

領域略称名：植物の周期と変調
領域番号：7104

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）」
に係る中間評価報告書

「細胞システムの自律周期とその変調が駆動する植物の発生」

領域設定期間

令和元年度～令和5年度

令和3年6月

領域代表者 奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・

教授・中島 敬二

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	研究領域の目的及び概要	6
4	審査結果の所見で指摘を受けた事項への対応状況	8
5	研究の進展状況及び主な成果	9
6	研究発表の状況	14
7	研究組織の連携体制	19
8	若手研究者の育成に関する取組状況	20
9	研究費の使用状況・計画	21
10	今後の研究領域の推進方策	22
11	総括班評価者による評価	23

研究組織

(令和3年6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	19H05670 細胞システムの自律周期とその変調が駆動する植物の発生	令和元年度 ～ 令和5年度	中島 敬二	奈良先端科学技術大学院 大学・先端科学技術研究 科・教授	11
A01 計	19H05671 細胞システムの自律周期とその変調が操る根の成長	令和元年度 ～ 令和5年度	中島 敬二	奈良先端科学技術大学院 大学・先端科学技術研究 科・教授	2
A01 計	19H05672 細胞の動的挙動にもとづく葉の発生堅牢性とその多様化の機構	令和元年度 ～ 令和5年度	塚谷 裕一	東京大学・大学院理学系 研究科・教授	2
A01 計	19H05673 側根新生の時空間的周期性と可塑性を実現する仕組みの解明	令和元年度 ～ 令和5年度	深城 英弘	神戸大学・理学研究科・教 授	2
A02 計	19H05674 細胞運命の決定過程における発生特異的周期性及概日時計の相互作用	令和元年度 ～ 令和5年度	遠藤 求	奈良先端科学技術大学院 大学・先端科学技術研究 科・教授	1
A02 計	19H05675 ゼニゴケ油体をモデルとしたオルガネラ周期の証明と中心因子の同定	令和元年度 ～ 令和5年度	上田 貴志	基礎生物学研究所・細胞動 態研究部門・教授	4
A02 計	19H05676 受精卵の周期的動態が非対称性と体軸を生み出す原理の解明	令和元年度 ～ 令和5年度	植田 美那子	東北大学・生命科学研究 科・教授	1
A02 計	19H05677 細胞膜ドメインの周期性とその変調が導出する植物の細胞壁パターン	令和元年度 ～ 令和5年度	小田 祥久	国立遺伝学研究所・遺伝形 質研究系・教授	1
A03 計	19H05678 生体分子ダイナミクスと細胞メカニクスの統合による植物周期動態の数理的解明	令和元年度 ～ 令和5年度	望月 敦史	京都大学・ウイルス・再生 医科学研究所・教授	1
総括班・総括班以外の計画研究 計 9 件					

[1] 総：総括班、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	20H05403 植物の腋生メリステムの運命 を変調させる機構の研究	令和2年度 ～ 令和3年度	檜本 悟史	北海道大学・理学研究 院・助教	1
A01 公	20H05404 植物の二次成長を制御する周 期と変調の分子基盤	令和2年度 ～ 令和3年度	伊藤 (大橋) 恭子	東京大学・大学院理学系 研究科・准教授	1
A01 公	20H05405 植物の細胞増殖・分化能を制 御するRNA代謝周期の解明	令和2年度 ～ 令和3年度	大谷 美沙都	東京大学・大学院新領域 創成科学研究科・准教授	1
A01 公	20H05406 イネ科植物における葉の周期 的分化と内部構造の変調機構 の解明	令和2年度 ～ 令和3年度	伊藤 純一	東京大学・大学院農学生 命科学研究科・准教授	1
A01 公	20H05408 植物の発生における細胞増殖 の周期と変調を司る転写制御 機構	令和2年度 ～ 令和3年度	伊藤 正樹	金沢大学・理工研究域・ 教授	1
A01 公	20H05409 周期的に起こる器官老化と個 体最後の変調である個体老化 の新タイミング制御経路の 開拓	令和2年度 ～ 令和3年度	打田 直行	名古屋大学・遺伝子実験 施設・教授	1
A01 公	20H05410 ゼニゴケ頂端部の周期的成長 を司るペプチドホルモンの機 能解明	令和2年度 ～ 令和3年度	篠原 秀文	名古屋大学・大学院理学 研究科・講師	1
A01 公	20H05411 時計に依存する発生制御ネッ トワークアトラス	令和2年度 ～ 令和3年度	中道 範人	名古屋大学・生命農学研 究科・教授	1
A01 公	20H05419 規則的葉序を作り出すための 頂端細胞の分裂面の規則的旋 回機構の研究	令和2年度 ～ 令和3年度	嶋村 正樹	広島大学・統合生命科学 研究科・准教授	1
A01 公	20H05426 概日時計のリズム変動によっ てもたらされる側根発達の変 調メカニズム	令和2年度 ～ 令和3年度	塚越 啓央	名城大学・農学部・准教 授	1
A01 公	20H05429 共生遺伝子の発現の振幅と根 粒形成	令和2年度 ～ 令和3年度	征矢野 敬	基礎生物学研究所・共生 システム研究部門・准教 授	1

A02 公	20H05402 葉の発生に關与する核内分化 因子の周期的動態変化を制御 する分子基盤の解明	令和2年度 ～ 令和3年度	笹部 美知子	弘前大学・農学生命科学 部・准教授	1
A02 公	20H05407 概日リズムの変調がもたらす 発生異常のメカニズムの解析	令和2年度 ～ 令和3年度	近藤 侑貴	神戸大学・理学研究科・ 准教授	1
A02 公	20H05412 曲率変動解析で理解する先端 成長細胞の伸長と屈性	令和2年度 ～ 令和3年度	佐藤 良勝	名古屋大学・トランスフォーメイ ブ生命分子研究所・准教 授	1
A02 公	20H05416 維管束ーミロシン細胞のワイ ヤリングの統合的理解	令和2年度 ～ 令和3年度	白川 一	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
A02 公	20H05420 光シグナルと孔辺細胞特異的 概日時計による周期的気孔開 閉の制御とその意義	令和2年度 ～ 令和3年度	武宮 淳史	山口大学・大学院創成科 学研究科・准教授	1
A02 公	20H05422 (廃止) 花粉管のカロースプラグの周 期形成を制御する機構の解析	令和2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
A02 公	20H05425 再分化をもたらす変調を制御 する遺伝子プライミングメカ ニズムの解明	令和2年度 ～ 令和3年度	坂本 卓也	東京理科大学・理工学 部・講師	1
A02 公	20H05430 細胞運命転換の自律的周期性 とその変調を導くオーキシン 動態制御	令和2年度 ～ 令和3年度	石川 雅樹	基礎生物学研究所・生物 進化研究部門・助教	1
A02 公	20H05431 器官再生系の1細胞RNA-seq 解析から読み解く遺伝子発現 ダイナミクス	令和2年度 ～ 令和3年度	池内 桃子	新潟大学・教育研究院 自然科学系・准教授	1
A03 公	20H05415 器官配置の周期を構成し変調 するメリステム動態の理論生 物学：コケと花	令和2年度 ～ 令和3年度	藤本 仰一	大阪大学・理学研究科・ 准教授	1
A03 公	20H05421 葉縁における空間的自律周期 の変調によってもたらされる 葉形の多様性の理論的理解	令和2年度 ～ 令和3年度	中益 朗子	熊本大学・国際先端科学 技術研究機構・特任助教	1
A03 公	20H05423 画像認識に基づく植物形態の 空間的・時間的周期性の抽出 と変調の検出	令和2年度 ～ 令和3年度	内海 ゆづ子	大阪府立大学・大学院 工学研究科・講師	1

A03 公	20H05424 位相応答曲線の高速同定法による植物の環境応答と発生の時空間統合モデルの構築	令和2年度 ～ 令和3年度	福田 弘和	大阪府立大学・大学院 工学研究科・教授	1
A03 公	20H05427 動画像中の周期と変調の検出と要因解析	令和2年度 ～ 令和3年度	堀田 一弘	名城大学・理工学部・教授	1
A03 公	20H05428 三次元深層学習を用いた動態顕微鏡画像における細胞分裂の自動検出法の開発	令和2年度 ～ 令和3年度	陳 延偉	立命館大学・情報理工学部・教授	1
公募研究 合計 26 件 (廃止を含む)					

[1] 総：総括班、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 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。

1. 研究の学術的背景および研究目的

植物は一生を通じてパターン形成や器官新生を続ける。このような特有の発生特性に起因し、植物の形態の様々なスケールに高度な周期性が現われる。植物の形態形成を理解するためには、その基軸となっている周期形態の発現機構を明らかにする必要がある。

植物が示す周期形態の特徴は、その周期性自体が遺伝的な変異や環境因子に応じて容易に変調する点にある。例えば、種に固有かつ多様な器官の形態は、相同なユニットを作り出す発生周期が種に固有の変調を受けることで作り出される。また環境因子に応答した発生周期の変調は、植物の形態に可塑性を与える。例えばある種の水陸両生植物は、水中において陸上とは劇的に異なる形の葉を作り出し、低い CO₂ 拡散条件下において光合成能を最適化することが知られている(右図)。また根の分岐周期は、土壤中の栄養条件により大きく変化する。このような周期形態の変調は、固着生活を営む植物の生存に重要な意義を持っている。

生物が周期形態を作るメカニズムとしては、脊椎動物の体節が遺伝子の自律的な発現振動に基づいて決定される機構や、魚の体表パターンが拡散速度の異なる活性化因子と抑制因子の相互作用によって作られる機構が良く知られている。植物の周期形態の形成機構についても、いくつかのモデルが提唱されている。例えば根の周期的な分岐構造が、根端部における自律的なオーキシン応答振動 (Root clock) に関連していることが報告されている。しかしオーキシン応答の振動は単一遺伝子の自律的な発現振動ではなく、器官内におけるオーキシンの流れと、それを担う輸送体の発現制御の相互作用であると考えられている。また細胞スケールの周期性の例としては、維管束細胞の細胞壁パターンが微小管と低分子量 GTPase の活性制御の空間的相互作用により作られることを、本領域のメンバーが明らかにしている。植物の周期形態は、動物発生の知見では説明できない多様なメカニズムにより作られており、これを明らかにすることは植物発生学に止まらず、広く生物学一般において重要な課題である。

生物の形態形成過程とその制御系を理解するには、動的な発生過程を遺伝子機能と結び付けて解析する必要がある。一生を通じて器官新生を続ける植物においては、分子から器官に至る広範なスケールの発生動態を比較的容易に観察することが出来る。植物の発生はライブイメージングに適した研究材料であり、実際に本領域のメンバーが開発したイメージング技術により、従来の方法では捉えることが出来なかった新規な発生動態を精密に記録することが可能となっている。

以上のような学術的背景のもと、本新学術領域では、植物の形態と発生動態の表出原理を細胞・細胞下レベルの「周期と変調」の視点から再構築する。高精細なライブイメージングにより記録された非定型・非定量的な細胞動態を基に、情報学や数理生物学の技術を駆使して定量化やモデリングを行う。周期動態と形態発現を結ぶ原理を、植物発生学、情報学、数理生物学の学際融合研究により明らかにする。

周期の変調が器官の形態に多様性と可塑性を生み出す

葉形の多様性 (庭の雑草)



葉形の可塑性 (水陸両生植物)



2. 革新的・創造的な学術研究の発展が期待される点

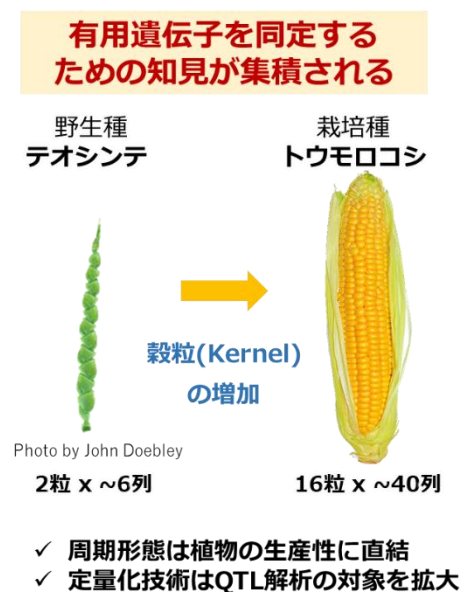
本新学術領域では、細胞やオルガネラレベルの自律的な周期性が、植物に特有の周期形態を発現する原理や、周期の変調が植物の形態に可塑性や多様性を与える原理を明らかにする。この目的を達成するため、植物分子遺伝学の基本的な研究手法に、①植物の内部や発生動態の周期性を可視化するライブイメージング技術、②画像データを定量化しデータに潜在する周期性とその変調に気づきを与える情報処理技術や人間拡張技術、③周期動態と形態発現の関係をモデル化する数理生物学を加えた学際融合研究を組織的に推進する（右図）。



生物学や医学の分野で現在用いられている AI 技術の多くは、画像を高速かつ自動的に選別することを目的としている。一方で近年の AI 研究は「選別する AI」から「特徴を提示する AI」へとシフトしている。本新学術領域では、AI が生物学者の発見を支援する枠組みの構築を目指す。すなわち AI が提示した特徴や次元圧縮データから、生物学者が未知の発生動態に気づきを得たり、不定形な形態やその変化を定量的に解析するためのフレームワークを構築する。さらに本領域では AI 技術のみならず、人間拡張工学を用いた植物発生研究の支援体制を構築する。人間拡張工学とは、人間が生得的にもつ知覚能力や運動能力を、計算機や機械の力を借りて適切に拡張する工学技術である。本領域では生物学者がもつ観察能力や実験手技を、情報処理技術やデバイスの開発を通じて拡張するための開発研究を推進する。このような取り組みは、植物発生学の枠組みを超え、広く生物学一般の研究手法の改革を促すものとなる。

3. 領域設定期間終了後に期待される成果

本提案領域の終了後に期待される効果は大きく分けて2つある。1つ目の効果は、植物の発生原理の理解そのものが生み出す学術的・応用的価値である。植物の周期形態を組織的に解明するコンソーシアム研究は、世界的に見ても本新学術領域が初めてのものである。また植物発生制御機構の理解は、食糧やエネルギー源としての植物の利用に不可欠である。有史以来の作物の育種過程において、花序や葉序あるいは根の分岐構造といった繰り返し単位の増加や最適化が生産力の向上に中心的な貢献を果たして来たことが、近年の研究から明らかとなっている（右図）。本領域で得られる植物発生の根幹的原理は、持続可能な社会を実現する国際的イニシアチブの実践においても重要な貢献を果たすことが期待される。



2つ目の効果は、植物発生学ひいては生物学研究の発展的改革である。本新学術領域では、高精細なイメージングデータや時系列解析に深層学習の技術を適用し、新たな現象を発見したり、発生現象を定量的に捉えるための技術を開発する。また人間拡張工学との連携により研究者がデータに潜在する学術的価値に気づきを得るための枠組みを構築する。情報学との学際融合で生物学の研究を支援する本領域の取り組みは、植物発生学の枠組みを超え、広く生物学一般に方法論の改革を促すことが期待される。本年度に文部科学省が決定した戦略目標「『バイオ DX』による科学的発見の追究」は、本新学術領域が掲げる「生物学者の発見を支援するための情報学・人間拡張工学との融合」のコンセプトとほぼ完全に一致しており、本新学術領域の進取性を支持するものと言える。

4 審査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。

1. 計画研究代表者8名のうち情報科学研究者が1名であるため、植物科学と情報科学との更なる連携強化を可能とする研究者の参画が望まれる。

計画班の代表者に限れば、数理・情報学の専門家は、指摘の通り望月敦史1名であるが、領域内には稲見昌彦（総括班分担者・中島班分担者）と近藤洋平（総括班分担者・上田班分担者）の2名の情報科学者が参画している。両名は本領域の構想・申請段階を含め既に4年以上にわたって領域メンバーと緊密な議論を繰り返しており、領域の目標を明確に共有している。既に領域の発足前から複数の計画班と共同研究を開始しており、領域発足後は領域全体の研究支援活動に精力的に取り組んでいる(下記 p.20, 23)。

領域1年目には稲見研メンバーの主催により「人間拡張道場」を開催し、領域メンバーが一堂に会して学際融合研究の推進に向けた議論と共同研究の立ち上げを行った(右上写真)。また昨年度より稲見研の柏野特任助教が研究協力者として新たに参画し、上記の人間拡張道場や総括班による支援に精力的に活動している。さらに稲見の発案により、情報処理学会の学会誌において「植物の情報処理」と題した特集号を刊行すべく準備を進めている。近藤は初年度の「画像解析道場」を担当し、現在は領域内の5つの研究班と8件の共同研究を行っている。

公募班においては、内海、堀田、陳の3名の情報科学者が参画し、領域内の植物学者と画像解析や機械学習を用いた共同研究を行っている。これに加えて植物学と情報数学の融合研究を展開する福田、藤本、中益の3名の公募班員が参画し、領域内の実験植物学者との共同研究を精力的に進めている。内海と藤本は、それぞれ領域2年目の画像解析道場、数理解析道場を近藤、望月とともに主体的に企画・運営しており、公募班員でありながら領域全体の融合研究の推進にも積極的に協力している(右写真)。以上の他にも、遠藤班の原口、中道班の戸田、佐藤班の加藤、石川班の藤田、藤本班の松下、北沢など、植物学にアフィニティーの高い多くの情報学者や数理生物学者が、研究協力者として本領域に参画している。

2. 総括班評価者として、実験生物系の研究者だけではなく、情報科学や理論生物学の研究者も加える必要性について検討すべきである。

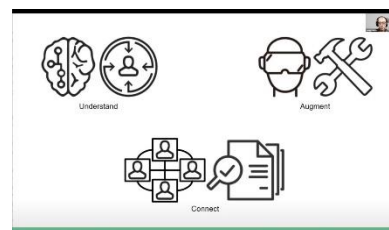
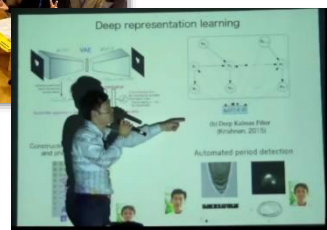
上記の指摘に対応するため、領域発足直後に本多久夫博士（数理生物学；神戸大学・大学院医学研究科・客員教授）と、廣瀬通孝博士（情報学；元東京大学・VR教育センター長・教授）の2名に新たに評価委員を依頼し、快諾を得た。

本多博士は、定例の領域会議に加えて第1回若手ワークショップにもお越しいただき、「形態形成の数理モデル」と題して1時間の講演を行って下さった(右写真)。廣瀬博士には、情報学者の立場から植物発生研究におけるVR技術の利用などについて提案を受けている。

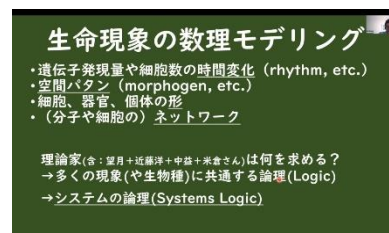


2019.12
人間拡張道場
(東大稲見研)

2019.11
画像解析道場での
近藤のセミナー



2020.11
人間拡張道場での柏野のセミナー



2020.11
数理解析道場での藤本のセミナー



2020.11
画像解析道場での内海のセミナー



2019.11
若手向けセミナーで講演する本多博士

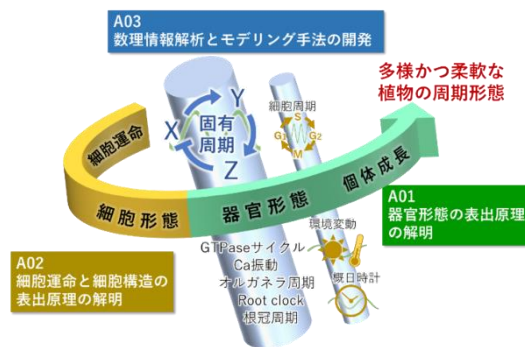
5 研究の進展状況及び主な成果

(1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか、(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) 領域設定期間内及び中間評価実施時までの目標、中間評価実施時までの進展

植物の個体は、オルガネラから器官に渡る様々なスケールに周期形態を示し、その周期を変調させることで、種に固有の形態や環境に適応した成長を実現している。領域設定期間の本領域の第1の目標は、植物の発生や成長制御の基軸となる周期形態の発現と変調機構を分子・遺伝子レベルで明らかにし、「周期と変調」を基軸として植物の発生原理を再構築することにある(右図)。具体的には、周期形態を生み出す振動子の分子実体や、その変調を司る分子・遺伝子レベルの制御機構を明らかにし、それらが植物の多様かつ柔軟な形態を決定するメカニズムを明らかにする。この目的を達成するために、植物発生学・細胞生物学、情報学、数理生物学者の学際融合研究体制を築くことが第2の目標である。

周期と変調を基軸として植物の発生原理を再構築する



本領域には3つの研究項目を置いている。A01項目は植物形態学・発生学者を中心としたメンバーで組織し、器官形態の表出原理を探求する。A02項目は細胞生物学者や生理学者を中心としたメンバーで組織し、細胞運命と細胞構造の表出原理を探求する。A03項目は数理生物学者や情報学者を中心としたメンバーで組織し、A01やA02の研究課題と協働して数理モデリングや画像解析技術、人間拡張工学技術を開発する。中間評価の実施時までには、各研究項目内あるいは項目間を横断した融合研究ネットワークを組織し、ライブイメージング技術、機械学習等を用いたテーラーメイドな画像解析技術、バーチャルリアリティや光学ガジェットを用いた発見支援技術の開発など、次世代型植物発生学研究を推進するための基盤を整備することを目標としており、これは順調に達成されている。最終目標である発生原理の再構築についても、いくつかの発生現象において従来の定説に合致しない新知見が得られつつある。

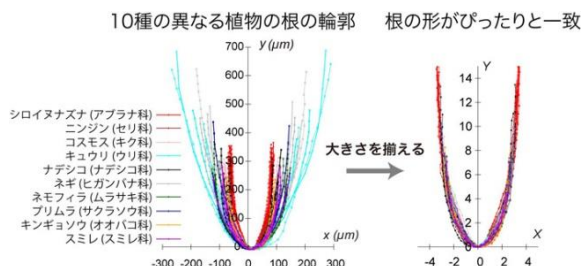
(2) 本研究領域により得られた成果

● A01 器官形態の表出原理の解明

計画研究

A01の計画研究では、器官スケールの形態発現を対象とし、中島班と深城班が、植物に普遍的な発生機構の解明に多用されているシロイヌナズナの根をモデルとした発生動態と周期形態の制御機構を、また塚谷班が、細胞分裂パターン規則性とその変調を基盤とした葉形態の発生制御機構とその多様性の進化を研究している。

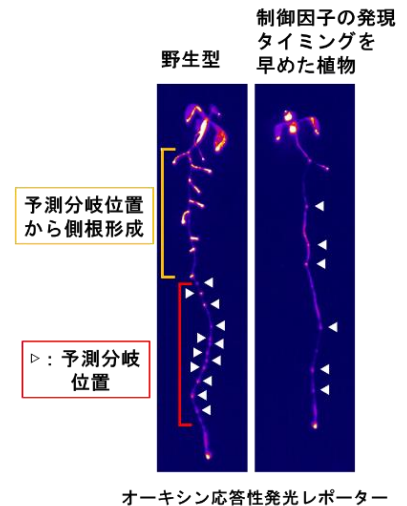
中島班は、植物に固有の細胞間情報伝達系を介した幹細胞の維持機構や組織パターンの形成機構などの定常的な発生制御系の解明に取り組んできた。本領域では根の動的な発生制御を精密かつ定量的に解析するため「水平光軸型動体トラッキング共焦点顕微鏡」を開発し、根の自在な成長を駆動する組織・細胞レベル周期性とその変調機構の解明に取り組んでいる。まず根の重力屈性を駆動する機構について、定説とされているコロドニー・ウェントモデル(上下の細胞の偏差成長が屈曲を駆動)が実験的根拠を持たないことに着目し、ライブイメージングと画像処理技術を用いた精密解析から定説とは異なる制御機構を発見した(未公表)。また根と土壌環境の相互作用を担う根冠細胞の周期的ターンオーバーと機能転換を制御する過程に、膜交通制御因子と分泌型細胞壁分解酵素、さらにはオートファジーの周期的な活性化が機能することを上田班との共同研究により見出している(投稿準備中)。また藤本班(公募)や深城班との共同研究により、根端ドームの形状が植物種によらず力学的に安定なカテナリー曲線に収斂することを数理的に予測し(右図)、その妥当性と基盤



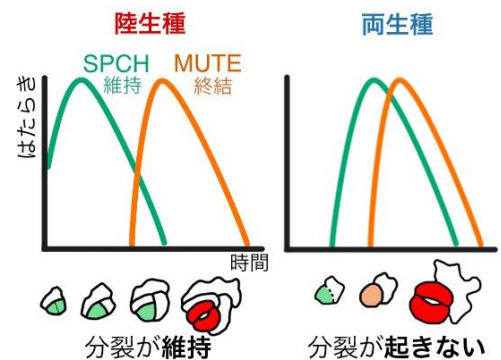
大阪大・奈良先端大・神戸大プレスリリースより
<http://www.naist.jp/news/2021/03/007701.html>

となる細胞動態を実験的に証明した(*Development* 2021)。また深城班および上田班との共同研究により、ライブイメージング画像から根端のオーキシン応答振動(Root clock)を自動的に定量解析する数理手法を開発した。

深城班では、根の周期的な枝分かれ構造(根系構造)の形成と変調機構の解明に取り組んでいる。中島班との共同研究により、オーキシンに応答した2つの転写因子の連続的な誘導が側根原基の形成に機能することを明らかにし(右図、*New Phytol.* 2019)、さらに領域内あるいは国際共同研究において、側根原基形成における細胞骨格系や極長鎖脂肪酸の機能の解明(*Curr. Biol.*, 2019, *PNAS* 2019)、さらにはゼニゴケ栄養成長制御因子の同定にも貢献している(*Curr. Biol.* 2019, 2019)。最近の研究では、中島班との共同研究により「高精度長時間広域イメージング観察測定系」を確立し、これを用いた変異体スクリーニングから、根系構造の周期性を変調させる遺伝子候補を複数同定している(未公表)。また側方抑制を介して分岐周期を変調させるTOLS2ペプチドへの応答に異常を示す変異体も複数単離している。研究分担者の綿引は、傷害に反応した根系構造の変調機構の解明に取り組む、オーキシン応答を仲介するSHY2タンパク質経路が、傷害に反応した根系構造の変調に機能することや、この経路にカロテノイド合成の鍵酵素であるフィトエン不飽和化酵素が関与することを見出している。



塚谷班では、モデル植物のシロイヌナズナと、特異な葉形態を持つ非モデル植物との比較解析を通じ、細胞動態の周期性とその変調が葉形の多様性や可塑性を生み出す機構を明らかにする研究に取り組んでいる。葉原基の細胞分裂パターンをハイスループットに定量化するため、pulse-chase EdU法で得られた蛍光画像から、娘核のペアと分裂角度を自動的に検出する画像解析手法を上田班との共同研究により開発した。また望月班との共同研究により、イグサ属単面葉の形成過程において、葉原基の断面形状が丸から扁平へと変形する過程を数理モデル化してシミュレーションした。またこの断面形状の変化をもたらすDL遺伝子の発現パターンを決定する座標軸が、葉原基におけるオーキシンの局所的な作用により与えられ、発生段階に応じて移動することを明らかにした(*Plant Physiol.*, 2021)。これらに加え、特異な葉形態の形成機構と進化を明らかにするため、葉身の基部に袋状の構造を作ることにより共生する植物、定常的な葉形態形成を永続的に続ける植物、葉器官に茎頂に似た頂端分裂組織を形成する植物について、葉原基の分裂動態の違いを明らかにした(未公表および *Front. Plant Sci.*, 2020)。さらに水陸両用植物のミズハコベが水中葉と気中葉を作り分けるプロセスを明らかにし(*Front. Plant Sci.*, 2020)、陸生種と両生種の近縁種間に見られる葉の気孔形成パターンの違いが、2つのbHLH転写因子(SPCHとMUTE)の発現タイミングの違いに帰結できることを明らかにした(右図、*PNAS*, 2021)。



東京大学プレスリリースより
<https://www.s.u-tokyo.ac.jp/ja/press/2021/7287/>

公募研究

伊藤純一班では、オオムギの茎頂における葉原基の時空間的パターンが複数の異なる遺伝的経路の制御下にあり、またイネ科の中でも多様化していることを明らかにした(*PLoS Genet.*, 2021)。嶋村班では、コケ植物において独立に進化したフィボナッチ数列に従った葉の空間配置パターンとその多様性が、単一幹細胞の分裂面の規則的な旋回角度により生じることを、組織学的観察と藤本班との共同研究による数理シミュレーションを通じて明らかにした(*J. Plant Res.*, 2021)。楢本班では、種子の発芽誘導に普遍的に機能するKAI2シグナル系因子が、種子を作らないコケ植物のゼニゴケにも保存されており、これが暗所における無性芽の休眠に機能していることを上田班との共同研究により明らかにした(*Plant Cell*, 2021)。また上田班、嶋村班との共同研究により、ゼニゴケとイネにおいて独立に進化した側成器官の形成過程に機能的に保存された相同な転写因子が機能していることを明らかにしている(*PLoS Biol.*, 2019)。さらに植物発生制御の基盤を成すオーキシン輸送体の局在制御機構を国際共同研究により明らかにしている(*Curr. Biol.*, 2021; *New Phytol.*, 2021)。征矢野班では、マメ科モデル植物のミヤコグサを用い、葉で合成されたマイクロRNA2111が根における根粒形成の密度をコントロールして

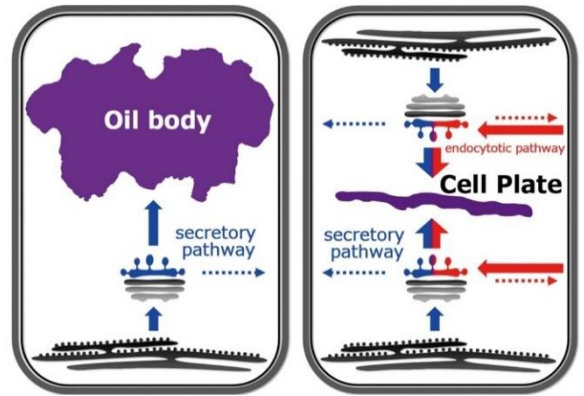
いることを明らかにした (Nat. Commun., 2020)。打田班では、シロイヌナズナのめしべ内における胚珠の規則的な配列を制御するペプチド因子や、ゼニゴケ葉状体の分岐パターンを決めるペプチド因子の機能を、植田班や上田班を含む国際共同研究により明らかにしている (Curr. Biol., 2020, 2020)。

● A02 細胞運命と細胞構造の表出原理の解明

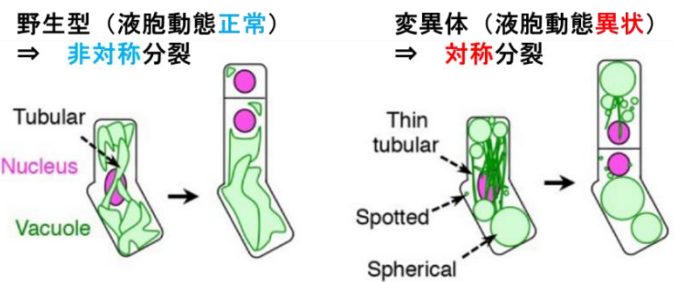
計画研究

A02 の計画研究では、細胞スケールの周期性とその変調機構の解明を目指し、上田班がオルガネラ形成の周期性とその制御機構を、植田班が受精卵内部の周期動態と体軸形成の樹立機構を、小田班が細胞表層因子の相互作用が細胞壁の周期的パターンを形成する機構を、遠藤班が概日リズムに依存した細胞分化と成長相転換の制御機構を明らかにする研究に取り組んでいる。

上田班では、ゼニゴケ葉状体における油体形成をモデルとしてオルガネラ周期の証明と発振機構の解明に取り組んでいる。2つの相同な SNARE タンパク質の油体膜と細胞膜への局在の違いがタンパク質産物ではなく転写レベルで決定されることや、形成中の油体を中心とした領域に、植物の細胞質分裂で小胞輸送を介した細胞板形成に中心的な役割を果たす微小管構造に類似した構造体が形成されることを見出した。さらに油体形成のマスター制御因子を用いて任意のタイミングで異所的な油体形成を誘導できる植物系統に対する薬剤投与実験等から、植物に普遍的に見られる細胞質分裂とゼニゴケの油体形成が相同な機構を介して進行し、油体が膜交通経路の方向転換により形成されることを明らかにした (上図、Nat. Commun., 2020)。さらに上記の SNARE タンパク質の発現が周期的な増強と減弱を繰り返すことを発光レポーター系統の発現動態解析から見出すとともに、油体周期の発振が不等分裂にもなって開始することを発見した (未公表)。この他に、細胞膜からタンパク質を回収する際に積み荷タンパク質を選択的にエンドサイトーシス小胞に積み込む役割を担う分子を同定するとともに、そのはたらきが植物の正常な発生に必須であることを証明した (PNAS, 2020)。さらに国内外のグループと活発に共同研究を展開し、ゼニゴケの油体形成に関わる転写因子の機能を明らかにするとともに (Curr. Biol., 2020)、植物のトランスゴルジネットワークの動態や、タンパク質の局在化の仕組みについて重要な知見を報告した (eLife, 2020; Nat. Commun., 2021)。



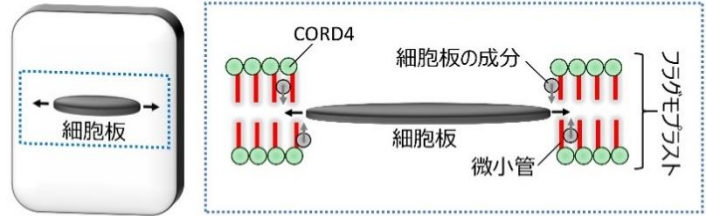
植田班では、受精卵内部の周期動態が植物の体軸形成を実現する機構の解明に取り組んでいる。これまでに、受精卵内のミトコンドリアや液胞動態がその後の非対称分裂に重要な役割を果たしていることを明らかにした (右図、Plant Cell Physiol., 2021)。また受精卵内部のカルシウム振動、細胞伸長、および核の極性移動を同時観察できる蛍光レポーターラインを樹立し、受精卵の高精細タイムラプス解析を行った結果、細胞伸長や核の動態とカルシウム振動の間に高い相関性を見出した。さらに受精卵内部で形成されるリング状の微小管配向が、上下軸に沿った受精卵の極性伸長を駆動し、この微小管配向が非対称分裂後に崩壊することで、上下軸に直行した放射軸の形成が開始される可能性を見出した (投稿準備中)。また受精卵の一細胞トランスクリプトーム解析から、カルシウム応答や細胞伸長への関与が推定される遺伝子の候補を見出している。受精前後に働くメカニズムについても、雌性配偶体を構成する細胞群の運命決定の動態や、受精時のヒストン修飾のリセットが、適切な胚パターン形成に必須であることを報告している (eLife, 2020; PLoS Biol., 2021)。



Matsumoto et al., Plant Cell Physiol., 2021 より改変

小田班では、細胞壁パターンを導出する周期動態の形成機構を明らかにする研究に取り組んでいる。細胞表層において空間的周期ドメインを変調させる因子に関し、小田らが過去に発見した CORD4 タンパク質が微小管切断因子である Katanin を微小管末端へリクルートし、これにより細胞質分裂時の微小

管の長さを調節していることを明らかにした(右図、*Curr. Biol.*, 2019)。これにより CORD タンパク質が道管細胞においても微小管の長さの制御を介して壁孔パターンの決定する可能性が示唆された。また変異体スクリーニングから新規の周期変調因子 FRA1 を同定した。

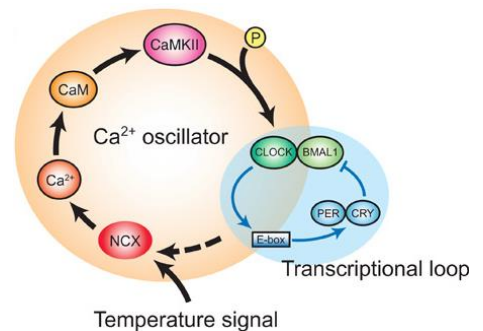


FRA1 は微小管のプラス端に向かって移動し微小管の分解を誘導することや、微小管の長さに応じて壁孔パターンの周期を変調させる機能を担う可能性を見出した(投稿準備中)。また既知因子である MIDD1 に関しても、環状細胞壁パターンの周期性を制御していること、またドロップレット様の構造を作ることで周期性の維持に寄与している可能性が明らかとなった。この他に上田班との共同研究により、機械学習を用いた細胞壁パターンの解析ソフトを開発した。また望月班との共同研究により、壁孔パターンを形成する因子群のネットワーク構造に関して、反応拡散系に新たなフィードバック制御を加えた数理モデルを構築し解析を進めている。

遺伝研プレスリリースより

https://www.nig.ac.jp/nig/ja/2019/11/research-highlights_ja/pr20191115.html

遠藤班では、概日リズムが植物の細胞分化や成長相の転換を制御するメカニズムの解明に取り組んでいる。道管細胞分化誘導系を用いた解析から、分化の初期過程に発現する時計タンパク質の LUX が細胞の運命決定や分裂に関わる遺伝子を直接発現制御することを明らかにした(論文投稿中)。また中島班との共同研究により、時計遺伝子の1つである LUX が、根端における概日リズム形成の起点となっている可能性を見出した。また、従来時差ボケを起こさないと考えられてきた植物が、時差ボケ条件下で早咲きなどの避陰様反応を起こすことを見出し、日長と概日時計の相互作用に依存しない未知の花成誘導系が存在する可能性を示した(論文投稿中)。さらに葉酸合成の阻害剤投与により遺伝子組換えによらずに花成のタイミングを調節する技術の可能性を示した(論文投稿中)。さらに動植物に共通して概日時計の温度補償性にカルシウムシグナルが関与することや(右図、*Science Advances*, 2021)、地上部における概日リズムのばらつきが、栄養素を介した地上部と根の間の長距離コミュニケーションを介して積極的に制御されていること(論文投稿中)、一細胞トランスクリプトームデータの再解析により、細胞分裂周期とエンドサイクルがオーキシン関連遺伝子の発現と強く相関していることを明らかにした(*Plant Cell Physiol.*, 2019)。



Kon et al., *Sci. Adv.* 2021; 7: eabe8132

(CC BY 4.0) より再掲

公募研究

細胞分化の制御に関しては、近藤侑貴班が、独自の維管束誘導培養細胞系を用いて転写因子間の競合的な機能が維管束幹細胞の増殖と分化のバランスを安定化させる機構を、実験と数理の融合研究により明らかにしている(*Plant Cell*, 2021)。また石川班において、重度の DNA 損傷を受けたコケ植物の細胞が、DNA 修復後に幹細胞に転換して器官再生に寄与するという可塑的な発生過程を発見した(*Nature Plants*, 2020)。また丸山班において、花粉管内に周期的に形成される隔壁(カロスプラグ)が受精に必須の精核のポジショニングに機能すること、一方で花粉管自体は核によらず自律的に胚珠に誘導されること(*Nat. Commun.*, 2021)や、受精後の精核の移動が新規な F アクチン動態制御系に依存すること(*PNAS*, 2020)を明らかにした。佐藤班では、主題である先端成長細胞の曲率変動解析に加え、様々なライブイメージング技術を領域メンバーに提供するとともに、近赤外蛍光性細胞壁可視化プローブや、青色から近赤外までの幅広い波長で使用できる核染色蛍光プローブ Kakshine シリーズの開発(*Nat. Commun.*, 2021)を通じて、領域内外の植物ライブイメージング研究に貢献している。またイメージング技術を用いた共同研究を通じ、接木効率の鍵を握る細胞壁癒合因子の発見(*Science*, 2020)、クロマチンポジショニングを介して遺伝子発現を調節する核ラミナタンパク質の発見(*Nat. Commun.*, 2020)、紡錘体形成における Ran-GTPase の機能解明(*Curr. Biol.*, 2020)など、多くの先進的な成果を上げている。坂本班においても、リン酸化 RNA polymerase II に対する抗体と蛍光タンパク質の融合タンパク質 Mintbody (Modification-specific intracellular antibody)を発現する形質転換シロイヌナズナ植物の樹立とそのイメージング解析により、根の細胞における遺伝子の転写活性が細胞周期に応じてダイナミックに変化することを植田班との共同研究を通じて明らかにした(*Commun. Biol.*, 2021)。

● A03 数理情報解析とモデリング手法の開発

計画研究

A03 の計画研究では、植物発生学の研究課題を推進するための数理モデリングや、情報学の技術を用いたツールの開発を行っている。計画研究の課題としては望月班のみであるが、p. 8 に記したように総括班研究分担者の近藤と稲見が、画像解析や人間拡張工学の技術開発を通じて多くの研究課題と共同研究を展開している。

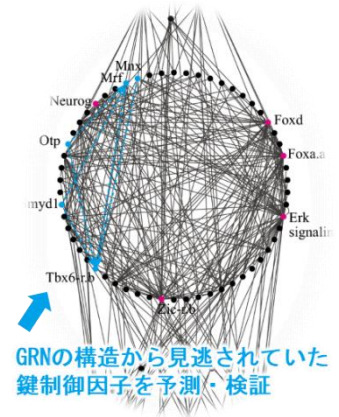
望月班では周期性の創出と変調が植物の形態形成に与える効果の解明を目指し、「生体分子ダイナミクス」と「細胞メカニクス」の2つの階層において数理生物学を用いた手法の開発と、植物発生研究への応用を進めている。生体分子ダイナミクスについては、望月が構築してきた

「制御ネットワーク構造のみからシステム全体のダイナミクスと鍵分子

を決定する数理理論 (Linkage logic) 」を、遺伝子重複が大きい植物の制御ネットワークに適用するアルゴリズムを開発した。ネットワーク中に含まれる有向サイクル間の包含関係を網羅的に調べることで注目すべきサイクル構造を絞り込み、理論を基に制御システムの鍵分子を高速に決定する方法を樹立した (論文準備中)。このアルゴリズムを用いた理論と実験を組み合わせることで、ホヤの組織誘導系に潜在する鍵分子の同定に成功しており (右図、*Sci. Rep.*, 2020)、今後は領域内の植物学者との共同研究を通じて、植物の発生制御システムにおける鍵因子の同定と作動原理の解明に適用する。また外的環境の変化により細胞挙動が質的に不連続に変化する現象 (力学系では「分岐」と呼称される) について、ネットワークの構造情報のみからその基本性質を決定できる「構造分岐解析」を構築している。この理論は、これまで定常状態分岐にのみ適用可能であったが、周期的な振動が生じる分岐 (Hopf 分岐など) にも適用できることを明らかにした (投稿論文査読中)。細胞メカニクスについては、塚谷班との共同研究において Vertex モデルと実験を組み合わせ、葉原基の周縁部と内部における分裂頻度の違いが、葉の形態制御に重要な役割を果たしていることを明らかにした。また導管細胞において自己組織的に細胞壁パターンが形成される機構を明らかにするため、実験と数理モデルを組み合わせた研究を小田班との共同研究として遂行している。

公募研究

藤本班は多細胞系のふるまいを数理モデルで解き明かす複数の課題を推進し、上に記した中島班、深城班、嶋村班との共同研究 (*Development* 2020; *J. Plant Res.*, 2021) の他、細胞集団の回転運動のモデリング (*Proc. Symp. Simulation of Traffic Flow*, 2020) や、細胞集団から単一細胞を押し出す機構の 3 次元 vertex モデリング (*Biophys. J.*, 2020) などユニークな研究成果を上げている。福田班では、中道班との共同研究により、環境刺激や化合物などの入力に対する概日リズムの位相応答を高効率に得る手法を開発した (*Nat. Commun.*, 2021)。また、明暗サイクルと温度サイクルの位相差が概日リズムの振幅と位相に与える影響を数理モデル化することに成功した (*Front. Plant Sci.*, 2021)。画像解析技術の開発においては、陳班において、4 次元顕微鏡画像から分裂中の細胞を高精度に検出する再帰型深層学習ネットワーク Recurrent Full-Scale Deep Layer Aggregation (RDLA++) が開発された (*BMC Bioinformatics*, 2021)。また中島班との共同研究により、シロイヌナズナ根端分裂組織の 4 次元顕微鏡画像から、細胞分裂と細胞系譜を自動的にトラッキングする技術の開発を進めている。堀田班では、顕微鏡イメージから、細胞やオルガネラを高精度にセグメンテーションする技術の開発に取り組み、複数の深層学習ネットワークを提案した (*CVMi2020*; *BIC2020*; *DICTA2020*; *CVMi2020*; *VISAPP2021*)。また上田班、池内班、塚越班との共同研究において、ゼニゴケ精子運動のクラス分類や、植物器官形成過程の細胞セグメンテーションに取り組んでいる。内海班では、花器官配置の多様性を生み出すメカニズムを明らかにするため、複数種のキンポウゲ科植物の画像から、メタ学習を用いて花被片の重なり方を精度よく推定する技術を藤本班との共同研究により開発した (論文投稿中)。



Kobayashi et al., *Sci. Rep.* 2021; 11: 4001 (CC BY 4.0) より改変

6 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、一般向けの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。

研究開始から令和3年6月末までに、領域全体で原著論文を国際誌（査読有）に164編、プレプリントサーバーに11編、査読有り国内紙に2編発表した。また、総説を国際誌に31編、国内紙に11編発表するとともに、査読付学会発表を9回行った。それらのうち主なものを以下に挙げる。なお研究項目をまたぐ領域内共同研究により出版されたものについては、一つの研究項目の欄にのみ記載した。

原著論文（全て査読有国際誌）

A01

1. Hibara, K., Miya, M., Benvenuto, S.A., Hibara-Matsuo, A., Mimura, M., Yoshikawa, T., Suzuki, M., Kusaba, M., Taketa, S. and Itoh, J., 2021/05, Regulation of the plastochron by three *many-noded dwarf* genes in barley. *PLoS Genetics*, 17, e1009292
2. Kamamoto, N., Tano, T., Fujimoto, K. and Shimamura, M., 2021/04, Rotation angle of stem cell division plane controls spiral phyllotaxis in mosses. *J. Plant Res.*, 134, 457-473
3. Mizuno, Y., Komatsu, A., Shimazaki, S., Naramoto, S., Inoue, K., Xie, X., Ishizaki, K., Kohchi, T. and *Kyojuka, J., 2021/04, Major components of the KARRIKIN INSENSITIVE2-dependent signaling pathway are conserved in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell*, koab106
4. Doll, Y., *Koga, H., and Tsukaya, H., 2021/04, The diversity of stomatal development regulation in *Callitriche* is related to the intragenetic diversity in lifestyles. *Proc Natl Acad Sci USA*, 118, e2026351118
5. Glanc, M., Van Gelderen, K., Hoermayer, L., Tan, S., Naramoto, S., Zhang, X., Domjan, D., Včelařová, L., Hauschild, R., Johnson, A., de Koning, E., van Dop, M., Rademacher, E., Janson, S., Wei, X., Molnár, G., Fendrych, M., De Rybel, B., *Offringa, R. and *Friml, J., 2021/03, AGC kinases and MAB4/MEL proteins maintain PIN polarity by limiting lateral diffusion in plant cells. *Curr. Biol.*, 31, 1-13
6. Asaoka, M., Ooe, M., Gunji, S., Milani, P., Runel, G., Horiguchi, G., Hamant, O., Sawa, S., Tsukaya, H. and *Ferjani, A. 2021/02, Stem integrity in *Arabidopsis thaliana* requires a load-bearing epidermis. *Development*, 148, dev198028
7. Nukazuka, A., Yamaguchi, T. and *Tsukaya, H., 2021/02, A role for auxin in triggering lamina outgrowth of unifacial leaves. *Plant Physiol.*, 186, 1013–1024
8. Li, H., von Wangenheim, D., Zhang, X., Tan, S., Darwish-Miranda, N., Naramoto, S., Wabnik, K., De Rycke, R., Kaufmann, W.A., Gütl, D., Tejos, R., Grones, P., Ke, M., Chen, X., Dettmer, J. and *Friml, J., 2021/01, Cellular requirements for PIN polar cargo clustering in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.*, 229, 351-369
9. Okuma, N., Soyano, T., Suzuki, T. and *Kawaguchi, M., 2020/10, MIR2111-5 locus and shoot-accumulated mature miR2111 systemically enhance nodulation depending on HAR1 in *Lotus japonicus*. *Nat Commun.*, 11, 5192
10. Kawamoto, N., Pino Del Carpio, D., Hofmann, A., Mizuta, Y., Kurihara, D., Higashiyama, T., Uchida, N., Torii, K.U., Colombo, L., Groth, G. and *Simon, R., 2020/09, A peptide pair coordinates regular ovule initiation patterns with seed number and fruit size. *Curr. Biol.*, 30, 4352-4361
11. *Nishimura, K., Yamada, R., Hagihara, S., Iwasaki, R., Uchida, N., Kamura, T., Takahashi, K., Torii, K.U. and *Fukagawa, T., 2020/09, A super sensitive auxin-inducible degron system with an engineered auxin-TIR1 pair. *Nucleic Acids Res.*, 48, e108
12. *Kawade, K., Horiguchi, G., Hirose, Y., Oikawa, A., Hirai, M.Y., Saito, K., Fujita, T. and *Tsukaya, H., 2020/09, Metabolic Control of Gametophore Shoot Formation through Arginine in the Moss *Physcomitrium patens*. *Cell Rep.*, 32, 108127
13. *Hirakawa, Y., Fujimoto, T., Ishida, S., Uchida, N., Sawa, S., Kiyosue, T., Ishizaki, K., Nishihama, R., Kohchi, T. and *Bowman, J.L., 2020/08, Induction of Multichotomous Branching by CLAVATA Peptide in *Marchantia polymorpha*. *Curr. Biol.*, 30, 3833-3840
14. Kinoshita, A., Koga, H. and *Tsukaya, H., 2020/08, Expression profiles of ANGUSTIFOLIA3 and SHOOT MERISTEMLESS, key genes for meristematic activity in a one-leaf plant *Monophyllaea glabra*, revealed by whole-mount in situ hybridization. *Front. Plant Sci.*, 11, 1160
15. *Fujikura, U., Ezaki, K., Horiguchi, G., Seo, M., Kanno, Y., Kamiya, Y., Lenhard, M. and Tsukaya, H., 2020/06, Suppression of class I compensated cell enlargement by xs2 mutation is mediated by salicylic acid signaling. *PLoS Genetics*, 16, e1008873

16. Nozaki, M., *Kawade, K., Horiguchi, G. and Tsukaya, H., 2020/04, an3-mediated compensation Is dependent on a cell-autonomous mechanism in leaf epidermal tissue. *Plant Cell Physiol.*, 61,1181-1190
17. *Koga, H., Doll, Y., Hashimoto, K., Toyooka, K. and Tsukaya, H., 2020/03, Dimorphic leaf development of the aquatic plant *Callitriche palustris* L. through differential cell division and expansion. *Front. Plant Sci.*, 11, 269
18. Yasui, Y., Tsukamoto, S., Sugaya, T., Nishihama, R., Wang, Q., Kato, H., Yamato, KT., Fukaki, H., Mimura, T., Kubo, H., Theres, K., Kohchi, T. and *Ishizaki, K., 2019/12, GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB1, an Ortholog of Axillary Meristem Regulators, Is Essential in Vegetative Reproduction in *Marchantia polymorpha*. *Curr. Biol.*, 29, 987-3995
19. Naramoto, S., Jones, V., Trozzia, N., Toyooka, K., Shimamura, M., Ishida, S., Nishitani, K., Ishizaki, K., Nishihama, R., Kohchi, T., Dolan, L. and *Kyojuka, J., 2019/12, A conserved regulatory mechanism mediates the convergent evolution of plant shoot lateral organs. *PLoS Biology*, 17, e3000560
20. Biswas, MS., Fukaki, H., Mori, IC, Nakahara, K. and *Mano, J., 2019/11, Reactive oxygen species and reactive carbonyl species constitute a feed-forward loop in auxin signaling for lateral root formation. *Plant J.*, 100, 536-548
21. Hashida, Y., Takechi, K., Abiru, T., Yabe, N., Nagase, H., Hattori, K., Takio, S., Sato, Y., Hasebe, M., Tsukaya, H. and *Takano, H., 2019/11, Two ANGUSTIFOLIA genes regulate gametophore and sporophyte development in *Physcomitrella patens*. *Plant J.*, 101, 1318-1330
22. Hiwatashi, T., Goh, H., Yasui, Y., Koh, LQ., Takami, H., Kajikawa, M., Kirita, H., Kanazawa, T., Minamino, N., Togawa, T., Sato, M., Wakazaki, M., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Fukaki, H., Mimura, T., Toyooka, K., Sawa, S., Yamato, KT., Ueda, T., Urano, D., Kohchi, T. and *Ishizaki, K., 2019/10, The RopGEF KARAPPO Is Essential for the Initiation of Vegetative Reproduction in *Marchantia polymorpha*. *Curr. Biol.*, 29, 3525-3531
23. Vilches Barro, A., St_ckle, D., Thellmann, M., Ruiz-Duarte, P., Bald, L., Louveaux, M., von Born, P., Denninger, P., Goh, T., Fukaki, H., Vermeer, JEM. and *Maizel, A., 2019/08, Cytoskeleton Dynamics Are Necessary for Early Events of Lateral Root Initiation in Arabidopsis, *Curr. Biol.*, 29, 2443-2454
24. Goh, T., Toyokura, K., Yamaguchi, N., Okamoto, Y., Uehara, T., Kaneko, S., Takebayashi, Y., Kasahara, H., Ikeyama, Y., Okushima, Y., Nakajima, K., Mimura, T., Tasaka, M. and *Fukaki, H., 2019/07, Lateral root initiation requires the sequential induction of transcription factors LBD16 and PUCHI in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.*, 224, 749-760
25. Trinh, DC., Lavenus, J., Goh, T., Boutté, Y., Drogue, Q., Vaissayre, V., Tellier, F., Lucas, M., Voß, U., Gantet, P., Faure, JD., Dussert, S., Fukaki, H., Bennett, MJ., Laplaze, L. and *Guyomarc'h, S., 2019/07, PUCHI regulates very long chain fatty acid biosynthesis during lateral root and callus formation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116, 14325-14330

A02

26. Furuya, T., Saito, M., Uchimura, H., Satake, A., Nosaki, S., Miyakawa, T., Shimadzu, S., Yamori, W., Tanokura, M., Fukuda, H. and Kondo, Y., 2021/06, Gene co-expression network analysis identifies BEH3 as a stabilizer of secondary vascular development in Arabidopsis. *Plant Cell*, koab151
27. Matsumoto, H., Kimata, Y., Higaki, T., Higashiyama, T. and Ueda, M., 2021/06, Dynamic Rearrangement and Directional Migration of Tubular Vacuoles Are Required for the Asymmetric Division of the Arabidopsis Zygote. *Plant Cell Physiol.*, pcab075
28. Uno, K., Sugimoto, N. and Sato, Y., 2021/05, N-aryl pyrido cyanine derivatives are nuclear and organelle DNA markers for two-photon and super-resolution imaging. *Nat Commun.*, 12, 2650
29. Shibuta, M., Sakamoto, T., Yamaoka, T., Yoshikawa, M., Kasamatsu, S., Yagi, N., Fujimoto, S., Suzuki, T., Uchino, S., Sato, Y., Kimura, H. and *Matsunaga, S., 2021/05, A live imaging system to analyze spatiotemporal dynamics of RNA polymerase II modification in *Arabidopsis thaliana*. *Communications Biology*, 4, 580
30. Kon, N., Wang H., Kato, Y.S., Umemoto, K., Kawamoto, N., Kawasaki, K., Enoki, R., Kurosawa, G., Nakane, T., Sugiyama, Y., Tagashira, H., Endo, M., Iwasaki, H., Iwamoto, T., Kume, K. and *Fukada, Y., 2021/04, Na⁺/Ca²⁺ exchanger mediates cold Ca²⁺ signaling conserved for temperature-compensated circadian rhythms. *Science Advances*, 7, eabe8132
31. Motomura, K., Takeuchi, H., Notaguchi, M., Tsuchi, H., Takeda, A., Kinoshita, K., Higashiyama, T. and *Maruyama, D., 2021/04, Persistent directional growth capability in *Arabidopsis thaliana* pollen tubes after nuclear elimination from the apex. *Nat Commun.*, 12, 2331
32. Matsuoka, K., Sato, R., Matsukura, Y., Kawajiri, Y., Iino, H., Nozawa, N., Shibata, K., Kondo, Y., Satoh, S. and *Asahina, M., 2021/03, Wound-inducible ANAC071 and ANAC096 transcription factors promote cambial cell formation in incised Arabidopsis flowering stems. *Communications Biology*, 4, 369

33. Shimizu, Y., Takagi, J., Ito, E., Ito, Y., Komatsu, Y., Ebine, K., Komatsu, Y., Goto, Y., Sato, M., Toyooka, K., Ueda, T., Kurokawa, K., *Uemura, T. and *Nakano, A., 2021/03, Cargo sorting zones in the trans-Golgi network visualized by super-resolution confocal live imaging microscopy in plants. *Nat Commun.* 12, 1901
34. Hosotani, S., Yamauchi, S., Kobayashi, H., Fuji, S., Koya, S., Shimazaki, K. and * Takemiya, T., 2021/03, A BLUS1 kinase signal and a decrease in intercellular CO₂ concentration are necessary for stomatal opening in response to blue light. *Plant Cell*, koab067
35. Susaki, D., Suzuki, T., Maruyama, D., Ueda, M., Higashiyama, T. and *Kurihara, D., 2021/03, Dynamics of the cell fate specifications during female gametophyte development in Arabidopsis. *PLoS Biology*, 19, e3001123
36. *Shirakawa, M., Morisaki, Y., Gan, ES., Sato, A. and *Ito, T. 2021/02, Identification of a devernization inducer by chemical screening approaches in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.*, 12, 634068
37. Otsuka, K., Mamiya, A., Konishi, M., Nozaki, M., Kinoshita, A., Tamaki, H., Arita, M., Saito, M., Yamamoto, K., Hachiya, T., Noguchi, K., Ueda, T., Yagi, Y., Kobayashi, T., Nakamura, T., Sato, Y., Hirayama, T. and *Sugiyama, M., 2021/01, Temperature-dependent fasciation mutants provide a link between mitochondrial RNA processing and lateral root morphogenesis. *eLife*, 10, e61611
38. Kanazawa, T., Morinaka, H., Ebine, K., Shimada, TL., Ishida, S., Minamino, N., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Kohchi, T., Nakano, A. and *Ueda, T., 2020/12, The liverwort oil body is formed by redirection of the secretory pathway. *Nat Commun.*, 11, 6152
39. Ali, MF., Fatema, U., Peng, X., Samuel WH., Maruyama, D., Sun, MX. and *Kawashima, T., 2020/12, ARP2/3-independent WAVE/SCAR pathway and class XI myosin control sperm nuclear migration in flowering plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117, 32757-32763
40. Uda, Y., Miura, H., Goto, Y., Yamamoto, K., Mii, Y., Kondo, Y., Takada, S. and *Aoki, K., 2020/11, Improvement of Phycocyanobilin Synthesis for Genetically Encoded Phytochrome-Based Optogenetics. *ACS Chem Biol*, 15, 2896-2906
41. Tsuchiya, K., Hayashi, H., Nishina, M., Okumura, M., Sato, Y., Kanemaki, M., Goshima, G. and *Kiyomitsu T., 2020/11, 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
42. Lupanga, U., Ro_hrich, R., Askani, J., Hilmer, S., Kiefer, C., Krebs, M., Kanazawa, T., Ueda, T. and *Schumacher, K., 2020/11, The Arabidopsis V-ATPase is localized to the TGN/EE via a seed plant specific motif. *eLife*, 9, e60568
43. 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. and *Matsunaga, S., 2020/11, Subnuclear gene positioning through lamina association affects copper tolerance. *Nat Commun.*, 11, 5914
44. 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. and *Gutierrez-Marcos, J., 2020/10, A new role for histone demethylases in the maintenance of plant genome integrity. *eLife*, 9, e58533
45. Fujimoto, M., Ebine, K., Nishimura, K., Tsutsumi, N. and *Ueda, T., 2020/9, Longin R-SNARE is retrieved from the plasma membrane by ANTH domain-containing proteins in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117, 25150-25158
46. Gu, N., Tamada, Y., Imai, A., Palfalvi, G., Kabeya, Y., Shigenobu, S., Ishikawa, M., Angelis, K.J., *Chen, C. and *Hasebe, M., 2020/09, DNA damage triggers reprogramming of differentiated cells into stem cells in *Physcomitrella*. *Nat. Plants*, 9, 1098
47. Coleman, D., Kawamura, A., Ikeuchi, M., Favero, DS., Lambomez, A., Rymen, B., Iwase, A., Suzuki, T. and *Sugimoto, K., 2020/09, The SUMO E3 ligase negatively regulates shoot regeneration. *Plant Physiol.*, 184, 330-344
48. *Notaguchi, M., Kurotani, K., Sato, Y., Tabata, R., Kawakatsu, Y., Okayasu, K., Sawai, Y., Okada, R., Asahina, M., Ichihashi, Y., Shirasu, K., Suzuki, T., Niwa, M. and Higashiyama T., 2020/08, Cell-cell adhesion in plant grafting is facilitated by β -1,4-glucanases. *Science*, 369, 698-702
49. Matsuura, Y., Fukasawa, N., Ogita, K., Sasabe, M., Kakimoto, T. and *Tanaka, H., 2020/07, Early Endosomal Trafficking Component BEN2/VPS45 Plays a Crucial Role in Internal Tissues in Regulating Root Growth and Meristem Size in Arabidopsis. *Front. Plant Sci.*, 11, 1027
50. Romani, F., Banic, E., Florent, SN., Kanazawa, T., Goodger, JQD., Mentink, R., Dierschke, T., Zachgo, S., Ueda, T., Bowman, JL., Tsiantis, M. and *Moreno, JE., 2020/07, Oil body formation in *Marchantia polymorpha* is controlled by MpC1HDZ and serves as a defense against arthropod herbivores. *Curr. Biol.*, 30, 2815-2828
51. Flütsch, S., Wang, Y., Takemiya, A., Violet-Chabrand, SRV., Klejchová, M., Nigro, A., Hills, A., Lawson, T., Blatt, MR. and *Santelia, D., 2020/07, Guard Cell Starch Degradation Yields Glucose for Rapid Stomatal

Opening in Arabidopsis. *Plant Cell*, 32, 2325-2344

52. Kato, H., Mutte, S. K., Suzuki, H., Crespo, I., Das, S., Radoeva, T., Fontana, M., Yoshitake, Y., Hainiwa, E., Berg, W., Lindhoud, S., Ishizaki, K., Hohlbein, J., Borst, J. W., Boer, D. R., Nishihama, R., Kohchi, T. and *Weijers, D., 2020/05, Design principles of a minimal auxin response system. *Nat. Plants*, 6, 73-482
53. Tamaki, T., Oya, S., Naito, M., Ozawa, Y., Furuya, T., Saito, M., Sato, M., Wakazaki, M., Toyooka, K., Fukuda, H., Helariutta, Y. and *Kondo, Y., 2020/04, VISUAL-CC system uncovers the role of GSK3 as an orchestrator of vascular cell type ratio in plants. *Communications Biology*, 3, 184
54. Montgomery, S. A., Tanizawa, Y., Galik, B., Wang, N., Ito, T., Mochizuki, T., Akimcheva, S., Bowman, J. L., Cognat, V., Mar_chal-Drouard, L., Ekker, H., Hong, S. F., Kohchi, T., Lin, S. S., Liu, L. D., Nakamura, Y., Valeeva, L. R., Shakirov, E. V., Shippen, D. E., Wei, W. L., Yagura, M., Yamaoka, S., Yamato, K. T., Liu, C. and *Berger, F., 2020/02, Chromatin organization in early land plants reveals an ancestral association between H3K27me3, transposons, and constitutive heterochromatin. *Curr. Biol.*, 30, 573-588
55. Nurani, AM., Ozawa, Y., Furuya, T., Sakamoto, Y., Ebine, K., Matsunaga, S., Ueda, T., Fukuda, H. and *Kondo, Y., 2020/01, Deep Imaging Analysis in VISUAL Reveals the Role of YABBY Genes in Vascular Stem Cell Fate Determination. *Plant Cell Physiol.*, 61, 255-264
56. Sasaki, T., Tsutsumi, M., Otomo, K., Murata, T., Yagi, N., Nakamura, M., Nemoto, T., Hasebe, M. and *Oda, Y., 2019/12, A Novel Katanin-Tethering Machinery Accelerates Cytokinesis. *Curr. Biol.*, 29, 4060-4070
57. Torii, K., Kubota, A., Araki, T. and *Endo, M., 2019/12, Time-Series Single-Cell RNA-Seq Data Reveal Auxin Fluctuation during Endocycle. *Plant Cell Physiol.*, 61, 243
58. Shimada, TL., Shimada, T., Okazaki, Y., Higashi, Y., Saito, K., Kuwata, K., Oyama, K., Kato, M., Ueda, H., Nakano, A., Ueda, T., Takano, Y. and *Hara-Nishimura, I., 2019/11, HIGH STEROL ESTER 1 is a key factor in plant sterol homeostasis. *Nat. Plants*, 5, 1154-1166
59. Tsuzuki, M., Futagami, K., Shimamura, M., Inoue, C., Kunimoto, K., Oogami, T., Tomita, Y., Inoue, K., Kohchi, T., Yamaoka, S., Araki, T., Hamada, T. and *Watanabe, Y., 2019/10, An early arising role of the microRNA156/529-SPL module in reproductive development revealed by the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Curr. Biol.*, 29, 3307-3314
60. Norizuki, T., Kanazawa, T., Minamino, N., Tsukaya, H. and *Ueda, T., 2019/07, *Marchantia polymorpha*, a new model plant for autophagy studies. *Front. Plant Sci.*, 10, 935

A03

61. Kitrungrotsakul, T., Iwamoto, Y., Takemoto, S., Yokota, H., Ipponjima, S., Nemoto, T., Lin, L., Tong, R., Li, J. and Chen, Y., 2021/02, Accurate and fast mitotic detection using an anchor-free method based on full-scale connection with recurrent deep layer aggregation in 4D microscopy images. *BMC Bioinformatics*, 22, 91
62. Fujiwara, M., *Goh, T., Tsugawa, S., Nakajima, K., Fukaki, H. and *Fujimoto, K., 2021/02, Tissue growth constrains root organ outlines into an isometrically scalable shape. *Development*, 148, dev196253
63. Masuda, K., Yamada, T., Kagawa, Y. and *Fukuda, H., 2021/02, Time Lag Between Light and Heat Diurnal Cycles Modulates CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATION 1 Rhythm and Growth in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.*, 11, 614360
64. Masuda, K., Tokuda, IT., Nakamichi, N. and *Fukuda, H., 2021/02, The singularity response reveals entrainment properties of the plant circadian clock. *Nat Commun.*, 12, 864
65. Kobayashi K., Maeda K., Tokuoaka M., *Mochizuki A. and *Satou Y., 2021/02, Using linkage logic theory to control dynamics of a gene regulatory network of a chordate embryo. *Scientific Reports*, 11, 4001
66. *Okuda, S. and Fujimoto, K., 2020/05, A mechanical instability in planar epithelial monolayers leads to cell extrusion. *Biophysical J.*, 118, 2459

総説 (全て査読有国際誌)

A01

67. *Soyano, T., Liu, M., Kawaguchi, M. and Hayashi, M., 2021/02, Leguminous nodule symbiosis involves recruitment of factors contributing to lateral root development. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 59, 102000
68. *Ohashi-Ito, K. and Fukuda, H., 2020/10, Transcriptional networks regulating root vascular development. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 57, 118-123
69. Frangedakis, E., Shimamura, M., Villarreal, JC., Li, FW., Tomaselli, M., Waller, M., Sakakibara, K., Renzaglia, KS. and Szövényi, P., 2020/08, The hornworts: morphology, evolution and development. *New Phytol.*, 229, 735-754
70. *Ikeuchi, M., Rymen, B. and *Sugimoto, K., 2020/01, How do plants transduce wound signals to induce tissue repair and organ regeneration? *Curr. Opin. Plant Biol.*, 57, 72-77
71. Hisanaga, T., Yamaoka, S., Kawashima, T., Higo, A., Nakajima, K., Araki, T., Kohchi, T. and *Berger, F., 2019/07, Building new insights in plant gametogenesis from an evolutionary perspective. *Nat Plants*, 5, 663-669

A02

72. Kohchi, T., Yamato, K.T., Ishizaki, K., Yamaoka, S. and *Nishihama, R., 2021/03, Development and Molecular Genetics of *Marchantia polymorpha*. *Annu Rev Plant Biol.*, 72, published online
73. *Umeda, M., Ikeuchi, M., Ishikawa, M., Ito, T., Nishihama, R., Kyojuka, J., Torii, UK., Satake, A., Goshima, G. and Sakakibara, H., 2021/02, Plant stem cell research is uncovering the secrets of longevity and persistent growth. *Plant J.*, published online
74. Kubota, A. and *Endo, M., 2020/04, ELF in the root. *Nat Plants*, 6, 336
75. Minamino, N. and *Ueda, T., 2019/08, RAB GTPases and their effectors in plant endosomal transport. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 52, 61-68

査読付学会発表

A03

76. Fujii, H., Tanaka, H., Ikeuchi, M. and *Hotta, K., 2021/6, X-net with Different Loss Functions for Cell Image Segmentation. CVPR Workshop on Computer Vision for Microscopy Image Analysis (CVMI2020), Virtual
77. Ikedo, R. and *Hotta, K., 2021/3, Feature Sharing Cooperative Network for Semantic Segmentation. VISAPP2021, Virtual
78. Ando, T. and *Hotta, K., 2021/3, Cell image segmentation by Feature Random Enhancement Module. VISAPP2021, Virtual
79. *Matsushita, K., Yabunaka, S., Hashimura, H., Kuwayama, S. and Fujimoto, K., 2020/11, Leader-guiding collective cell rotation. Proc. Symp. Simulation of Traffic Flow, Virtual
80. Tsuda, H., Shibuya, E. and *Hotta, K., 2020/8, Feedback Attention for Cell Image Segmentation. ECCV Workshop on Bioimage Computing (BIC2020), Virtual
81. Sato, T. and *Hotta, K., 2020/8, CNN to Capsule Network Transformation. DICTA2020, Virtual
82. Shibuya, E. and *Hotta, K., 2020/6, Feedback U-net for Cell Image Segmentation. CVPR Workshop on Computer Vision for Microscopy Image Analysis (CVMI2020), Virtual
83. *Obushi, N., Wakisaka, S., Kasahara, S., Hiyama, A. and Inami, M., 2019/7, MagniFinger: magnified perception by a fingertip probe microscope. SIGGRAPH 2019 Emerging Technologies, Los Angeles, USA
84. Obushi, N., Wakisaka, S., Kasahara, S., Hiyama, A. and Inami, M., 2019/7, MagniFinger: fingertip-mounted microscope for augmenting human perception. SIGGRAPH 2019 Posters, Los Angeles, USA

産業財産権

(特許) 眞木裕子、副島洋、山口淳二、綿引雅昭、佐藤長緒、不定根発生誘導剤及び根系発達促進剤、平成 27 年 8 月 28 日出願、2016-546604

領域ホームページ

(日本語) <https://plant-periodicity.org/>

(英語) <https://plant-periodicity.org/en/>

主催シンポジウム

国際ウェビナーシリーズ “From Cellular Dynamics to Morphology”

6 回に分けて開催。詳細は開催報告 <https://plant-periodicity.org/activities/792/> を参照。

アウトリーチ活動

1. プレスリリース

領域研究で得られた成果について、国内および海外向けのべ 45 回のプレスリリースを行った。特に反響の大きかったものを以下に挙げる。

a. 2020 年 8 月 17 日, 植物の新しい環境適応戦略の発見 ～DNA 損傷による幹細胞化～
(<https://www.nibb.ac.jp/press/2020/08/17.html>)

b. 2020 年 8 月 7 日, 植物の接木が成立するメカニズムを解明 (https://www.nagoya-u.ac.jp/about-nu/public-relations/researchinfo/upload_images/20200807_nubs1.pdf)

2. 小・中・高生向け授業・実験 13 件

各班員が、長野県立飯山高校、静岡県立沼津東高校、愛知県立岡崎高校、北海道釧路湖陵高校、北海道北見北斗高校、札幌日大高校、奈良県立奈良北高校、生駒市立光明中学校などで講義または実験指導を行った。

3. 一般向け講演会・セミナー 13 件

班員それぞれが、小石川植物園市民セミナー、日本学術会議公開シンポジウム、植物活力資材フォーラム、東北大学サイエンスバー、日本植物学会市民向け講演会等で植物科学の情報発信に努めた。

4. テレビ・ラジオ出演および新聞・雑誌等掲載等

広報担当の塚谷 (NHK E テレ 又吉直樹へのウレカ、NHK 子ども科学電話相談他)、稲見 (日経新聞連載記事、ネットメディアインタビュー記事他) が中心となり、植物科学、情報科学の普及に努めた。

7 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。

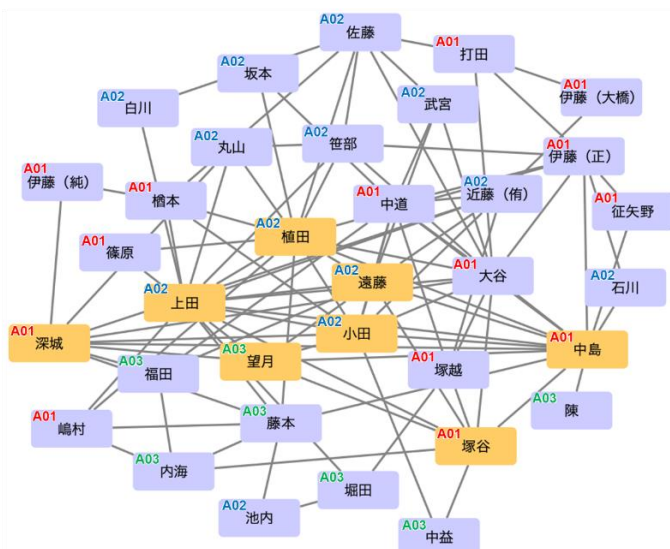
本領域の計画班および総括班メンバーは、領域の申請段階から発足後の共同研究の開始に向けた研究うち合わせを定期的に行い、一部については予備実験を開始していた。このため、領域発足後直ちに共同研究を本格化させ、いくつかのテーマについては、既に学術論文として成果を発表している（研究発表の状況：論文 18, 22, 38, 60, 62）。

公募班については、全研究代表者から再提出された研究計画書を領域代表者が精読することで共同研究の萌芽性を判断し、6つのグループを編成して**公募班オンラインミーティング**を開催した（右写真）。各ミーティングには大多数の総括班メンバーの他、関連の深い領域メンバーが参加し、毎回約30名が各公募班の研究計画に対するアドバイスや討論、および共同研究のマッチングを行った。総括班のイニシアチブによるこれらの活動により、異分野も含めた初対面の研究者間においても遅滞なく共同研究を開始することが出来た。



2020.6 公募班オンラインミーティング

現段階での領域内共同研究の相関図を右に示す。ここに見られるように、**計画班**、**公募班**を問わず、すべての研究班が領域内の共同研究を実施している。計画班については6-17の他班（平均10.5班）と共同研究を行っており、大きなノードを形成している。情報学者や数理生物学者で構成されるA03項目については、公募班を含めたすべての研究班が、いずれもA01やA02の複数の植物学者と共同研究を行っており、異分野間の共同研究が順調に推進されている。



領域内共同研究の相関図（橙色は計画班、青色は公募班）

上記の他にも、本領域では異分野研究者が参画した融合研究を推進するため、いくつかの具体的な方策をとっている。

1つ目は「解析道場」名付けた参加型ワークショップである。現在「画像解析」「数理解析」「人間拡張」の3つの解析道場を年1回のペースで開催している。特に大学院生やポスドク研究者の参加をエンカレッジし、研究マッチング発表会や、ハンズオン形式の講習会、人間拡張工学のデモや要素技術のセミナー、融合研究コンペなど、多彩な活動を展開して領域内共同研究の推進と、若手研究者の意識改革を促している。2つ目は**領域 Slack**（チームコミュニケーションツール）内に設置した「相談所」である。現在「イメージング」「画像解析」「数理解析」「人間拡張」の4つの相談所を開設しており、これらを通じて領域に参画するメンバーどうしが、新しい解析技術やマテリアルについての情報やアイデアを交換し、共同研究の立ち上げに活用している（右図）。

さらに本領域を特徴づける活動として、**人間拡張工学による研究支援技術の開発**を推進している。当初の計画では総括班分担者の稲見やその研究室のメンバーが計画班の各研究室を訪問し、研究者の動作や行動を分析する予定であったが、COVID-19のパンデミックを受け、同じ東大内の塚谷研究室への「学内留学」により代替している。



領域内情報交換用 Slack のチャンネルリスト

8 若手研究者の育成に係る取組状況

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。）の育成に係る取組状況について、具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。

若手支援の主要な枠組みとして、**若手ワークショップ**を毎年1回開催している。初回は2019年11月に、愛知県の「休暇村伊良湖」に参集し、2泊3日の合宿形式で開催した（下写真）。参加者の内訳は、教員・研究員26名、博士後期課程学生9名、博士前期課程学生16名、学部生3名の計54名であった。計画班代表者は8名全員が参加した。若手研究者による口頭発表とポスターセッションを通じて活発な研究討論を行った。また融合研究に向けた若手の意識改革を目的に、**画像解析道場**と**数理解析道場**を同時開催した。数理解析道場では**評価委員の本多久夫博士が数理解析の手法や考え方について分かりやすく解説した**。また**2つのキャリア支援セミナー**を開催した。ポスドクや若手教員向けには、領域代表者の**中島**が「アカデミアポジション応募の実践」、学生向けには**塚谷班の中山助教**が「ポスドク先の探し方とそこでポスドクになるためには」と題して講演とディスカッションを行った。ワークショップ終了後のアンケートでは、97%の回答者が有意義だったと回答した。



2019.11 第1回若手ワークショップ集合写真

2年目は領域の若手と海外のポスドクや大学院生が合宿する**国際若手ワークショップ**を開催予定であったが、COVID-19のパンデミックによる渡航制限のため対面開催を断念し、代替企画として2020年10月から11月にかけて領域内の若手に向けた**オンライン若手ワークショップ**を11回に分けて開催した。発表者の内訳は、教員・研究員9名、博士後期課程15名、博士前期課程19名、学部生3名であった。発表者以外も含め毎回100名近くが参加した。前年度と同様の研究発表に加え、公募班代表者の**大谷**による「やりたいことをやり続けるために」、**白川**による「カナダでの海外ポスドク体験記」の**2つのキャリア支援セミナー**を開催した。また**画像解析、人間拡張、数理解析の3つの道場**も、あわせてオンライン開催した。

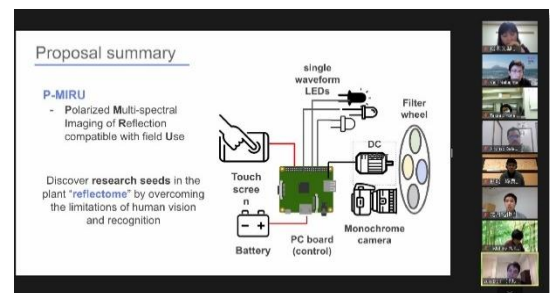
また若手向けの新たな企画として「**融合研究コンペ**」を開催した（右写真）。異なる研究室に所属するポスドクと学生4名から成る6つのグループがエントリーし、**自身の研究テーマとは異なる内容の融合研究課題を企画した**。各グループのプレゼンと質疑応答を全総括班員が採点し、合議により優勝チームを決定した。優勝チームの企画は、**単波長の光源に対する生物の反射光を偏光分割して捉えるフィールド観察装置の開発**という斬新なもので、総括班の研究支援機器として実装するための経費を追加配分した。領域会議において開発状況に関する発表会を行った。

本領域の研究遂行に参画する若手研究者のうち、昨年度までに**15名がアカデミアでのキャリアアップ**を果たしている。内訳は国立大学准教授への就任が1名、任期付き助教又はポスドクへの就任が14名である。これに加え、領域3年目の今年度には**既に5名が助教などの常勤ポストにキャリアアップ**している。

若手の範疇からは外れるが、計画研究代表者の**植田**が、令和2年10月に名古屋大学ITbMの特任講師から、東北大学大学院・生命科学研究科の教授へとキャリアアップしている。公募班では、**中道**が令和3年4月に名古屋大学特任准教授から教授へ昇任し、**篠原**が名古屋大学助教から福井県立大准教授へ昇任予定（令和3年10月着任予定）であり、領域メンバーが着実にキャリアアップを果たしている。



稲見による審査の観点の説明



優勝チームのプレゼン



表彰式
(オンライン)

2020.11 第1回融合研究コンペ

9 研究費の使用状況・計画

研究領域全体を通じ、研究費の使用状況や今後の使用計画、研究費の効果的使用の工夫、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1頁以内で記述すること。

研究費の使用状況

領域発足後2年間に交付された約4.70億円の直接経費の内訳は、総括班経費1.33億円(28%)、計画研究8班の経費2.61億円(56%)、公募研究25班の経費0.75億円(16%)である。各計画班への配分額については、研究分担者数とプロジェクトの規模に応じて年度あたり710万円から2,700万円まで幅を持たせている。第1期の公募研究募集では、年度あたり400万円で18件程度の採択を目安としたが、99件もの応募があり提案内容も優れていたため、研究課題の遂行が可能な75%の充足率を目安として25課題を採択した。配分額の平均は2年で600万円、最高700万円、最低119万円であった。最低額が小さい理由は、当該応募課題の申請額自体が小さかったためである。

総括班では、研究支援用の顕微鏡と計算機の購入に、初年度に約9,700万円を支出している。また評価委員や学術調査官の会議出張や、若手海外派遣支援に約230万円の旅費を支出した。2名の職員（奈良先端大、基生研）の雇用経費に、初年度は約220万円、2年目は約420万円を支出している。また研究支援の拡充のため、一部の総括班員に中型機器類、解析試薬、ソフトウェアの購入経費として合計約1,000万円を追加配分した。初年度は顕微鏡に装備する検出器の入札手続きの遅れのため400万円を、2年目は渡航制限による国際シンポジウムと国際若手ワークショップの延期のため、760万円をそれぞれ繰越している。

多くの計画班において比較的多額の経費をポストドク研究員と技術補佐員等の人件費に当てている。またCOVID-19のパンデミックに伴う機器の調達やデモ機を用いたテストの遅れ、移動制限や国際会議の延期に伴い、各班において経費の繰越が発生している。

今後の使用計画

今後も科研費の執行ルールを遵守し、領域の研究目標を達成するため効率的な経費の執行を心掛ける。今後は大型機器類の購入予定は無いが、研究支援の拡充に必要と考えられる機器があれば、経費が許す範囲で新たに導入することを検討する。パンデミックによる移動制限と会議のオンライン化により、旅費の執行額が発足当初の見込みから激減したが、ワクチン接種の普及にともなって来年度以降は状況が改善することが期待されるため、国際シンポジウムや国際若手ワークショップ、解析道場等を実地開催することを念頭に、繰越制度等を活用しながら柔軟かつ計画的に研究費を執行する。

研究費の効果的使用の工夫

大型機器類の購入に際しては、各研究機関のルールに従って入札を行っている。また総括班員への経費配分は、必要最低限の経費を年度当初に配分し、必要に応じて追加配分している。領域会議やシンポジウム、広報活動など、領域全体の運営にかかる経費は、領域代表者が一元管理することで事務処理を効率化している。会議資料はすべて電子ファイルとすることで印刷や配布のコストを削減している。広報も原則的に電子媒体のみを活用しており、印刷や郵送を伴うものは発行していない。領域会議の要旨集のみデータの機密保持の観点から印刷・製本しているが、領域代表者がデザインや組版を行い、ネットプリントに発注することで経費の大幅な削減を実現している。

設備等の活用状況

計画班・公募班を問わず、各研究者の研究室で共用可能な機器類のリストを提出させ、領域HPのメンバー専用ページに掲載している（右図）。上記した領域Slackにある解析支援や解析相談所のチャンネルでも、機器類の共用と領域内共同研究を促進している。奈良先端大、基生研、東北大に整備したイメージング支援用の顕微鏡設備については、これまでに、それぞれ4件の研究支援に供している。画像解析や数理解析支援用に基生研と京大に設置したワークステーションについては、これまでに、それぞれ7件または6件の研究支援に供している。



領域HP内の共用可能機器リスト

10 今後の研究領域の推進方策

研究領域全体を通じ、今後の本研究領域の推進方策について、「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2頁以内で記述すること。なお、記述に当たっては、今後公募する公募研究の役割を明確にすること。また、研究推進上の問題点がある場合や、国際的なネットワークの構築等の取組を行う場合は、その対応策や計画についても記述すること。

本領域は「周期と変調を基盤とした植物発生原理の再構築」を目標とし、その達成手段として、①高精度な発生イメージング技術の開発と利用、②アルゴリズムやAI技術を活用した画像データの定量化や特徴抽出、③数理生物学と協働した作動モデルの作成と検証、④人間拡張工学と協働した発見支援、を推進している。植物発生学の中心的な命題の解決を目的として領域内の生物学者と数理・情報学者が緊密に連携し、これを通じて「革新的・創造的な学術研究の（創造と）発展」が同時に達成されるよう総括班のイニシアチブで領域全体を先導している。具体的には、各種の「解析道場」の定期的な開催、領域 Slack 内の「相談所」チャンネルを通じた情報交換とニーズ・シーズマッチング、若手研究者による「融合研究コンペ」の開催と技術の実装といった活動を推進している。

研究期間の後半においても上記の方針を基本とし、前半に得た知見や経験を基にチューンアップしながら活動を継続する。「解析道場」については参加者アンケートでフィードバックを得ているが、特に「画像解析道場」において、参加者のこれまでの経験やスキルによりコメントが異なる傾向が見られる。今年度以降はターゲットとする参加者を絞り、より実践的なワークショップへとステップアップさせる。「数理解析道場」についても、実際のテーマに則した研究マッチングの場へと重点を移す。Slack 内の「相談所」チャンネルは、議論やアイデア交換の場として非常に効果が高い。例えば「人間拡張相談所」での議論を基に、植物の器官や細胞の内部に研究者が入り込んで内部から観察するバーチャルリアリティ技術の開発が進行している。研究期間の後半では、植物学者が直感的に操作できるインターフェースを装備させて領域内で共有し、実際の発生現象の観察や発見に結びつけることを計画している。

次期の公募研究でも、第1期と同様に計画班の研究テーマを補完する植物発生学、植物細胞生物学の研究課題と、植物発生研究を強化する数理・情報学の研究課題を募集する。情報学者や数理生物学者からの応募が期待される A03 項目については、第1期公募班の採択が6課題であり、その内訳は、画像解析を専門とする情報学者3名、生物物理学者1名、数理生物学者2名であった。現在の A03 の採択数と分野の配分は、公募班全体において適切なものと考えているが、今後は画像解析以外の情報学の課題や、光学・機械技術等を専門とする情報学者の参画が望まれる。本領域で推進する生物学と情報学の融合研究に対する情報学者の認知は、第1期公募研究の募集時点では必ずしも高くなかった。一方で、今年度に JST で「バイオ DX による科学的発見の追求」の戦略研究が開始されたことを鑑みれば、本領域が提唱したコンセプトの重要性はさらに高まっている。領域代表者の中島と総括班の稲見の主導により、情報処理学会誌に「植物と情報処理」の特集号を組む企画が実行に移され、本領域メンバーらによる原稿の執筆が進められている。本特集の先出し記事を公募班の募集時期にインターネット上で公開することを計画しており、様々な方策を通じて A03 項目の公募研究のさらなる強化と多様化を推進する。

国際的なネットワークの構築に向けて、2年目（昨年度）に国際シンポジウムと国際若手ワークショップを開催する予定であったが、COVID-19 のパンデミックにより開催できなかった。予定していた海外スピーカーの同意を得て、ウェビナー・シリーズ "From Cellular Dynamics to Morphology" に形を変えて開催した。当ウェビナーには世界 31 か国から 600 名を超える参加登録があり、終了後のアンケート調査でも高い評価を得たが、実地開催とは異なり初対面の研究者どうしが知己を得たり、深い討論を行うことは難しかった。また時差が障害となり、海外のスピーカーどうしが討論することも困難であった。2 回目の国際シンポジウムは、領域発足当初から領域 4 年目（来年度）に開催する計画であり、渡航制限が解除されれば予定通り開催する。またこのシンポジウムに合わせて海外の共同研究者の研究室から学生やポスドクを招き、領域内の若手と合宿形式での国際若手ワークショップを開催することを計画している。一方で、海外研究者によるウェビナー・シリーズも非常に好評であったことから、今年度中にも別のテーマで開催することを計画している。ウェビナーに合わせて領域内の若手研究者によるオンラインポスターセッションや、ショートトークを開催することで、若手研究者の育成と国際化の場としても活用したい。また最終年度に日本で開催予定の「国際シロイヌナズナ会議 ICAR2023」において、本領域共催の国際シンポジウムを開催する予定である。若手国際派遣支援については、当面は「オンライン国際会議への参加支援」とせざるを得ないが、渡航制限が緩和され次第、国際共同研究を目的とした派遣支援としての募集を復活させる。

11 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。

● 武田 洋幸（動物発生学；東京大学・理学系研究科・教授）

生物が周期形態を作る機構については、脊椎動物の体節形成をモデルとした研究が進められている。脊椎動物の周期的な体節形成は、Notch シグナルを中心とした分節時計で制御されている。私はゼブラフィッシュを用いて研究を行って、そのロバスト性を実験で示した経験がある。一方植物の周期形態には、生存戦略としての高度な可塑性が見られることから、未知の原理、機構が想定され、周期の実体とその変調機構の解明には、個人ではなく組織的に取り組む必要があった。したがって、本領域の学術的意義は当初から大きい。

研究目標の達成のため、本領域では総括班に、イメージング、画像解析、数理生物学、一細胞解析の支援班をおき、オンラインでのグループミーティングや「解析道場」を通じて積極的に共同研究をマッチングしている。既に20報を超える学際融合研究論文を発表していることから、領域の研究活動が効果的に推進されていることが分かる。研究成果においても、例えば塚谷班が明らかにした特異な葉形態の形成機構や、上田班によるオルガネラ周期の発見に見られるように、動物の発生ではアクセスが難しい課題や現象を精密に解析した成果が多数出ていることを高く評価したい。またパンデミック下においても、情報ツールを最大限に活用して活発な領域活動を展開しており、動物発生学者も交えた国際ウェビナーシリーズでは、海外からの参加者が半数近くを占める等、領域活動の国際化にも成功している。「融合研究コンペ」といったユニークな活動を通じて若手研究者の意識改革にも取り組んでおり、領域の運営が非常に機動的かつ効果的に行われていると判断できる。研究期間の後半では、細胞間シグナルを介した振動子の実体や、永続的な器官発生と周期形態の関連など、植物に固有かつ普遍的な発生原理の解明がさらに進むことを期待したい。

● 内藤 哲（植物分子遺伝学；北海道大学・名誉教授 / 元 北海道大学・大学院農学研究院・教授）

動植物を問わず、多細胞生物の形態形成における周期性は重要である。本領域では、様々なレベルにおける植物の周期性の発現とその変調に着目している。本領域では、研究手法として、従来の技術を進歩させるのみならず、「気づき」を促進するための人間拡張工学を利用した全く新しい技術を開発しつつ、領域の研究を進めている。既に多くの研究成果がインパクトファクターの高い雑誌に発表されており、当初予想できなかった発見がなされている。根の先端の形がカタナリー曲線であるという発見や、水陸両用植物と陸上植物の気孔形成の違いは、本領域の面目躍如たるところである。また、公募班を含めた領域内共同研究が非常に多いことは特筆に値する。領域代表のイニシアチブのもと、Slackの「相談所」等での議論も含めた共同研究のマッチングが効果的に働いているものと考えられる。

コロナ禍により多くの事業計画が変更を余儀なくされたが、創意工夫で対処しており、特に、オンラインでの若手の会や国際シンポジウムを、複数回に分割したシリーズとして行ったのは効果的であった。自室の机の前でのZoom会議は緊張感を持続するのが難しいが、分割開催はコロナ禍を逆手に取る効果があったと考える。また、本領域では、広く一般を対象としたアウトリーチ活動を活発に行なっていることも高く評価できる。

● 中野 明彦（細胞生物学；理研・光量子工学研究センター・副センター長、チームリーダー）

本領域、立ち上がる前からコンセプトを聞かせていただき、狙っている大変大胆な方向性がどのような成果を生むか、とても楽しみにしてきました。特に情報科学との融合については、植物研究者の側がどれだけコミットできるか、興味津々でありましたが、驚くほど自然に研究が繋がっていくことを目の当たりにして、本当に感心しています。数理モデルが強力なツールになることは、ある意味当然とも言える成り行きでしょうが、稲見先生の人間工学的アプローチまでもが基礎科学の分野に根付いていくのは、実に素晴らしいことと思っています。

COVIDの中、どの研究領域も人的交流に苦心しています。国内の会合も対面は事実上ストップしたままで、せっかくのよい領域でありながら、若手を含めた気楽な話し合いができないことのマイナスは計り知れないものがあるだろうと思います。また、国際交流も実際の派遣や受け入れは絶望的になってしまいましたが、このような状況だからこそ、オンラインツールを使った交流をどう生かせるかが領域代表の腕の見せ所であり、その意味でもまた、本領域は非常に活発な活動を続ける見本となったこと、感心しています。さまざまな技法、本領域の班会議で始めて知ったこともいくつかありました。また海外の研究者とのジョイントで行うオンラインセミナーも、いち早く企画して成功させたのは、見事であったと思います。残る2年半では、パンデミックも収束し、対面でのさまざまな交流が復活することでしょう。さらにどのような活動を見せてくれるか、楽しみにしています。

● 東山 哲也（植物発生学；東京大学・理学系研究科/名古屋大学・ITbM・教授）

領域代表の強いリーダーシップのもと、まさに領域が一丸となって、人機協働による新しい生物学領域の開拓を押し進めている。画像解析を中心とした情報処理技術や人間拡張工学技術による「気づき」と、数理生物学による「理解」が、確実に領域に浸透し、新規性の高い多くの植物発生学の知見をもたらしている。これを支える領域の際立った特徴としては、第一に、稀に見るアクティビティの高さが挙げられる。若手ワークショップ、融合研究に向けた各道場、融合研究コンペ、班会議などについて、

常に濃密にオーガナイズされ、意識改革や多くの成果（融合研究の成果を多く含む）につながっている。第二に、機器や技術の開発と共有化が強力に進められている。特に領域代表みずからが根の成長の自動追尾顕微鏡システムと周期的動態抽出や画像・数理解析統合のシステムを構築することで、事例を持って領域を先導していることが効果を発揮している。また本領域は、国内外でのビジビリティの高さも大きな特徴である。特にオンラインウェビナーシリーズは、多くの国から多くの参加者を集め、大成功をおさめた。以上、コロナ禍においても、これだけ多くの活動を行い、融合研究の成果も多く出始めたことは、驚くべき進展であり、極めて高く評価できる。本領域は、令和3年度になって設置された戦略目標「バイオDXによる科学的発見の追求」にも先行した、最先端の取り組みである。前半で蓄えてきた融合研究の力により、後半でのさらなる飛躍が大いに期待される。

● 廣瀬 通孝（情報学；東京大学名誉教授 /元 東京大学・VR 教育研究センター長）

自分は植物発生学の素人であるが、情報科学との領域融合の観点から評価委員に加えていただいたと思っている。結論から言えば、本領域はコロナ禍の中で試行錯誤を繰り返しつつも、着実な研究推進を続けていると評価できる。

本領域では、「解析道場」などの新しい融合の仕組みを具体的に計画し、研究グループの情報科学的リテラシーの向上に取り組んでおり、大きな成果を上げている。ある領域が情報科学との接点を持つとすると、ともすれば独立した情報専門グループを作って安心してしまうことが多い。しかしこの領域では、本流（ここでは植物発生学）の研究者自らが、情報技術を使いこなすべく努力しており、これは全く当を得た戦略であると評価できる。領域会議にも何度か参加させていただいたが、去年は特に遠隔会議システムを情報系の学会と同等、あるいはそれ以上に積極的に使いこなし、研究活動の継続を試みていたのには頭が下がる。

もちろん研究そのものの内容についても、情報技術を活用した新しい計測の方法論が育ってきているようであり、画期的な成果がこれから創出されていくことが期待される。植物の科学には疎い自分であるが、成果発表は聞いていて気持ちが良く、今後とも注視していきたい研究グループであることは間違いない。最後に、これだけ研究グループが盛り上がっているのは、全体を統括する総括班の努力が大きいことは言うまでもなく、その点も大いに評価したい。

● 福田 裕穂（植物発生学；元 東京大学・理事副学長・教授；現 京都先端大・バイオ環境学部長）

新学術領域研究「細胞システムの自律周期とその変調が駆動する植物の発生」では、植物の形態と発生活動の表出原理を細胞・細胞下レベルの「周期と変調」の視点から再構築するとともに、周期動態と形態発現を結ぶ原理を、植物発生学、情報学、数理生物学の学際融合研究により明らかにすることを目指して研究を進めた。このためには、植物研究者、画像解析研究者、数理モデル研究者などの密接な連携が必要であった。これまでに、総括班を中心に戦略的に連携が図られ（総括班に1細胞動態観察支援、2画像解析・人間拡張支援、3数理解析支援、4一細胞解析支援の4つの研究支援班を設置した参加型のワークショップ「道場」を開設）、成功を収めてきている。また、コロナ禍の中での新しい国際交流の場として、国際ウェビナーシリーズ "From Cellular Dynamics to Morphology" をオンライン開催し、31 か国から 600 名を超える参加登録者（うち 4 割は海外参加者）など、実地開催以上に領域の活動と研究成果を国際的に可視化することに成功している。研究結果についても、「水平光軸型動体トラッキング共焦点顕微鏡」の開発、側方抑制を介して分岐周期を変調させる TOLS2 ペプチドへの応答に異常を示す変異体の単離、時計タンパク質 LUX による細胞運命決定・分裂関連遺伝子の直接制御の発見、傷害応答根系構造変調機構における SHY2 タンパク質経路へのフィトエン不飽和化酵素の関与の発見、SNARE タンパク質の周期的変動と不等分裂への関与の発見など、多くの成果を挙げている。また、数理解析班との共同研究も進んできている。

今後は、本研究領域内の連携をさらに強化して、数理解析やモデルを用いた研究を定着させるとともに、当初の目標にある植物の周期性に関する研究での国際的なリーダーシップを発揮することを期待したい。

● 本多 久夫（数理生物学；神戸大学大学院医学研究科 客員教授）

周期現象を念頭において植物を研究するプロジェクトである。リズム（時間的周期）は数理科学的には、ネガティブフィードバックが働くなかで、進む過程に対応する戻る過程が遅延することで起こる。生物時計がその例である。これに成長が伴うと空間的周期を形成する。また空間的周期は、ポジティブフィードバックの下で生成反応と阻害反応の位置が異なることでも起こる。このような「拡張された周期」を植物学に持ち込むことでこの2年間の研究は順調に進んでいる。

成長中の根ではオーキシン応答にリズムがあるのだが、側根の規則的分岐はその反映であると明らかにされた。時間周期の空間周期への変換である。また、コケ類の葉序形成は1個の頂端細胞から1個の葉ができる単純でわかりよい過程であることが明らかにされた。葉の位置は阻害物質の濃淡できまるとい葉序の数理モデルとの詳しい対応が可能だろう。この他にも、受精卵の極性形成とCa濃度のリズムの関係が明らかにされ、数理的手法の出番になっている。

他に数理科学的に興味深い研究は、根端ドームの形状がカタナリー曲線であったことがある。この曲線は重力のある地上で鎖が呈するパターンであるが、体軸をもつ根端の空間で同じことが起こっている。また、フーリエ変換などの数理的手法と深層学習を使って「人がまだ気づいていない特徴」を一般のパターンから抽出する試みが行われている。