費、宿泊費）344,120円（塚谷班）
4. 新学術領域研究「植物発生ロジック」成果発表会・班会議に参加 キャンパスプラザ京都（東京⇄京都 5名の交通費、宿泊費）240,200円（塚谷班）

・人件費・謝金

1. ポスドク研究員雇用2名（神戸大学）10,518,351円（深城班）
2. 研究支援員2名の雇用（東京大学）9,480,283円（伊藤班）
3. 特別研究員及び短時間勤務職員計3名の雇用（東京大学）8,509,943円（塚谷班）
4. 研究員1名の雇用（理化学研究所）6,400,000円（平井班）
5. 特別研究員1名の雇用（理化学研究所）6,200,000円（平井班）
6. 博士研究員1名の雇用（大阪大学）5,143,875円（柿本班）
7. 技術補佐員2名の雇用（神戸大学）4,124,135円（深城班）

【平成28年度】

・旅費

1. 日本植物形態学会第28回総会・大会並びに日本植物学会第80回大会に参加 琉球大学（千原キャンパス（西原町）（東京⇄沖縄 5名の交通費、宿泊費）448,150円（塚谷班）
2. EMBO ワークショップ（オーストラリア、ウィーン）に参加（2名、オーストラリアへの交通費、宿泊費）445,930円（河内班）
3. 第58回日本植物生理学会年會に出席 鹿児島大学（鹿児島市）郡元キャンパス（東京⇄鹿児島 5名の交通費、宿泊費）354,780円（塚谷班）

・人件費・謝金

1. 研究支援員2名の雇用（東京大学） 9,557,823円（伊藤班）
2. 特別研究員及び短時間勤務職員計3名の雇用（東京大学） 8,591,619円（塚谷班）
3. 博士研究員1名の雇用（大阪大学） 5,232,325円（柿本班）
4. 特別研究員1名の雇用（理化学研究所） 6,200,000円（平井班）
5. 技術補佐員2名の雇用（京都大学） 5,040,465円（荒木班）
6. ポスドク研究員1名の雇用（京都大学） 4,834,960円（荒木班）
7. 博士研究員1名の雇用（奈良先端科学技術大学院大学） 3,760,938円（中島班）

【平成29年度】

1. Marchantia Workshop 2017（岡崎）に参加（10名、京都⇄岡崎の交通費、宿泊費） 431,800円（河内班）
2. Shenzhen Convention & Exhibition Center XIX International Botanical Congressに参加（東京⇄上海 2名の交通費、宿泊費）321,018円（塚谷班）
3. 白馬五竜高山植物園 平成29年度合同セミナーに参加（東京⇄白馬 8名の交通費、宿泊費）258,276円（塚谷班）

・人件費・謝金

1. 特別研究員及び短時間勤務職員計4名の雇用（東京大学） 10,224,281円（塚谷班）
2. 研究支援員2名の雇用（東京大学） 7,342,349円（伊藤班）
3. 特別研究員1名の雇用（理化学研究所） 5,300,000円（平井班）
4. 博士研究員1名の雇用（大阪大学） 5,283,667円（柿本班）
5. 研究員1名の雇用（東京学芸大学） 3,992,100円（塚谷班）
6. 技術補佐員1名の雇用（京都大学） 3,294,775円（荒木班）

・その他

（3）最終年度（平成29年度）の研究費の繰越しを行った計画研究がある場合は、その内容を記述してください。

（柿本班：繰越金額555万円）内鞘で働く因子の四重変異体を作成して解析したところ、当初の予想に反して機能が重複する遺伝子が新たに2つ見出されたため、さらに高次の多重変異体を作成する必要性が生じた。そのため高次の多重変異体を作成して解析を行う。

（平井班：繰越金額450万円）遺伝子機能の解明に必要な機能破壊株が得られなかったため、標的部位を見直して機能破壊株を作成して、その表現型を確認する。

（平野班：繰越金額450万円）腋芽メリステム（栄養および生殖生長期）の幹細胞維持の機構を解明するために、いくつかの2重変異体（*tab1 tb1*など）を解析する必要性が生じたため（以上のみ、繰越の理由書に記載）。また、花序メリステムの維持やブランチメリステムの開始に関わる遺伝子機能の研究を仕上げる。

（深城班：繰越金額250万円）投稿論文の改訂に必要な解析の中で、これまでとは異なるレポーター遺伝子を発現する形質転換体を作成する必要性が生じたため、それらを作成して解析する。

9. 当該学問分野及び関連学問分野への貢献度（1ページ以内）

研究領域の研究成果が、当該学問分野や関連分野に与えたインパクトや波及効果などについて記述してください。

本領域の活動が植物発生生物学に与えたインパクトは、一つには班員が数多くの賞を受賞していることで象徴的に示すことができる。領域の活動期間中に、文部科学大臣表彰若手科学者賞を5名の班員が受賞、所属学会からの学術賞あるいは学会賞をそれぞれ1名の班員が受賞した。また5名の班員が8つの奨励賞をそれぞれの所属学会から与えられており、猿橋賞、井上学術賞などその他多くの賞が班員に対して与えられている。

また具体的な方策に関連したインパクトとして、まずゼニゴケを新しいモデル植物にするという点に関しては、領域の支援班の尽力により、班員の多くがゼニゴケを新しいツールとして使いこなすようになってきている。その結果、これは班の中にとどまらず日本の植物生理学全般に波及し、ゼニゴケ研究者の爆発的増加を見るに至った。たとえば日本植物生理学会の2018年3月の大会では、会期中38会場中12会場でゼニゴケに関する発表がみられたほどである。また2017年には、ゼニゴケゲノムを *Cell* 誌に論文公開することができたことを契機に、このゼニゴケ研究の勃興は、国際的なものとなって大きな広がりを見せている。

また代謝発生生物学の打ち立てについては、メタボロミクス研究会を毎年開催し、班員に対して積極的にメタボロミクス解析を研究手法に取り入れるよう促し、平成30年3月までにのべ54件(約2,000検体)のメタボローム解析を支援してきた。これまでに発生を制御する新たな代謝因子の発見、また代謝回路の形状から、特定の代謝ステップの変動がどういう結果を生むはずかを数理的に示す手法(Mochizuki and Fisher 2015; Okada and Mochizuki 2016)など、全く新しい成果が生まれている。

こうした全く新しい取り組みが、基盤となる「器官別の解析」と「分子機能」の2つの軸をもつ個別研究を大きく発展させ、本領域が目指す本質的なロジック、すなわち発生生物学の教科書を書き替える・書き加える新発見を実現できた。

その代表的な事例として以下のものが挙げられる。

1. 核内倍加と細胞体積制御の関係性について、従来の理解の誤りを見だし、組織特異性や遺伝的背景への依存性が高いことを示した(塚谷)。
2. 葉原基における細胞分裂の時空的制御が、AN3タンパク質のモルフォゲンの単純拡散で制御されていることを発見(平井・塚谷)。
3. 維管束幹細胞形成の鍵となる転写因子と植物ホルモンとの関係性を明確にした(伊藤(大橋))。
4. 側根形成の転写カスケードの解明(深城)。
5. 生殖細胞形成の鍵遺伝子の発見(中島)
6. ゼニゴケにおける成長相転換のロジックの発見(河内)
7. 植物ホルモンの生合成と信号伝達経路の、陸上植物における進化過程の解明(河内)
8. 植物の概日時計システムが、組織ごとに異なっていることの発見(遠藤)
9. 導管の二次細胞壁パターン形成が反応拡散によってもたらされていることの発見(小田)
10. 窒素飢餓を器官間で伝えたり、カスパリー線形成を制御したり、気孔の密度を制御するといった、さまざまな発生現象を司るペプチドとその受容体の発見(篠原・鳥居)
11. DNA損傷応答に関わるMYB転写因子の発見(高橋直紀・伊藤正樹)
12. 気孔パターン形成や特殊形態の葉の発生を支えるロジックの数理解明(藤田・鳥居・塚谷)
13. 花器官数を決めるロジックの数理解明(藤本)
14. 代謝経路の形状から特定のステップの影響を導く数理ロジックの発見(望月)

10. 研究計画に参画した若手研究者の成長の状況（1 ページ以内）

研究領域内での若手研究者育成の取組及び参画した若手研究者（※）の研究終了後の動向等を記述してください。

※研究代表者・研究分担者・連携研究者・研究協力者として参画した若手研究者を指します。

<若手研究者の育成>

●若手ワークショップの開催

若手研究者のエンカレッジおよびコミュニティー形成の推進のために、若手ワークショップを年1回、合計5回開催した（2013. 11、2014. 11、2015. 11、2016. 10、2017. 11、右写真）。寝食を共にする2泊3日の合宿形式をとり、学部学生・大学院生・ポスドクを中心とした発表を行なった。この会は、若手研究者に発表や議論の機会を与えるだけでなく、若手研究者の所属を超えた連携の推進や研究意欲の向上に大きな役割を果たした。

●シンポジウム等における若手研究者の支援

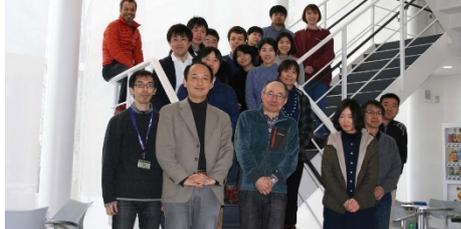
本領域の若手研究者を主な演者としたシンポジウムの開催（日本植物学会第78回大会、2014. 9）や、若手研究者の国際シンポジウムへの派遣支援（HORIZONS IN PLANT BIOLOGY、ドイツ、2014. 11）や国際支援班による若手研究者の海外派遣などにより、積極的に若手研究者に活躍の機会を提供した。

●大学院教育推進プログラムのサポート

奈良先端科学技術大学院大学が行っていた植物科学グローバルトップ教育推進プログラムへのサポートを通し、次世代の若手研究者育成に関わっている。シンポジウム「細胞を創る操る」、「植物の中をめぐる多様なシグナル分子」を共催として支援した（2013. 11、2014. 11）。



ゼニゴケ勉強会



メタボローム勉強会



数理解析勉強会



●新技術獲得のための勉強会および研究支援

メタボローム勉強会6回（2014. 2、2015. 2、2016. 2、2017. 2、2017. 12、2018. 2）、ゼニゴケ勉強会4回（2015. 5、2016. 2、2016. 9、2016. 12）および数理モデル研究会4回（2015. 9、2016. 11、2017. 3、2017. 11）を開催し（左写真）、多くの若手研究者に新技術獲得の機会を提供した。これらの勉強会を通して相互に情報交換を行う素地ができ、若手研究者間の密な連携・協力体制を形成する更なる契機となった。

●その他

公募研究代表者の鳥居啓子が猿橋賞（2015. 4）を受賞したことが、多くの特に女性の若手研究者の激励となった。

<若手研究者の昇進状況>

本領域の活動5年間で30名の若手研究者が常勤の研究職に、26名が非常勤の研究職に就いた。また、領域終了後に教授へと昇進した者もあり、准教授・助教への昇進を含め、若手研究者が順調にキャリアアップした。本領域の若手研究者は、日本学術振興会賞（45歳以下、2名）、文部科学大臣表彰若手科学者賞（5名）、日本植物生理学会奨励賞（4名）、日本植物学会奨励賞（3名）、日本植物学会若手奨励賞（2名）、日本育種学会奨励賞（1名）、日本時間生物学会奨励賞（1名）等を受賞しており、高い評価を得ている。

11. 総括班評価者による評価（2ページ以内）

総括班評価者による評価体制や研究領域に対する評価コメントを記述してください。

内藤 哲（北海道大学・大学院農学研究院・教授）

本領域研究では、「植物発生ロジック」のタイトルを掲げ、植物の発生・成長において環境に応答しつつ柔軟に内在プログラムを展開する、その本質に迫ろうとするものである。この目標を達成するために5つの次元、すなわち、(1)器官別解析、(2)制御因子の解析、(3)シロイヌナズナからイネ・ゼニゴケへの投射、(4)代謝と発生の接点の探求、(5)数理解析による本質的経路の抽出から、研究を進めた。

有力雑誌に多くの研究成果が発表されており、現在、審査中の論文を含めて、当初の目的達成に向けて重要な成果が上がっている。とりわけ、核内倍加と細胞体積の制御で従来考えられてきた法則の改定；側根形成、内鞘細胞の幹細胞性維持、葉原基形成、花器官形成、生殖細胞形成などにおける中心的な制御因子の同定；胚発生におけるP450因子の関与の解明；陸上植物の進化の基部に位置するゼニゴケのモデル生物化のためのゲノム解読の完成、などは特に注目に値する。また、これらの研究で、計画班員内のみならず、公募班員との共同研究が数多く存在することは、本領域が班員間の有機的連携の下に推進されたことを物語っている。

班会議では毎回活発な議論がなされ、評価委員としては、領域代表のリーダーシップを安心して見ることができた。メタボローム、数理解析、ゼニゴケなどに特化した研究会議等が行われ、班員間の連携研究の推進に大きく寄与した。また、これらの活動を通じて中間評価所見に対して適切な対応がなされたと評価できる。なお、小手先のことで成し得ないレベルでのアウトリーチ活動がなされたことも特筆に値する。

山本興太郎（北海道大学・大学院・名誉教授）

本研究領域は植物発生に関わるロジックを多角的に追求することを目的とする。各次元で、相当数の質の高い研究成果を上げることができたことを考えると、目的はほぼ完遂できたと評価できる。その中でも、代謝による発生制御やゼニゴケ実験系の展開は、新次元を切り開いたと高く評価できる。多角的な探求ということの必然として、複数の班員による共同研究も多数、発生することになった。そのほか、(1a) 研究支援ツール整備や、(1b) ゼニゴケ実験系、メタボローム、数理解析の各々に関するワークショップの開催で、研究のインフラ整備につとめたこと、(2) 若手研究者の活発な交流をはかったこと、(3) 国立科学博物館でのアウトリーチ活動等が、研究領域全体を活性化する企画としてよく機能したことも評価できる。

阿形 清和（京都大学・大学院・教授）

〈植物発生の未開拓分野を切り拓く〉という野心的な取り組みであった。ペプチド性・シグナル分子、低分子RNA、代謝と発生のクロストーク、数理解析といった、今までの植物発生研究にはなかった種々のアプローチを積極的に行ったことが特徴となっている。〈新たな植物発生学分野を開拓する〉という当初の目標を達成したとあってよいだけの論文の成果をあげている。また、ゼニゴケをモデル植物として定着させたことで、シロイヌナズナだけではアプローチできなかった新たな進化研究を可能した功績は大きい。日本では、シロイヌナズナで遺伝子機能を調べたら、ゼニゴケの相同遺伝子の機能解析をする—という世界的にも独創性の高いアプローチを可能にした点は高く評価してよい。さらに、評価として高い点は、メタボローム勉強会、メタボロームデータ解析講習会、数理モデル研究会などを積極的に開催し、〈異分野との連携を進めて次世代のリーダーを育成する〉ために多くの労力を割いた点にある。メタボローム解析や数理解析を用いた論文については成果としてはまだあまり出ていないが、今回の新学術領域

で仕込んだ次世代が植物の発生分野に新たな発展をもたらしてくれるものと確信している。

斉藤 和季（千葉大学・大学院・教授、理化学研究所環境資源科学研究センター・グループディレクター）

本領域では、植物の生命現象の根幹に関わる発生ロジックを解明し、ひいては発生生物学全体にわたる理解と研究スタイルとの双方にブレイクスルーをもたらすことを目標に、挑戦的な研究プロジェクトを立ち上げた。そのため9名の計画研究班員と37名の公募研究班員が互いに協力し合う形での有機的連携研究を進め、以下の5つの多角的な解析を有機的・立体的に織りこんだ研究の場を形成した。これらは1. 植物の生命現象の階層性を意識した器官別の解析、2. 植物ホルモンや転写関連因子などの分子遺伝学、3. イネやゼニゴケという別システムへの投射、4. メタボロームを使った代謝と発生の接点、5. 複雑なネットワークから本質的な経路を抽出するための数理解析、である。特に、旧来の発生生物学では取り入れられていなかったメタボロミクスと数理解析を導入した挑戦的な取組を推進した。

このような、今までにないユニークな視点から研究は推進され、各種国際シンポジウムや国際講習会の開催、班員にはなじみの薄いメタボロミクス勉強会や数理モデル研究会、若手ワークショップなどの定期的な開催など、精力的な活動が行われた。その結果、多くの優れた論文が著名雑誌に掲載され、さらにメタボロミクスや数理解析など新規の研究手法に精通した次世代の研究者が数多く育成されたと高く評価できる。以上のように、本新学術領域研究は、領域代表である塚谷裕一東大教授の強い指導力により、植物発生学における挑戦的な分野を切り拓き、世界的なレベルでその発展の基礎を固めることに成功したと評価できる。今後、この領域で育った次世代の研究者がさらに飛躍し教科書を書き替える・書き加える新発見を追求することを期待したい。

篠崎一雄（理化学研究所・環境資源科学研究センター・センター長）

各種の論文引用度調査において植物科学は日本の強い研究分野として国際的にも認められている。植物科学の中でも、シロイヌナズナを用いた発生、分化、形態形成の研究分野は国際的に顕著な成果をおさめている領域であり、本領域の前身である特定領域研究での大きな成果を受けて塚谷新学術領域でも順調に発展している。塚谷領域代表のリーダーシップで、植物の発生、生長の根幹をなす制御原理と重要な制御因子を明らかにすることに大きく貢献したと高く評価している。特に転写制御ネットワークの解明と低分子RNAやペプチドなどの移動性の制御因子の機能同定などで成果が上げられた。研究成果に関してトップジャーナルでの目に見える成果が上げられた。また、Plant and Cell Physiologyでの多くの成果の発信は、日本の植物科学の活動の発信に役立っている。

本領域では、代謝研究やメタボローム研究を大きく取り上げて発生生物学と連携することで形態形成に関して新規な展開が進められた。さらにシロイヌナズナやイネのモデル植物以外にゼニゴケを大きく取り上げて、進化的な面での植物の発生・分化に関わる遺伝子機能の研究が大きく発展した。特に河内教授のゼニゴケゲノム研究の成果、ゲノム機能解析のためのツール開発は当該分野の新たな発展を促し、比較進化による植物遺伝子研究の新規領域を切り開いた。

若手研究者の交流、研究班員間の交流と技術的な勉強会は当該分野の新たな発展に貢献したと評価している。とくに鶴岡でのメタボロームや数理生物学の勉強会、京都大学でのゼニゴケ勉強会などは新たな展開を引き起こした。成果の発表、広報活動に関しては塚谷代表の社会的な活動が目立っている。

全体として、塚谷領域代表の目指した「植物の発生ロジック」に関して転写制御に関する幅広い成果と新規調節因子の同定など、新たな展開が達成されたと高く評価したい。