

令和 3 年 5 月 26 日現在

機関番号：12601

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2016～2020

課題番号：16H06467

研究課題名(和文) 初期受粉過程における種間障壁の分子基盤解明

研究課題名(英文) Molecular dissection of interspecies incompatibility in the early reproductive process

研究代表者

高山 誠司(Takayama, Seiji)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・教授

研究者番号：70273836

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 95,400,000円

研究成果の概要(和文)：花粉の雌ずいへの接着、花粉管の発芽、伸長に至るまでの初期受粉過程に着目し、この過程で機能する種間生殖障壁の実体を明らかにすることを目指した。その結果、シロイヌナズナの雌ずいで機能するSPR11と名付けた新規種間不和合性因子を同定することに成功した。本因子はこれまで存在が予測されてこなかった異種花粉の能動的排除に関わる分子であり、新たな種間障壁の存在が初めて明らかにされた。また、順遺伝学的探索により、花粉側のリン脂質輸送体の変異により、花粉の発芽・伸長と雌ずい側の受入反応に異常が生じることが示された。同種花粉の選択的受入機構解明の新たな手掛かりとなることが期待される。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究で解明を目指した初期受粉過程における種間生殖障壁分子は、いずれも自家不和合性研究の過程で我々が独自に存在を予見してきたものである。従来植物で同定された種間不和合性関連分子は、GCS1, LURE1など受動的に種間不和合性に関わるもののみであり、今回発見したSPR11は能動的に種間不和合性に関わるという点で全く新しいタイプの種間不和合性因子である。新たな機構の存在とその解明への手掛かりを与える重要な基礎的知見となることが期待できる。さらに、本研究により得られる知見は、新種誕生に向けた種間障壁の人為的打破法の開発に直結するものであり、農業・育種面への波及効果も期待できる。

研究成果の概要(英文)：Focusing on the early reproductive process, starting from pollen adhesion, pollen germination, and resulting in pollen-tube growth, we tried to find out the key molecules involved in interspecies incompatibility. As a result, we succeeded in identifying a novel barrier molecule named SPR11, functioning in the stigma of *Arabidopsis thaliana*. SPR11 is an unrecognized molecule that actively rejects pollen grains from foreign species, providing another path to our understanding of interspecies barrier. From another genetic screening, we found that pollen grains with defects in a phospholipid transporter failed to efficiently germinate and failed to induce compatible reactions in stigma. This finding gives us a new clue to elucidate the mechanism of cooperative reproductive process after compatible pollination.

研究分野：生物有機化学

キーワード：植物 シグナル伝達 生理学 生殖 受精 種間不和合性

### 1. 研究開始当初の背景

受粉から受精に至るまでの有性生殖過程において、植物は適切な交配相手を選択するための様々な障壁を発達させている。その中でも、花粉の雌ずいへの接着、花粉管の発芽、伸長に至るまでの初期受粉過程は生殖障壁の場として特に重要である。昆虫等により運ばれてくる多くの異種の花粉(種間不和合性)や、同種であっても自己の花粉(自家不和合性)は、この段階で認識され、排除される(図1)。我々は、アブラナ科及びナス科・バラ科植物の自家不和合性の機構解明を進める中で、これら植物が種間不和合性に関する多様な「鍵と鍵穴」を進化させてきたことを示す証拠を複数得てきた。

アブラナ科植物では、自家不和合性は、雌ずい先端の乳頭細胞で発現する受容体キナーゼ SRK と花粉表面に存在する SP11 リガンドとの自己特異的な相互作用を介して誘起される。この自家不和合性反応は、同種・非自己の和合性花粉の受入に関わる反応を何らかの形で阻害しているものと予測されたが、この同種花粉受入に関わる分子や反応は多くが未解明であり、自家不和合性反応との関係も不明であった。また、自家不和合性を欠失した自殖性植物の雌ずいは、種間不和合性も欠失し、異種花粉を受入れる傾向にあることが古くから指摘されていたが、その機構についても全く不明であった。

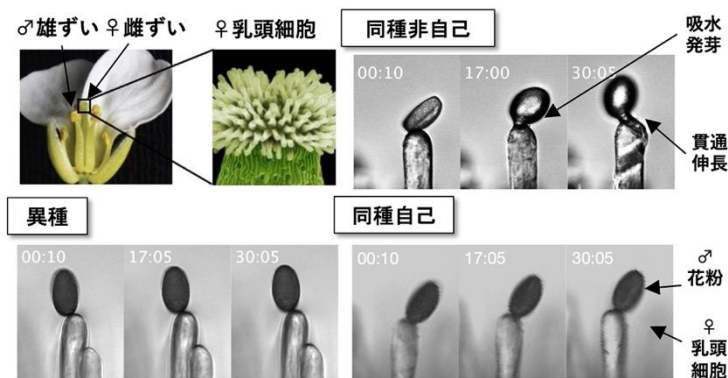


図1. アブラナ科植物の初期受粉過程における生殖障壁

ナス科・バラ科植物では、自家不和合性は、雌ずい中の RNA 分解酵素 S-RNase と、花粉中の F-box タンパク質群 SLFs の非自己特異的相互作用を介して誘起される。雌ずい S-RNase は、伸長してきた花粉に取り込まれ、花粉 RNA を分解する細胞毒として機能するか、花粉で多数発現する SLFs は非自己 S-RNase を分解・解毒することで非自己特異的受精(他殖)を促進しているものと推察された(協調的非自己認識モデル、分解モデル)。しかし、当該モデルには実験的証明を欠く部分があり、関与する未同定因子の存在も予見された。また、最近これら自家不和合性因子類が、近縁種間の一側性の不和合性にも関与することが示唆されてきたが、詳細な分子機構は不明であった。

### 2. 研究の目的

本研究では、先行する自家不和合性研究で得られてきた知見を手掛かりに、解明が遅れている種間障壁の実体を分子レベルで解明することを目的とした。具体的には、以下の3項目の解明を目指した。

#### (1) アブラナ科植物の花粉-乳頭細胞間で機能する種間障壁の実体解明

同種・非自己の花粉が雌ずい先端の乳頭細胞に受粉すると、乳頭細胞は花粉の発芽に必要な  $Ca^{2+}$ 、水などの物質の供給を活性化させるが、異種の花粉にはその様な作用は認められない。本研究では、同種花粉の受入に関わる因子・機構の解明を目指す。

#### (2) 初期受粉過程で機能する種間障壁の全ゲノム関連解析による網羅的解明

自家不和合性を欠失し自殖性を獲得したアブラナ科植物が、種間不和合性も欠失する傾向にあることに着目し、種間不和合性に関与する分子を網羅的に同定することを目指す。

#### (3) 一側性の種間障壁の実体解明

ナス科・バラ科植物などの植物で認められる一側性の不和合性に着目し、その仕組みを分子レベルで解明する。

### 3. 研究の方法

#### (1) アブラナ科植物の花粉-乳頭細胞間で機能する種間障壁の実体解明

これまで、同種花粉が乳頭細胞内に誘起する和合性反応を簡易かつ迅速に検出する系が存在しなかった。そこで、同種非自己の和合性花粉を受粉した際に速やかに発現誘導される乳頭細胞内遺伝子を網羅的に解析し、その遺伝子の発現誘導をモニターする新たなアッセイ系を確立することから研究を開始した。同種花粉受入に関わる因子の探索は、本アッセイ系でレポーターの発現誘導に異常を示す変異株をスクリーニングする順遺伝学的手法により行った。

#### (2) 初期受粉過程で機能する種間障壁の全ゲノム関連解析による網羅的解明

数10万年前に自家不和合性 S 遺伝子座の欠失により自殖化したことが示唆されているシロイヌナズナを利用した。実際にシロイヌナズナの種間不和合性の度合いを異種交配により確認し

たところ野生系統毎に多様性を示したことから、本植物の全ゲノム配列情報を利用したゲノムワイド関連解析を利用して関連遺伝子を探索した。

### (3) 一側性の種間障壁の実体解明

ナス科・バラ科植物の協調的非自己認識モデルの検証と、一側性の不和合性に関わる分子の探索には、花粉側因子との相互作用に着目した生化学的手法を利用した。また、本研究期間中に新たに見出されてきたアブラナ科植物の一側性の種内不和合性にも着目し、関与する因子の「鍵と鍵穴」の関係を、構造モデリングによりタンパク質構造化学的に解明することを試みた。

## 4. 研究成果

### (1) アブラナ科植物の花粉-乳頭細胞間で機能する種間障壁の実体解明

同種非自己の和合性花粉を受粉すると、乳頭細胞内に花粉への物資の供給など様々な和合性反応が誘導される。この和合性反応誘導の有無が有性生殖における最初の種間障壁として機能している可能性を推察し、同種花粉が持つ和合性反応誘導因子の実体解明を計画した。

まず、マイクロダイセクション-マイクロアレイ法により同種花粉受粉後に早期に発現誘導される乳頭細胞内遺伝子を網羅的に同定した。これら遺伝子のプロモーター領域にルシフェラーゼ遺伝子を連結したコンストラクトをシロイヌナズナに導入し、和合性花粉受粉時に乳頭細胞が発光するレポーター系統を複数作出した。また、得られたレポーター系統の柱頭を96穴プレート上に並べ、導入したレポーター遺伝子の発現を発光プレートリーダーにより高感度かつ簡易に計測するバイオアッセイ系を確立した。さらに、得られたレポーター系統の中から、和合性反応を誘導できない花粉表層物質欠損体などの変異体花粉には応答せず、和合性花粉受粉時に最も強力な発光を示すレポーター系統を選択し、以降の和合性反応誘導能を欠く変異株花粉の遺伝学的探索に利用することにした(図2)。

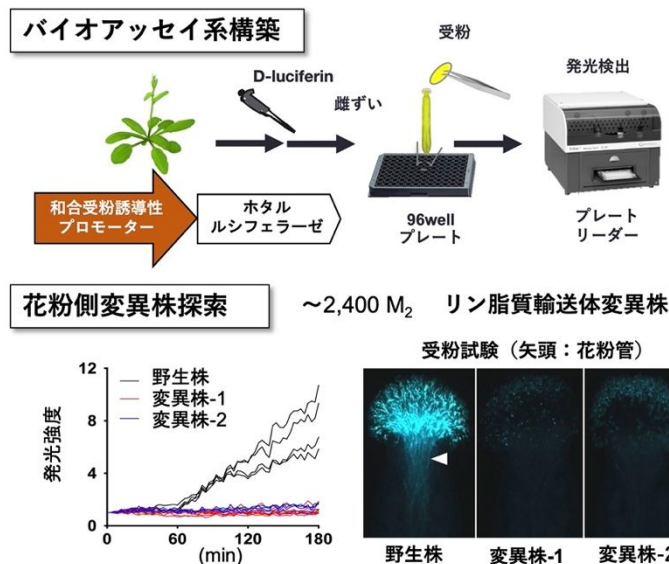


図2. 和合性(同種・非自己)受粉反応変異株の探索

変異原処理して得たシロイヌナズナの  $M_2$  後代 2,400 個体の花粉を本系によりスクリーニングした結果、レポーター遺伝子の発現誘導能が有意に低下した変異株候補を 15 株同定した。次いで、これら候補について野生株と戻し交雑を行って得た  $F_2$  後代の花粉について再解析し、有力候補 7 株を絞り込んだ。さらにこれら 7 株の後代について、バルク化後、次世代シーケンサーに供し、原因遺伝子の特定を行った。

その結果、7 株中 4 株は、いずれも同一遺伝子の変異バリエーション(2 ナンセンス変異、2 スプライシング部位変異)であり、レポーター遺伝子の発現誘導能を欠失すると共に、花粉発芽能に異常があることが判明した。本遺伝子は、酵母の *Vacuolar Protein Sorting-associated protein 13* と相同性を示し、カルシウム結合ドメインを有することが示された。本ドメイン部分のみを取り除いたゲノム編集株を作出したところ、ナンセンス変異と同様な表現型を示し、本ドメインの重要性が示唆された。

今後、本遺伝子の和合性反応への関与の仕組みを解明することで、花粉-乳頭細胞間で機能する種間障壁の実体が明らかになってくるものと期待される。

### (2) 初期受粉過程で機能する種間障壁の全ゲノム関連解析による網羅的解明

古くから自殖性のアブラナ科植物の雌ずいは、異種花粉に対する種間障壁も失う傾向があることが示されてきたが、その理由は全く解明されてこなかった。シロイヌナズナは *S* 遺伝子座の変異により自殖性を獲得してきたことが示されているが、実際に複数のシロイヌナズナの野生株の雌ずいに異種アブラナ科植物 *Malcolmia littorea* (サンドストック) の花粉を受粉してみると、この異種花粉に対する排除に関して多様性を示すことが明らかとなった。そこで、最終的に 338 種類の野生系統の全ゲノム情報を利用し、各々の雌ずいに対するサンドストックの花粉の侵入程度を指標としたゲノムワイド関連解析(GWAS)を実施した結果、第4染色体上に有意な相関シグナルを検出した。さらに、当該ゲノム領域に座乗する遺伝子群に着目し、発現部位解析

やアレル解析などを通じて相関候補遺伝子の絞り込みを行い、4回膜貫通ドメインを持つタンパク質をコードする遺伝子を有力候補として抽出した。さらに、当該遺伝子のタグラインを取り寄せて表現型を確認したところ、野生型の Col-0 では排除されるサンドストックの花粉が、タグラインでは雌ずい内部まで侵入することが明らかとなった。この原因遺伝子は雌ずいの先端で花粉を受け取る部分である柱頭 (Stigma) で「種」の壁として機能すると考えられ、この機能は他者からの侵害を受けない権利 (プライバシー) に通じることから、この原因遺伝子を *Stigmatic Privacy 1* (*SPR11*) と命名した (図 3)。

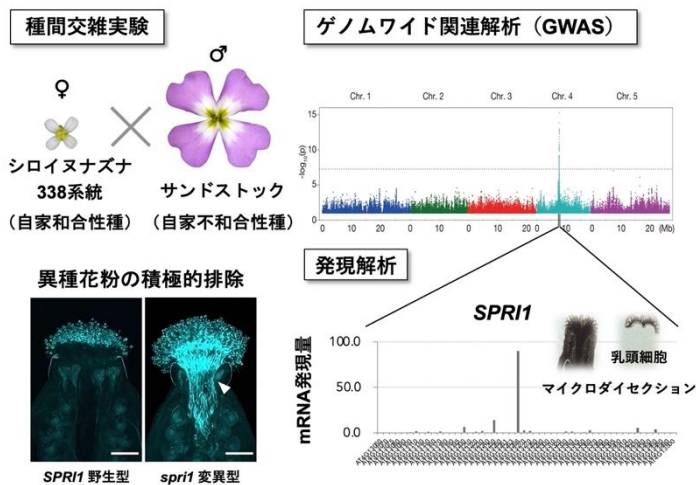


図 3. 新規種間不和合性因子 SPR11 の発見

GWAS に利用した野生系統の DNA 配列解析より、*SPR11* に複数の nonsense 変異が見出され、シロイヌナズナの自殖進化の過程で *SPR11* は少なくとも 6 回独立に機能を欠失していることが示された。さらに、*SPR11* は、サンドストックのみならず、比較的遠縁のアブラナ科植物の異種花粉排除に広く関与することが判明すると同時に、同種のシロイヌナズナ花粉や *Arabidopsis lyrata* などごく近縁種の花粉は排除しないことが示された。また、自家不和合性に関わる *SRK* と *SP11* 遺伝子の導入により自家不和合性を獲得したシロイヌナズナの *SPR11* 機能をゲノム編集により破壊すると、種間不和合性のみ打破され、自家不和合性は保持されることが示され、*SRK* を介した自家不和合性情報伝達経路と *SPR11* を介した種間不和合性情報伝達経路は完全に独立していることが示された。さらに、形質転換実験によりシロイヌナズナ *A. thaliana* 由来の *AtSPR11* は異種サンドストック *M. littorea* の花粉に加え、より近縁のルベラナズナ *Capsella rubella* の花粉も排除するが、ルベラナズナ由来の *CrSPR11* はサンドストックの花粉のみを排除し、同種のルベラナズナの花粉は排除しないように進化していることが示された。この結果は、*SPR11* 自身がそのアミノ酸配列の違いを利用して同種・異種花粉の識別に機能している可能性を示唆した。さらに、異種の花粉に加え同種の花粉を同時に同じ乳頭細胞に受粉させると、異種花粉の発芽・伸長が促進される「メンター効果」が確認され、同種花粉には *SPR11* の活性化を抑制する花粉因子 Anti-*SPR11* が存在する可能性が示唆された。

*SPR11* の機能を欠損すると、その雌ずいに異種の花粉が先に受粉してしまうと同種花粉との受精効率が低下することが実験的に確認された。花粉の運搬を昆虫などの媒介者に依存する固着性の植物にとって、*SPR11* は異種の花粉が混在する野外環境下での種間のせめぎ合いにおいて重要な役割を果たしていることが示唆された。

精細胞と卵細胞の受精に関わる因子として哺乳類では ZP2、CD9、JUNO-IZUMO1、植物では GCS1、LURE1-PRK6 などが知られている。同種間ではこれらの雌雄タンパク質の相性が適合していることで受精が成功し、異種間では相性が悪いため受動的に種間交雑が回避される。一方、*SPR11* は異種の能動的・積極的排除に関わる分子として初めて見出された因子であり、新たな種間不和合性機構の存在を示す分子として世界的注目を集めている (*Nat. Plants* 2019)。

今後、*SPR11* 下流の情報伝達経路や花粉側因子 Anti-*SPR11* の同定などを通じ、新たな種間不和合性機構の全貌が明らかにされることが期待される。

### (3) 一側性の不和合性の実体解明

古くから自家和合性 (SC) 植物の雌ずいは自家不和合性 (SI) 植物の花粉を受入れるが、逆の SI 植物の雌ずいは SC 植物の花粉を受入れないという一側性の不和合性 (SC × SI ルール) という現象が知られ、自家不和合性と種間不和合性の関連性を示唆するものとして注目を集めてきた。実際、ナス科およびバラ科植物の自家不和合性が、雌ずい因子 S-RNase に対する一群の花粉因子 SLFs の協調的非自己認識システムにより制御されていることが示されると、これらの植物種間における一側性の不和合性も、これら因子間あるいはこれら因子と共に機能する因子間の不一致として説明できる可能性が示されてきた。

そこで本研究では、これら植物の種間障壁を人為的に制御することを目的として、まずこれら因子と共に機能する分子の全容を解明することを目標とした。実際に、ナス科植物 *Petunia hybrida* の花粉から SLFs と複合体を形成する SCF 複合体の構成因子を免疫沈降法により回収し、生化学的に解析することにより花粉特異的な Skp1 (SSK1) および CUL1 (Cul1-P) が機能していることが明らかとなった。

ナス科・バラ科植物における雌ずい S-RNase は自己花粉の排除に加え、異種花粉の排除にも参与している可能性が示唆されている。しかし、S-RNase が自己および異種花粉の排除に至るまでの分子機構については未だ不明確である。そこで、同種の自己および非自己の花粉を受粉させた

ペチュニアの雌ずいを比較解析したところ、(i) 受粉 6 時間後の段階で自己花粉管の先端部位における S-RNase 量が非自己花粉に比較して上昇していること、(ii) 受粉 3 時間後の段階で自己花粉管由来 mRNA 量が、非自己花粉と比較して減少していることが示された。これらは、我々が提唱する協調的非自己認識モデル（分解モデル）を支持する結果となった。

ナス科における自己および異種花粉排除には、modifier と呼ばれる非 S 遺伝子の関与が示唆されている。我々は、ナス科植物ペチュニアにおいて正常な S-RNase が発現するにも関わらず、花粉排除が起こらない変異系統を新たに発見した。今後原因遺伝子の究明とその遺伝子産物の modifier としての機能を追求していくことで、不和合反応の詳細が明らかにされることが期待される。

さて、本学術領域内における共同研究成果の一つとして、渡辺班と協力してアブラナ科植物 *Brassica rapa* のトルコ系統と日本系統間に認められる一側性の種内不和合性について解析した。その結果、自家不和合性 S 遺伝子の重複により生じたと予測される SP11 様タンパク質 PUI1 と SRK 様タンパク質 SUI1 の相互作用が本不和合反応を引き起こしていることが明らかとなった。

さらに、PUI1/SUI1 を介した一側性の不和合性における両因子間の「鍵と鍵穴」の関係をタンパク質構造レベルで明らかにすることを目指した。我々は自家不和合性に関わる  $S_8$  ハプロタイプの SP11/SRK 共結晶の X 線結晶解析と、 $S_8$  を含む 7 つの S ハプロタイプの SP11/SRK の総当たり相互作用解析を動力的 MD シミュレーションにより行い、自己（同一 S ハプロタイプ）の組み合わせで最も安定化な  $2 \times 2$  構造を取ることを明らかにしてきた。一側性の不和合性に関わる PUI1/SUI1 の配列は、この 7 つの S ハプロタイプ由来の SP11/SRK 配列とは離れていたため、PUI1/SUI1 と相同性の高い class-II にカテゴリーされる 4 ハプロタイプ ( $S_{29}$ ,  $S_{40}$ ,  $S_{44}$ ,  $S_{60}$ ) についても同様に解析し、すべて自己の組み合わせで最も安定な結合自由エネルギーを示すことを明らかにした。今後本シミュレーションを PUI1/SUI1 に適用し解析することで、本一側性不和合性成立の経緯を明らかにしていく予定である。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計19件（うち査読付論文 19件／うち国際共著 1件／うちオープンアクセス 7件）

1. 著者名 Fujii Sota, Tsuchimatsu Takashi, Kimura Yuka, Ishida Shota, Tangpranomkorn Surachat, Shimosato-Asano Hiroko, Iwano Megumi, Furukawa Shoko, Itoyama Wakana, Wada Yuko, Shimizu Kentaro K., Takayama Seiji	4. 巻 5
2. 論文標題 A stigmatic gene confers interspecies incompatibility in the Brassicaceae	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 731 ~ 741
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-019-0444-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Fujii Sota, Takayama Seiji	4. 巻 6
2. 論文標題 Expanding the RNase world	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 53 ~ 54
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-0596-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 藤井壮太、高山誠司	4. 巻 20
2. 論文標題 植物が異種の花粉を排除する仕組みを発見	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 14 ~ 17
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 藤井壮太、高山誠司	4. 巻 7
2. 論文標題 被子植物における自他の花粉の識別システムおよびその進化の動態	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 ライフサイエンス領域融合レビュー	6. 最初と最後の頁 e006
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7875/leading.author.7.e006	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Takada Yoshinobu, Murase Kohji, Shimosato-Asano Hiroko, Sato Takahiro, Nakanishi Honoka, Suwabe Keita, Shimizu Kentaro K., Lim Yong Pyo, Takayama Seiji, Suzuki Go, Watanabe Masao	4. 巻 3
2. 論文標題 Duplicated pollen?pistil recognition loci control intraspecific unilateral incompatibility in Brassica rapa	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 17096 ~ 17096
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/nplants.2017.96	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kubo K, Tsukahara M, Fujii S, Murase K, Wada Y, Entani T, Iwano M, Takayama S	4. 巻 57
2. 論文標題 Cullin1-P is an essential component of non-self recognition system in self-sncompatibility in Petunia	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 2403-2416
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcw152	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Fujii S, Kubo K, Takayama S	4. 巻 2
2. 論文標題 Non-self- and self-recognition models in plant self-incompatibility	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 16130
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/nplants.2016.130	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Murase K, Hirano Y, Takayama S, Hakoshima T	4. 巻 131
2. 論文標題 Efficient expression of SRK intracellular domain by a modeling-based protein engineering	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Protein Expr. Purif.	6. 最初と最後の頁 70-75
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pep.2015.09.020	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計26件（うち招待講演 7件 / うち国際学会 9件）

1. 発表者名 Sota Fujii
2. 発表標題 A molecular mechanism that rejects pollen from foreign species
3. 学会等名 International Symposium on the Future Direction of Plant Science by Young Researchers (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takada, T., Murase, K., Shimosato-Asano, H., Sato, T., Nakanishi, H., Mihara, A., He, Y., Suwabe, K., Shimizu, K.K., Lim, Y.P., Takayama, S., Suzuki, G., Watanabe, M.
2. 発表標題 Inter-ecotype pollen-stigma incompatibility is determined by duplicated self-recognition genes in Brassica rapa
3. 学会等名 The 25th International Congress on Sexual Plant Reproduction (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tangpranomkorn, S., Fujii, S., Igarashi, M., Takayama, S.
2. 発表標題 Exploration of pollen compatibility factor using forward genetic approach
3. 学会等名 The 25th International Congress on Sexual Plant Reproduction (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kubo, K.
2. 発表標題 Non-self-recognition system in S-RNase-based self-incompatibility in Petunia: Molecular mechanism to avoid inbreeding
3. 学会等名 15th International Symposium of Japan Solanaceae Consortium (国際学会)
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 Tangpranomkorn, S., Fujii, S., Igarashi, M., Iwano, M., Takayama, S.
2. 発表標題 Identification of pollen compatibility factor required for successful pollination
3. 学会等名 International Symposium on Imaging Frontier 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Masaka, C., Murase, K., Mori, T., Xiao, L., Hirano, Y., Shimosato-Asano, H., Takada, Y., Watanabe, M., Isogai, A., Hakoshima, T., Takayama, S.
2. 発表標題 Structural basis of the self-recognition in Brassica self-incompatibility
3. 学会等名 Taiwan Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Fujii S, Igarashi M, Tangpranomkorn S, Aoki M, Iwano M, Takayama S
2. 発表標題 Molecular biological studies on self/non-self discrimination signals in Brassicaceae
3. 学会等名 The Cold Spring Harbor Asia conference on Latest Advances in Plant Development & Environmental Response (国際学会)
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

東京大学大学院農学生命科学研究科応用生命化学専攻生物有機化学研究室  
<http://park.itc.u-tokyo.ac.jp/seiyu/>  
 新種誕生の原理－平成28年度文部科学省科学研究費補助金新学術領域研究  
<http://www.ige.tohoku.ac.jp/prg/plant/>

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携研究者	藤井 壮太  (Fujii Sota)  (90716713)	東京大学・大学院農学生命科学研究科・応用生命化学専攻・准教授   (12601)	
連携研究者	村瀬 浩司  (Murase Kohji)  (50467693)	東京大学・大学院農学生命科学研究科・応用生命化学専攻・特任准教授   (12601)	
連携研究者	久保 健一  (Kubo Ken-Ichi)  (60403359)	東京大学・大学院農学生命科学研究科・応用生命化学専攻・特任助教   (12601)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関