

領域略称名:植物新種誕生原理  
領域番号:3806

令和3年度科学研究費助成事業  
「新学術領域研究(研究領域提案型)」  
に係る研究成果報告書(研究領域)兼  
事後評価報告書

「植物新種誕生の原理  
-生殖過程の鍵と鍵穴の分子実態解明を通じて-」

領域設定期間

平成28年度～令和2年度

令和3年6月

領域代表者 名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・教授

東山 哲也

# 目 次

## **研究組織**

1 総括班・総括班以外の計画研究	2
2 公募研究	3

## **研究領域全体に係る事項**

3 交付決定額	7
4 研究領域の目的及び概要	8
5 審査結果の所見及び中間評価結果の所見で指摘を受けた事項への対応状況	10
6 研究目的の達成度及び主な成果	12
7 研究発表の状況	17
8 研究組織の連携体制	22
9 研究費の使用状況	23
10 当該学問分野及び関連学問分野への貢献の状況	25
11 若手研究者の育成に関する取組実績	26
12 総括班評価者による評価	27

**研究組織**

(令和3年3月末現在。ただし完了した研究課題は完了時現在、補助事業廃止の研究課題は廃止時現在。)

**1 総括班・総括班以外の計画研究**

研究項目[1]	課題番号 研究課題名	研究期間	研究代表者 氏名	所属研究機関・部局・職	人数 [2]
X00 総	16H06464 植物新種誕生の原理 -生殖過程の 鍵と鍵穴の分子実態解明を通じて-	平成28年度 ～ 令和2年度	東山 哲也	名古屋大学・トランスフォーマ ティブ生命分子研究所・教授	7
Y00 国	16K21727 植物新種誕生の原理 -国際的研究 中心形成に向けた国際活動支援セ ンター-	平成28年度 ～ 令和2年度	東山 哲也	名古屋大学・トランスフォーマ ティブ生命分子研究所・教授	5
A01 計	16H06465 受精における種間障壁のメカニズム 解明とその打破	平成28年度 ～ 令和2年度	東山 哲也	名古屋大学・トランスフォーマ ティブ生命分子研究所・教授	4
A01 計	16H06466 花成ホルモン・フロリゲンを起点とす る花形成の「鍵と鍵穴」相互作用の 解明	平成28年度 ～ 令和2年度	辻 寛之	横浜市立大学・木原生物学 研究所・准教授	2
A01 計	16H06467 初期受粉過程における種間障壁の 分子基盤解明	平成28年度 ～ 令和2年度	高山 誠司	東京大学大学院・農学生命 科学研究科・教授	1
A01 計	16H06468 生殖をモデルとした植物ホルモン機 能拡張	平成28年度 ～ 令和2年度	上口 美弥子	名古屋大学・生物機能開発 利用研究センター・教授	3
A01 計	16H06469 ハイブリッド新種ゲノムが有するオミ クス適応能の包括的な解析	平成28年度 ～ 令和2年度	瀬々 潤	産業技術総合研究所・人工 知能研究センター・研究チー ム長	3
A01 計	16H06470 複二倍体種形成時の受粉・ゲノム安 定性に機能する「鍵と鍵穴」因子の 解析	平成28年度 ～ 令和2年度	渡辺 正夫	東北大学大学院・生命科学 研究科・教授	3
A01 計	16H06471 胚乳における種の障壁:エピゲノム 制御の鍵分子機構	平成28年度 ～ 令和2年度	木下 哲	横浜市立大学・木原生物学 研究所・教授	2
総括班・総括班以外の計画研究 計 9 件 (廃止を含む)					

[1] 総:総括班、国:国際活動支援班、計:総括班以外の計画研究、公:公募研究

[2] 研究代表者及び研究分担者の人数(辞退又は削除した者を除く。)

## 2 公募研究

研究項目 [1]	課題番号 研究課題名	研究期間	研究代表者 氏名	所属研究機関・部局・職	人数 [2]
A01 公	17H05831 受精前後の胚乳発生を制御する新しい鍵転写因子とエピゲノム制御の包括的理解	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	池田 美穂	埼玉大学大学院・理工学研究科・准教授	1
A01 公	17H05832 重複受精を制御する雌雄配偶子相互作用原理の追究; 精細胞因子 LGM1 の解析	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	井川 智子	千葉大学・園芸学研究科・助教	1
A01 公	17H05833 祖先的シロイヌナズナ系統から探る自殖と新種誕生の原理	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	土松 隆志	千葉大学大学院・理学研究院・准教授	1
A01 公	17H05834 異質倍数体ゲノム安定化のバイオインフォマティクス	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	岩崎 渉	東京大学大学院・理学系研究科・准教授	1
A01 公	17H05835 生殖過程の転写制御を担う鍵ホルダー分子 DELLA と転写因子の複合体構造基盤解析	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	宮川 拓也	東京大学大学院・農学生命科学研究科・特任准教授	1
A01 公	17H05836 フロリゲン複合体の立体構造解析と低分子化合物による花成制御	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	児嶋 長次郎	横浜国立大学・工学研究院・教授	1
A01 公	17H05837 鍵と鍵穴に着目した有性生殖過程の核膜融合の分子機構と初期発生における意義の解明	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	西川 周一	新潟大学・自然科学系・教授	1
A01 公	17H05838 (廃止) 2 つの鍵穴をもつ転写因子が父鍵と母鍵と結合することで胚の体軸が形成される	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	植田 美那子	名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・講師	1
A01 公	17H05839 受精時の花粉管ライブイメージングを実現する有機蛍光プローブ群の創製	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	多喜 正泰	名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・准教授	1
A01 公	17H05840 葉緑体遺伝を御する	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	西村 芳樹	京都大学・大学院理学研究科・助教	1
A01 公	17H05841 (廃止) 陸上植物における生殖細胞分化の鍵メカニズムの解明	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	山岡 尚平	京都大学・大学院生命科学研究所・助教	1

A01 公	17H05842 (廃止) 合成 8 倍体コムギ成立に関わる交 雑種子形成の成否決定機構の解明	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	宅見 薫雄	神戸大学・大学院農学研究 科・教授	1
A01 公	17H05843 花幹細胞の時空間性を司る複合鍵 の解析	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	伊藤 寿朗	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	1
A01 公	17H05845 受精卵発生における父性鍵因子の 同定と異質倍数性受精卵の発生機 構	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	岡本 龍史	首都大学東京・理工学研究 科・教授	1
A01 公	17H05846 (廃止) 卵細胞被覆構造体の解析を起点と する配偶子融合のメス側因子の探 索	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	丸山 大輔	横浜市立大学・木原生物学 研究所・助教	1
A01 公	17H05848 植物オミックス・知識情報の統合解 析による新種誕生の機構解明とデ ータベース構築	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	矢野 健太郎	明治大学・農学部・教授	1
A01 公	17H05849 イネ属種間雑種の減数分裂に起因 する生殖隔離機構の研究	平成 29 年度 ～ 平成 30 年度	野々村 賢一	国立遺伝学研究所・准教授	1
A01 公	19H04850 胚養育能をもつ受精非依存的胚乳 の発生機構	令和元年度 ～ 令和 2 年度	池田 美穂 (樋口美穂)	埼玉大学・大学院理工学研 究科・准教授	1
A01 公	19H04851 アフリカ産シロイヌナズナから探る自 殖と新種誕生の原理	令和元年度 ～ 令和 2 年度	土松 隆志	東京大学・大学院理学系研 究科・准教授	1
A01 公	19H04852 重複受精を制御する因子間相互作 用の解明	令和元年度 ～ 令和 2 年度	井川 智子	千葉大学・園芸学研究科・准 教授	1
A01 公	19H04853 異質倍数体ゲノム三次元構造のバ イオインフォマティクス	令和元年度 ～ 令和 2 年度	岩崎 渉	東京大学・大学院理学系研 究科・准教授	1
A01 公	19H04855 花成誘導の光周期依存経路におけ る制御タンパク質複合体の構造基盤 解明	令和元年度 ～ 令和 2 年度	宮川 拓也	東京大学・大学院農学生命 科学研究科・特任准教授	1
A01 公	19H04856 花成ホルモン複合体の立体構造に 基づく低分子化合物のデザインと花 成制御	令和元年度 ～ 令和 2 年度	児嶋 長次郎	横浜国立大学・工学研究院・ 教授	1

A01 公	19H04857 陸上植物有性生殖における核膜融合の鍵メカニズム	令和元年度 ～ 令和2年度	西川 周一	新潟大学・自然科学系・教授	1
A01 公	19H04858 花粉管動態を可視化する耐光性近赤外蛍光分子ツールの創製	令和元年度 ～ 令和2年度	多喜 正泰	名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・特任准教授	1
A01 公	19H04859 (廃止) 2つの鍵穴をもつ転写因子が父鍵と母鍵と結合することで胚の体軸が形成される	令和元年度 ～ 令和2年度	植田 美那子	名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・特任講師	1
A01 公	19H04860 (廃止) 陸上植物の雌雄生殖細胞分化を担う鍵メカニズムの解析	令和元年度 ～ 令和2年度	山岡 尚平	京都大学・大学院生命科学研究所・准教授	1
A01 公	19H04861 葉緑体母性遺伝を御する	令和元年度 ～ 令和2年度	西村 芳樹	京都大学・大学院理学研究科・助教	1
A01 公	19H04862 植物における性表現の揺らぎを成立させる進化機構	令和元年度 ～ 令和2年度	赤木 剛士	岡山大学・環境生命科学研究科・准教授	1
A01 公	19H04863 (廃止) コムギ交雑種子形成不全へのエピジェネティック修飾の影響	令和元年度 ～ 令和2年度	宅見 薫雄	神戸大学・大学院農学研究科・教授	1
A01 公	19H04864 ゲノム倍加植物誕生の鍵として働く紡錘体形成チェックポイントの解析	令和元年度 ～ 令和2年度	小牧 伸一郎	奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・助教	1
A01 公	19H04865 蜜腺の形成と消失機構	令和元年度 ～ 令和2年度	伊藤 寿朗	奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス領域・教授	1
A01 公	19H04866 野外環境における日長認識機構の分子実体の解明	令和元年度 ～ 令和2年度	波間 茜 (久保田茜)	奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・助教	1
A01 公	19H04868 父性転写因子による受精卵の発生誘導および異質倍数性受精卵の発生機構	令和元年度 ～ 令和2年度	岡本 龍史	東京都立大学・理学研究科・教授	1
A01 公	19H04869 (廃止) シロイヌナズナの受精領域における配偶子間相互作用の研究	令和元年度 ～ 令和2年度	丸山 大輔	横浜市立大学・木原生物学研究所・助教	1
A01 公	19H04870 植物オミックス・知識情報の統合解析による新種誕生の機構解明とデータベース構築	令和元年度 ～ 令和2年度	矢野 健太郎	明治大学・農学部・教授	1

A01 公	19H04871 減数分裂におけるイネ異種ゲノム間の染色体認識機構の研究	令和元年度 ～ 令和2年度	野々村 賢一	国立遺伝学研究所・准教授	1
A01 公	19H04872 植物の雄性配偶体形成を制御する膜交通メカニズムの解析	令和元年度 ～ 令和2年度	海老根 一生	基礎生物学研究所・助教	1
A01 公	19H04873 種子成熟を司るエピゲノム制御における「鍵と鍵穴」の解明	令和元年度 ～ 令和2年度	川勝 泰二	農業・食品産業技術総合研究機構・上級研究員	1
公募研究 計 41 件 (廃止を含む)					

[1] 総:総括班、国:国際活動支援班、計:総括班以外の計画研究、公:公募研究

[2] 研究代表者及び研究分担者の人数(辞退又は削除した者を除く。)

## 研究領域全体に係る事項

### 3 交付決定額

年度	合計	直接経費	間接経費
平成 28 年度	316,680,000 円	243,600,000 円	73,080,000 円
平成 29 年度	315,900,000 円	243,000,000 円	72,900,000 円
平成 30 年度	312,910,000 円	240,700,000 円	72,210,000 円
令和元年度	318,630,000 円	245,100,000 円	73,530,000 円
令和 2 年度	311,090,000 円	239,300,000 円	71,790,000 円
合計	1,575,210,000 円	1,211,700,000 円	363,510,000 円

#### 4 研究領域の目的及び概要

研究領域全体を通じ、本研究領域の研究目的及び全体構想について、応募時の領域計画書を基に、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。なお、記述に当たっては、どのような点が「革新的・創造的な学術研究の発展が期待される研究領域」であるか、研究の学術的背景や領域設定期間終了後に期待される成果等を明確にすること。

##### 【背景】

本領域に参画する研究者らは、着花、受粉、受精、結実という一連の植物生殖過程で起きる現象に関与する遺伝子を世界に先駆けて単離・解析し、生殖における各過程の分子機構解明を進めてきた。この植物生殖過程の研究は、「他の植物種と交雑することなく自らのゲノムを維持するシステム」を構成する重要な因子の発見をもたらした。このシステムは植物が自立した独立の種として存続するために必須のシステムである。例えば、オオムギとコムギのようにゲノム構造や形態が類似している植物間でも、このシステムが作動するため、異種花粉が雌しべ先端に付着しても雑種形成やゲノムの子孫への継承は起こらない(図1)。しかし、このシステムを構成する重要な因子の生物学的機能を維持しつつ、その特異性を改変できれば、交雑不可能な植物との交雑が期待できる。

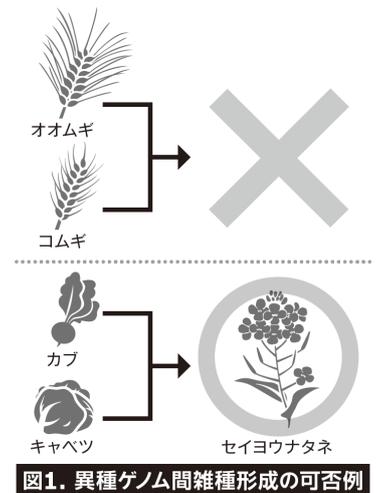


図1. 異種ゲノム間雑種形成の可否例

##### 【領域の目指す方向性】

自然発生的な植物進化や人類の作物品種改良は「他の植物種と交雑することなく自らのゲノムを維持するシステム」をかいくぐり、異種ゲノムの融合に成功した新植物種出現の歴史と言っても過言でない。この新植物種の中には、異なる植物由来の異種ゲノムを共存させ、保持しているコムギ、セイヨウナタネのような雑種有用植物も存在する(図1)。この事実は、このシステムのどこか一ヶ所、もしくはそれほど多くない関門をくぐり抜ければ、異種ゲノムを安定的に保持する新植物種の作出が可能であることを示している。本領域は、「異種植物種の交雑、およびその結果誕生した新植物の存続」を目指し、これを可能にする為の基盤研究を行う。

この目標を達成するためには「他の植物種と交雑することなく自らのゲノムを維持するシステム」の完全理解が不可欠である。これまでの申請者らによる研究成果から、このシステムは自己と他種を区別する因子の厳密な認識機構により成り立つことが明らかにされつつあり、本申請ではこれらの因子間の相互作用を「鍵と鍵穴」と定義づけた(図2)。具体的には(1)リガンド・レセプターだけでなく、(2)複数の転写因子からなる転写複合体と標的遺伝子、(3)低分子 RNA 群と標的ゲノムなどの物質間相互作用する分子種を含む(図2)。リガンド・レセプターの場合、「鍵と鍵穴」が合致しない時、リガンド(鍵)がもたらす情報はレセプター下流に伝達されない(図2a)。転写制御の場合、転写複合体を構成するタンパク質の組合せが「鍵」形状の変化をもたらし、「鍵穴」となる標的遺伝子が質的・量的に変化する(図2b)。低分子 RNA 群が「鍵」の場合、その標的配列(鍵穴)が細胞、組織、ゲノム種(異種ゲノム)により変化し、全ゲノム的な結合パターンに影響をもたらすことにより、表現型に影響を与える(図2c)。これらの制御系は、いずれも「鍵と鍵穴」の厳密な対応関係により成立している。

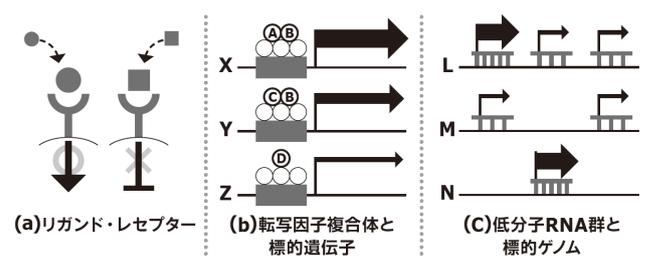


図2. 本領域で定義した「鍵と鍵穴」の例

本研究領域では、この「鍵と鍵穴」の相互作用に関し、後述のブレークスルーテクノロジー(ライブセルイメージング、有機合成化学、構造生物学)を積極的に利用し、分子構造レベルにまで理解を深化させる。例えばタンパク質や核酸の中の特定なアミノ酸やヌクレオチドの特定など、自己と他者を区別するメカニズムを分子構造レベルの精密さで特定する。この精密な理解に基づき、アミノ酸やヌクレオチドなどの改変をピンポイントで行って「鍵と鍵穴」の特異性を改変することができれば、異種ゲノム合一植物の創出が期待できる。本領域では、この研究目的へと方向性を定め、関連分野で世界をリードしている7つの研究班を選抜し、植物の生殖を制御する「鍵と鍵穴」の分子実態を構造レベルで解明する。

#### 【対象とする学問分野】

本領域では、これまで植物生殖科学分野において世界をリードしてきた分子生理学、分子遺伝学、生物有機化学、遺伝育種学、生化学に加え、ブレークスルーテクノロジーとなるライブセルイメージング技術、有機合成化学、構造生物学を積極的に取り入れる。さらにこれらを支える基盤として、情報科学による解析を強力に推進する。この領域融合研究により、植物生殖形質における「他の植物種と交雑することなく、自らのゲノムを維持するシステム」を担っている「鍵と鍵穴」に関して、分子構造のレベルにまで深化した理解を進めることができる。その結果植物生殖科学という基礎研究分野を飛躍的に発展させる研究領域創成を目指す。

#### 【本領域の重要性・発展性】

本領域の背景には我が国の多くの研究者により先鞭を付けられてきた植物生殖研究、ゲノム研究の歴史的優位性があり、諸外国をリードしてきた。本領域ではさらにブレークスルーテクノロジー(ライブセルイメージング、有機合成化学、構造生物学)との異分野融合研究を通じて、植物の生殖過程を制御する「鍵と鍵穴」を分子構造レベルで解明し、国際的優位性をさらに高めることを目指している。また、植物進化・作物品種改良は、植物の生殖が持つ「他の植物種と交雑することなく、自らのゲノムを維持するシステム」をかいくぐり、異種ゲノムとの融合に成功した新植物出現という歴史である。そのため、植物の生殖が持つこの制御機構の理解とそれを司る分子の人為的改変を可能にし、変動する地球環境に適応した植物・作物を自由に作出することで食糧増産を始めとする産業面への寄与も期待できる。

#### 【研究期間終了後に期待される成果等】

植物生殖科学研究の主力が遺伝学、生化学であったが、本領域では、領域代表者・東山が特定領域研究、新学術領域研究、戦略的創造研究推進事業(ERATO)、名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所(WPI-ITbM)での研究を通じて構築したライブイメージング技術、有機合成化学分野との融合研究、さらに、名古屋大学シンクロトン光研究センターに代表される構造生物学分野との異分野共同研究を行う。これらを通じて、我が国の学術水準を格段に向上・強化し、世界的な最先端分野を先導する。また、激変する地球環境下で、安定的持続可能な食糧生産の観点からも、子実生産の基盤をなす植物生殖過程の分子レベルでの理解は不可欠である。本領域の研究推進によって植物生殖過程に纏わる「鍵と鍵穴」を解明することで、「鍵と鍵穴」分子の人為デザインやその阻害剤・機能促進剤の有機化学合成といった技術が生み出され、生殖過程の制御による激変環境適応型の新有用雑種植物を作出する新規な方法論を構築できる。

## 5 審査結果の所見及び中間評価結果の所見で指摘を受けた事項への対応状況

研究領域全体を通じ、審査結果の所見及び中間評価結果の所見において指摘を受けた事項があった場合には、当該指摘及びその対応状況等について、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。

(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)

審査結果の所見では本領域研究の順調な推進を確固たるものとするための貴重なご意見を賜った。執るべき対応に関して領域発足当初から徹底的な議論を集中的に実施し、下記に挙げる対応を実施した。

一方でこれまでに大型研究費の代表として極めて優れた成果を上げた実績を有する領域代表者には、①異分野融合による成功ノウハウを領域全体に広めて推進していく上で強いリーダーシップを発揮されることが期待される。また、②名古屋大学 WPI 拠点関連の研究者が異分野融合の中核を担う組織体制になっているが、これらの研究者の役割を重視し、より密接・実質的に計画研究に参画することや、③WPI 拠点に現存する最先端の顕微鏡関連設備の効果的な共用を検討することが望まれる。

指摘(1)を受け、東山領域代表のリーダーシップの下で当初申請に加えて「異分野融合研究ワークショップ」を立案・実行した。ブレークスルーテクノロジーである有機合成化学、ライブイメージング、構造生物学、さらに領域のすべての研究の基盤となる情報科学を対象とする異分野融合研究ワークショップをこれまでに4回開催した結果、領域内における異分野融合の共同研究件数が大幅に増加し、最終的に75件の異分野融合共同研究実施に至った。また異分野融合研究センターの機能を活用する研究も強力に推進され、組織浸透性の極めて高い核染色色素 Kakshine の開発と領域内への先行展開による研究の加速化に成功した (*Nature Communications* 2021)。

指摘(2)を受け、当初東山班連携研究者として参画を計画していた Jeffrey Bode 博士が研究分担者として参画し、有機合成化学を活用した研究の推進のためのより実質的な参画を実現した。これによって有機化学合成による鍵分子の人工合成と機能の検証が加速し、東山班において花粉管誘引における種の認証領域の特定に成功した。また上述の異分野融合研究ワークショップを名古屋大学 WPI 拠点にて2回開催し、拠点長クラスの研究者がより密接に領域内の研究に参画する体制を構築した。この2回のうち「有機合成蛍光プローブによるライブイメージング」をテーマとしたワークショップでは、WPI 拠点長であり本領域異分野融合研究センター有機合成化学部門長である伊丹が有機合成化学を活用した共同研究を積極的に推進し、同時に WPI 研究者で東山班連携研究者でもある山口らが新しく開発した最新の蛍光プローブによる共同研究を提案したことで、多数の領域内共同研究が開始された。また「構造生物学」をテーマとしたワークショップでは、異分野融合研究センター構造生物学部門長である渡邊がセンター長を務める名古屋大学シンクロトロン光研究センターの見学を実施し、本施設を活用した共同研究の促進を図った。これらが結実し、種の障壁や自他認識、植物生殖に必須の植物ホルモン応答を担う中心分子の立体構造を始め多数の重要分子の構造を領域研究期間内に解明できた (*Nature Communications* 2017, 2018, 2020, *Nature Plants* 2018 他)。

指摘(3)を受け、「有機合成蛍光プローブによるライブイメージング」に焦点を当てた異分野融合研究ワークショップを WPI 拠点・名古屋大学 ITbM にて開催した。また ITbM イメージングセンターの見学と利用説明会を複数回実施した。その結果、ライブイメージングに関する共同研究件数が大幅に増加し、より効果的な共用を促進することができた(*PLoS Biol.* 2021, *Nature Communications* 2020 他)。

(中間評価結果の所見において指摘を受けた事項への対応状況)

平成30年度の領域研究3年目の中間評価では、A+ (研究領域の設定目的に照らして、期待以上の進展が認められる) の評価を賜った。同時に、本領域の研究進展をさらに強力に加速化するために下記に挙げる大変貴重な所見を頂いた。

①今後は研究領域内の更なる連携により、イメージング、有機化学に加え構造生物学分野における共同研究も加速させ、植物新種誕生の原理と要素の解明に関する本研究領域の目標が達成されることを期待したい。また、これまでの ITbM 運営の経験をいかして、②次世代の若手研究者、女性研究者の育成とネットワーク作りを進めていただきたい。

指摘(1)に対応するために、領域内のさらなる連携強化と構造生物学を強力に取り込んだ幅広い異分野融合研究を推進する戦略が、東山領域代表を中心に領域会議及び若手の会において徹底的に議論された。その結果、東山領域代表の強力なリーダーシップのもとでブレイクスルーテクノロジーをコアとする共同研究が加速度的に増加し、本領域における異分野融合研究なしには達成し得ない画期的な成果が相次いだ。特にコア技術であるライブイメージング、有機合成化学を利用したケミカルバイオロジー研究、さらに分子基盤を原子レベルの解像度で可視化する構造生物学や分子動力学などの構造生物学関連情報科学の大胆な導入が奏功し、植物の生殖に関する分子的な理解を飛躍的に発展させることができた。この取組は領域後半において新種誕生のメカニズム解明に直結する多数の重要な発見へと結実した（東山ら *Science* 2020、瀬々ら *Nature* 2020, *Nature Communications* 2020、辻ら *Nature* 2020, *Nature Communications* 2020、上口ら *Nature Communications* 2020、高山ら *Nature Communications* 2020a, *Nature Communications* 2020b, *Nature Plants* 2020 他）。

(2)に対応するために、若手研究者のプロモーションおよび本領域の優秀な女性研究者の圧倒的な活躍を実現させるための支援強化に関する具体的な取り組みについて多数回の徹底的な議論を実施した。特に女子大学院生の博士課程進学、女性博士研究員や女性テニユアトラック教員のキャリア継続支援、女性研究者ロールモデルの多数提示などを通じたエンカレッジメントを継続した。これらの取り組みが PI の姿勢の変化や女性研究者自身のエンカレッジを促進し、女性研究者・女子学生の活躍が進んだ結果、**領域に参画した女性研究者の教授昇進 2 件、准教授昇進 1 件、女子学生の国際学会・国内学会受賞等が 33 件に達するなど顕著な成果を挙げた。**

若手の会を若手の手によって組織運営することを実施した。本領域では多様な研究手法、研究戦略を持つ研究班が集結しており、この多様な研究背景を持つ若手研究者が活発に人的交流することが次世代研究者の育成に必須であると考えている。このために若手の会を実施した。第3回の若手の会では、複数の大学・研究機関に所属する大学院生が中心となって自発的に運営委員会が組織され、大学院生主体で開催した。その後の若手の会も全体参加者の約 70%が学生となり多くの学生が積極的に研究に打ち込むことを促進した。その結果学生の論文発表や、学会や研究会などで多数の学生の受賞に至った（若手研究者の受賞を参照）。また領域主導で多くの企画を行っており、とりわけ若手研究者の育成の観点から若手研究者が主催するシンポジウム等に対して重点的に支援を行った。2017 年には日本細胞生物学会、2018 年には日本植物生理学会でのシンポジウムを支援したが、その後も 2019 年には、日本進化学会や細胞生物学会大会、蛋白質科学会でのシンポジウムを支援した。

さらに 2019 年には EMBO workshop に付随した International Meeting for Young Researchers を共催（レゾナンスバイオ領域と合同企画）する等、本領域では国際的に活躍できる若手研究者の育成にも取り組んできた。加えて国際活動支援班の機能を活用した若手研究者の海外派遣を積極的に実施し、これまでに 9 件、16 名の若手研究者を海外の国際学会や共同研究のために派遣している。台湾で開催された国際学会 TJPB2017 には 4 名の若手研究者を派遣し、うち 3 名が Outstanding Poster Award を受賞した。また同じく台湾で開催された International Symposium on Rice Functional Genomics (2019) には 3 名の学生を派遣し、うち 2 名が Best Poster Award を受賞するなど、若手研究者の活躍の機会を広げることにつながっている。

#### 【若手研究者の受賞】

科学技術分野の文部科学大臣表彰 若手科学者賞 6 件、日本植物学会賞若手奨励賞 2 件・奨励賞 2 件、日本植物形態学会・平瀬賞 2 件、日本育種学会優秀発表賞 12 件、日本進化学会優秀ポスター賞・奨励賞、International Symposium on Rice Functional Genomics Best Poster Award 2 件、1st International Wheat Congress, Award for excellent poster presentation 2 件など多数の受賞があり、本領域で研鑽を積んだ若手研究者が国内外を問わず注目されつつあると言える。

#### 【若手研究者のプロモーション】

この 5 年間の活動を通じて、教授、准教授、特任准教授、特任講師、YLC 助教それぞれ 1 名ずつをはじめ、計 76 名の若手研究者が研究職のプロモーションを得た。アカデミアだけでなく企業・産業界で活躍する若手も 37 名輩出しており、本領域の若手研究者の活躍が広がっている。

## 6 研究目的の達成度及び主な成果

(1) 領域設定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、(2) 本研究領域により得られた成果について、具体的かつ簡潔に5頁以内で記述すること。(1)は研究項目ごと、(2)は研究項目ごとに計画研究・公募研究の順で記載すること。なお、本研究領域内の共同研究等による成果の場合はその旨を明確にすること。

(1) 領域設定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

本領域では、「他の植物種と交雑することなく、自らのゲノムを維持するシステム」を構成する「鍵と鍵穴」の分子実態解明、さらに「異種植物種の交雑とその結果誕生した新植物の存続を可能にするシステム」の分子実態解明を目的として研究を展開してきた。本領域では一体的に研究に取り組むため研究項目 A01 のみとしている。領域内でのブレークスルーテクノロジーを基盤とした共同研究の展開により、5年間の領域運営を終え今、植物の生殖過程を統御する「鍵と鍵穴」の分子作動実態解明を達成できたと考えている。

生殖過程の始まりをつげる花・生殖器官形成のプロセスでは、転写因子複合体とその標的遺伝子群による発生学的相転換の分子実態を解明した (*Genes Dev.* 2017, *Nature Commun.* 2017, 2020, *Nature* 2020)。受粉から受精のプロセスではリガンドとレセプターの相互作用による同種の認証過程を解明し、さらにこの過程で中心的な機能を果たす複数の因子の「鍵と鍵穴」相互作用を立体構造・原子レベル解像度で解明した (*Science* 2020, *Nature Commun.* 2020a, 2020b, 2017, *Nature Plants* 2019, *Science Advance* 2017, *Nature Plants* 2017)。受精後のプロセスでは、同種・異種のゲノム認証の分子実態として低分子 RNA 群とその標的エピゲノムによる制御の分子機構を解明し、ゲノム倍数性の人為制御による異種間交雑と雑種植物の作出、異質倍数体化を基盤とした進化プロセスを解明できた (*Nature* 2020, *Nature Commun.* 2018, *Nature Genet.* 2016, *Nature Plants* 2016, *PNAS* 2018)。これらの生殖障壁に関する「鍵と鍵穴」のメカニズムを踏まえ、異種ゲノムを有する植物を理論的に合させることに成功した (*Science* 2020, *Nature Plants* 2020, 2018, *Plant J.* 2018)。以上の領域の概要を踏まえて、植物生殖イベントが時系列に沿って進行することから (図 3)、それぞれの研究進展状況を植物生殖過程に沿って以下に記述する。

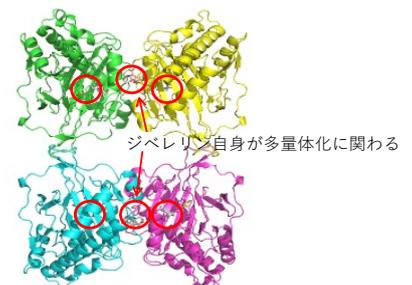
植物の生殖過程は生殖器官である花の形成から始まることから集中的な研究を展開し、本領域では花形成の開始と終結を支配する「鍵と鍵穴」の分子作動実態を解明した。辻は花形成開始のマスタースイッチ・フロリゲンに注目し、**フロリゲンが花形成の最初に幹細胞組織のエピゲノム・リプログラミングを引き起こすこと、これが生殖細胞へ継承されることを発見した** (*Nature Communications* 2020)。またフロリゲンが転写複合体 (鍵) を形成して花だけでなく茎伸長のマスターレギュレーター遺伝子 (鍵穴) の発現を活性化することを示した (*Nature* 2020)。伊藤らは花形成の終結を支配するメカニズムを探求し、このメカニズムが転写複合体 (鍵) と標的遺伝子 (鍵穴) の相互作用に集約できることを発見した。フロリゲンによる花形成を抑圧する転写複合体と標的遺伝子 (*Nature Communications* 2020)、およびフロリゲンが開始した花形成を雌しべの形成にて終結させる転写複合体と標的遺伝子 (*Nature Communications* 2018, 2017, *EMBO J.* 2018, *Plant Cell* 2019) による「鍵と鍵穴」制御を解明した。

花形成が開始すると雄しべや花粉など生殖器官が発生・分化する。上口はこの過程を制御する植物ホルモン・ジベレリン(GA)に注目した研究を行い、**進化の過程で生じた構造変化が高感度型ジベレリン受容体を誕生させ、これが種子植物の現在の繁栄に寄与したことを明らかにした** (*PNAS* 2018)。さらにジベレリン (鍵) とジベレリン代謝酵素 (鍵穴) が濃度依存的な多量体構造を形成して活性化する極めてユニークな「鍵と鍵穴」の共進化の実態を解明した (*Nature Communications* 2020)。また GWAS による迅速遺伝子同定法を確立



図3. 本領域の研究対象とブレークスルーテクノロジー

生殖ホルモン・ジベレリンによる新規の代謝酵素活性化メカニズムを発見



生殖ホルモン・ジベレリンは、自身を代謝する酵素を多量体させて活性化

上口班 *Nature Communications* 2020

し、生殖に関連する新規遺伝子を多数単離した (*Nature Genetics* 2016, *PNAS* 2019)。宮川は生殖器官分化に必須の植物ホルモン情報伝達を担うマスターレギュレーター転写因子の立体構造を解明し、植物ホルモン応答における転写因子(鍵)と DNA 塩基配列(鍵穴)の制御を原子レベルの解像度で解明した (*Nature Plants* 2018)。

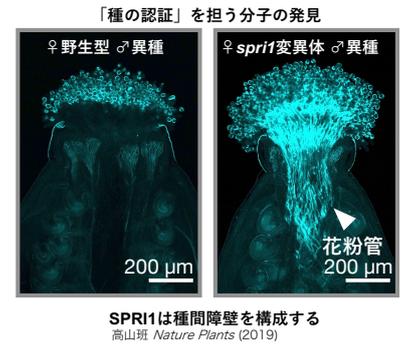
成熟した花粉は雌しべ先端の柱頭に接着し、発芽・伸長に至る。この初期受粉過程は種間障壁の顕在化する場として重要なステップである。高山らは、受粉時に低分子 RNA が鍵として働くことを解明した (*Nature Plants* 2016)。シロイヌナズナの起源地が異なる系統を材料に異種花粉を受粉した時、花粉管侵入程度を指標として GWAS 解析を行い、**受粉時に異種を排除する新規分子を世界に先駆けて同定した** (*Nature Plants* 2019)。さらに DNA の逆位反復配列が自己花粉拒絶反応(自家不和合性)を抑制する現象を解明し (*Nature Communications* 2020a) さらに自己と非自己を認識するリガンドとレセプターの共結晶構造を決定し、植物の自己認識の「鍵と鍵穴」制御を原子レベルの解像度で解明した (*Nature Communications* 2020b)。

受粉後には花粉管が胚珠を目指して伸長する「花粉管誘引」と、花粉管によって輸送された精細胞が卵細胞と融合する「受精」が生じる。領域代表の東山らは、植物における極めて重要な**種の認証システムである胚珠が放出する誘引物質(リガンド) LURE と花粉管上のレセプター PRK6 の「鍵と鍵穴」の関係について、本領域のブレークスルーテクノロジーの一つである構造生物学を効果的に活用した研究を推進し、LURE と PRK6 の共結晶構造を解明した** (*Nature Communications* 2017)。

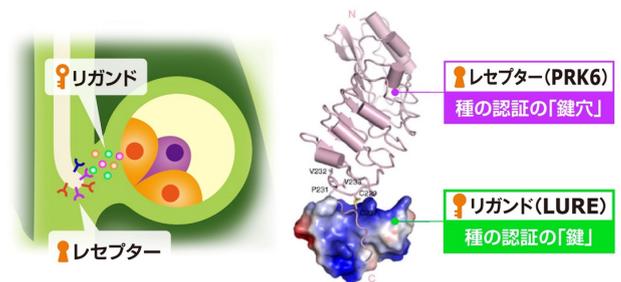
この「鍵と鍵穴」は柱頭を雌しべが通過することで初めて起動される。この過程に必須の糖鎖分子 AMOR を同定し、その構造活性相関を決定した (*Plant Physiol.* 2017)。さらに、花粉管内容物が受精時の「鍵と鍵穴」反応を部分的にスキップできる能力を有し、受精が起きなくても、花粉管内容物に種子肥大効果があることを発見した (*Science Advance*, 2016)。ライブイメージングを基盤とした共同研究によって、花粉管の伸長においては核が不要であることを証明し (*Nature Communications* 2021) 受精時の「鍵と鍵穴」が合致して正常な胚発生が進行する過程を初めてライブ撮影することに成功した (*PNAS* 2016, *PNAS* 2019, *PLoS Biol.* 2021)。さらに、科を超える多様な遠縁種間での接木に成功した (*Science* 2020)。

花粉管によって運ばれてきた二つの精細胞は、胚珠内の卵細胞及び中央細胞と各々受精する「重複受精」を行う。精細胞と中央細胞の受精で生じる胚乳は植物の主要な種間障壁を構成し、異種ゲノム同士が受精した場合は胚乳に発生異常が生じて種子を形成できない。木下らは胚乳で出会う父母由来のエピゲノムが「鍵と鍵穴」となって種間障壁を構成する過程の分子実態を解析し、胚乳エピゲノムパターンが FACT ヒストンシャペロンを介して形成されることを解明した (*PNAS* 2018)。さらに精細胞と栄養細胞のエピゲノム相互作用の実態を明らかにした (*PNAS* 2019)。これらの知見を活用して父母のゲノム機能のバランスを制御することにより、通常は形成できない種間雑種の作出に成功した (*Plant J.* 2018, *Nature Plants* 2018)。この雑種作出の原理を探求する過程において、**種間障壁を発動する組織である胚乳それ自体の進化的起源に迫る研究が展開し、抑制的なエピジェネティック制御がその根底にあることを示す成果を得た** (*Plant Cell* 2021)。受精後の胚において発動する生殖障壁の分子実態に関する研究も大きく進展した。植田らは受精時に会う雌雄それぞれの配偶子に由来する転写因子が転写因子複合体を構成し、胚発生を正常に進行させる標的遺伝子の転写を活性化することを解明した (*Genes Dev.* 2017)。岡本らは植物から精細胞と卵細胞を単離し *in vitro* で受精させる極めてユニークな実験系を確立して種間雑種作成を作成してその胚を観察し、受精後に発動する生殖障壁の実体と具体的な効果をはじめて解明した (*Nature Plants* 2020)。

「鍵と鍵穴」の障壁を越えて誕生したハイブリッド種は新規な適応力を獲得することが想定される。瀬々らは新種形成で生じる異質倍数体の性質を解析した。新種形成で生じる異質倍数体は広域・変動環境に適応的なジェネラリストであることを示し (*Nature Plants* 2016)、異質倍数体化において遺伝子重複が果たす機能を解明した (*Nature Communications* 2018)。種間障壁を生じる種分化過程も解析し、全シロ



「種の認証」の分子構造を決定



花粉管誘引における同種認識の構造解明 東山班 Nature Communications (2017)

イヌナズナ属の代表的全ゲノム解析から種分化の一端を解明し (*Nature Genetics* 2016)、花粉形成に関与する遺伝子を見出した (*Nature Communications* 2020)。複雑なゲノム構成になるハイブリッド種のゲノム解析を可能にする技術を開発し異質倍数体植物コムギ 15 品種の高精度ゲノム解析に成功した (*Nature* 2020)。異種ゲノム合一によって誕生した複二倍体植物は世代を経過する中で適応的な形質を示す新種植物へと安定化する。渡辺らは安定化過程にある自家不和合性、自家和合性を示す植物種の交雑後代の解析を実施した。また自家不和合性における「リガンドとレセプター」SP11 と SRK が地理的分化に伴って重複と機能分化し、新規な「鍵と鍵穴」としての識別機能を獲得する過程を解明した (*Nature Plants* 2017)。

## (2) 本研究領域により得られた成果

本研究領域発足時点から領域収量までまでの 5 年間に 374 報の論文等が領域メンバーから発表された。その中での特筆すべきものの一部を以下に記す。

### 【計画・東山】

・植物の受精前後に存在する主要な種間障壁の一つは種特異的な花粉管誘引反応において、同種・異種の認証の中核を担う胚珠由来の誘引シグナル LURE と花粉管上の LURE 受容体 PRK6 の共結晶構造を解明した (*Nature Commun.* 2017)。本領域の中心的課題である種の認証の「鍵と鍵穴」の分子実態解明において核心となる成果である。

・LURE と PRK6 の「鍵と鍵穴」システムの起動スイッチとなる糖鎖分子 AMOR の構造活性相関を解明した (*Plant Physiol.* 2017)。

・花粉管内容物が受精時の「鍵と鍵穴」反応を部分的にスキップできる能力を有し、受精が起きなくても、花粉管内容物に種子肥大効果があることを発見した (*Science Advance*, 2016)。

・ライブイメージングを基盤とした共同研究によって、花粉管の伸長においては核が不要であることを証明し (*Nature Communications* 2021)

・植物の受精の際に正常な胚発生が進行する過程を初めてライブ撮影することに成功した (*PNAS* 2016, *PNAS* 2019, *PLoS Biol.* 2021)。

・これまで不可能であった科を超えた接ぎ木に成功し、その分子基盤を与える細胞壁分解酵素遺伝子を同定した (*Science* 2020)。

・植物および動物の組織への浸透性が極めて高く、ほとんど退色しないため超解像度ライブイメージングが可能な核染色試薬 Kakshine を開発した (*Nature Communications* 2021)。

### 【計画・辻】

・フロリゲンが花形成の最初に幹細胞組織のエピゲノム・リプログラミングを引き起こすこと、これが生殖細胞へ継承されることを発見した (*Nature Communications* 2020)。

・フロリゲンが転写複合体 (鍵) を形成して花だけでなく茎伸長のマスターレギュレーター遺伝子 (鍵穴) の発現を活性化することを示した (*Nature* 2020)。

### 【計画・高山】

・シロイヌナズナの種間障壁を形成する新規分子を同定した。この分子は未知の花粉因子との相互作用を介して異種花粉を特異的かつ積極的に排除していることが示され、種間障壁として機能する全く新しいタイプの分子であることが明らかとなった (*Nature Plants* 2019)。

・己と非自己を認識するリガンドとレセプターの共結晶構造を決定し、植物の自己認識の「鍵と鍵穴」制御を原子レベルの解像度で解明した (*Nature Communications* 2020a)。

・受粉時に低分子 RNA が鍵として働くことを解明した (*Nature Plants* 2016)。

・DNA の逆位反復配列が自己花粉拒絶反応 (自家不和合性) を抑制する現象を解明し (*Nature Communications* 2020b)

### 【計画・上口】

・植物の雄性生殖器官形成に必須の植物ホルモン・ジベレリン (GA) と受容体 GID1 の構造活性相関を行い、双子葉植物の登場とともに誕生した高感度 GID1 が双子葉植物の繁栄を促進した可能性を見出した (*PNAS* 2018)。

・ジベレリン (鍵) とジベレリン代謝酵素 (鍵穴) が濃度依存的な多量体構造を形成して活性化する極めてユニークな「鍵と鍵穴」の共進化の実態を解明した (*Nature Communications* 2020)。

・情報科学を駆使した高度な GWAS 手法を開発し、生殖に関連する新規遺伝子を多数単離した (*Nature Genetics* 2016, *PNAS* 2019)。

・植物ホルモンのクロストークの分子実態が植物ホルモンの誘導型転写複合体を「鍵」、標的遺伝子のプロモーターを「鍵穴」とする制御であることを発見した (*Mol. Plant* 2017)。

【計画・瀬々】

・複雑なゲノム構成になるハイブリッド種のゲノム解析を可能にする技術を開発し異質倍数体植物コムギ 15 品種の高精度ゲノム解析に成功した (*Nature* 2020)。

・種間障壁を生じる種分化過程を解析し、全シロイヌナズナ属の代表的全ゲノム解析から種分化の一端を解明し (*Nature Genetics* 2016)

・遺伝子重複が倍数化による進化を加速する証拠を発見した (*Nature Communications* 2018)。

・ゲノム重複がもたらす適応力へのインパクトを予測するために必須となる、ハイブリッドゲノムの正確な解析手法を開発した (*BMC Med. Genome* 2018)。

・新規に確立したハイブリッドゲノムアッセムブリ法を用いて、複雑な過程を経て誕生した異質倍数体シコクビエのゲノムを高精度に解読した (*DNA Res.* 2017, *BMC Bioinfo.* 2017)。

・異質倍数体の種は親種ほどの極端な環境には弱いが広域・変動環境には強いジェネラリストとなることを明らかにした (*Nature Plants* 2016, *Mol Ecol.* 2017, *Mol. Biol. Evol.* 2016)。

【計画・渡辺】

・生育地の大きく異なる 2 系統間において生じた生殖隔壁が、両系統間における自家不和合性遺伝子の重複と機能喪失によって顕在化したことを明らかにした (*Nature Plants* 2017)。

【計画・木下】

・胚乳の起源となる中央細胞は特徴的なエピゲノムパターンが、FACT ヒストンシャペロンの機能によってヘテロクロマチン領域に DNA 脱メチル化のシステムが作用することで形成されることを明らかにした (*PNAS* 2018)。

・精細胞と栄養細胞のエピゲノムを解読し、これらを「鍵と鍵穴」とする相互作用が受精後の植物のエピゲノムを制御する実態を明らかにした (*PNAS* 2019)。

・栽培イネと野生イネの種間交雑で見られる種の障壁が父・母に由来するインプリント遺伝子の発現量のアンバランスにあることを見出し、母親である栽培イネの倍数性を人為的に倍加させることによって障壁を打破、発芽可能な種子を形成させることに成功した (*Plant J.* 2018)。

・種間障壁を発動する組織である胚乳それ自体の進化的起源に迫る研究が展開し、抑制的なエピジェネティック制御がその根底にあることを示す成果を得た (*Plant Cell* 2021)。

【公募・伊藤】

・花の発生の最終段階で活性化する転写因子の機能によってオーキシンの分布を時空間的に制御され、正常に花器官形成を終結させることを解明した (*Nature Communications* 2017)。

・アンチフロリゲン複合体が花成を抑制する過程を解明した (*Nature Communications* 2020)

・オーキシン応答転写因子 (鍵) が標的遺伝子のクロマチン (鍵穴) を活性化して花形成を開始させることを発見した (*Nature Communications* 2018, *EMBO J.* 2018)

・花器官形成の終結が、幹細胞性維持を担う転写因子 WUS のエピジェネティックな発現抑制によって達成されることを解明した (*Plant Cell* 2019)

【公募・岡本】

・植物の卵細胞と花粉管内の精細胞を生きのまま単離し、試験管内で受精・観察する実験系を開発し、受精直後に細胞周期が開始される過程の観察に成功した (*Plant Reprod.* 2018)。

・in vitro 受精系を発展させて遺伝子導入系を開発し、ゲノム編集を実施することに成功した (*Nature Plants* 2019)。

【公募・丸山】

・精細胞は通常は花粉管内を先端へ向けて移動するが、この移動を停止させても花粉管は伸長を継続できることを発見した (*Nature Communications* 2021)。

・植物の受精における「多精拒否」の中心的メカニズムである「残存助細胞の細胞融合」について、この過程を阻害する化合物を発見した (*J. Cell. Sci.* 2018)。

【公募・宮川】

・花器官形成を制御する植物ホルモン・ジベレリンの受容体の分解メカニズムを発見 (*Nature Communications*. 2017)。

・植物ホルモンのブラシノステロイド情報伝達のマスター転写因子、およびストリゴラクトン受容体の立体構造を解明した (*Nature Plants*. 2018, *Nature Communications*. 2018)。

【公募・山岡】

・胚珠基部植物ゼニゴケにおいて生殖系列始原細胞の分化のマスタースイッチとなる bHLH 型転写因子 BNB を発見した (*Curr. Biol.* 2018)。

【公募・植田】

・卵細胞と精細胞の受精後、「鍵と鍵穴」の同種認証が成立して正常な胚発生が進行する過程を初めてライブ撮影することに成功し (*PNAS* 2016)、液胞による物質輸送が必須の発生機構であることを発見した (*PNAS* 2019)

・受精時に出会う雌雄それぞれの配偶子に由来する転写因子が転写因子複合体を構成し、胚発生を正常に進行させる標的遺伝子の転写を活性化することを解明した (*Genes Dev.* 2017)

【公募・西村】

・葉緑体 DNA が生体内ではホリデイジャンクション (HJ) で絡み合った網状構造をとっており、葉緑体分裂に先立つ DNA 分配ではその解消が必須であることが明らかになった (*Science* 2017)。

・葉緑体 DNA が分配される際に DNA をクリップして正常な分配を成立させタンパク質 HBD1 を発見した (*PNAS* 2021)。

【公募・赤木】

・キウイフルーツに雄花を形成させる性決定遺伝子 FrBy を発見した (*Nature Plants* 2019)

【公募・川勝】

・胚発生中の種子と発芽中の種子の DNA メチル化パターンは、胚発生過程で強く DNA メチル化を受けた後、発芽後数日間で DNA メチル化が一気に解除されることを明らかにした (*Genome Biol.* 2017)。

【公募・多喜】

・超解像度イメージングでは強力な光照射によって観察用の蛍光分子が退色する問題があるが、有機合成化学を駆使してほとんど退色がなく明るい蛍光色素の開発に成功した (*J. Am. Chem. Soc.* 2017)。

【公募・土松】

・異種交雑の効果に影響する花粉数制御の解明：花粉の数を直接的に制御する遺伝子を世界に先駆けて発見し、その進化的な配列変化とその影響を解明した。 (*Nature Communications* 2020)。

・国際共同研究によるリシークエンス解析から、自家和合性の誕生がアフリカ集団の共通祖先にまで遡ることを明らかにした (*Mol Biol Evol* 2017, *PNAS* 2017)。

【公募・野々村】

・花粉成熟を支えるタペート組織で小分子 RNA 生成を制御する転写因子を発見し、タペート組織と隣接する減数分裂細胞の間で小分子 RNA の輸送を介した情報伝達の可能性を示した (*PLOS Genet.* 2018)。

【公募・宅見】

・植物の受精における 4 倍体コムギと 2 倍体コムギの異種間交雑によって作成した異質 6 倍体コムギの雑種弱勢過程のトランスクリプトーム変化を解明した。 (*PNAS* 2019, *PLOS One.* 2017)。

## 7 研究発表の状況

研究項目ごとに計画研究・公募研究の順で、本研究領域により得られた研究成果の発表の状況(主な雑誌論文、学会発表、書籍、産業財産権、ホームページ、主催シンポジウム、一般向けアウトリーチ活動等の状況。令和3年6月末までに掲載等が確定しているものに限る。)について、具体的かつ簡潔に5頁以内で記述すること。なお、雑誌論文の記述に当たっては、新しいものから順に発表年次をさかのぼり、研究代表者(発表当時、以下同様。)には二重下線、研究分担者には一重下線、corresponding author には左に\*印を付すこと。

【論文】 合計 373 報 (平成 28 年 7 月以降に発表したもの) \*うち領域内共同研究 27 報 国際誌特集号 3 企画 IF 5 以上 152 報 (Journal Citation Reports 2019)

<i>Nature</i> (42.779)	3 報	<i>Nat. Commun.</i> (12.121)	21 報	<i>PNAS</i> (9.412)	16 報
<i>Science</i> (41.845)	3 報	<i>Mol. Plant</i> (12.084)	3 報	<i>Chem. Sci.</i> (9.346)	1 報
<i>Cell</i> (38.637)	1 報	<i>Nucleic Acids Res.</i> (11.502)	1 報	<i>ISME J.</i> (9.180)	1 報
<i>Nature Genetics.</i> (27.605)	2 報	<i>Trends Plant Sci.</i> (11.390)	1 報	<i>Brief. Bioinformatics</i> (8.990)	1 報
<i>Nat. Cell. Biol.</i> (20.042)	1 報	<i>Mol. Biol. Evol.</i> (11.062)	3 報	<i>New Phytol.</i> (8.512)	4 報
<i>Annu. Rev. Plant Biol</i> (19.800)	2 報	<i>Genome Biol.</i> (10.806)	1 報	<i>Curr. Opin. Plant Biol.</i> (8.356)	3 報
<i>Sci. Robot</i> (18.684)	1 報	<i>Syst. Biol.</i> (10.408)	1 報	<i>EMBO reports</i> (7.497)	1 報
<i>J. Am. Chem. Soc.</i> (14.612)	1 報	<i>EMBO J.</i> (9.889)	2 報	<i>eLife</i> (7.080)	3 報
<i>Nat. Plants</i> (13.256)	15 報	<i>Plant Cell</i> (9.618)	9 報	<i>PLoS Biol.</i> (7.076)	2 報
<i>Sci. Adv.</i> (13.117)	1 報	<i>Curr. Biol.</i> (9.601)	6 報		
<i>Angew. Chem.</i> (12.959)	1 報	<i>Genes Dev.</i> (9.527)	1 報		(IF 7 以上の雑誌掲載論文のみ抜粋)

下記に各班の研究成果公表の状況について、代表的なものを中心に示した。

### 計画・東山

- Susaki D, Suzuki T, Maruyama D, Ueda M, \*Higashiyama T, \*Kurihara D. Dynamics of the cell fate specifications during female gametophyte development in *Arabidopsis*. *PLoS Biol.* 19, e3001123. (2021) (丸山班との共同研究)
- \*Notaguchi M, Kurotani KI, Sato Y, Tabata R, Kawakatsu Y, Okayasu K, Sawai Y, Okada R, Asahina M, Ichihashi Y, Shirasu K, Suzuki T, Niwa M, Higashiyama T. Cell-cell adhesion in plant grafting is facilitated by  $\beta$ -1,4-glucanases. *Science* 369, 698-702. (2020)
- Borg M, Jacob Y, Susaki D, LeBlanc C, Buendía D, Axelsson E, Kawashima T, Voigt P, Boavida L, Becker J, Higashiyama T, Martienssen R, \*Berger F. Targeted reprogramming of H3K27me3 resets epigenetic memory in plant paternal chromatin. *Nat. Cell. Biol.* 22, 621-629. (2020)
- Kawamoto N, Del Carpio DP, Hofmann A, Mizuta Y, Kurihara D, Higashiyama T, Uchida N, Torii KU, Colombo L, Groth G, \*Simon R. A Peptide Pair Coordinates Regular Ovule Initiation Patterns with Seed Number and Fruit Size. *Curr. Biol.* 30, 4352-4361.e4. (2020)
- Mabuchi K, Maki H, Itaya T, Suzuki T, Nomoto M, Sakaoka S, Morikami A, Higashiyama T, Tada Y, Busch W, \*Tsukagoshi H. MYB30 links ROS signaling, root cell elongation, and plant immune responses. *PNAS* 115, E4710-E4719. (2018)
- \*Sankaranarayanan S, \*Higashiyama T. Capacitation in Plant and Animal Fertilization. *Trends Plant Sci.* 23, 129-139. (2018)
- \*Higashiyama T. Plant Reproduction: Autocrine Machinery for the Long Journey of the Pollen Tube. *Curr. Biol.* 28, R266-R269. (2018)
- Zhao X, Bramsiepe J, Van Durme M, Komaki S, Prusicki MA, Maruyama D, Forner J, Medzihradzsky A, Wijnker E, Harashima H, Lu Y, Schmidt A, Guthörl D, Logroño RS, Guan Y, Pochon G, Grossniklaus U, Laux T, Higashiyama T, Lohmann JU, Nowack MK, \*Schnittger A. RETINOBLASTOMA RELATED1 mediates germline entry in *Arabidopsis*. *Science* 356, 396-403. (2017) (丸山班との共同研究)
- \*Higashiyama T. Pollen tube navigation can inspire microrobot design *Sci. Robot.* 2, eaao1891. (2017)
- Zhang X, Liu W, Nagae T, Takeuchi H, Zhang H, \*Han Z, \*Higashiyama T, \*Chai J. Structural basis for receptor recognition of pollen tube attraction peptides. *Nat. Commun.* 8, 1331. (2017)
- Luo N, Yan A, Liu G, Guo J, Rong D, Kanaoka M, Xiao Z, Xu G, Higashiyama T, Cui X, \*Yang Z. Exocytosis-coordinated mechanisms for tip growth underlie pollen tube growth guidance. *Nat. Commun.* 8, 1687. (2017)
- \*Kasahara RD, \*Notaguchi M, Nagahara S, Suzuki T, Susaki D, Honma Y, Maruyama D, Higashiyama T. Pollen tube contents initiate ovule enlargement and enhance seed coat development without fertilization. *Science advances* 2, e1600554. (2016) (丸山班との共同研究)

### 計画・辻

- 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. Antagonistic regulation of the gibberellic acid response during stem growth in rice. *Nature* 584, 109-114. (2020) (赤木班との共同研究)
- Higo A, Saihara N, Miura F, Higashi Y, Yamada M, Tamaki S, Ito T, Tarutani Y, Sakamoto T, Fujiwara M, Kurata T, Fukao Y, Moritoh S, Terada R, Kinoshita T, Ito T, Kakutani T, Shimamoto K, \*Tsuji H. DNA methylation is reconfigured at the onset of reproduction in rice shoot apical meristem. *Nat. Commun.* 11, 4079. (2020)

### 計画・高山

1. \*Fujii S, \*Takayama S. Expanding the RNase world. *Nature Plants* 6, 53-54. (2020)
2. Fujii S, Shimosato-Asano H, Kakita M, Kitanishi T, Iwano M, \*Takayama S. Parallel evolution of dominant pistil-side self-incompatibility suppressors in *Arabidopsis*. *Nat. Commun.* 11, 1404. (2020)
3. \*Fujii S, Tsuchimatsu T, Kimura Y, Ishida S, Tangpranomkorn S, Shimosato-Asano H, Iwano M, Furukawa S, Itoyama W, Wada Y, Shimizu KK, \*Takayama S. A stigmatic gene confers interspecies incompatibility in the Brassicaceae. *Nature Plants* 5, 731–741. (2019) (瀬々班、土松班との共同研究)
4. Hirano Y, Nakagawa M, Suyama T, Murase K, Shirakawa M, Takayama S, Sun TP, \*Hakoshima T. (2017) Structure of the SHR-SCR heterodimer bound to the BIRD/IDD transcriptional factor JKD. *Nat. Plants*, 3, 17010.
5. Fujii S, Kubo K, \*Takayama S. Non-self- and self-recognition models in plant self-incompatibility. *Nat. Plants*, 2, 16130. (2016)
6. Yasuda S, Wada Y, Kakizaki T, Tarutani Y, Miura-Ueno E, Murase K, Fujii S, Hioki T, Shimoda T, Takada Y, Shiba H, Takasaki-Yasuda T, Suzuki G, \*Watanabe M, \*Takayama S. A complex dominance hierarchy is controlled by polymorphism of small RNAs and their targets. *Nat. Plants*, 3, 16206. (2016) (渡辺班との共同研究)

#### 計画・上口

1. Takehara S, Sakuraba S, Mikami B, Yoshida H, Yoshimura H, Itoh A, Endo M, Watanabe N, Nagae T, Matsuoka M, \*Ueguchi-Tanaka M. A common allosteric mechanism regulates homeostatic inactivation of auxin and gibberellin. *Nat. Commun.* 11, 2143. (2020)
2. Yano K, Morinaka Y, Wang F, Huang P, Takehara S, Hirai T, Ito A, Koketsu E, Kawamura M, Kotake K, Yoshida S, Endo M, Tamiya G, Kitano H, Ueguchi-Tanaka M, Hirano K, \*Matsuoka M. GWAS with principal component analysis identifies a gene comprehensively controlling rice architecture. *PNAS* 116, 21262-21267. (2019)
3. Wang F, \*Matsuoka M. Improved nutrient use gives cereal crops a boost. *Nature* 560, 563-564. (2018)
4. Yoshida H, Tanimoto E, Hirai T, Miyanoiri Y, Mitani R, Kawamura M, Takeda M, Takehara S, Hirano K, Kainosho M, Akagi T, Matsuoka M, \*Ueguchi-Tanaka M. Evolution and diversification of the plant gibberellin receptor *GID1*. *PNAS* 115, E7844-E7853. (2018)
5. Nemoto K, Ramadan A, Arimura GI, Imai K, Tomii K, Shinozaki K, \*Sawasaki T. Tyrosine phosphorylation of the GARU E3 ubiquitin ligase promotes gibberellin signalling by preventing *GID1* degradation. *Nat. Commun.* 8, 1004. (2017)
6. Yano, K., \*Yamamoto, E., Aya, K., Takeuchi, H., Lo, PC., Hu, L., Yamasaki, M., Yoshida, S., Kitano, H., Hirano, K., \*Matsuoka, M. Genome-wide association study using whole-genome sequencing rapidly identifies new genes influencing agronomic traits in rice. *Nature Genetics*. 48, 927-934. (2016)

#### 計画・瀬々

1. Walkowiak S, ...Sese J...Shimizu KK, et al. (著者 97 人中 57 人目, 87 人目) Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding. *Nature* 588, 277-283. (2020) (辻班との共同研究)
2. Tsuchimatsu T, Kakui H, Yamazaki M, Marona C, Tsutsui H, Hedhly A, Meng D, Sato Y, Städler T, Grossniklaus U, Kanaoka MM, Lenhard M, Nordborg M, \*Shimizu KK. Adaptive reduction of male gamete number in the selfing plant *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Commun.* 11, 2885. (2020) (土松班との共同研究)
3. Kuo TCY, Hatakeyama M, Tameshige T, Shimizu KK, \*Sese J. Homeolog expression quantification methods for allopolyploids. *Brief. Bioinformatics*, 21(2), 395–407. (2020)
4. \*Song YH, Kubota A, Kwon MS, Covington MF, Lee N, Taagen ER, Laboy Cintrón D, Hwang DY, Akiyama R, Hodge SK, Huang H, Nguyen NH, Nusinow DA, Millar AJ, Shimizu KK, \*Imaizumi T. Molecular basis of flowering under natural long-day conditions in *Arabidopsis*. *Nature Plants* 4, 824-835. (2018)
5. \*Paape T, Briskine RV, Halstead-Nussloch G, Lischer HEL, Shimizu-Inatsugi R, Hatakeyama M, Tanaka K, Nishiyama T, Sabirov R, Sese J, \*Shimizu KK. Patterns of polymorphism and selection in the subgenomes of the allopolyploid *Arabidopsis kamchatica*. *Nat. Commun.* 9, 3909. (2018)
6. \*Oki S, Ohta T, Shioi G, Hatanaka H, Ogasawara O, Okuda Y, Kawaji H, Nakaki R, Sese J, \*Meno C. ChIP-Atlas: a data-mining suite powered by full integration of public ChIP-seq data. *EMBO reports* 19, e46255. (2018)
7. \*Gan X, ...Shimizu KK, et al. (著者 31 人中 21 人目) The Cardamine *hirsuta* genome offers insight into the evolution of morphological diversity. *Nature Plants* 2, 16167. (2016)
8. Paape T, Hatakeyama M, Shimizu-Inatsugi R, Cereghetti T, Onda Y, Kenta T, Sese J, \*Shimizu KK. Conserved but Attenuated Parental Gene Expression in Allopolyploids: Constitutive Zinc Hyperaccumulation in the Allotetraploid *Arabidopsis kamchatica*. *Mol. Biol. Evol.* 33, 2781-2800. (2016)

#### 計画・渡辺

1. Takada Y, Murase K, Shimosato-Asano H, Sato T, Nakanishi H, Suwabe K, Shimizu KK, Lim YP, Takayama S, \*Suzuki G, \*Watanabe M. Duplicated pollen-pistil recognition loci control intraspecific unilateral incompatibility in *Brassica rapa*. *Nat. Plants*, 3, 17096. (2017) (瀬々班、高山班との共同研究)
2. Rabiger DS, Taylor JM, Spriggs A, Hand ML, Henderson ST, Johnson SD, Oelkers K, Hrmova M, Saito K, Suzuki G, Mukai Y, Carroll BJ, \*Koltunow AMG. Generation of an integrated Hieracium genomic and transcriptomic resource enables exploration of small RNA pathways during apomixis initiation. *BMC Biol.*, 14, 86. (2016)

#### 計画・木下

1. Tonosaki K, Ono A, Kunisada M, Nishino M, Nagata H, Sakamoto S, Kijima ST, Furuumi H, Nonomura KI, Sato Y, Ohme-Takagi M, Endo M, Comai L, Hatakeyama K, Kawakatsu T, \*Kinoshita T. Mutation of the imprinted gene *OsEMF2a* induces autonomous endosperm development and delayed cellularization in rice. *Plant Cell* 33, 85-103.

(2021) (川勝班、野々村班との共同研究)

2. \*[Kinoshita T](#). A parental tug-of-war. *Nature Plants* 4, 329-330. (2018)
3. \*[Akagi T](#), Henry IM, Ohtani H, Morimoto T, Beppu K, Kataoka I, Tao R. A Y-Encoded Suppressor of Feminization Arose via Lineage-Specific Duplication of a Cytokinin Response Regulator in Kiwifruit. *Plant Cell* 30, 780-795. (2018)
4. Frost JM, Kim MY, Park GT, Hsieh PH, Nakamura M, Lin SJH, Yoo H, Choi J, Ikeda Y, \*[Kinoshita T](#), \*Choi \*Y, Zilberman D, \*Fischer RL. FACT complex is required for DNA demethylation at heterochromatin during reproduction in *Arabidopsis*. *PNAS* 115, E4720-E4729. (2018)
5. \*[Akagi T](#), Henry, M. I., Ohtani, H., Morimoto, T., Beppu, K., Kataoka, I., Tao, R. The Y-encoded suppressor of feminization in kiwifruit arose via lineage-specific duplication of a cytokinin response regulator. *Plant Cell* accepted, accepted. (2018)
6. \*Hosaka A, Saito R, Takashima K, Sasaki T, Fu Y, [Kawabe A](#), Ito T, Toyoda A, Fujiyama A, Tarutani Y, \*Kakutani T. Evolution of sequence-specific anti-silencing systems in *Arabidopsis*. *Nat. Commun.* 8, 2161. (2017)
7. \*[Akagi T](#), Henry IM, Kawai T, Comai L, Tao R. Epigenetic Regulation of the Sex Determination Gene MeGI in Polyploid Persimmon. *Plant Cell* 28, 2905-2915. (2016)
8. Piskurewicz U, Iwasaki M, Susaki D, Megies C, [Kinoshita T](#), \*Lopez-Molina L. Dormancy-specific imprinting underlies maternal inheritance of seed dormancy in *Arabidopsis thaliana*. *eLife* 5, e19573. (2016)

公募・土松

1. [Tsuchimatsu T](#), Kakui H, Yamazaki M, Marona C, Tsutsui H, Hedhly A, Meng D, Sato Y, Städler T, Grossniklaus U, Kanaoka MM, Lenhard M, Nordborg M, \*Shimizu KK. Adaptive Reduction of Male Gamete Number in a Selfing Species *Nat. Commun.* 8;11(1):2885. (2018) (瀬々班との共同研究)
2. Ariga H, Katori T, [Tsuchimatsu T](#), Hirase T, Tajima Y, Parker JE, Alcázar R, Koornneef M, Hoekenga O, Lipka AE, Gore MA, Sakakibara H, Kojima M, Kobayashi Y, Iuchi S, Kobayashi M, Shinozaki K, Sakata Y, Hayashi T, Saijo Y, \*Taji T. NLR locus-mediated trade-off between abiotic and biotic stress adaptation in *Arabidopsis*. *Nature Plants* 3, 17072. (2017)
3. Novikova PY, [Tsuchimatsu T](#), Simon S, Nizhynska V, Voronin V, Burns R, Fedorenko OM, Holm S, Säll T, Prat E, Marande W, Castric V, \*Nordborg M. Genome Sequencing Reveals the Origin of the Allotetraploid *Arabidopsis suecica*. *Mol. Biol. Evol.* 34, 957-968. (2017)
4. [Tsuchimatsu T](#), Goubet PM, Gallina S, Holl AC, Fobis-Loisy I, Bergès H, Marande W, Prat E, Meng D, Long Q, Platzer A, Nordborg M, Vekemans X, \*Castric V. Patterns of Polymorphism at the Self-Incompatibility Locus in 1,083 *Arabidopsis thaliana* Genomes. *Mol. Biol. Evol.* 34, 1878-1889. (2017)
5. Durvasula A, Fulgione A, Gutaker RM, Alacaptan SI, Flood PJ, Neto C, [Tsuchimatsu T](#), Burbano HA, Picó FX, Alonso-Blanco C, \*Hancock AM. African genomes illuminate the early history and transition to selfing in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS* 114, 5213-5218. (2017)

公募・岩崎

1. Matsui M, \*[Iwasaki W](#). Graph Splitting: A Graph-Based Approach for Superfamily-Scale Phylogenetic Tree Reconstruction. *Syst. Biol.* 69, 265-279. (2020)
2. Kumagai Y, \*Yoshizawa S, Nakajima Y, Watanabe M, Fukunaga T, Ogura Y, Hayashi T, Oshima K, Hattori M, Ikeuchi M, Kogure K, DeLong EF, \*[Iwasaki W](#). Solar-panel and parasol strategies shape the proteorhodopsin distribution pattern in marine Flavobacteriia. *ISME J.* 12, pages1329–1343. (2018)

公募・宮川

1. Furihata H, Yamanaka S, Honda T, Miyauchi Y, Asano A, Shibata N, Tanokura M, Sawasaki T, \*[Miyakawa T](#). Structural bases of IMiD selectivity that emerges by 5-hydroxythalidomide. *Nat. Commun.* 11, 4578. (2020)
2. Nosaki S, [Miyakawa T](#), Xu Y, Nakamura A, Hirabayashi K, Asami T, Nakano T, \*Tanokura M. Structural basis for brassinosteroid response by BIL1/BZR1. *Nature Plants* 4, 771-776. (2018)
3. Xu Y, [Miyakawa T](#), Nosaki S, Nakamura A, Lyu Y, Nakamura H, Ohto U, Ishida H, Shimizu T, Asami T, \*Tanokura M. Structural analysis of HTL and D14 proteins reveals the basis for ligand selectivity in *Striga*. *Nat. Commun.* 9, 3947. (2018)

公募・児嶋

1. \*Kobayashi N, Hattori Y, Nagata T, Shinya S, Güntert P, [Kojima C](#), Fujiwara T. Noise peak filtering in multi-dimensional NMR spectra using convolutional neural networks. *Bioinformatics* 34, 4300-4301. (2018)
2. \*Miyanoiri Y, Hijikata A, Nishino Y, Gohara M, Onoue Y, Kojima S, [Kojima C](#), Shirai T, Kainosho M, \*Homma M. (2017) Structural and functional analysis of the C-terminal region of FliG, an essential motor component of *Vibrio Na<sup>+</sup>-driven flagella*. *Structure*, 25, 1540-1548.

公募・植田

1. Antunez-Sanchez J, Naish M, Ramirez-Prado JS, Ohno S, Huang Y, Dawson A, Opasathian K, Manza-Mianza D, Ariel F, Raynaud C, Wibowo A, Daron J, [Ueda M](#), Latrasse D, Slotkin RK, Weigel D, Benhamed M, \*Gutierrez-Marcos J. A new role for histone demethylases in the maintenance of plant genome integrity. *eLife* 9, 58533. (2020)
2. Kimata Y, Kato T, Higaki T, Kurihara D, Yamada T, Segami S, Morita MT, Maeshima M, Hasezawa S, Higashiyama T, Tasaka M, \*[Ueda M](#). Polar vacuolar distribution is essential for accurate asymmetric division of *Arabidopsis* zygotes. *PNAS* 116, 2338-2343. (2019) (東山班との共同研究)
3. \*Ueda M, Aichinger E, Gong W, Groot E, Verstraeten I, Vu LD, De Smet I, [Higashiyama T](#), Umeda M, \*Laux T. Transcriptional integration of paternal and maternal factors in the *Arabidopsis* zygote. *Genes & development* 31, 617-627. (2017) (東山班との共同研究)

公募・多喜

1. Sakamoto Y, Sato M, Sato Y, Harada A, Suzuki T, Goto C, Tamura K, Toyooka K, Kimura H, Ohkawa Y, Hara-Nishimura I,

- Takagi S, \*Matsunaga S. Subnuclear gene positioning through lamina association affects copper tolerance. *Nat. Commun.* 11, 5914. (2020)
- Iwatate RJ, Yoshinari A, Yagi N, Grzybowski M, Ogasawara H, Kamiya M, Komatsu T, Taki M, Yamaguchi S, Frommer WB, \*Nakamura M. Covalent Self-Labeling of Tagged Proteins with Chemical Fluorescent Dyes in BY-2 Cells and *Arabidopsis* Seedlings. *Plant Cell* 32, 3081-3094. (2020)
  - Tsuchiya K, Hayashi H, Nishina M, Okumura M, Sato Y, Kanemaki MT, Goshima G, \*Kiyomitsu T. Ran-GTP is non-essential to activate NuMA for mitotic spindle-pole focusing, but dynamically polarizes HURP near chromosomes. *Curr. Biol.* 31, 115-127.e3. (2020)
  - Wang C, \*Taki M, Sato Y, Tamura Y, Yaginuma H, Okada Y, \*Yamaguchi S. A photostable fluorescent marker for the superresolution live imaging of the dynamic structure of the mitochondrial cristae. *PNAS*, 116, 15817-15822. (2019)
  - Griesbeck S, Michail E, Wang C, Ogasawara H, Lorenzen S, Gerstner L, Zang T, Nitsch J, Sato Y, Bertermann R, Taki M, \*Lambert C, \*Yamaguchi S, \*Marder TB. Tuning the  $\pi$ -bridge of quadrupolar triarylborane chromophores for one- and two-photon excited fluorescence imaging of lysosomes in live cells. *Chem. Sci.* 10, 5405-5422. (2019)
  - Wang C, \*Taki M, \*Sato Y, \*Fukazawa A, Higashiyama T, \*Yamaguchi S. Super-Photostable Phosphole-Based Dye for Multiple-Acquisition Stimulated Emission Depletion Imaging. *J. Am. Chem. Soc.* 139, 10374-10381. (2017) (東班との共同研究)

#### 公募・西村

- Takusagawa, M., Kobayashi, Y., Fukao, Y., Hidaka, K., Endo, M., Sugiyama, H., Hamaji, T., Kato, Y., Miyakawa, I., Misumi, O., Shikanai, T., \*Nishimura, Y. HBD1 protein with a tandem repeat of two HMG box domains is a DNA clip to organize chloroplast nucleoids in *Chlamydomonas reinhardtii*. *PNAS*, 118 (20) e2021053118. (2021)
- Yamamoto, K., Hamaji, T., Kawai-Toyooka, H., Matsuzaki, R., Takahashi, F., Nishimura, Y., Kawachi, M., Noguchi, H., Minakuchi, Y., Umen, J.G., Toyoda, A., \*Nozaki, H. Three genomes in the algal genus *Volvox* reveal the fate of a haploid sex-determining region after a transition to homothallism *PNAS*, 118(21):e2100712118. (2021)
- Kobayashi Y, Misumi O, Odahara M, Ishibashi K, Hirono M, Hidaka K, Endo M, Sugiyama H, Iwasaki H, Kuroiwa T, Shikanai T, \*Nishimura Y. Holliday junction resolvases mediate chloroplast nucleoid segregation. *Science*, 356, 631-634. (2017)

#### 公募・山岡

- Montgomery SA, Tanizawa Y, Galik B, Wang N, Ito T, Mochizuki T, Akimcheva S, Bowman JL, Cognat V, Maréchal-Drouard L, Ekker H, Hong SF, Kohchi T, Lin SS, Liu LD, Nakamura Y, Valeeva LR, Shakirov EV, Shippen DE, Wei WL, Yagura M, Yamaoka S, Yamato KT, \*Liu C, \*Berger F. Chromatin Organization in Early Land Plants Reveals an Ancestral Association between H3K27me3, Transposons, and Constitutive Heterochromatin. *Curr. Biol.* 30, 573-588.e7. (2020)
- Hisanaga T, Yamaoka S, Kawashima T, Higo A, Nakajima K, Araki T, Kohchi T, \*Berger F. Building new insights in plant gametogenesis from an evolutionary perspective. *Nature Plants* 5, 663-669. (2019)
- Tsuzuki M, Futagami K, Shimamura M, Inoue C, Kunitomo K, Oogami T, Tomita Y, Inoue K, Kohchi T, Yamaoka S, Araki T, \*Hamada T, Watanabe Y. An Early Arising Role of the MicroRNA156/529-SPL Module in Reproductive Development Revealed by the Liverwort *Marchantia polymorpha*. *Curr. Biol.* 29, 3307-3314.e5. (2019)
- Hisanaga T, Okahashi K, Yamaoka S, Kajiwara T, Nishihama R, Shimamura M, Yamato KT, Bowman JL, Kohchi T, Nakajima K. A cis-acting bidirectional transcription switch controls sexual dimorphism in the liverwort. *EMBO J.* 38, e100240. (2019)
- 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. Generative Cell Specification Requires Transcription Factors Evolutionarily Conserved in Land Plants *Curr. Biol.* 28, 479-486.e5. (2018)
- Bowman JL,... Yamaoka S (著者 114 人中 7 人目) et al. Insights into Land Plant Evolution Garnered from the *Marchantia polymorpha* Genome. *Cell* 171, 287-304.e15. (2017)

#### 公募・宅見

- \*Tsunewaki K, Mori N, \*Takumi S. Experimental evolutionary studies on the genetic autonomy of the cytoplasmic genome "plasmon" in the Triticum (wheat)-Aegilops complex. *PNAS* 116, 3082-3090. (2019).

#### 公募・伊藤

- Sun B, Zhou Y, Cai J, Shang E, Yamaguchi N, Xiao J, Looi LS, Wee WY, Gao X, Wagner D, \*Ito T. Integration of transcriptional repression and Polycomb-mediated silencing of WUSCHEL in floral meristems *Plant Cell*, 31(7):1488-1505. (2019)
- Yamaguchi N, Huang J, Tatsumi Y, Abe M, Sugano SS, Kojima M, Takebayashi Y, Kiba T, Yokoyama R, Nishitani K, Sakakibara H, \*Ito T. Chromatin-mediated feed-forward auxin biosynthesis in floral meristem determinacy. *Nat. Commun.* 9, 5290. (2018)
- Xu, Y., Prunet, N., Gan, E-S., Wang, Y., Stewart, D., Wellmer, F., Huang, J., Yamaguchi, N., Tatsumi, Y., Kojima, M., Kiba, T., Sakakibara, H., Jack, T.P., Meyerowitz, E.M., \*Ito, T. SUPERMAN regulates floral whorl boundaries through control of auxin biosynthesis. *EMBO J.* 1; 37(11): e97499. (2018)
- Yamaguchi N, Huang J, Xu Y, Tanoi K, \*Ito T. Fine-tuning of auxin homeostasis governs the transition from floral stem cell maintenance to gynoecium formation. *Nat. Commun.* 8, 1125. (2017)

#### 公募・岡本

- Kim MY, Ono A, Scholten S, Kinoshita T, \*Zilberman D, \*Okamoto T, \*Fischer RL. DNA demethylation by ROS1a in rice vegetative cells promotes methylation in sperm. *PNAS* 116, 9652-9657. (2019) (木下班との共同研究)
- \*Toda E, Koiso N, Takebayashi A, Ichikawa M, Kiba T, Osakabe K, Osakabe Y, Sakakibara H, Kato N, \*Okamoto T. An efficient DNA- and selectable-marker-free genome-editing system using zygotes in rice. *Nat Plants.* 5(4):363-368 (2019)

#### 公募・丸山

1. Motomura K, Takeuchi H, Notaguchi M, Tsuchi H, Takeda A, Kinoshita T, Higashiyama T, \*Maruyama D. Persistent directional growth capability in *Arabidopsis thaliana* pollen tubes after nuclear elimination from the apex. *Nat. Commun.* 12, 2331. (2021) (東山班、木下班との共同研究)
2. Ali MF, Fatema U, Peng X, Hacker SW, Maruyama D, Sun MX, \*Kawashima T. ARP2/3-independent WAVE/SCAR pathway and class XI myosin control sperm nuclear migration in flowering plants. *PNAS* 117, 32757-32763. (2020)

#### 公募・矢野

1. Ando T, Matsuda T, Goto K, Hara K, Ito A, Hirata J, Yatomi J, Kajitani R, Okuno M, Yamaguchi K, Kobayashi M, Takano T, Minakuchi Y, Seki M, Suzuki Y, Yano K, Itoh T, Shigenobu S, Toyoda A, \*Niimi T. Repeated inversions within a pannier intron drive diversification of intraspecific colour patterns of ladybird beetles. *Nat. Commun.* 9, 3843. (2018)
2. \*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. Repression of Nitrogen Starvation Responses by Members of the *Arabidopsis* GARP-Type Transcription Factor NIGT1/HRS1 Subfamily. *Plant Cell* 30, 925-945. (2018)

#### 公募・野々村

1. Araki S, Le NT, Koizumi K, Villar-Briones A, Nonomura K, Endo M, Inoue H, Saze H, \*Komiya R. miR2118-dependent U-rich phasiRNA production in rice anther wall development. *Nat. Commun.* 11, 3115. (2020)

#### 公募・海老根

1. Fujimoto M, Ebine K, Nishimura K, Tsutsumi N, \*Ueda T. Longin R-SNARE is retrieved from the plasma membrane by ANTH domain-containing proteins in *Arabidopsis*. *PNAS* 117, 25150-25158. (2020)
2. \*Ito E, Ebine K, Choi SW, Ichinose S, Uemura T, Nakano A, \*Ueda T. Integration of two RAB5 groups during endosomal transport in plants. *eLife* 7, e34064. (2018)

#### 公募・川勝

1. Kawakatsu T, Nery JR, Castanon R, \*Ecker JR. Dynamic DNA methylation reconfiguration during seed development and germination. *Genome Biol.* 18, 171. (2017)

#### 公募・赤木

1. \*Akagi T, Pilkington, S. M., Varkonyi-Gasic, E., Henry, I. M., Sugano, S. S., Sonoda, M., Firl, A., McNeilage, M. A., Douglas, M. J., Wang, T., Rebstock, R., Voogd, C., Datson, P., Allan, A. C., Beppu, K., Kataoka, I., Tao, R. Two Y-chromosome-encoded genes determine sex in kiwifruit. *Nature Plants* 5, 801-809. (2019)

【書籍】 合計 22 班、80 件 下記に代表的なものを示した。

1. 東山哲也. 植物新種誕生の原理に挑む. 実験医学 34: 2750 (2016).
2. 藤井壮太、高山誠司 植物が異種の花粉を排除する仕組みを発見 バイオサイエンスとインダストリー78(1), 14-17 (2020)

【シンポジウム開催】 合計 国際 15 件、国内 19 件 下記に代表的なものを示した。

#### 国際シンポジウム

1. EMBO practical course “Functional Imaging of Plants” (May 21-30, 2019, Nagoya, Japan)
2. The 25th International Congress on Sexual Plant Reproduction (Jun 11-16, 2018, Gifu, Japan)
3. Plant and Animal Genome XXVI Rice Functional Genomics Workshop (Jan 18, 2018, San Diego, USA)

#### 国内シンポジウム

1. 日本植物学会第 84 回大会「異分野融合が推進するイメージング研究」(オンライン) 2020 年 9 月 19 日
2. 日本進化学会第 21 回大会シンポジウム(北海道) 2019 年 8 月 7 日

【アウトリーチ活動】 合計 28 班、575 件 下記に代表的なものを示した。

1. (計画・東山)「種の壁を超える」東大理学部高校生のための冬休み講座、2020 年 12 月 26 日～27 日、YouTube
2. (計画・辻) 文部科学省検定済 高等学校生物 教科書：花芽形成のしくみとフロリゲンの働き 2018 年 4 月
3. (計画・瀬々、清水健太郎)「変動環境における野生・栽培生物の急速な進化」、近未来からの招待状～ナイスステップな研究者 2015 からのメッセージ～、文部科学省、2016 年 7 月 8 日

【受賞】 合計 26 班 151 件 下記に代表的なものを示した。

1. 2020 年 1 月 朝日賞(計画・東山)
2. 文部科学大臣表彰 若手科学者賞 6 件：【2020 年】計画・藤井(高山班)、公募・土松、【2019 年】公募・岩崎、赤木、【2018 年】計画・武内(東山班) 公募・川勝
3. 第 25 回(2016 度)木原記念財団学術賞(計画・東山)
4. 2018 年度第 71 回中日文化賞(計画・東山)
5. 日本植物学会賞 奨励賞 2 件 【2019 年】公募・土松、【2016 年】公募・丸山

## 8 研究組織の連携体制

研究領域全体を通じ、本研究領域内の研究項目間、計画研究及び公募研究間の連携体制について、図表などを用いて具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。

本領域では、種を認証するために多段階に配置された生殖過程の「鍵と鍵穴」の分子作動実態を解明する目的で研究を展開した。「鍵と鍵穴」の分子認証機構の実態を解明するためには、構造生物学の手法により分子構造を原子レベルの解像度まで掘り下げて理解し有機合成化学とライブイメージング技術を駆使した時間空間的な検証実験を行うことが必要となる。これを実現するために、本領域では研究項目を設けずにすべての計画研究と公募研究が有機的な共同研究を取れる体制をとった。

本領域では生命現象や研究対象を「鍵と鍵穴」という言葉で置き換えているが、それらは三つのカテゴリーに大別することが可能である。すなわち、(1)リガンド・レセプター、(2)複数の転写因子からなる転写複合体と標的遺伝子、(3)低分子 RNA 群と標的ゲノムなどに代表できる。それぞれのカテゴリーには特に強い親和性を持つ研究班が複数配置され、3つのブレークスルーテクノロジーに加え情報科学を積極的に組み込んだ共同研究が活発に進められた。(1)リガンド・レセプターでは計画研究の東山班、高山班、上口班、渡辺班が複数の公募研究との共同研究を進め、ライブイメージングや構造生物学の技術を駆使し、種の認証に直接関わる花粉管誘引機構の立体構造解明(*Nature Communications* 2017)や、植物の個の認識に直結する花粉と柱頭の認証機構を立体構造解明(*Nature Communications* 2020)、さらに生殖ホルモン・ジベレリンの新規代謝機構を代謝酵素の立体構造解析から解明するなど(*Nature Communications* 2020)、新種誕生の原理に肉薄する成果を得た。(2)複数の転写因子からなる転写複合体と標的遺伝子においては辻班、上口班、瀬々班、木下班が構造生物学やライブイメージングを専門とする公募研究と共同研究を進めてきた。花成ホルモンフロリゲンが複数転写因子と会合し遺伝子発現プロファイルを時間空間的に変化させることを解明した(*Nature Communications* 2020, *Nature* 2020)。(3)低分子 RNA 群と標的ゲノムの相互作用では木下班、辻班、渡辺班、瀬々班が生命情報科学を中心としたブレークスルーテクノロジーを駆使しつつ、バイオインフォマティクスやエピゲノミクスを専門とする公募研究と連携して研究を推進した。この共同研究体制によって胚乳における種間障壁の分子実態をエピゲノムの相互作用として同定することに成功し、これを突破することで本来生じ得ない種間交雑植物を得ることに成功した(*PNAS* 2018, *Nature Plants* 2018, *Plant Cell* 2021)。このように、「鍵と鍵穴」とブレークスルーテクノロジーを縦糸と横糸にした有機的な連携体制を組み上げてきた。

公募研究・国際共同研究も極めて効果的に領域の研究へ組み込まれている。公募・山岡らは生殖細胞をつくるマスタースイッチ遺伝子として、長年被子植物だけの研究では見つけられなかった遺伝子をコケの解析を起点に発見した (*Curr. Biol.* 2018)。公募・岡本らは、植物の異種配偶子を様々な組み合わせで融合させる独自の新規技術を確立した (*Nature Plants* 2019)。国際活動支援班の北米拠点 UC バークレイ校の R. Fischer 教授と木下班が強固な共同研究体制を構築して国際共著論文を発表した (*PNAS* 2018)。また欧州拠点のスイス・チューリヒ大 Shimizu 教授は瀬々班、辻班とともに、異種ゲノム合一によって誕生した主要作物コムギ 10 品種のゲノム解読を国際コンソーシアムにおいて解読した (*Nature* 2020)。東山らも領域のテクノロジーを活用した国際共同研究を論文発表した (*Science* 2017)。

## 9 研究費の使用状況

研究領域全体を通じ、研究費の使用状況や効果的使用の工夫、設備等(本研究領域内で共用する設備・装置の購入・開発・運用、実験資料・資材の提供など)の活用状況について、総括班研究課題の活動状況と併せて具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。また、領域設定期間最終年度の繰越しが承認された計画研究(総括班・国際活動支援班を含む。)がある場合は、その内容を記述すること。

### 【設備等の活用状況】

本領域では異分野融合研究支援センターを総括班に設置し、構造生物学、有機合成化学、ライブセルイメージング、情報科学等のブレークスルーテクノロジーを活用した異分野融合研究への支援を通じて領域内共同研究を強力にバックアップした。このために必要な備品を共同利用機器として総括班予算から支出して導入した。本領域総括班において購入した高額備品を以下にまとめた。

品名	金額	設置場所
共焦点スペクトルイメージャー Leica TCS SP8 X Hyvolution	42,120,000	横浜市大 情報科学・エピゲノム解析部門
拡張ディスク Takeru NAS RAID Server 拡張ディスク 128TB	2,311,200	産業技術総合研究所
タンパク質相互解析用共焦点レーザー स्क্যান顕微鏡 (LSM880)	43,200,000	東京大学 タンパク質発現・相互作用解析支援部門

共焦点スペクトルイメージャー(Leica TCS SP8 X Hyvolution) は「鍵と鍵穴」のイメージングを推進するために横浜市大に設置した。イメージングデータは横浜市大に設置の情報解析サーバによる高速解析が可能である。導入以降の5年間ほぼ毎日稼働し続けてしており、多くの成果が得られた (*Nature Communications* 2020, 2021, *PLoS Biol.* 2021 他)。横浜市大・木原生物学研究所が関東地域の拠点として本設備によるイメージングやエピゲノム解析を推進する機能を十分に果たしたと言える。

拡張ディスク(Takeru NAS RAID Server 拡張ディスク) はオミクスデータ解析やメチローム解析の支援業務に活用するために産業技術総合研究所に導入した。大規模データ解析に要する時間を飛躍的に短縮し、領域のオミクス解析を支えた (*Nature* 2020, *Nature Communications* 2020 他)。

タンパク質相互解析用共焦点レーザー स्क্যান顕微鏡 (LSM880) は、特殊な検出系による高速・高解像撮影機能が可能であり、同時に溶液条件下でのタンパク質相互作用等の解析を行う Fluorescence Cross-Correlation Spectroscopy (FCCS) 機能を付与した機種を選定した。FCCS 機能は領域内で本備品に特徴的なものであり、タンパク質相互作用解析の拠点として成果を輩出した (*Nature Plants* 2019, *Nature Communications* 2020 他)

### 【研究費の効果的使用】

・本領域の特徴として、植物生殖学に有機合成化学をブレークスルーテクノロジーとして取り入れることが挙げられる。有機合成化学の研究者との徹底した議論の末に、細胞への浸透性が極めて高く明るい細胞核の蛍光色素 Kakshine の開発に成功した (*Nature Communications* 2021)。これまでに類を見ない細胞透過性と DNA 特異性を示していることから、様々な植物種を扱う本領域において、多くの研究者が利用を希望していた。そこで総括班支援により大規模合成を実施し、領域内に配布した。これにより、Kakshine を利用した様々な研究のプライオリティーを本領域が一気に押さえることに成功した。

・コムギは3つの祖先種に由来する植物であり、植物新種誕生の原理を体現する植物として挙げられる。六倍体でかつ 17Gbp の巨大ゲノムを持つため、ゲノム科学の最後の砦としても知られている。このコムギゲノム解読コンソーシアムに本領域から瀬々班、辻班が参画し、総括班も加えて研究を加速させた結

果、世界の多様性を代表する 10 系統の全ゲノム完全解読に成功した (*Nature* 2020)。複雑なゲノム構成を有する異質倍数体の研究推進、また世界最重要作物でもあるコムギのゲノム育種に対する我が国の貢献に鑑みて極めて費用対効果の高い国際共同研究を推進できた。

・本領域では次世代シーケンシングによるゲノミクス・エピゲノミクス研究への支援を特に重点的に実施した。この理由は、領域研究の進展に伴い「植物新種誕生をめぐる原理」の核心として異種ゲノムおよびエピゲノム間の相互作用の重要性が前景化してきたからである。本領域ではその重要性をいち早く認識し、領域代表の東山のリーダーシップのもと、解析困難な非モデル植物のゲノム解析に対しても果敢に挑戦した。その結果、上述のコムギ 10 系統の全ゲノム完全解読に成功 (*Nature* 2020)、性決定遺伝子の同定 (*Nature Plants* 2019)、生殖過程におけるエピゲノム・リプログラミングの発見 (*Nature Communications* 2020, *Plant Cell* 2021) 等の発見に至った。

#### 【COVID19 感染拡大に対する総括班および国際活動支援班の対応】

2020 年 3 月以降全世界に拡大し、変異株の出現によっていまだ収束の目処が立たない COVID19 の感染拡大に対しても、本領域は屈することなく現状で取りうる最大限の研究進展を達成するための国際共同研究を強力に推進した。COVID19 によるロックダウンから復帰した海外研究拠点（チューリヒ大）と連携し、本拠点のシーケンシングファシリティと協同して次世代シーケンシングによるゲノム配列決定と進化的解析をサポートする等の取り組みを実施した。

2020 年度には領域研究の総決算となる 2 つの国際学会、The 26th International Congress on Sexual Plant Reproduction (ICSPR プラハ) および The Cold Spring Harbor Asia Conference "Integrative Epigenetics in Plants" (淡路島) を共催予定であったが、COVID19 の感染拡大を防ぐためにいずれも延期した。本領域からは開催のための運営支援に加え、領域メンバーの大学院生や若手研究者に対して渡航支援や参加支援を計画しており、これらの繰越が発生した。領域代表の東山が ICSPR のボードメンバーも努めており、学会事務局との議論から延期に対して若手研究者に不利益がでない制度設計を確定することができた。延期した会議において通常開催以上に活発な議論を達成するための状況を醸成するため、2021 年 3 月にはオーガナイザー参加・領域の学生ら若手も参加する国際オンラインミーティングを開催した。

また、複数の国際誌で特集号を企画し、班員の優れた論文に対してはオープンアクセスでの掲載を支援した。このようにオープンアクセス論文を積極的に活用することで、COVID19 状況下においても、本領域および班員の国際的ビジビリティのさらなる向上に努めた。

## 10 当該学問分野及び関連学問分野への貢献の状況

研究領域全体を通じ、本研究領域の成果が当該学問分野や関連学問分野に与えたインパクトや波及効果などについて、「革新的・創造的な学術研究の発展」の観点から、具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。なお、記述に当たっては、応募時に「①既存の学問分野の枠に収まらない新興・融合領域の創成を目指すもの」、「②当該領域の各分野発展・飛躍的な展開を目指すもの」のどちらを選択したか、また、どの程度達成できたかを明確にすること。

本新学術領域は「②当該領域の各分野発展・飛躍的な展開を目指すもの」として構想され、5年間の研究の結果、下記に示すように植物生殖研究において本領域なくしては到達し得なかった飛躍的な展開をもたらした。本領域は、植物の生殖の全過程をカバーする研究グループが結集して推進し、革新的・創造的な学術研究の発展を実現するべく**ブレークスルーテクノロジーを大胆に投入して展開**したことから、国内外の多数の学会等で取り上げられるなど**当該学問分野や関連学問分野に大きなインパクトと波及効果をもたらした**。

領域がカバーする植物の生殖過程は花芽分化、花器官形成、生殖細胞分化、受粉、花粉管誘引、受精、胚発生、胚乳発生、さらに雑種成立後のゲノム安定化に及び、関連する学術領域も発生学および細胞生物学を中心に遺伝学、分子生物学、進化生態学、植物生理学、育種遺伝科学、分子進化、集団遺伝学、農学まで幅広く対象としてきた。また、ブレークスルーテクノロジーではライブイメージング、有機合成化学、構造生物学、情報科学の各分野で世界を圧倒するテクノロジーを有する日本の研究者が集結し、領域代表・東山の強力なリーダーシップにより大胆な戦略が執られ、植物生殖研究の直接的な推進力となる新規蛍光色素開発や新規立体構造解明が集中的に進められた。これらを活用して徹底的な共同研究が展開された結果、本領域からの研究成果は植物学のみならず細胞生物学や遺伝学を始めとする数多くの研究分野に多大な波及効果を及ぼし、研究発表は数多くの国際学会・国内学会においてプレナリーレクチャー、シンポジウム、ワークショップとして取り上げられることとなった。

植物の新種誕生の原理をめぐる探求は、異なるゲノムが合一するプロセスで起動する「鍵と鍵穴」の分子作動実態を深く掘り下げる学問であったといえる。そうした意味においては、ブレークスルーテクノロジーであるライブイメージング、有機合成化学、構造生物学、情報科学で世界を圧倒する我が国に最もふさわしい学問分野の一つと言える。**本領域の成果として、種の認証に直接関わる「鍵と鍵穴」分子の相互作用のダイナミックな過程をライブイメージングで解明し、「鍵と鍵穴」分子の立体構造を原子レベルの解像度で解明したことが挙げられる。**また異種ゲノム合一の障壁となるエピジェネティックな相互作用を情報科学によって解明できた。つまり**植物の新種誕生の原理を探求することは、生物学的な多階層にまたがる「鍵と鍵穴」因子間の膨大な相互作用と捉えることが可能であり、本領域はその全体像を分子の立体構造から進化までの多階層において具体的に解明することに成功した。**また一方で、**各生殖過程の主要な「鍵と鍵穴」の人為的な改変により、種の壁を大きく打破できることを実証することにも成功した。**様々な生命現象において繰り広げられる多階層の「鍵と鍵穴」相互作用に波及効果を及ぼす数多くの発見が、植物の新種誕生をめぐる原理の探求から得られたことは極めて重要である。

植物生殖とブレークスルーテクノロジーの融合を軸に新しい研究領域を開拓してきた本領域は、国際的な植物生殖科学の潮流に重要な影響を与えた。2018年度には、領域代表の東山がプレジデントを、また計画班の木下がオーガナイザーを務める国際会議 25th ICSPR を本邦開催した。さらに2019年には領域代表の東山がオーガナイザーを務める EMBO Workshop "Functional Live Imaging of Plants"を開催した（名古屋大学 WPI 拠点）。本会議に付随して、公募研究班の丸山がオーガナイザーを務める Joint Meeting for Young Researchers, "Frontiers in Imaging Probes and Technologies"も実施した。EMBO Workshop のなかでも Practical course は今後の国際的な学術潮流を生み出すための実習を伴うワークショップであり、本領域の支援にて実験を伴うものとしては日本で初めて開催されたことは大きな成果であると言える。これら一連の支援をとおして、新たな国際共同研究のハブおよび植物生殖科学の世界的中心としての地位を確立、当該分野における日本のプレゼンス向上に貢献した。関連した国内学会に関しても、日本分子生物学学会、日本生化学学会、日本進化学会、日本遺伝学会、日本植物学会、日本植物生理学会、日本育種学会、など多岐にわたった。加えて、また花粉管誘引やフロリゲン研究に関しては本領域の成果が新しい高校生物学の教科書にも取り入れられていることから、社会へのアウトリーチも十分に果たされたと考えられる。

## 11 若手研究者の育成に関する取組実績

研究領域全体を通じ、本研究領域の研究遂行に携わった若手研究者（令和3年3月末現在で39歳以下。研究協力者やポスドク、途中で追加・削除した者を含む。）の育成に係る取組の実績について、具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。

本領域では次世代を担う若手研究者の育成を本領域の重要な使命と位置付け、このための取り組みを強力に進めてきた。自立的に行動できる若手研究者の育成に取り組み、大きな成果を挙げた

**【若手の会の開催】** 右表のとおり若手の会を毎年実施し、若手研究者どうしの活発な研究交流を促すとともに、新しい研究分野を開拓しつつある若手研究者や国内外で活躍されているトップサイエンティストをゲスト講師として招き、学生らが将来独創的な研究を行うためのネットワーク形成を図った。特筆すべき点は、2018年に開催した第3回の若手の会

	開催日	開催場所	参加者数	ゲスト講師
第1回	2016/11/2-5	大学セミナーハウス (八王子)	45	奈良先端大・山口暢俊 博士 農研機構・川勝泰二 博士
第2回	2017/10/28-30	YMCA東山社 (御殿場)	90	京都大学・遠藤求 博士
第3回	2018/10/28-30	邦和セミナープラザ (名古屋)	90	名古屋大学・松岡信 博士
第4回	2019/10/27-29	レクtoorレ湯河原	110	東京大学・井澤毅 博士 東京大学・桜庭俊 博士
第5回	2021/3/12	オンライン	50	Dr. David Honys (チェコ) Dr. Thomas Dresselhaus (ドイツ)

で、複数の大学・研究機関に所属する大学院生が中心となって自発的に運営委員会が組織され、大学院生が主体となって運営された。上記運営の効果により、博士課程に進学する学生数が大幅に増加した。また、オンラインによる「異分野融合若手の会」では、領域の成果発表の集大成の場と位置づけている26th ICSPP(プラハ)および国際植物エピジェネティック会議(淡路島)のオーガナイザーを招き、当領域の研究期間終了後もこれらの国際会議に向けて、若手の参加を支援するとともに、引き続き当領域メンバーとの情報共有、連携を維持・強化していくことが確認された。



**【ワークショップ、シンポジウム、国際シンポジウム企画】**：領域主導で多くの企画を行ったが、とりわけ若手研究者の育成の観点から、若手研究者が主催するシンポジウム等に対して重点的に支援を行った。2017年には日本細胞生物学会、2018年には日本植物生理学会でのシンポジウムを支援している。

**【国際的に活躍できる若手研究者育成を目指した海外渡航支援】**：本領域では国際活動支援班の機能を活用した若手研究者の海外派遣を積極的に実施してきた。これまでに9件、16名の若手研究者を海外派遣した。国際学会TJPB2017(台湾)には4名の若手研究者を派遣し、そのうち3名がOutstanding Poster Awardを受賞した。International Symposium on Rice Functional Genomics(2019、台湾)には3名の学生を派遣し、うち2名がBest Poster Awardを受賞するなど、若手研究者の国際的な活躍を促進できた。

**【大学院生などの若手研究者の受賞】**：科学技術分野の文部科学大臣表彰若手科学者賞6件、日本植物学会賞若手奨励賞2件・奨励賞2件、日本植物形態学会・平瀬賞2件、日本育種学会優秀発表賞12件、International Symposium on Rice Functional Genomics Best Poster Award 2件、1st International Wheat Congress, Award for excellent poster presentation 2件など多数の受賞があり、本領域で研鑽を積んだ若手研究者が国内外を問わず注目されつつあると言える。

**【若手研究者のプロモーション】**：この5年間の活動を通じて、教授、准教授等への昇任を含め計76名の若手研究者が研究職のプロモーションを得た。アカデミアだけでなく企業・産業界で活躍する若手も37名輩出しており、本領域の若手研究者の活躍が広がっている。

## 12 総括班評価者による評価

研究領域全体を通じ、総括班評価者による評価体制（総括班評価者の氏名や所属等）や本研究領域に対する評価コメントについて、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。

本領域では総括班評価委員として、倉田のり（国立遺伝学研究所 名誉教授）、長谷部光泰（基礎生物学研究所・進化多様性生物学領域 教授）、坂本亘（岡山大学・資源植物科学研究所 教授）、仁田坂英二（九州大学・大学院理学研究院 准教授）、堤伸浩（東京大学・大学院農学生命科学研究科 教授）の5名の先生方に、領域の活動や運営方針に関するご助言をいただいていた。

### 【国立遺伝学研究所 名誉教授 倉田のり】

本新学術研究は、植物生殖過程における「鍵と鍵穴」の分子実態の解明、「種間認識機構による自己ゲノム維持システム」の理解と「異種植物種間雑種植物の存続を可能にするシステム」の解明を目指した。この目的達成のために取り入れられたブレークスルーテクノロジーの活用はめざましく、植物科学分野で初めての先端研究手法を取り入れ、世界をリードする成果を得たことを高く評価する。全体として、計画研究と公募研究が一体となって画期的な発見が積み上げられており、ブレークスルーテクノロジーである構造生物学、有機合成化学、ライブイメージング、情報科学を組み合わせた多くの領域内共同研究から、種の認証に関わる分子間相互作用の作動実態が構造的レベルで解明されたことは本領域の特筆すべき成果と言える。

国際活動支援センターも、本領域が共催する国際学会の運営支援や、欧米の海外拠点を決めて強力な共同研究を展開しコムギ10系統の全ゲノム解析を完了させるなど、高レベルの国際活動の成果を得ている。次世代の育成も、領域に参画した若手研究者のプロモーションや大型研究費獲得、国内外の学会発表賞や研究者顕彰等、積極的な取り組みの結果と言える。植物生殖科学は日本が世界的に重要な位置付けにある研究分野であり、本領域の研究推進によってこの分野はさらなる発展を遂げたといえよう。よって、本領域は当初の目的を超える達成を成したと高く評価するとともに、今後のこの新しい分野の発展を期待したい。

### 【基礎生物学研究所 生物進化研究部門 教授 長谷部光泰】

本領域は「鍵と鍵穴」を中心命題とし、器官形成、花成、受粉、受精、ゲノム融合の各現象を包括して、植物の交雑に関する新しい分子機構を探求し、新種誕生の原理に迫ろうという革新的な領域である。計画班を中心にインパクトの高い研究成果が順調に発表され大きな成果をあげている。さらに領域の技術面での核となるブレークスルーテクノロジーでは、領域代表の所属するWPIの有機合成化学、構造生物学の主力研究者との連携が効果的に機能し、異分野融合研究センターの設置とワークショップの実施によって研究推進が加速したことが高く評価できる。これら異分野間の共同研究を促進する雰囲気醸成された結果、従来、別々のコミュニティで研究してきた研究者をつなぎ合わせる機能も同時に担うことによって、個別分野を超えた概念の共有と共同研究が展開されてきた。

さらに、EMBOワークショップなど国際ワークショップを開催することで本領域の成果を世界に発信し、日本の植物科学全体の国際的プレゼンス向上に寄与してきた。国際連携では、領域代表をはじめ、計画班員の高い国際性が公募班にも浸透している。特に、領域研究で独自開発した新技術と新発見に海外研究者が自ずと集結するという理想的な国際化を果たした。本領域が切り開いた新しい生物学の成果が若手研究者を魅了し、参画した若手研究者が発展的に次のポジションを獲得していくとともに、次世代を担う博士課程への進学学生数が増え、学生を含めた若手の自発的な活動を活発化している。若手育成の良いモデルとなっている。

### 【岡山大学・資源植物科学研究所 教授 坂本亘】

本新学術領域研究では、植物の生殖の多段階にこの「鍵と鍵穴」が配置されているため個別の発見がどのように集約されるのかが焦点の一つであった。この目的のために領域メンバーは単純な分子間相互作用を超えた、同種の認証、異種の拒絶、これをかいくぐった新種誕生と安定化など興味深いテーマに活発に取り組んできた。5年間の領域研究の成果として、種の認証から生殖障壁を突破した雑種の形成や進化的側面まで、「新種誕生原理」を理解するための重要な成果が順調に集まったと言える。

ブレークスルーテクノロジーの大胆な投入に代表されるように、多様な研究材料と研究手法を扱う研究者が、種間生殖障壁をキーワードに課題と方法論をオーバーラップさせつつ生産的な議論が進んできた成果であると評価したい。東山領域代表のリーダーシップから、領域内に強い結束力が生まれている。若手の会では学生が活発に議論を行い、また領域の若手研究者からは多数の受賞や研究室主宰者を排出するなど若手育成においても非常に順調に運営されてきた。こうした取り組みを介してさらに世界を牽引する成果が出ることを期待している。

本新学術領域の所期の目的は達成されたと高く評価できる。

【九州大学・大学院理学研究院 准教授 仁田坂英二】

本新学術領域は、我が国で連綿と続けられてきた植物生殖科学研究の礎の上でこれをさらに発展させる成果を挙げてきた。生殖過程において同種を認識し異種を排除する認証過程を「鍵と鍵穴」に位置づけ、これをリガンド・レセプター系、転写因子と標的遺伝子、低分子 RNA と標的ゲノムに整理し、各課題についてその分子作動実態を解明するとともに、階層間をまたいだ進化的な影響にも深く切り込む研究が展開された。とくにこの研究発展を加速させたのはブレークスルーテクノロジーである。ライブセルイメージング、有機化学合成、構造生物学的手法等のスペシャリストが領域代表の強いリーダーシップのもとに集結し、この領域なくしては到達することのできなかった生殖プロセスの核心をなす「鍵と鍵穴」の分子作動実態を解明している。成果論文の発表も活発であり、数多くのインパクトある成果を発表した。また多くの論文が複数の研究班を含む共同研究であることも評価できる。

上記のことは、この領域の取り組みが非常に上手く機能していることを示している。国際学会を主催することで、植物生殖科学における我が国の存在感を示す努力を続けていることや、コムギゲノムの解読における国際コンソーシアムでの活動等の国際共同研究の成果も高く評価したい。領域に関わる若手研究者も各学会で受賞するなど活発な成果を上げている。これらの点から、本領域は当初の目標を達成し、領域終了後にも順調にその研究が進展していくことが期待される領域であったと評価している。

【東京大学・大学院農学生命科学研究科 教授 堤伸浩】

本領域は植物生殖科学の中でも新種誕生の原理に注目するものである。種間の障壁、異種間交雑、異種ゲノム合一の後の種としての安定化や適応性などに焦点を当てた研究が推進されており、これまでにブレークスルーテクノロジーを大胆に取り入れた研究成果によって新しい研究の潮流を生み出しつつある。ライブイメージング、有機合成化学、構造生物学はいずれも植物科学における従来の個別研究グループでは不可能な解析技術であり、領域が組織されて共同研究を育むことで初めて遂行可能となるものである。これには異分野融合研究ワークショップが重要な役割を果たしており、東山領域代表を中心とした領域運営が順調に進んでいることを示すものである。研究内容に関しても、生殖過程の異なるイベントを対象としながら「鍵と鍵穴」のリガンド・レセプター、転写因子複合体と標的配列、エピゲノム相互作用といった分子レベルの共通性に基づいて普遍的な分子実態が明らかにされている点で高く評価できる。