

## 2.2.4 植物生殖

### (1) 研究開発領域の定義

藻類やシダ植物、裸子植物や被子植物と、長い進化の歴史を反映した広範な分類体系にわたる植物の生殖様式はきわめて多様であるが、本稿では生殖器官として、いわゆる「花」を用いる被子植物の生殖を中心に扱う。人類が食料として用いる植物の多くは被子植物に分類される。被子植物の生殖進化をモデルケースとした、動物とは対照的な生殖様式の成立要因の探索と、その進化の特異性、及び植物では広範にみられる交配を必要とせず、クローン種子を生産する現象である「アポミクシス」についても扱う。花という特別なユニットを基礎として、都合の良い繁殖システムを自由に往来することのできる「植物の自由度」を駆動してきた進化の様相を紐解き、その進化の理解に基づいた次世代の作物の新しいデザインを行う研究開発領域である。

### (2) キーワード

性決定、性染色体、花成、配偶体、花粉管ガイダンス (誘導)、自家不和合性、重複受精、種子、胚乳、ゲノム障壁、異質倍数体、エピジェネティクス、生殖的隔離、アポミクシス、インプリンティング、種子形成、胚発生、胚乳発生、育種、雑種・新品種開発、細胞間コミュニケーション収斂進化・共進化、人工知能 (AI)、横断ゲノム解読、進化リデザイン

### (3) 研究開発領域の概要

#### [本領域の意義]

#### ・きわめて多様な植物の生殖様式

被子植物の生殖では、一つの花の中に雄蕊と雌蕊が同時に存在する両性花、どちらか一つしか持たない雄花や雌花、株によって雌雄が分かれる、いわゆる雄株と雌株が存在する種もある。また、両性花であっても、自分の株の花粉で受精できる自家受粉と、別株の花粉でなければ受精しない他花受粉 (自家不和合性) とが存在する。さらに、交配を必要とせず、種子の形で自己クローンを生産する「アポミクシス」という現象もさまざまな種で見られる。また、近縁種が交配するとき、両親の染色体が2セットずつ取り込まれる異質倍数体が刑されることも植物特有の現象である。このように植物の生殖様式は乱立していると言って過言でない状況であるが、運よく同様の生殖様式をとる、ある程度近縁な種は種間交雑ができることが知られているものの、同属であっても種間交雑ができないことも多い。

#### ・交雑できないゲノム障壁を打ち破る研究開発

現存植物に存在するさまざまな交雑障壁を突破することで、想定範囲外の自由な交雑に基づく作物育種を可能にする、つまりは「新しい作物のデザイン」が可能になる。例えば、種認証の分子的理解により主要なゲノム障壁を打破し、種の壁を越えた受精により、自在な異質倍数体新種の作出が可能となる。従来育種が車開発に例えるとF1のようなファインチューニングなのに対し、異質倍数体新種の作出は空飛ぶ車のような新機能を持つ植物の開発に繋がる。三大穀物の一つであるパンコムギ、木綿が得られるワタ、油が得られるセイヨウナタネなどが代表的な例である。科を超えた交雑はカルタヘナ議定書の規制にかかるが、科のなかでも交雑できない組み合わせはほとんどであり、科のなかで自在に交雑できるようになるだけでもインパクトは極めて大きい。

#### ・交配不要な種子形成、アポミクシスの利用

育種選抜で得られた有用作物も、両親の遺伝子型が異なればF2世代でそれが分離するため、F1世代で得られた遺伝子の組み合わせは、その後の遺伝子の固定作業が必要である。これを迅速化するために、半数体誘導技術、倍加技術を組み合わせた Double Haploid 誘導技術や、母親と同じ遺伝子型をもつ子孫が誕生するアポミクシス植物の理解から、人為的アポミクシス誘導技術が試みられている。

## ・植物の新規形質獲得メカニズムの解明への寄与

進化の過程において、挑戦とせめぎ合いを続けてきた生殖機構の連続的変遷（藻類からコケ・シダ、そして裸子・被子植物）において、乱立してきた新規遺伝子の解明によって、植物の本質とも言える新規機能の獲得のパターンを進化全体像の中から定義することが可能となる。これは特に近年におけるポストゲノム時代とも呼ばれる大量情報の時代と、それに基づいた半自動的な人工知能モデリングによって現実味を帯びてくるものである。人類は育種という活動を通じて新規機能の獲得を目指してきたが、これは長年の経験によって偶発的な変異が選抜されてきた結果を利用しているだけであって、未だ、新規機能を獲得するための戦略的な交配のための方法論を知らない。植物生殖が紡いできた進化の道筋を概観することによって、新規機能獲得のパターンを見出すことは、全く新しい育種の方法論の展開へと寄与するものである。

### 【研究開発の動向】

#### 【交配を阻害する仕組みの解明】

植物生殖の初期過程では、花粉が雌蕊の先端に着き、発芽、伸長する。交配が阻害される場合には、まずこの段階での花粉排除システムが働くことが明らかになっている。被子植物では、自己と非自己とを識別し、非自己の相手とのみ交配する現象が知られており、これを自家不和合性と言う。自家不和合性を持つ植物は、地球上の40%以上の種、あるいは、100以上の科に存在すると言われる<sup>1)</sup>。自己と非自己を識別する分子メカニズムについて1990年代から最近にいたるまで多くの報告がなされている。その結果、植物は進化の過程において自己と非自己とを識別する分子機構の獲得と損失をくり返してきたことが明らかになった。自家不和合性は花粉側の因子と雄蕊側の因子の2つの多型性の遺伝子により決定され、その分子機構は、おおむね分類学上の科のレベルごとに異なる。ナタネ、キャベツ、ダイコン、モデル植物のシロイヌナズナを含むアブラナ科では、花粉側のSP11遺伝子と、雄蕊側のSRK遺伝子により自家不和合性が決定される。SP11は雄蕊の葯のタペト細胞で産生される分泌型のタンパク質で、SRKは雄蕊の先端にある乳頭細胞の細胞膜に局在する受容体型キナーゼで、それぞれ連鎖して多様なSハプロタイプ（S1、S2、…、Sn）を形成する。Sハプロタイプには序列があり、優勢な方が自他認識に用いられる。SP11側の優勢なSハプロタイプとSRK側の優勢なハプロタイプが同一である場合、SP11とSRKが結合して自家不和合性が発動する。SP11側の優勢なSハプロタイプとSRK側の優勢なハプロタイプが同一でない場合、SP11とSRKが結合せず、自家不和合性が発動しない。この場合、雄蕊の先端の水分によって、雌蕊に着いた花粉が発芽し、受精に至る次のステップへと進む<sup>2)</sup>。このSハプロタイプによる序列の決定には、Smi、Smi2といったsRNAの作用により、劣性側の転写制御領域はDNAメチル化されることで転写が抑制される<sup>3)</sup>。

#### 【受精のメカニズム解明】

被子植物で受精が行われるためには、雌蕊に受粉した花粉から発芽・伸長した花粉管が、雌蕊の中を通過し、卵細胞を包んでいる胚珠へと精細胞を運ぶことが必要である。雌蕊を通過し、受精に至るまでの間に、花粉管は、植物ホルモン、糖タンパク質などさまざまな物質を受け取る。東京大学の東山らは、卵装置が胚珠から突出する特徴を持つ *Torenia fournieri* (トレニア) という植物を用いて、花粉管が胚珠へと向かう過程を詳細に観察できる実験手法を開発<sup>4)</sup>し、花粉管が胚珠へと誘導される仕組みを精力的に解明してきた。この過程で、花粉管が卵細胞の隣に位置する2つの助細胞から分泌される誘引物質、LUREを受け取り、受精が行われるために、花粉管が誘引物質に応答する能力を獲得する現象が報告された<sup>5)</sup>。この過程では、植物に特有のアラビノガラクトサンと呼ばれる糖鎖を持つAMORと呼ばれる物質が、胚珠から花粉管に誘引物質への応答能を与える因子であることが見出された<sup>6)</sup>。

#### 【植物の性決定とそのメカニズムから学ぶ新規機能獲得パターン】

植物の生殖研究、特に性決定は100年以上の歴史を持ち、当初は「動物の性を模範とした」研究がなさ

れてきた。1923年に3種の植物での代表的な性染色体の発見が機となり、同様に動物の性決定に基づく遺伝学的・細胞生物学的な解析が展開されると同時に、「植物らしさ」「植物の特異性」を考慮した理論進化的な枠組みが次々と提案され、1978年には「植物の性決定二因子説」が発表された<sup>7)</sup>。これは、植物に特異的な性のユニットであり、個体の中に独立した生殖器官として成立する「花」単位の性変化も考慮したものであり、植物の性というものが如何に多様な進化を遂げたものであるか?という可能性についても示唆する重要な位置づけの論文である。一方、植物の性決定を遺伝的に決める仕組みについての研究は一向に進まず、その発見は2014年になって初めて行われた。古典的な「遺伝学」を基本としたアプローチには限界があったというのが端的な理由であると思われる。これを可能にしたのは「ゲノム解析技術（特に次世代配列解読技術）」と「情報学」の融合であった。Illuminaリード解析（いわゆる次世代シーケンサー）が2000年代半ばに登場し、当初はモデル植物群での活用が目立ったが、これが真価を発揮するのは「非モデル植物」においてである。植物性決定の分野では、初めてとなる性決定因子が2014年にカキ属で同定されたが<sup>8)</sup>、これはそれまでの遺伝学的手法・ゲノム活用法を一切無視した「情報学的手法による一本釣り」とでもいうべき解析であり、ゲノム情報の欠片も存在しなかった種において性染色体領域と性決定遺伝子を抽出した稀有な例である。これを皮切りとして、植物の性決定機構はゲノム解析技術を中心として次々と明らかにされていった。2017年にはアスパラガスにおいて、PacificBioロングリード技術と大規模変異体集団解析の組み合わせにより、性決定を行う二因子が同定され、2018-2019年には、10X Chromium (Gem-barcoding) 技術やトランスクリプトーム情報を駆使してキウイフルーツにおいても性決定因子が同定された<sup>3)</sup>。さらに、遺伝子編集技術を活用して、ポプラ（ヤナギ科）やキウイフルーツなどにおいて性決定因子の機能証明や、性の改変による新しい育種・栽培法のデザインが提案されている<sup>9)</sup>。

さて、これらの結果から見てきたのは、いずれの性決定因子の間にも分子的な相同性は存在せず、かつ、性決定因子は祖先種の段階では性決定機能を有しておらず、新しく性決定機能を獲得している、という事実である。言い換えると、「植物の性決定では次々と頻繁に新しい機能因子が生まれて、それが性決定因子として使われている」ということである。これについて、幾つかの要因が提案されているが、その一つは、植物の進化の歴史において、極めて頻繁に起こった古倍化による新機能獲得の推進である<sup>10)</sup>。古くは1970年の大野乾博士による「遺伝子重複説」に端を発するが、重複因子間における機能分化や新機能獲得によって、新しい機能進化が見られるという説である。これは、カキ属・アスパラガス・キウイフルーツの性決定進化いずれにも当てはまる説であった。また、この進化仮説は、他の植物種における「その種を代表する形質」の多くを説明しており、例えば、ドリアン(Zostera marina)の匂いやアマモの潜水性、オリーブの油分など多くの形質がその系統に特異な古ゲノム倍化によって説明可能である。しかし、こうした古ゲノム倍加に由来する新規獲得形質の解読・活用は遅れている。次世代の作出・多様性の維持という生存の根本に関わる植物生殖システムは、極めて多彩な挑戦を続けており、ゲノム倍化や大規模遺伝子重複といった機会を惜しみなく使って、その幅を拡大したものと思われ、その「新規機能の獲得」の原動力やそのパターンを横断的視点から俯瞰するのに極めて即した題材であると言える。

### 【人為的アポミクシスの誘導】

育種選抜で得られた有用作物も、両親の遺伝子型が異なればF2世代でそれが分離するため、F1世代で得られた遺伝子の組み合わせは、その後の遺伝子の固定作業が必要である。これを迅速化するために、半数体誘導技術、倍加技術を組み合わせたDouble Haploid誘導技術や、母親と同じ遺伝子型をもつ子孫が誕生するアポミクシス植物の理解から、人為的アポミクシス誘導技術が試みられている。アポミクシスは、バラ科のサンザシ、ナナカマド、柑橘類、キク科のタンポポ、イネ科牧草のギニアグラスなど、さまざまな科の植物で見られる無配偶性種子の形成であり、通常は母体の体細胞クローン種子が形成される。柑橘類では、種子内に交雑胚に加え、複数の体細胞胚が形成されることから多胚性と呼ばれ、交配による育種を進めようとしても、生じた種子が交配の結果生じたのか、アポミクシスによって生じたのかの判別に時間がかかるため、育種

## 2.2

### 俯瞰区分と研究開発領域 農業・生物生産

の阻害因子として知られてきた。

#### (4) 注目動向

植物生殖に限ったことではないが、モデル植物と呼ばれたシロイヌナズナがリファレンス植物と再定義され、他の非モデル植物に研究展開される動向が顕著である。一つは、コケ、シダ植物にモデルを移すことで植物生殖進化やシロイヌナズナでは紐解けなかった根本原理を理解しようとする流れである。もう一つは、シロイヌナズナで既に理解できたことをリファレンスとして、活用できる根本原理は活用しつつ、あらたに作物で明らかにされる根本原理と合わせて、包括的な理解に繋げようとする動きである。

#### 【新展開】

##### 【異種の花粉を排除するメカニズムの発見】

近年、異種の花粉による交配が阻害される仕組みが解明されつつある。東京大学の高山らは、モデル植物のシロイヌナズナを用いた解析により、異種の花粉を積極的に排除する雄蕊因子をコードする遺伝子 *SPR11* が発見された。*SPR11* 欠損変異株では、通常排除されるはずの異種の花粉が侵入する。*SPR11* タンパク質は雌蕊の先端の細胞膜に局在して異種と自種の花粉を識別し、異種のみを排除するメカニズムに関わることが示された<sup>11)</sup>。*SPR11* 欠損株では異種の花粉の侵入により正常な受精が阻害されることから、*SPR11* タンパク質は異種の花粉が混在する野外環境下での種間のせめぎあいにおいて重要な役割を果たすと考えられる。種の壁を司る *SPR11* タンパク質を人為的に制御することで種間交雑が容易になり、より広範な地球環境に適応する作物の開発が可能になることが期待される。

##### 【植物の性決定とそのメカニズムから学ぶ新規機能獲得パターン】

これまでは不可能であると考えられてきた性染色体の解読と解釈について、大きな進展があった。これは上述したようにゲノム解読技術の向上を反映したものであるが、それと同時に、シミュレーションや人工知能の活用といったモデル化・演算技術の学際利用が一つの鍵であるようにも感じられる。例えば、これまで数十年以上も性染色体の進化の原動力と考えられてきた性的二型性（オスらしさ・メスらしさ）とそれに関わる性選択が、実は性染色体進化と独立したものである可能性も提唱されており<sup>12)</sup>、これを可能にしたのはシミュレーション技術の進化である。生殖という次代形成の最重要システムと、それによって生まれるゲノム全体の連動性をどこまでモデル化できるか?という問いが理論進化学の分野では提唱されているが、これは、理論・数理の世界だけではなく、作物を扱う実用植物学の世界でも考慮・反映すべき知見であり、同様の情報学技術の発展が大きな転機となるような動きが見られる。2020年、米国 Cold Spring Harbor 研究所の Zachary Lippman から出された論文にはトマトの進化において、その栽培化の原動力はゲノムの大規模な動き（構造変化など）に伴う「遺伝子発現の変化」であり、そのモデル化・遺伝子編集技術が必須である<sup>13)</sup>と述べられている。これは米国における National Science Foundation の政策のとして幾つか提案されており、Liらは、作物育種における cis-editing の重要性を打ち出している<sup>14)</sup>。実はこれは、理論進化学分野において発表された「倍化遺伝子の運命」の原動力は cis 進化（発現変化）である<sup>15)</sup>という内容にも触れたものであり、そのモデル化の重要性を強く打ち出したものである。興味深いことに、これに呼応して、AI 技術で有名な DeepMind 社はプロモーター配列からの高度遺伝子発現予測 AI 技術を Nature Methods 誌に発表し<sup>16)</sup>、これと同様の概念による AI 技術による cis 進化予測はトレンドとなりつつある。植物でも、cis 進化予測による系統特異的な形質獲得の可能性を示した論文が見られるようになり、こういった新技術をゲノム倍化や性染色体形成といったマクロな分子進化と融合させることで、性を含む生殖進化の新しい概念が見えてくるものと期待される。

## 2.2

俯瞰区分と研究開発領域  
農業・生物生産

## 【人為的アポミクシス誘導の成功】

米国カリフォルニア大学デービス校のグループが減数分裂を回避する *rec8, pair1, osd1* の3重変異体を用い、かつ胚発生を誘導する *BBM1* 遺伝子を導入することで、イネにおいて人為的アポミクシスを達成した<sup>17)</sup>。一方、中国のグループは、前述の三重変異体と *MTL* 遺伝子の変異体を組み合わせ、減数分裂を回避した2倍体の卵細胞と *mtl* 遺伝子変異を持つ精細胞を受精させ、*mtl* 変異により誘導されるオス由来染色体脱落によりアポミクシスを達成した<sup>18)</sup>。前者は中央細胞の受精と胚を養育する胚乳の発生が必須であり、後者はゲノム脱落の際に染色体の再編成が懸念される。またアポミクシス誘導効率はそれ程高くないため完全なアポミクシスの社会実装にはまだ時間がかかる。

アポミクシス研究は2000年に入る前後に盛り上がりを見せ、国内でもいくつかの農学系研究グループが、プロジェクト研究費などで研究を進めた。しかし一旦下火になり、国内の研究はほとんど見かけない状況となった。最近になって立て続けに海外から大きな成果が上がり、世界的にアカデミアも海外種苗業界大手も、再び盛んに研究を進めている。2022年に4年ぶりにプラハで行われた国際生殖研究連盟 (IASPRR) の国際会議でも、前日にKeyGeneがスポンサーとなり、アポミクシスに関する会議が開催された。この20年間、大きな目標 (強勢を示すF1種子の個体からアポミクシスによって同じ遺伝子型の種子を得る目標) に向かってアポミクシスに関わる基礎研究を地道に進めてきた海外研究機関や種苗業界大手に日本は大きな差をつけられている状況が否めない。アポミクシスの実用化には、特に胚乳発生の仕組みの理解と制御が残された壁の一つであり、日本も胚乳発生については基礎研究で大きな貢献をしていることから、途切れることのない長い支援により、今後の巻き返しが期待される。

## 【技術トピックス】

ゲノムもしくはタンパク質科学とAI技術の融合による「予測」と「その鍵となる繋がり」の可視化ができるようになった。具体的にはDeepMind社の機械学習を活用したタンパク質の立体構造予測ツールAlphaFold2<sup>19)</sup> もしくは、高精度発現予測を可能にしたEnformer<sup>16)</sup> が筆頭に挙げられる。これらは既存の分子生物学を変革しうる概念の発端になりうるものであり、その正しい理解と技術の活用が求められる。

上述同様に、自然言語処理におけるAI技術の活用が目覚ましい。文献検索における語句レベルでのアソシエーション解析が可能であり、これらはAlphaFold2やEnformerと同様に「Transformer」という深層学習技術の開発に基づいている。

遺伝子編集技術の向上、特に「挿入型」の編集技術が進み、「狙い通りの多型にする」技術の登場も相まって、前述した「cis-editing」による発現情報のファインチューニングを可能とする流れが見て取れる。これはAI技術による発現予測などと相性が良く、新しいトレンドとして動く流れを米国研究機関の一部からは感じている。

ゲノム解読技術の向上は未だに続いているが、PacBio HiFiリードやOxford Nanopore、さらに、BioNano Saphyrによるオプティカルマッピング技術などを統合すると、200Mb以上の染色体、しかも性染色体のような高度リピート配列に覆われたようなものまで構築可能な時代となっている。生殖進化において、性や自家不和合性など、そのゲノム構造自体に大きな変化をもたらすものについて、その変遷を追いかけることが可能となっており、現在進行形の進化を捉える技術として注目されている。

## 【注目すべき国内外のプロジェクト】

### 国内：

- ・学術変革領域A「挑戦的両性花原理」2022～2026
- ・学術変革領域B「植物生殖改変」2020～2022
- ・研究成果展開事業 (A-STEP)「RNPを導入した花粉による新育種技術の開発」2019～2024
- ・国際先導研究「植物生殖の鍵分子ネットワーク」2022～2028

- ・ NEDO「クリーンエネルギー分野における革新的技術の国際共同研究開発事業・革新的バイオプロセス技術開発・革新的アポミクス誘導技術の国際共同研究開発」2020～2023
- ・ 名古屋大学 Institute of Transformative Bio-Molecules (ITbM)

#### 海外：

- ・ HORIZON-MSCA-2021-SE-01 (MSCA Staff Exchanges 2021) “CRISPiT; Bridging fundamental knowledge and novel technology to increase rice heat tolerance” 2023～2026
- ・ NSF, RESEARCH-PGR : Genomic analysis of heat stress tolerance during tomato pollination. 2020～2025
- ・ Cluster of Excellence on Plant Sciences (CEPLAS) <https://www.ceplas.eu/en/home/> (ドイツ版WPIとも言われる)
- ・ Earth BioGenome Project (EBP) 非モデル植物種の優位性 (遺伝的多様性の高さ・多様性受容性の高さ、さらに作物としての実用性など) を活かし、かつポストゲノム時代を見据えた pangenomic な解析や集団進化遺伝学も取り入れたプロジェクト。国内からは国立遺伝学研究所とかずさDNA研究所が参画している。こうしたプロジェクトでは、「大規模インフォマティクス」が必須の基礎技術である。プロジェクトから得られる知見は、ゲノムを「いかに精度高く解読するか?」という国内の観点からはかなり進んだ概念にあり、「いかにしてゲノム情報を解釈して一般性の高い理論に結びつけるか?」といったことを中心的に捉えていることが特徴である。

#### 【論文・特許動向】

領域全体の論文数は2012年以降、漸増しており、国別では中国と米国が僅差で1位、2位を占め、欧州全体に肉薄している。日本は英国とともに5位につけている。被引用数がトップ10%の論文シェアは中国、欧州、米国がそれぞれ僅差で上位を占めており、日本の存在感は大きくない。この領域の論文執筆に携わる研究者数は論文数や高被引用論文数と相関があり、中国、欧州、米国がその他の国々を大きく引き離している。国別特許ファミリー件数シェアでは、米国が1位で圧倒的な数を占めており、その他の国は中国や日本を含め低迷している。PatentAssetIndexのシェアについても同様である。

#### (5) 科学技術的課題

- ・ 植物の生殖過程においても、時間空間的な解像度を上げるためにシングルセルマルチオミクス解析が必須となっている。特に植物の生殖過程では、オス・メスそれぞれの組織内に生殖細胞が生じ時系列的に発生分化する。この過程における遺伝子発現、エピゲノム情報変化を紐解くには生殖細胞などの単離が欠かせない。しかしながら、植物細胞は硬い細胞壁に包まれていること、その組成や形状も発生段階に応じて異なることから、一部は達成されているものの細胞単離技術の確立が課題である。
- ・ 新学術領域などで取り組まれた、種認証に関する大規模な研究開発は世界に対して先導的であり、海外から植物生殖の種認証に関する研究論文が増えていることから、国際的に大きな影響を与えたと考えられる。ただし、プロジェクト研究であったために、現在は日本にこのような目標を掲げた大型研究はなく、個別研究として維持、あるいは研究テーマ終了の状態となっている。異質倍数体新種の誕生に関するテーマは、達成された場合のインパクトが大きく、海外に追い越されていく危惧も強いことから、今後さらに日本で発展的に取り組むべきテーマの一つと考えられる。
- ・ 日本に独自のシーズが多くある研究として、植物の生殖細胞 (配偶子) の理解と制御も、取り組むべき課題として挙げられる。ここでいう制御とは、①配偶子のゲノム編集 (組織培養が必要なくなり基礎ならびに応用において大きなインパクトがあるが、裸の卵で受精を行う動物と異なり技術的に大きなハードルがある)、②遺伝性のエピゲノム制御 (植物では環境の情報が生殖細胞のエピゲノム状態を変化させ遺伝

すると言われている;ウイルスベクターや日本発の接木や異科接木の技術による制御も検討されている)、③遺伝学的なさまざまな操作により配偶子を改変させたり作り出したりする制御、④イネなどの配偶子の単離による直接的制御(操作;長鎖DNAの導入なども含む)などである。これらを一括りにした大型研究も世界的に存在しないと考えられ、日本に既にある研究シーズや人材を活用し、日本が世界を先導できる可能性がある。この推進のためには、マイクロロボット分野など、これまで異分野融合できていない分野との共同研究も重要であると考えられる。

- ・技術に頼らない分野横断から生まれる新しい概念や解釈が必要である。一例として進化学を挙げる。農業で栽培される作物はきわめて多様な科にわたっており、それぞれが全く異なる分子基盤を独自に進化させてきた結果を人類が利用している。こうした多様な植物種群に対して、基本的な生物機能は同一である筈、と仮定して、画一的モデルからさまざまな展開を狙う研究手法は、理にかなっているとは言い難い。例えば、各植物種を代表するような形質(アマモの潜水能、ドリアンのかい、オリーブの油成分など)はいずれも系統特異的に重複遺伝子の再編によって生まれたものであり、これら系統特異性を発掘できるような概念を生み出していく必要がある。

(6) その他の課題

- ・大規模ゲノム情報から、上記のような系統特異性を発掘できるような概念を創出するには、既存の遺伝学・分子生物学は、あくまで画一的なモデルを基盤としているものであり、そもそもこの概念の外にある技術・コンセプトを創出していく必要がある。例えば、進化圧・集団遺伝・シミュレーションという概念を組み合わせれば、非モデル植物であっても全ゲノム配列のみから引き出せる情報は大量であるし、今はシロイヌナズナと比較して例外とされる現象自体が一般性を持っていることも考慮すると、そのような多様性に立ち向かう、実際の技術を伴う学際融合が必要である。現状、情報学と生物学の正しい融合は行われておらず、これを判断できる人材は国内では極めて少ない状況である。総じていえばgeneralistを育てるような環境を創出すべきである。
- ・近年、海外で目覚ましい成果が上がったアポミクシス研究が好例であるが、ハードルの高い重要な課題に対して、少額であっても長期的に途切れないfundingが重要と思われる。また、このアポミクシスの研究開発例でも顕著であったが、海外では、目覚ましい研究成果が上がるとすぐに種苗会社が共同研究に興味を持つが、日本では、そのような場が十分に形成されていない。先端研究者と種苗会社などが綿密に情報交換し、連携を促すようなプロジェクトも必要である。

(7) 国際比較

国・地域	フェーズ	現状	トレンド	各国の状況、評価の際に参考にした根拠など
日本	基礎研究	◎	↘	かずさDNA研究所や遺伝研を中心とした先端ゲノム支援によって、非モデル植物でもゲノムベースでの解析が可能になっており、その種の特異性に目を向けた分子研究が可能ラインに来ている。特に、農業生産に直結する植物の性決定や自家受粉メカニズムに関する研究では世界において存在感がある。
	応用研究・開発	△	→	短期で小目標を達成しようとする応用研究がほとんどで、実用での成功例は少ない。破壊的なイノベーションを創出したり、応用したりしようとする応用研究プロジェクトがほぼない。植物生殖の研究開発は、世代時間の促進や生殖表現の改変による育種の根本的なスピードアップも可能であるにもかかわらず、そこへの投資が遅れており、一次利用できる改変にばかり注目が集まっている印象。

米国	基礎研究	○	↘	米国USDAを基礎とした近年のPlant Animal Genome Congressを俯瞰した印象では、特に有用非モデル作物群においてゲノム解読の精度を競っている節があり、前述した通り、その解釈に手が付いていない印象である。植物生殖の基礎研究については、まだ辛うじてリーダー的な研究レベルを維持している。基礎研究予算の削減、優秀な若手のアカデミア離れから、特に植物生殖分野で見ると、現在の50歳代が引退すると状況は一気に悪化する懸念がある。
	応用研究・開発	◎	→	基礎科学的な側面とは対照的に、ゲノム情報への解釈が極めて進んでおりAIによる高度phenotypingなどビッグデータとの結び付けが強い。
欧州	基礎研究	◎	↗	特にフランスCNRSなどを中心とした欧州でのコンソーシアム展開が強い印象であり、人材を多角的に集めて学際的な研究を行っている印象が強い。性決定のモデル植物とも言われるSilene latifoliaの全ゲノム解読とその性染色体進化解析についても20研究室以上が関与する一大プロジェクトに昇華しており、一次的な農学的・産業的な利用が難しい非モデル植物であっても、その二次的・三次的な知見活用を視野に盛り込んだ展開が見取れる。
	応用研究・開発	◎	→	種苗会社や国の機関が出資する形での遺伝子編集技術の開拓や、実作物への応用スピードが極めて速い（特にフランス）。米国ほどではないものの応用研究への要望は強く、特にアカデミアと企業の距離が近いことで、順調に進展していると感じる。
中国	基礎研究	◎	↗	植物科学における情報技術、特にAI関連の新技术には必ずと言ってよいほど中国が関与している。大量の人材による情報アノテーション・phenotypingなどを行っており、アウトプットとして解析対象がゲノム・遺伝子であれば遺伝子編集に直結させる行動力もある。ハイインパクトなジャーナルに掲載される研究例が飛躍的に増えている。
	応用研究・開発	◎	↗	上述の基礎研究と同様。米国と同様、国の規模の関係からAIを駆使した効率化が極めて社会実装に近く、相性が良い。遺伝子編集も多様性・特殊性を基盤とする作物では、「大量の人員」を必要とする研究開発との相性は極めて高い。また、同様に、応用的な材料を使うことを求められる状況にあり、またアポミクシスの研究も進んでいる通り、流行りの技術開発においても大きな力を発揮している。
韓国	基礎研究	○	→	高精度ゲノム解読に特化した結果が多いのは日本などと同じである。一方、少なくとも植物科学においてはその解釈に目覚ましく特化した研究はいまだ見えていない。
	応用研究・開発	△	→	短期で小規模の研究開発が多く、成果は社会実装において必ずしも成功とはいえないものが多い。植物生殖分野ではイネの研究が進められている。

(註1) フェーズ

基礎研究：大学・国研などでの基礎研究の範囲

応用研究・開発：技術開発（プロトタイプの開発含む）の範囲

(註2) 現状 ※日本の現状を基準にした評価ではなく、CRDSの調査・見解による評価

◎：特に顕著な活動・成果が見えている ○：顕著な活動・成果が見えている

△：顕著な活動・成果が見えていない ×：特筆すべき活動・成果が見えていない

(註3) トレンド ※ここ1～2年の研究開発水準の変化

↗：上昇傾向、→：現状維持、↘：下降傾向

## 参考文献

- 1) Igic, B., Lande, R. & Kohn, J. R. Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. *Int. J. Plant Sci.*, (2008) 169: 93-104.
- 2) Takayama, S. et al.: Direct ligand-receptor complex interaction controls *Brassica* self-incompatibility. *Nature*, 413, 534-538 (2001)

- 3) Tarutani, Y. et al.: Trans-acting small RNA determines dominance relationships in *Brassica* self-incompatibility. *Nature*, 466, 983-986 (2010)
- 4) Higashiyama et al., Pollen tube attraction by the synergid cell. *Science*, (2001) 293: 1480-1483.
- 5) Okuda et al., Defensin-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells. *Nature* (2009) 458: 357-361.
- 6) Mizukami et al., The AMOR arabinogalactan sugar chain induces pollen-tube competency to respond to ovular guidance. *Curr Biol* (2016) 26: 1091-1097.
- 7) Charlesworth, B. and Charlesworth, D. A Model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *Am Nat* (1978) 112: 975-997.
- 8) Akagi, T. et al., A y-chromosome-encoded small RNA acts as a sex determinant in persimmons. *Science* (2014) 346: 646-650.)
- 9) Akagi et al., Two Y-chromosome-encoded genes determine sex in kiwifruit. *Nature Plants* (2019) 5: 801-809.
- 10) Van de Peer, Y., Mizrachi, E. & Marchal, K. The evolutionary significance of polyploidy. *Nat Rev Genet* (2017) 18: 411-424.
- 11) Fujii S et al., A stigmatic gene confers interspecies incompatibility in the *Brassicaceae*. *Nature Plants* (2020) 5: 731-741. doi: 10.1038/s41477-019-0444-6
- 12) Lenormand, T., and Roze, D. Y recombination arrest and degeneration in the absence of sexual dimorphism. *Science* (2022) 375:663-666.
- 13) Alonge M., et al, Major impacts of widespread structural variation on gene expression and crop improvement in Tomato. *Cell* (2020) 182: 145-161. doi: 10.1016/j.cell.2020.05.021
- 14) Li Q., Sapkota, M. & van der Knaap, E. Perspectives of CRISPR/Cas-mediated cis-engineering in horticulture: unlocking the neglected potential for crop improvement. *Hortic Res* 7, 36 (2020). doi: 10.1038/s41438-020-0258-8
- 15) Lynch, M. and Conery, J. S. The evolutionary fate and consequences of duplicate genes. *Science* (2000) 290:1151-1515. doi: 10.1126/science.290.5494.1151.
- 16) Avsec, Z. et al. Effective gene expression prediction from sequence by integrating long-range interactions. *Nat Methods* (2021) 18: 1196-1203.
- 17) Khanday, I. et al., A male-expressed rice embryogenic trigger redirected for asexual propagation through seeds. *Nature* (2019) 565: 91-95.
- 18) Wang, C. et al, Clonal seeds from hybrid rice by simultaneous genome engineering of meiosis and fertilization genes. *Nat Biotechnol* (2019) 37: 283-286. doi: 10.1038/s41587-018-0003-0
- 19) Jumper, J. et al., Highly accurate protein structure prediction with AlphaFold. *Nature* (2021) 596: 583-589. doi: 10.1038/s41586-021-03819-2

## 2.2

俯瞰区分と研究開発領域  
農業・生物生産