

令和 4 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2016～2020

課題番号：16H06380

研究課題名(和文)植物自家不和合性の分子機構と進化

研究課題名(英文)Molecular mechanism and evolution of self-incompatibility in plants

研究代表者

高山 誠司(TAKAYAMA, Seiji)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・教授

研究者番号：70273836

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 142,300,000円

研究成果の概要(和文)：自家不和合性の自他識別に関わる花粉因子および雌蕊因子の立体構造と相互作用様式をタンパク質レベルで解明し、アブラナ科植物における自己認識およびナス科植物における非自己認識の実態を明らかにした。アブラナ科植物が特異なCa²⁺シグナル経路を使って不和合反応を誘起していること、ナス科植物が細胞毒として機能する雌蕊因子の非自己特異的分解を介して他家受精を可能にしていることを明らかにした。植物の多様な自家不和合性機構の獲得に環境変化等に応じた可逆的な自家和化が関与したとする新たな進化モデルを提唱した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

自己・非自己の識別は、生物の根幹を成す基本的性質である。また、自家不和合性は、植物が種の遺伝的多様性を獲得する上で不可欠の性質である。一方で、氷河期など植物が孤立する環境下では自家不和合性は生存にとって不利に働く。本研究は、自家不和合性の仕組みとその可塑性を明らかにし、植物が多様な性表現を獲得し繁栄してきた経緯の理解を目指すものである。持続可能な地球環境維持に向けて重要な基礎的視点を提供すると共に、新たな植物育種法の確立など農業面への応用展開も期待できる研究である。

研究成果の概要(英文)：The three-dimensional structures of pollen and pistil determinants involved in self-incompatibility were elucidated, and the self-recognition mechanism in Brassicaceae and the non-self-recognition mechanism in Solanaceae were clarified at the protein level. We found that Brassicaceae plants induce self-incompatibility responses using a unique Ca²⁺ signaling pathway, and that Solanaceae plants enable cross fertilization through nonself-specific degradation of pistil factors, which function as cytotoxin. We proposed a new evolutionary model in which reversible conversion to self-compatibility in response to environmental changes was involved in the acquisition of diverse self-incompatibility mechanisms in plants.

研究分野：農芸化学、応用生物化学、生物有機化学

キーワード：植物 有性生殖 自家不和合性 自他識別 シグナル伝達 進化

1. 研究開始当初の背景

植物の多くは自家不和合性という性質を有し、自殖(近親交配)を回避して種の遺伝的多様性を維持している。この自家不和合性における自己識別反応は、*S* 遺伝子座の多数のハプロタイプ(S_1, S_2, \dots, S_n)により制御されており、自家受粉時のように花粉と雌蕊が同じ *S* ハプロタイプを有すると花粉が拒絶されることが遺伝学的に示されてきた。我々は、これまでアブラナ科やナス科などの植物の自家不和合性の分子機構解明を進め、1) 各 *S* ハプロタイプが自己識別に関わる花粉因子と雌蕊因子をコードすること、2) 花粉因子と雌蕊因子は属・科によって異なり多様な自己識別機構が存在すること、3) その仕組みは自己を認識して選択的に拒絶する自己認識機構と非自己を認識して選択的に受諾する非自己認識機構に大別しうることを世界に先駆けて明らかにしてきた。研究開始時までに我々が得ていた知見と、残されていた未解決課題を以下に示す。

【アブラナ科植物の自家不和合性】

我々は、アブラナ科植物の花粉因子がリガンド様タンパク質(SP11)であり、雌蕊因子が受容体キナーゼ(SRK)であることを明らかにした。また、SP11 が、同一 *S* ハプロタイプの SRK に強く結合し、共受容体 MLPK と共に乳頭細胞内に自家受粉時特異的な不和合性反応を引き起こすこと示してきた(図1)。しかし、1) 数十種類もある *S* ハプロタイプの中から、SP11 がいかにして自己の SRK とのみ特異的に結合し活性化するかというタンパク質構造レベルでの解明と、2) 活性化 SRK/MLPK がいかにして自己花粉の発芽・伸長を阻害するかという下流の情報伝達経路の解明が未解決課題として残されていた。

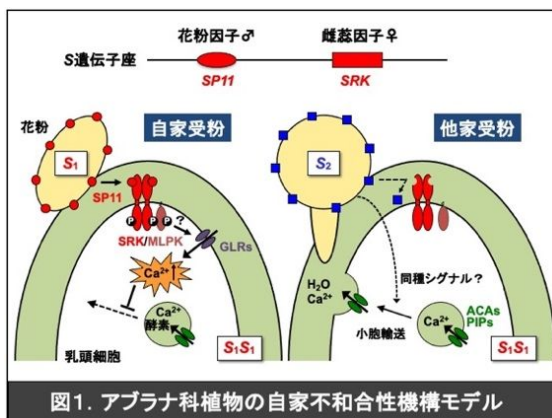


図1. アブラナ科植物の自家不和合性機構モデル

【ナス科植物の自家不和合性】

ナス科植物の雌蕊因子は RNA 分解酵素(S-RNase)であり、自己花粉の RNA を分解する細胞毒として機能していることが示されてきた。我々は、*S* 遺伝子座に 18 種類もの F-box タンパク質(SLFs)がコードされており、これらが E3 ユビキチンリガーゼ(SCF)複合体を形成し、非自己 S-RNase を分担してユビキチン化・解毒している可能性を示した(協調的非自己認識モデル)(図2)。しかし、1) 数十種類も存在する *S* ハプロタイプの中から、SLFs がいかにして自己以外の複数の S-RNases を特異的に認識するかという蛋白質構造レベルでの解明と、2) 両者がどこで出会い、いかにして S-RNase を無毒化するかという非自己花粉受諾の機構解明が未解決課題として残されていた。

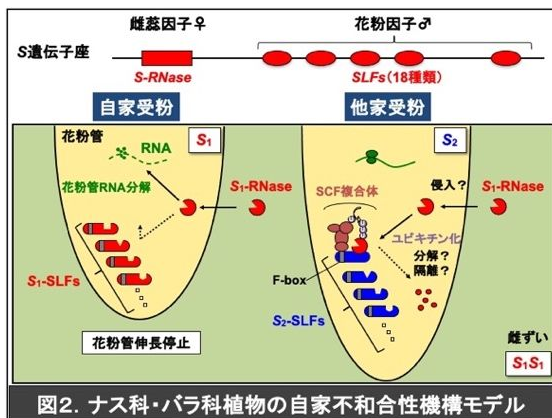


図2. ナス科・バラ科植物の自家不和合性機構モデル

【植物における自家不和合性の進化】

様々な植物で性状の異なる花粉因子および雌蕊因子が次々と見出され、自家不和合性が多様な機構で構成されることが示されてきた(図3)。しかし、様々な種で異なる自家不和合性機構が採用され、複雑な構造を持つ *S* 遺伝子座が進化してきた仕組みは大きな未解決課題として残されていた。

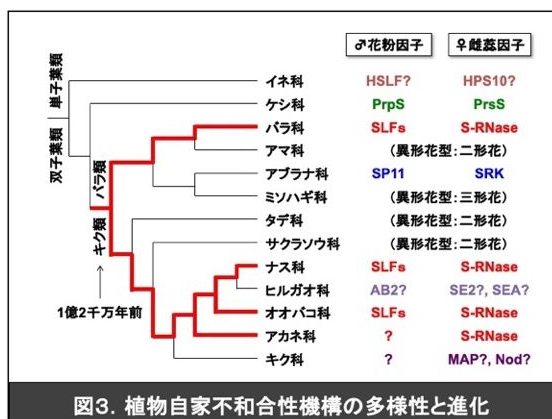


図3. 植物自家不和合性機構の多様性と進化

2. 研究の目的

上記背景より浮上した以下の3つの未解決課題の解明を本研究の目的とした。

- 【課題1】自己および非自己認識機構の蛋白質構造化学的解明
- 【課題2】自己花粉排除および非自己花粉受諾の分子機構解明
- 【課題3】植物自家不和合性の進化過程の解明

3. 研究の方法

【課題1】自己および非自己認識機構の蛋白質構造化学的解明

アブラナ科植物における自己認識機構については、一つの花粉因子(S_8 -SP11)について立体構造をNMRにより決定していたが、雌蕊因子SRKの構造は未解明のまま残されていた。これは、SRKが無細胞合成系や異種発現系(各種細菌、酵母、昆虫(細胞)、動物細胞)のいずれにおいても容易に凝集体を形成してしまうことに起因した。そこで、 S_8 -SRK細胞外領域について疎水性残基を親水性残基に置換するタンパク質エンジニアリングによる改変を進め、得られた有力候補について S_8 -SP11との複合体のX線結晶構造解析を行った。さらに、変異導入により構造の妥当性を確認すると同時に、多数のSハプロタイプ由来SP11/SRKについてホモロジーモデリングとMDシミュレーションを行い、自己認識機構の分子基盤解明を目指した。

ナス科植物の自家不和合性因子に関しては、ナスとタバコの雌蕊から精製した1種類ずつの雌蕊因子S-RNaseのX線結晶構造が報告されているのみであった。非自己認識機構を明らかにするには、特定の植物種から複数の雌蕊因子S-RNaseと花粉因子SLFsの構造を決定する必要がある。そこで、本研究ではペチュニアを材料に複数のS-RNaseの単離を目指すと同時に、ピキア酵母の分泌タンパク質発現系によりS-RNaseの発現を進めた。得られたS-RNaseの結晶化、X線結晶構造解析を行い、これまでに得られてきているSLFsとの相互作用データと合わせて、非自己認識機構を明らかにすることを試みた。

【課題2】自己花粉排除および非自己花粉受諾の分子機構解明

アブラナ科植物の自家受粉時には、雌蕊乳頭細胞内に特異的な Ca^{2+} 流入が起きる。さらに人為的に乳頭細胞内の Ca^{2+} 濃度を上昇させると非自己花粉も発芽・伸長できなくなることから、SRKの下流の Ca^{2+} 上昇に至る経路の解明が重要と考えた。また、これとは全く異なる方向性として、自家和合性の植物の雌蕊が異種花粉も受け入れ易いことに着目し、異種花粉排除に関わる雌蕊因子を全ゲノム関連解析により同定し自己花粉排除機構との関連を明らかにすることを試みた。

ナス科植物においては、非自己花粉内で雌蕊因子S-RNaseが特異的に分解されるとする我々の分解説に加え、S-RNaseが非自己花粉管内の液胞様構造中に隔離されるとする隔離説(Goldraji *et al.*, *Nature* 2006)が提唱されており、これらモデルの真偽を確認することを目指した。まず、花粉因子SLFsが他のF-boxタンパク質類と同様にSCFユビキチンリガーゼ複合体を形成していることの確認から研究を開始した。次に、特異性の高い抗S-RNase抗体を取得し、他家および自家受粉後のS-RNaseの花粉内局在を経時的に詳細に解析し、分解説の妥当性を検証した。

【課題3】植物自家不和合性の進化過程の解明

S-RNase-SLFsを用いた非自己認識機構が自家不和合性の祖先型として複数の植物種に継承されてきたことが徐々に明らかにされてきた。そこで、その点を基軸として多様な自家不和合性の進化過程を説明する独自の進化モデルを提示することから研究を開始した。また、本モデルに従えば、異形花型不和合性や雌雄異株といった多様な性表現は、植物界において繰り返し収斂進化したことが予測される。そこで、雌雄異株のアスパラガスを材料にY染色体上の雌雄決定因子の解析を進め、解明が進みつつある他の雌雄異株植物の雌雄決定因子との比較解析を行った。

4. 研究成果

【課題1】自己および非自己認識機構の蛋白質構造化学的解明

アブラナ科植物における自己認識機構については、まず可溶性 S_8 -SRK(11カ所の疎水性アミノ酸を置換)の調製を行い、化学合成 S_8 -SP11に対し強い結合能を保持していることをITC分析により確認した。 S_8 -SRK- S_8 -SP11複合体につき、結晶化・クライオ条件の検討を経て、最終的に2.6 Å分解能の反射データを取得した。

また、セレノメチオニラベル化 S_8 -SRKの反射データを取得し、短波長異常分散法により複合体結晶構造を決定した(図4)。 S_8 -SRKと S_8 -SP11は2:2で結合した4量体を形成しており、 S_8 -SP11がV字型に配向した2分子の S_8 -SRKに挟まれる形で結合していた。この S_8 -SRKのSP11結合ポケットでは、32アミノ酸残基が複合体形成に関与しており、これらはSハプロタイプ間で高い多型性を持ち、このSP11結合ポケットの形状と表面電荷によって自他認識が行われていることが示唆された。

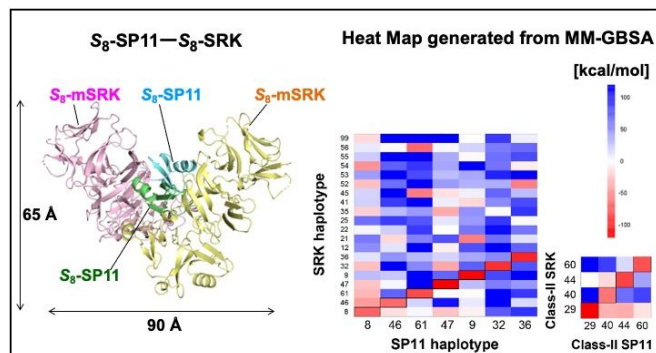


図4. アブラナ科植物の自己認識機構の蛋白質構造化学

次に6つのSハプロタイプのSRKとSP11をホモロジーモデリングにより予測し、MM-GBSA法による総当たり結合実験を行ったところ、いずれも同一Sハプロタイプ由来のSRKとSP11の組み合わせで最も複合体が安定化することが示された。さらに、構造決定した S_8 ハプロタイプから系統学的に最も遠いclass IIに属する4つのSハプロタイプについてもMDシミュレーション

ンを行い、自己の組み合わせで安定化することを確認した。以上の結果は、アブラナ科植物における自己認識が SRK と SP11 の結合自由エネルギーの総和によって決定されていることを示唆した。さらに、タンパク質構造および MD シミュレーション結果の妥当性を確認するために変異導入試験を行い、相互作用部位に変異を導入した SRK と SP11 が、それぞれリガンド結合能と生理活性を失うことを確認した。以上のデータを基に SRK の各位置における平均的な結合自由エネルギー安定化の貢献度を算出して、包括的な SP11 認識モデルを作成し報告した(Murase *et al.*, *Nat. Commun.* 2020)。

さらに、当初未計画であったが、SRK の細胞内領域の効率的発現にも成功し (Murase *et al.*, *Protein Expr. Purif.* 2017)、今後キナーゼの活性化機構についても解明を進めていく計画である。

ナス科植物における非自己認識機構については、まずペチュニアの花柱から S₁₁-RNase など複数の S-RNase を精製・単離した。さらに、ピキア酵母の分泌タンパク質発現系を用い、S₉-RNase を発現調製することにも成功した。得られた複数 S ハプロタイプ由来の S-RNase について結晶化条件の最適化を行い反射データを収集した。分子置換法で位相決定を行い、それぞれ 1.5~2.3Å の分解能で立体構造を決定した。

従来の研究により、ペチュニアにゲノムにコードされた約 18 種類の SLFs の内、SLF2 は S₉-RNase と S₁₁-RNase を標的とすることが示されている。この 2 つの S-RNase の構造的共通性を探ったところ、HVa/HVb と名付けられた超可変領域が正に荷電した類似パターンを示しており、SLF2 は HV 領域を標的としている可能性が示唆された。今後同様な解析を他の SLFs についても進め、非自己認識機構のタンパク質構造的基盤を明らかにしていく計画である。

【課題 2】自己花粉排除および非自己花粉受諾の分子機構解明

アブラナ科植物においては、SRK 下流の Ca²⁺を介した情報伝達系の解明に焦点を絞った。従来利用してきた FRET ベースの YC3.6 を用いた Ca²⁺解析の再現性が低かったことから、Nano-lantern (BRET を利用した Ca²⁺センサー) を導入した株を新たに作出した。まず、本株の自家不和合性反応に及ぼす外部環境の影響を精査したところ、37°C の高温条件下では Ca²⁺流入が阻害されることが判明し、自家不和合性が高温下で打破されるという古くからの経験則に分子レベルでの根拠を与える結果となった。また、自家不和合性は細胞外 pH の影響を強く受け、中性付近で最大の Ca²⁺流入が起きることが示された。そこで、ClopHensor (Cl⁻/pH センサー) を導入した植物体を作製し解析したところ、自家受粉時には Ca²⁺の流入と同時に、乳頭細胞内の pH が低下することが判明し、特異な Ca²⁺流入経路が機能している可能性が示唆された。我々はすでにこの乳頭細胞内への Ca²⁺流入に伴い、アクチンフィラメントの崩壊、小胞輸送の停止を見出しており、この経路が自己花粉排除の主経路として機能していることが示唆された。

また、従来自家不和合性種の雌蕊は異種花粉を排除するが、自家和合性種の雌蕊は異種花粉を受入れ易いという一般則の存在が知られてきた。我々は、自家不和合性の情報伝達系と種間不和合性の情報伝達系のクロストークを示唆する現象と解釈して、課題 2 の解明のための新たな手段として種間不和合性の解析にも着手した。シロイヌナズナが数十万年前に自家和合化した種であり、株毎に種間不和合性の強弱が異なる点に着目した GWAS を実施し、SPRI1 と名付けた異種花粉排除に関わる 4 回膜貫通型の雌蕊因子を発見することに成功した(Fujii *et al.*, *Nat. Plants* 2019)。本研究は、異種花粉の積極的排除に関わる分子の最初の発見となった。なお、当初は 2 つの不和合性情報伝達経路のクロストークを期待して進めた研究であったが、SPRI1 と SRK がそれぞれ種間不和合性と自家不和合性にのみ関わることを示され (図 5) 両経路の独立性を証明する重要な研究成果となった。

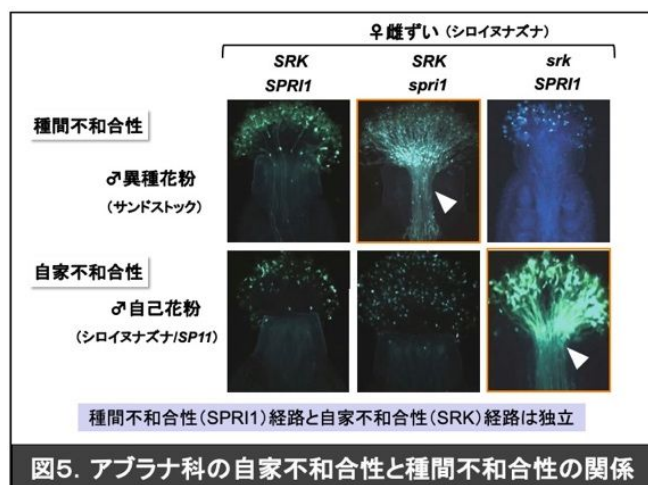


図5. アブラナ科の自家不和合性と種間不和合性の関係

ナス科植物については、まず SLFs が花粉特異的な Skp-1 および Cullin 1 と SCF 複合体を形成し、非自己 S-RNase の解毒に関わることを生化学的・分子生物学的に示した(Kubo *et al.*, *Plant Cell Physiol.* 2016)。次いで、受粉後の S-RNase の局在を電子顕微鏡を用いて免疫組織化学的に解析した。まず、自家受粉時には受粉 6 時間後から花粉管の伸長が抑制されることを示し、この時間帯の自家および他家受粉花柱を回収した。子房側から柱頭に向かって 100 μm 毎の位置で横断切片を作製し、花粉管内部を 3D 再構成した。二次抗体に結合した金粒子の数で S-RNase 量を定量した結果、S-RNase は自己花粉管の先端部分から 500 μm の位置にかけて減衰濃度勾配を形成し蓄積していること、一方非自己花粉内では全ての位置において S-RNase はほとんど検出されないことが判明した。さらに、自家および他家受粉花柱を回収して定量 PCR 法により花粉管特異的な mRNA を定量したところ、自己花粉における mRNA 量が、有意に低下していることが判明し

た。以上の結果は、S-RNase が液胞内に蓄積するとする隔離説では説明できず、分解説の正当性を示すことができた。

さらに、当初の計画には含まれていなかったが、ペチュニアの自家不和合性変異株を解析する過程で、本株が自家不和合性に関わる S 遺伝子座以外に新たな変異を持つことを発見した。野生型との交雑後代について変異の有無に従ってバルク化し、雌蕊のトランスクリプトームの比較解析より原因遺伝子候補を特定した。今後本遺伝子の機能を解明することで花粉排除に至る経路の解明がさらに進むことが期待される。

【課題 3】植物自家不和合性の進化過程の解明

従来の自家不和合性の進化モデルは分子実態に基づいたものではなかったため、解明された分子機構を前提とした新たなモデルの提唱から本研究を開始した(Fujii *et al.*, *Nat. Plants* 2016)。本モデルの重要なポイントは、自家不和合性への変異は進化の Dead end であるとする既存概念を否定し、氷河期などの環境変動に適応する形で植物が自家不和合性と自家和合性の状態を行き来しながら新たな自家不和合性を獲得してきたとする新概念を打ち出した点である。

本モデルにおいては、ナス科の非自己認識型の自家不和合性は自己 S-RNase を認識する SLF の獲得により速やかに自家和合性に変化し、また当該 SLF の変異により容易に自家不和合性へと復帰しうる柔軟性の高い祖先型として位置づけられている。実際、その後 *Nature Plants* 誌の News & Views でコメントした様に(Fujii & Takayama, *Nat. Plants* 2020)、S-RNase-SLFs システムを持つ植物種が次々と見つかっており、本モデルを支持する結果となっている。また、バラ科の *Prunus* 属が、非自己認識型ではなく自己認識型の S-RNase-SLFs システムを持つ可能性が示されてきたが、その理由も本モデルで説明可能である(図 6)。実際、この変換経緯を支持する自家不和合性変異株などの報告が複数の研究者から成されている段階である。

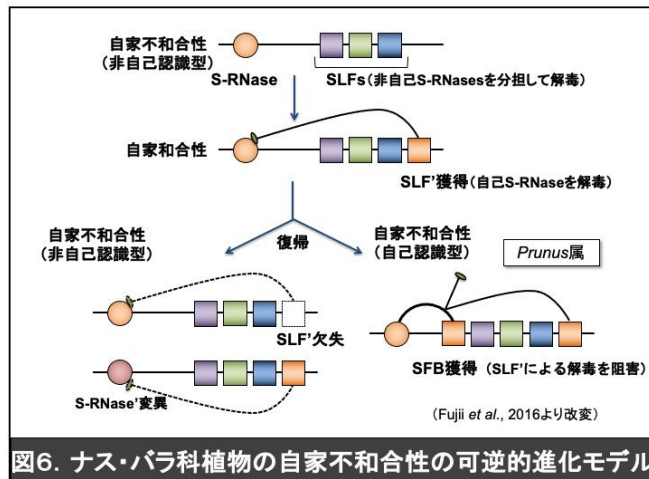


図6. ナス・バラ科植物の自家不和合性の可逆的進化モデル

一方、アブラナ科の自己認識型の自家不和合性においても、この相互変換を介在する *SMI* と名付けた低分子 RNA の存在を発見した。この *SMI* は S ハプロタイプ間の花粉側の優劣性を制御する Dominance modifier として発見されたものであるが、この因子の獲得により機能的な S ハプロタイプを保持したまま自家和合性への転換が可能であり、また本因子や標的配列の 1 塩基置換等によっても容易に自家不和合性へと復帰しうるということが証明された(Yasuda *et al.*, *Nat. Plants* 2016)。この *SMI* 様の Dominance modifier は調べられた全ての種で見出されてきており、自然界における相互変換の重要性を示唆する証拠となってきた(Yasuda *et al.*, *Int. J. Mol. Sci.* 2021, Fujii *et al.*, *Plant Reprod.* 2018)。さらに、これら花粉側の Dominance modifier に加え、雌蕊側の自家不和合性機能を優性に欠失させたと推察される 2 種類の低分子 RNA の存在を自家和合性のシロイヌナズナで発見した(Fujii *et al.*, *Nat. Commun.* 2020)。Dominance modifier の獲得が自己認識型の自家不和合性に柔軟性を与え、その存続に寄与してきた可能性が推察される。

さて、非自己認識機構が多くの植物種に引き継がれた祖先型自家不和合性だとすると、雌雄異株と言った異なる自殖抑制の性表現は、繰り返し収斂進化したことが期待される。アスパラガスを材料に雌雄のゲノム・トランスクリプトームの比較解析を行い、Y 染色体上にコードされた *MSE1/TDF1* を発見し、これが雄株において雄蕊の発達を特異的に促進する因子として機能すること、X 染色体上では機能を失っていることを明らかにした(Murase *et al.*, *Genes Cells* 2017)。その後、米国のグループから Y 染色体上の雌蕊の発達を抑制する因子候補 *SOFF* が報告されたが(Harkess *et al.*, *Nat. Commun.* 2017)、これらアスパラガスの性決定因子は、他グループによりカキ、キウイフルーツなどで見出された性決定候補因子とは分子性状が全く異なり(Akagi *et al.*, *Science* 2016, Akagi *et al.*, *Nat. Plants* 2019)、雌雄異株という性表現が独立に繰り返し進化している実態が確認された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計21件（うち査読付論文 17件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 13件）

1. 著者名 Yasuda Shinsuke, Kobayashi Risa, Ito Toshiro, Wada Yuko, Takayama Seiji	4. 巻 22
2. 論文標題 Homology-based interactions between small RNAs and their targets control dominance hierarchy of male determinant alleles of self-Incompatibility in Arabidopsis lyrata	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 6990 ~ 6990
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms22136990	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Takada Yoshinobu, Mihara Atsuki, He Yuhui, Xie Haolin, Ozaki Yusuke, Nishida Hikari, Hong Seongmin, Lim Yong-Pyo, Takayama Seiji, Suzuki Go, Watanabe Masao	4. 巻 10
2. 論文標題 Genetic diversity of genes controlling unilateral incompatibility in Japanese cultivars of Chinese cabbage	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 2467 ~ 2467
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants10112467	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Fukushima Kazuki, Kanomata Toko, Kon Aoi, Masuko-Suzuki Hiromi, Ito Kana, Ogata Sadayoshi, Takada Yoshinobu, Komatsubara Yukihiro, Nakamura Tsuyoshi, Watanabe Takumi, Koizumi Saori, Sanuki Hitoshi, Park Jong-In, Niikura Satoshi, Suwabe Keita, Fujii Sota, Murase Kohji, Takayama Seiji, Suzuki Go, Watanabe Masao	4. 巻 96
2. 論文標題 Spatio-genetic characterization of S receptor kinase (SRK) alleles in naturalized populations of Raphanus sativus L. var. raphanistroides on Yakushima island	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genes Genetic Systems	6. 最初と最後の頁 129 ~ 139
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1266/ggs.20-00066	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Windari Endang Ayu, Ando Mei, Mizoguchi Yohei, Shimada Hiroto, Ohira Keima, Kagaya Yasuaki, Higashiyama Tetsuya, Takayama Seiji, Watanabe Masao, Suwabe Keita	4. 巻 38
2. 論文標題 Two aquaporins, SIP1;1 and PIP1;2, mediate water transport for pollen hydration in the Arabidopsis pistil	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 77 ~ 87
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1207a	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Murase Kohji, Moriwaki Yoshitaka, Mori Tomoyuki, Liu Xiao, Masaka Chiho, Takada Yoshinobu, Maesaki Ryoko, Mishima Masaki, Fujii Sota, Hirano Yoshinori, Kawabe Zen, Nagata Koji, Terada Tohru, Suzuki Go, Watanabe Masao, Shimizu Kentaro, Hakoshima Toshio, Takayama Seiji	4. 巻 11
2. 論文標題 Mechanism of self/nonself-discrimination in Brassica self-incompatibility	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 4916
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-18698-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suwabe Keita, Nagasaka Kaori, Windari Endang Ayu, Hoshiai Chihiro, Ota Takuma, Takada Maho, Kitazumi Ai, Masuko-Suzuki Hiromi, Kagaya Yasuaki, Yano Kentaro, Tsuchimatsu Takashi, Shimizu Kentaro K., Takayama Seiji, Suzuki Go, Watanabe Masao	4. 巻 11
2. 論文標題 Double-locking mechanism of self-compatibility in Arabidopsis thaliana: the synergistic effect of transcriptional depression and disruption of coding region in the male specificity gene	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 576140
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.576140	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Okamoto Takumi, Okamoto Misaki, Hikichi Eri, Ogawa Moena, Takada Yoshinobu, Suzuki Go, Takayama Seiji, Watanabe Masao	4. 巻 95
2. 論文標題 Characterization of self-incompatible Brassica napus lines lacking SP11 expression	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genes Genetic Systems	6. 最初と最後の頁 111 ~ 118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1266/ggs.19-00050	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Fujii Sota, Shimosato-Asano Hiroko, Kakita Mitsuru, Kitanishi Takashi, Iwano Megumi, Takayama Seiji	4. 巻 11
2. 論文標題 Parallel evolution of dominant pistil-side self-incompatibility suppressors in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1404
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-15212-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Fujii Sota, Takayama Seiji	4. 巻 6
2. 論文標題 Expanding the RNase world	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants (News & Views)	6. 最初と最後の頁 53 ~ 54
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-0596-4	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Osaka Masaaki, Nabemoto Moe, Maeda Shunsuke, Sakazono Satomi, Masuko-Suzuki Hiromi, Ito Kana, Takada Yoshinobu, Kobayashi Issei, Lim Yong Pyo, Nakazono Mikio, Fujii Sota, Murase Kohji, Takayama Seiji, Suzuki Go, Suwabe Keita, Watanabe Masao	4. 巻 94
2. 論文標題 Genetic and tissue-specific RNA-sequencing analysis of self-compatible mutant TSC28 in Brassica rapa L. toward identification of a novel self-incompatibility factor	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Genes & Genetic Systems	6. 最初と最後の頁 167 ~ 176
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1266/ggs.19-00010	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

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

1. 著者名 Fujii Sota, Takayama Seiji	4. 巻 31
2. 論文標題 Multilayered dominance hierarchy in plant self-incompatibility	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Reproduction	6. 最初と最後の頁 15 ~ 19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00497-017-0319-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

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

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

1. 著者名 Murase Kohji, Shigenobu Shuji, Fujii Sota, Ueda Kazuki, Murata Takanori, Sakamoto Ai, Wada Yuko, Yamaguchi Katsushi, Osakabe Yuriko, Osakabe Keishi, Kanno Akira, Ozaki Yukio, Takayama Seiji	4. 巻 22
2. 論文標題 MYB transcription factor gene involved in sex determination in <i>Asparagus officinalis</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 115 ~ 123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12453	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Yasuda Shinsuke, Wada Yuko, Kakizaki Tomohiro, Tarutani Yoshiaki, Miura-Uno Eiko, Murase Kohji, Fujii Sota, Hioki Tomoya, Shimoda Taiki, Takada Yoshinobu, Shiba Hiroshi, Takasaki-Yasuda Takeshi, Suzuki Go, Watanabe Masao, Takayama Seiji	4. 巻 3
2. 論文標題 A complex dominance hierarchy is controlled by polymorphism of small RNAs and their targets	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 16206
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/nplants.2016.206	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kubo Ken-ichi, Tsukahara Mai, Fujii Sota, Murase Kohji, Wada Yuko, Entani Tetsuyuki, Iwano Megumi, Takayama Seiji	4. 巻 57
2. 論文標題 Cullin1-P is an essential component of non-self recognition system in self-incompatibility in <i>Petunia</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 2403 ~ 2416
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcw152	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

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

〔学会発表〕 計41件 (うち招待講演 11件 / うち国際学会 11件)

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

1. 発表者名 Murase, K., Shigenobu, S., Fujii, S., Ueda, K., Murata, T., Sakamoto, A., Wada, Y., Yamaguchi, K., Osakabe, Y., Osakabe, K., Kanno, A., Ozaki, Y., Takayama, S.
2. 発表標題 A MYB transcription factor gene involved in sex determination in <i>Asparagus officinalis</i>
3. 学会等名 Cold Spring Harbor Asia Conference (国際学会)
4. 発表年 2017年

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

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

1. 発表者名 Murase, K., Shigenobu, S., Fujii, S., Ueda, K., Murata, T., Sakamoto, A., Wada, Y., Yamaguchi, K., Osakabe, Y., Osakabe, K., Kanno, A., Ozaki, Y., Takayama, S.
2. 発表標題 Identification of sex-determination gene in <i>Asparagus officinalis</i>
3. 学会等名 Taiwan Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

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

〔図書〕 計1件

1. 著者名 渡辺正夫、高山誠司	4. 発行年 2022年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 2/630
3. 書名 遺伝学の百科事典「自家不和合性」	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<ul style="list-style-type: none"> ・東京大学大学院農学生命科学研究科生物有機化学研究室：http://park.itc.u-tokyo.ac.jp/seiyu/ ・ライフサイエンス領域融合レビュー「被子植物における自他の花粉の識別システムおよびその進化の動態」：https://leading.lifesciencedb.jp/7-e006 ・Nat. Plants著者インタビュー「非自己を認識する自家不和合性の仕組みを、論理的にも検証！」https://www.natureasia.com/ja-jp/nplants/interview/contents/6 ・JSTサイエンスポータル「メンデルの法則の謎に迫る、遺伝子の優劣を決めるものとは？」https://scienceportal.jst.go.jp/clip/20170720_01.html ・科研費 研究成果トピックス「植物の自家不和合性および種間不和合性の分子機構」 https://topics.jsps.go.jp/Opac/LpSxvk1jrG98S_8z0LP756gxi5e/X8N6sdNsYBeFRmF1e_HoQMwI2xe/description.html

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	和田 七夕子 (WADA Yuko) (50379541)	奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・助教 (14603)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	村瀬 浩司 (MURASE Kohji) (50467693)		
研究協力者	藤井 壮太 (FUJII Sota) (90716713)		

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	久保 健一 (KUBO Ken-ichi) (60403359)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計1件

国際研究集会	開催年
25th International Congress on Sexual Plant Reproduction, Session 4 "Pollen Pistil Interaction" (共催)	2018年～2018年

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
スイス	University of Zurich		