

科学研究費助成事業「新学術領域研究（研究領域提案型）」 研究概要
〔令和3年度事後評価用〕

令和3年6月30日現在

機関番号：13901
 領域設定期間：平成28年度～令和2年度
 領域番号：3806
 研究領域名（和文）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-
 研究領域名（英文）Determining the principles of the birth of new plant species: molecular elucidation of the lock-and-key systems in sexual reproduction
 領域代表者
 東山 哲也（HIGASHIYAMA Tetsuya）
 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
 研究者番号：00313205
 交付決定額（領域設定期間全体）：（直接経費）1,211,700,000円

研究成果の概要

植物の生殖過程には「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」が組み込まれており、ゲノムを異にする種間の交雑は通常成立しない。稀にこのシステムを乗り越え、「異種ゲノムを柔軟に受け入れて新しい種を誕生させるシステム」が機能すると、異種ゲノムを併せ持つ新種が誕生する。こうした異種ゲノム合一による新種誕生は迅速な進化を達成する極めて重要なイベントであり、その分子メカニズムは生殖過程に配置された多段階の「鍵と鍵穴」の認証として理解できる。本領域では、研究分野横断的な共同研究を活発に行い、植物の生殖過程における「鍵と鍵穴」の全体像を物質レベルで明らかにすることで、新種誕生の本質的なメカニズムを解明することを目的とする。

本領域では、我が国の誇る3つの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、有機合成化学、構造生物学を積極的に利用し、分子の構造や動態にまで踏み込んだ理解をつてきた。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研究を展開した。花・生殖器官の形成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転換の分子実態が解明され、受粉から受精のプロセスでは種の認証を担う分子の発見や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立体構造レベル、原子レベル解像度で解明した。受精後のプロセスにおいては同種・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形成の成功や異質倍数体化の進化プロセスの解明、異種ゲノム合一によって誕生した植物の pan-genome 解析を成功させるなど、植物新種誕生の核心をなすメカニズムの解明に至った。

研究分野：生物学、総合生物、農学

キーワード：生殖、ハイブリッド、ゲノム、倍数性、育種

1. 研究開始当初の背景

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。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。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。この事実は、このシステムのどこかヶ所、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。

2. 研究の目的

「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」を目指す上で、「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。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。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。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。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。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。

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。

3. 研究の方法

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た研究を推進する。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、植物生殖実質における「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。

4. 研究の成果

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雌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)を生殖器官分化のホルモンと位置づけ、進化の過程でジベレリン受容体に生じた構造変化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、この**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 ヒストンシヤ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、受精後の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)。

5. 主な発表論文等 (受賞等を含む) 合計 373 報

計画・東山

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 β -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)

Zhao X, Bramsiepe J, Van Durme M, Komaki S, Prusicki MA, Maruyama D, Forner J, Medzihradsky A, Wijnker E, Harashima H, Lu

国際誌特集号 3 企画

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)

Zhang X, Liu W, Nagae TT, 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 MM, 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)

計画・辻

Nagai K, ... Tsuji H, Akagi T, Ashikari M. Antagonistic regulation of the gibberellic acid response during stem growth in rice. *Nature* 584, 109-114. (2020)

Higo A, .. 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

Fujii S, Takayama S. Expanding the RNase world. *Nature Plants* 6, 53-54. (2020)

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)

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)

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.

Fujii S, Kubo K, * Takayama S. Non-self- and self-recognition models in plant self-incompatibility. *Nat. Plants*, 2, 16130. (2016)

Yasuda S, Wada Y, Kakizaki T, Tarutani Y, Miura-Uno 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)

計画・上口

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)

Wang F, Matsuoka M. Improved nutrient use gives cereal crops a boost. *Nature* 560, 563-564. (2018)

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)

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

Walkowiak S, ...Sese J et al. (著者 96 人中 57 人目) Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding. *Nature* 588, 277-283. (2020)

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)

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)

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)

計画・渡辺

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)

計画・木下

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)

Kinoshita T. A parental tug-of-war. *Nature Plants* 4, 329-330. (2018)

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)

公募研究

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

Bowman JL,...Yamaoka S (著者 112 人中 7 人目) et al. Insights into Land Plant Evolution Garnered from the *Marchantia polymorpha* Genome. *Cell* 171, 287-304.e15. (2017)

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)

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)

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)

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)

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

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。

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)

【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

【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