

植物の環境応答と形態形成の相互調節ネットワークの 解明に関する研究

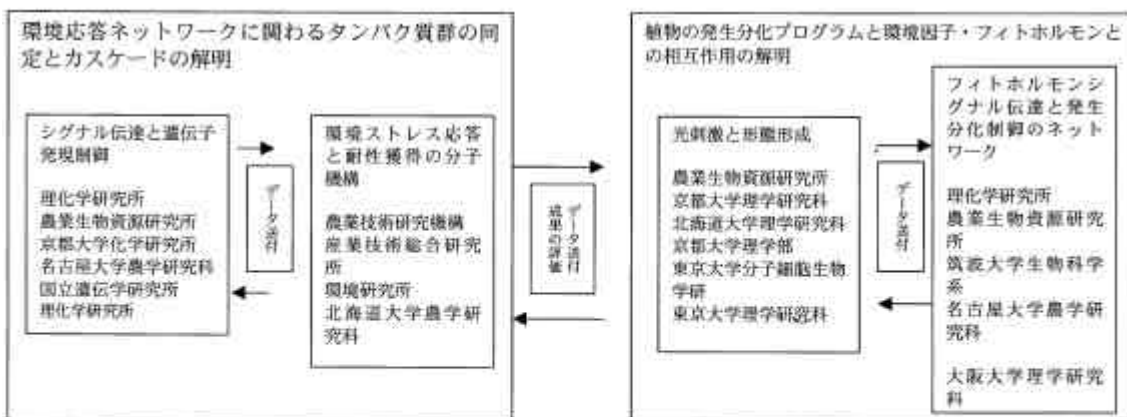
研究代表者：岡 輝宏（京都大学）

研究体制：京都大学化学研究所 他15機関

研究の概要・目標	諸外国の現状等	研究進展・成果がもたらす利点
<p>1 何を目標している</p> <ul style="list-style-type: none"> 植物の発生分化・形態形成における遺伝的プログラムと環境応答との相互調節ネットワークを分子レベルで理解し、植物の多様な能力を利用する技術の基盤作りを目指す。 <p>第Ⅱ期の目標 発生分化制御と環境応答との相互作用を解明する。</p> <p>2 何を研究している</p> <ul style="list-style-type: none"> 発生分化制御と形態形成における分子プログラムと環境応答の分子機構に関する研究。 <p>3 何が新しいのか</p> <ul style="list-style-type: none"> これまで、植物の発生分化制御と環境応答反応は、別個に研究されてきたが、両現象の相互作用の全貌（ネットワーク）を分子レベルで解明するのは、新規な試みである。 	<p>現状と我が国の水準</p> <ul style="list-style-type: none"> 「植物の環境応答シグナル伝達」および「植物の発生分化制御」の研究は植物分子生物学の分野で現在最も競争の激しい研究領域であるが、日本の研究レベルは非常に高く、第Ⅰ期研究において世界的成果も得られている。また、尚研究領域にまたがる環境応答と発生分化制御のネットワーク研究は諸外国でもまだ大きな進展が見られず、本研究体制を基盤とした今後の成果が世界における日本のイニシアチブをとるための鍵となる。 	<ul style="list-style-type: none"> これまでそれぞれの省庁単位の組織で単独に研究実施していた研究者が一同に会し、研究材料、手法、情報の交換を行うことが可能となり、研究が著しく加速される。 環境ストレス応答・耐性獲得機構・形態形成の研究は、植物に新たなストレス耐性や形態形成の形質を付与し、食料増産に繋げるための基盤技術となり得る。

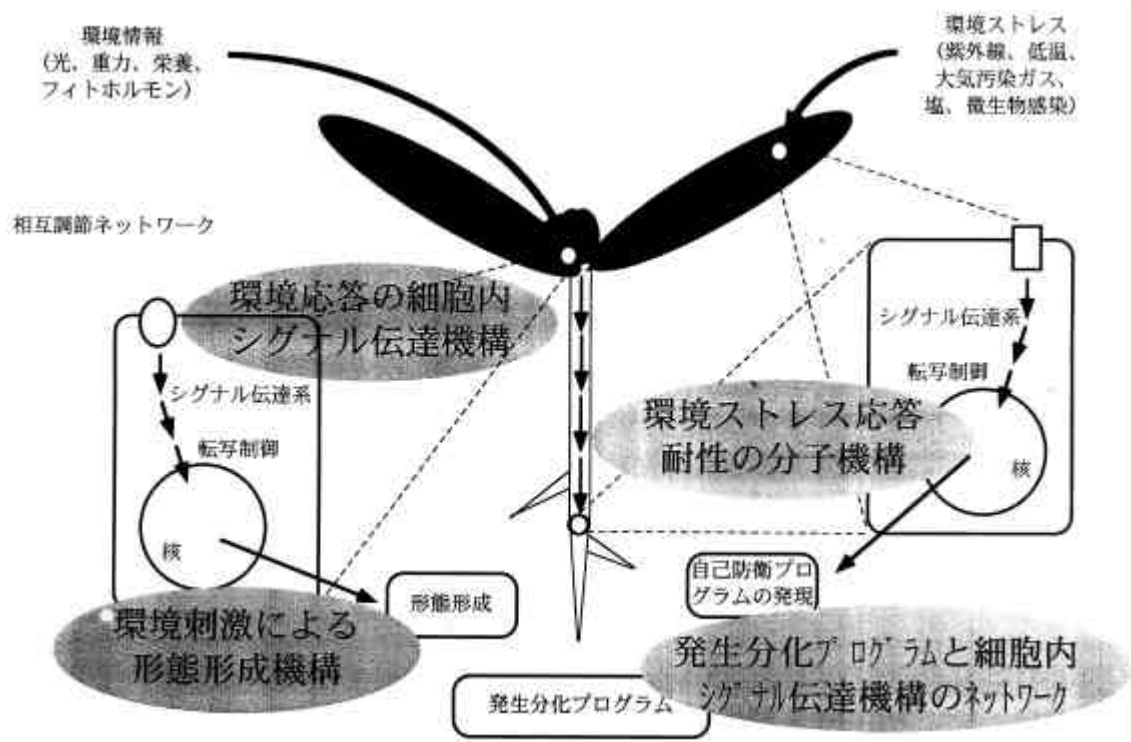
1 班 植物の環境応答ネットワークと遺伝子発現制御

2 班 植物の発生分化制御と細胞内外環境応答との相互作用



発生分化の遺伝的プログラムと環境応答とのネットワークの解明

植物の環境応答と形態形成の相互調節ネットワークの 解明に関する研究



所要経費（第 期）

（単位：千円）

研究項目	担当機関等	研究担当者	H9 年度	H10 年度	H11 年度	所用 経費
1. 植物の環境応答ネットワークに関する研究						
(1) 環境応答の細胞内シグナル伝達機構						
環境応答のシグナル伝達と成長制御	理化学研究所	篠崎 一雄	20,089	15,367	14,430	49,886
活性酸素により誘導される細胞内シグナル伝達系の分子機構	農林水産省 農業生物資源研究所	菊池 尚志	8,140	7,000	6,699	21,839
細胞内シグナル伝達と転写制御機構の階層構造	京都大学化学研究所	岡 穆宏	20,733	15,041	14,500	50,274
環境刺激による細胞増殖の制御	京都大学理学部	町田 泰則	7,595	6,650	4,311	18,556
リン酸代謝と遺伝子発現制御機構	かずさDNA研究所	柴田 大輔	10,242	9,711	7,002	26,955
(2) 環境ストレス応答・耐性の分子機構						
生殖過程における低温ストレス応答機構	農林水産省 北海道農業試験場	今井 亮三	8,134	6,700	4,400	19,234
塩ストレスに対する根組織の形態形成応答機構	名古屋大学農学部	森上 敦	7,664	6,610	5,350	19,624
環境応答における気孔の形態変化と遺伝子発現調節機構	東京大学理学部	近藤 矩朗	7,882	6,740	5,300	19,922
微生物感染に対する生体防御応答機構	通商産業省工業技術院 生命工学工業技術研究	進士 秀明	8,156	6,689	6,000	20,845
大気汚染ガスによる障害発生及び耐性の分子機構	環境庁 国立環境研究所	佐治 光	7,796	6,600	4,400	18,796
2. 植物の発分化制御と環境応との相互作用に関する研究						
(1) 環境刺激による形態形成機構						
突然変異体を用いた光シグナル伝達機構の解析	農林水産省 農業生物資源研究所	市川 裕章	7,704	6,899	4,400	19,003
光受容体の構造と機能	京都大学理学研究科	長谷 あきら	7,526	6,710	5,300	19,536
花芽形成開始の分子機構	北海道大学理学部	米田 好文	7,471	6,790	5,300	19,561
環境刺激に応答した根組織の形成と成長パターン制御	京都大学理学部	石黒 澄衛	20,000	15,010	10,000	45,010
色素体分化プログラムと環境応答	東京大学 分子細胞生物学研究所	田中 寛	7,679	6,605	5,300	19,584
(2) 発分化プログラムと細胞内シグナル伝達機構のネットワーク						
細胞内輸送のダイナミクスとその制御	理化学研究所	中野 明彦	8,397	6,710	5,300	20,407
オーキシンシグナル伝達と形態形成	農林水産省 農業生物資源研究所	下村 正二	7,941	6,840	4,400	19,181
胚発生の遺伝的プログラムと環境ストレスとの相互作用	筑波大学生物科学系	鎌田 博	7,619	6,720	4,400	18,739
茎・葉の形態形成の分子機構	名古屋大学 生物分子応答研究センター	松岡 誠	7,802	6,730	5,800	20,332
種子形成における遺伝的プログラムと栄養応答とのクロストーク	北海道大学農学部	内藤 哲	7,932	6,718	4,400	19,050
サイトカニンを経た形態形成の調節	大阪大学理学部	柿本 辰男	8,003	6,605	6,000	20,618
3. 研究推進	科学技術庁研究開発局		538	162	516	1,216
合計			205,043	169,607	133,508	508,158

所要経費（第 期）

（単位：千円）

研究項目	担当機関等	研究担当者	H12 年度	H13 年度	H14 年度	所用 経費
1. 植物の環境応答ネットワークと遺伝子発現制御に関する研究						
(1) シグナル伝達と遺伝子発現制御	理化学研究所	篠崎 一雄	12,419	10,256	8,103	30,778
環境応答のシグナル伝達と成長制御	(独)農業生物資源研究所	菊池 尚志	6,783	6,865	5,355	19,003
活性酸素耐性と遺伝子発現制御	京都大学化学研究所	岡 穆宏	14,052	14,085	11,127	39,264
細胞内シグナル伝達と転写制御機構の階層構造	名古屋大学院農学研究科	水野 猛	4,159	3,727	2,726	10,612
シグナル伝達とリン酸基リレー	国立遺伝学研究所	角谷 徹仁	4,065	3,688	3,670	11,423
遺伝子発現のエピジェネティック制御						
GTPase が関わるシグナル伝達	理化学研究所	中野 明彦	4,435	4,227	3,810	12,472
(2) 環境ストレス応答と耐性獲得の分子機構						
低温ストレス耐性獲得機構	(独)農業技術研究機構 北海道農業研究センター	今井 亮三	5,497	6,477	4,826	16,800
微生物感染に対する植物の生体防御応答機構	(独)産業技術総合研究所	進士 秀明	6,076	4,748	3,700	14,524
大気汚染ガス（特にオゾン）耐性獲得機構	(独)国立環境研究所	佐治 光	5,198	4,772	3,716	13,686
栄養飢餓ストレス応答	北海道大学大学院農学研究科	内藤 哲	7,187	7,079	5,168	19,434
2. 植物の発生分化制御と環境応答との相互作用に関する研究						
(1) 光刺激と形態形成						
光応答に関わる遺伝子群	(独)農業生物資源研究所	高野 誠	5,625	5,845	4,560	16,030
光シグナル伝達の分子機構：特に光受容体の機能	京都大学大学院理学研究科	長谷 あきら	5,196	3,909	2,931	12,036
花芽形成開始と光の相互作用	北海道大学大学院理学研究科	米田 好文	4,786	4,158	3,534	12,478
茎・根の光屈性の分子機構	京都大学大学院理学研究科	岡田 清孝	11,726	10,673	8,432	30,831
色素体分化プログラムと光の相互作用	東京大学 分子細胞生物学研究所	田中 寛	5,021	4,463	3,481	12,965
日周期と気孔の形態変化	東京大学大学院理学研究科	近藤 矩朗	4,599	3,810	2,781	11,190
(2) フィトホルモンシグナル伝達と発生分化制御のネットワーク						
ジベレリンと形態形成	理化学研究所	神谷 勇治	5,502	4,782	3,730	14,014
オーキシンと発生分化制御	(独)農業生物資源研究所	下村 正二	5,292	5,454	4,254	15,000
アブシジン酸と不定胚形成	筑波大学生物科学系	鎌田 博	5,890	5,884	4,707	16,481
ジベレリン・ブラシノステロイドと形態形成	名古屋大学 生物分子応答研究センター	松岡 誠	5,611	3,954	3,756	13,321
サイトカニンと形態形成	大阪大学大学院理学研究科	柿本辰夫	5,221	4,215	4,194	13,630
3. 研究推進	文部科学省研究振興局		346	405	202	953
合計			134,686	123,476	98,763	356,925

研究成果の概要

総括

植物の発生分化と形態形成は、一義的に遺伝的プログラムによって規定されている動物のそれらとは異なり種々の環境因子に対する応答を取り入れつつ進行する。このような遺伝的プログラムと環境応答反応との接点およびクロストークの全体像に迫るとともに、植物に新たな形質を付与したり植物のもつ多様な能力を引き出して植物の環境応答性を高める技術開発のための基盤研究として、2つの班構成(第1班=植物の環境応答ネットワークに関する研究、第2班=植物の発生分化制御と環境応答との相互作用に関する研究)で研究を実施した。第1班では有害な環境ストレスを含む種々の環境応答の細胞内シグナル伝達の分子機構を明らかにし、第2班では発生分化および形態形成に関わる遺伝的プログラムへの環境因子の影響について細胞・分子レベルでの解析を行った。その結果、目標としていた個別の環境応答反応および発生分化の遺伝的プログラム研究において、極めて大きな成果が得られたのみならず、環境応答シグナル伝達において幅広いクロストークが認められるなど、画期的な発見や新技術の開発も相次いだ。

サブテーマ毎、サブサブテーマ毎の概要(個別課題については課題数の関係で省略)

(1) 植物の環境応答ネットワークと遺伝子発現制御に関する研究

環境応答の細胞内シグナル伝達機構および有害環境ストレス耐性機構を分子レベルで理解するために、様々な環境要因により転写促進あるいは転写抑制が起こる遺伝子群を同定し、その転写制御に関わる転写因子を探索し、環境刺激と遺伝子発現制御の関係を明らかにする。さらに同定された転写因子の生理機能を、主に逆遺伝学的手法を駆使して明らかにする。また、ゲノム配列情報から得られたシグナル伝達構成員と期待されるタンパク質群(例えばセンサータイプのタンパク質キナーゼなど)に関しても、過剰発現形質転換植物などの特性を解析することにより、環境応答との関連を明らかにする。得られた有害環境ストレス応答や自己防衛反応誘導の分子機構の理解を基に、植物にストレス耐性などの特性を付与する技術を開発する。

(1-1) シグナル伝達と遺伝子発現制御 環境因子の認識および応答に関与するタンパク質群(あるいはその遺伝子群)を同定し、その構造および機能を明らかにし、植物が環境パラメータの変化をどのように感知し、その信号をどのように細胞内に伝達して適切に応答するかを明らかにする。また環境応答シグナル伝達の末端部に多々関わっている遺伝子発現調節因子群(転写因子のみならず後成的(epigenetic)な染色体構造変化なども含めて)の特性を分子レベルで明らかにする。

(1-2) 環境ストレス応答と耐性獲得の分子機構 環境因子のうち、乾燥、強光、高・低温、微生物感染などの有害環境ストレスに対する応答および自己防衛反応の誘導機構を明らかにし、併せてストレスに対する抵抗性を植物に付与するための技術開発を行う。

(2) 植物の発生分化制御と環境応答との相互作用に関する研究

植物の形態形成や代謝機能が外界の環境情報に適應して変化する機構を調べるために、環境情報が植物ゲノムにコードされた発生分化のプログラムの発現に与える影響を分子レベルで理解することが重要である。そのため第2班は、突然変異体を用いて環境要因、特に最も重要な外的環境因子である光に対応した植物の形態や代謝機能の変化を解析する第1サブグループと、植物器官の分化発生プログラムがフィトホルモンなどの内的環境因子から受ける影響を解析し、これに関わる細胞内シグナル伝達系を明らかにするとともに、その構成遺伝子进行操作することによって環境から受ける影響を人為的に増減できる植物体の育成技術を開発することを目的とする第2サブグループの2つのサブグループによって構成される。

(2-1) 光刺激と形態形成 突然変異体を用いて環境要因、特に最も重要な外的要因である光、に対応した植物の形態や代謝機能の変化を解析する。

(2-2) フィトホルモンシグナル伝達と発生分化制御のネットワーク 植物器官の分化発生プログラムが、フィトホルモンなどの内的環境因子から受ける影響を解析し、これに関わる細胞内シグナル伝達系を明らかにすると

とも、その構成遺伝子を操作することによって環境から受ける影響を人為的に増減できる植物体の育成技術を開発する。

波及効果、発展方向、改善点等

全体および各班の最終目標は、第1期および第2期において変わりはないが、第1期から第2期への移行にさいし、第1期第1班で、環境応答と形態形成の相互調節ネットワークの解明に向けて様々な環境応答機構を個別に解析していたものを、第2期第1班では、個々の環境応答の分子機構をより詳細に明らかにすることによって形態形成との関わりが見えてくるとい立場をより鮮明にした研究課題を取り入れた。また、第1期第2班で、様々な環境因子を取り扱った研究課題が混在していたものを、第2期第2班では、環境因子の種類を絞り込み、外的環境因子として光を、内的環境因子としてフィトホルモンを重点的に取り上げ、より効率的に形態形成と環境応答の接点に迫ることとした。その結果、第1期の成果を踏まえてさらに大きな成果が数多く得られた。その中でもサイトカイニン(岡、水野、柿本)、アブシジン酸(篠崎、鎌田)、ブラシノステロイド(松岡)、ジベレリン(神谷、松岡)の4種のフィトホルモン応答に関わる細胞内シグナル伝達系に関して世界をリードする画期的な知見が得られた。さらに、サイトカイニンシグナル伝達に関わる二成分制御系レスポンスレギュレーター群が、エチレンや光応答シグナル伝達にも寄与して、複雑なクロストークネットワークを形成していることも明らかになりつつある。このうちサイトカイニンに関するこれら新しい知見を紹介する特集号が日本植物学会から出版された(J. Plant Research vol. 116, no.3, 2003; ed. A. Oka)。また、光形態形成で主役を演じる赤色光受容体フィトクロームおよび光屈性や細胞内Caイオン濃度上昇を規定する青色光受容体の基盤研究も日本が世界をリードしている(高野、長谷、岡田)。環境応答と形態形成関連の研究分野における日本の水準が世界的に十分高いことは、2002年9月の日本植物学会(京都大学)に付随して行われた4th Japan-Korea Joint Symposium of Plant Sciences「Functional genomics and proteomics in response to stress」や2003年6月の7th International Congress of Plant Molecular Biology (Barcelona, Spain)などの国際会議においてSession coordinatorやPlenary lecturerとして本総合研究の関係者が数多く寄与していることから明らかである。

本研究で得られた基盤研究の成果は、応用面にも様々な光明をもたらした。例えばブラシノステロイド応答を人為的に制御する技術により植物の背丈を調節し強風耐性や収穫に便利な倒伏性の低い作物を作ることができるようになった(松岡)。また、乾燥、低・高温、微生物感染、およびオゾンなどに対する応答のシグナル伝達研究から、これら有害環境ストレスに耐性の植物を作成する技術が得られ、一部は特許も取得した(篠崎、今井、進士、佐治)。以上のように本研究の成果は、植物分子生物学の基盤研究が応用面に多大の技術を提供できることを示している。

得られた成果は原著論文として発表したのみならず、フィトホルモン関連については、2002年度の日本植物生理学会シンポジウム「植物ホルモンシグナル伝達とその生理機能(オーガナイザー 岡、柿本、岡山大学)」において広く一般に紹介し、また本研究の課題担当者のほとんどが執筆者となって、総説集「植物の環境応答と形態形成のクロストーク(編集 岡、篠崎、岡田、Springer-Verlag)」が2003年11月に出版される予定である。

以下に各研究班における発展方向を示す。

第1班第1サブグループではフィトホルモンなどの環境因子に対する応答の細胞内シグナル伝達と遺伝子発現に関する分子生物学的研究を展開し、サイトカイニン初期応答に関するシグナル伝達、アブシジン酸応答および生合成の制御などに関して大きな成果が挙げることができた。

第1班第2サブグループではストレス耐性の獲得に関するシグナル伝達因子、制御因子の解析を進めた。

第2班第1サブグループでは、植物の生長パターンに変化を与える青色光および赤色光について、その受容、シグナル伝達、応答のそれぞれの段階について解析した。また、光条件と密接に関わる花成の機構、および光によって葉緑体形成が誘導されるさいの遺伝子発現調節機構についても解析が進んだ。

第2班第2サブグループでは、植物器官の分化発生プログラムが、フィトホルモンなどの内的環境因子から受ける影響を解析した。フィトホルモンに関する研究は従来より我が国がリードしてきたが、本研究においても多数の優れた研究がなされた。特にジベレリンとサイトカイニンの生合成や作用機構に関する研究は国際的な研究をリードするものである。

研究成果公表等の状況

(1) 研究発表件数

	原著論文による発表	左記以外の誌上発表	口頭発表	合計
国内	第 期 53 件	第 期 64 件	第 期 356 件	第 期 473 件
	第 期 19 件	第 期 79 件	第 期 387 件	第 期 485 件
国際	第 期 127 件	第 期 33 件	第 期 138 件	第 期 298 件
	第 期 197 件	第 期 24 件	第 期 181 件	第 期 402 件
合計	第 期 180 件	第 期 97 件	第 期 494 件	第 期 771 件
	第 期 216 件	第 期 103 件	第 期 568 件	第 期 887 件

(2) 特許等出願件数

第 期 5 件 (うち国内 5 件、国外 0 件)
 第 期 35 件 (うち国内 21 件、国外 14 件)
 合計 40 件 (うち国内 26 件、国外 14 件)

(3) 受賞等

第 期 1 件 (うち国内 1 件、国外 0 件)

1. 柿本辰男：「1999 年度日本植物生理学会奨励賞」,1999.3

第 期 10 件 (うち国内 7 件、国外 3 件)

1. 進士秀明：「2000 年度工業技術院長賞 (植物の生体防御機能の開発に関する研究)」,2000.6
2. 篠崎一雄：「2000 年度 ISI Thomson Scientific、引用最高栄誉賞 (Citation Classic Awards in Japan)」, 2000.10.30
3. 篠崎一雄：「2000 年度 ISI Fast Breaking Paper (Most cited paper)」,2002.1
対象論文 :Cur Opn Plant Biol (2000)に発表した総説 (Plant & Animal Science 分野)
4. 水野 猛：「2002 年度日本植物生理学会 PCP 論文賞」,2002.3.25
5. 柿本辰男：「東京テクノフォーラム 21 ゴールドメダル賞」,2002.4.19
6. 田中 寛：「2002 年度農芸化学奨励賞 (真正細菌における主要シグマ因子の多型性に関する研究)」,2002.4
7. 田中 寛：「第一回農学進歩賞 (真正細菌における主要シグマ因子の多型性に関する研究)」,2002.11
8. 篠崎一雄：「ISI top citation in Arabidopsis research: 4th in 25 top authors in total citation in Arabidopsis research between 1992 and 2002」,2003.1
9. 篠崎一雄 (篠崎和子と共同受賞)：「平成 14 年度つくば賞」,2003.2
10. 水野 猛：「2003 年度日本農芸化学会 BBB 論文賞」,2003.3.30

(4) 主な原著論文による発表の内訳

* 発表者氏名：「発表題目」,文献名,巻(号),頁, (掲載年)の順

国内誌 (国内英文誌を含む)

(1)H Yamada et al :「The Arabidopsis AHK4 histidine kinase is a cytokinin-binding receptor that transduces cytokinin signals across the membrane」,Plant Cell Physiol,42,1017-1023, (2001)

(2)R Yoshida et al :「ABA-activated SnRK2 protein kinase is required for dehydration stress signaling in Arabidopsis」,Plant Cell Physiol,43,1473-1483,(2002)

国外誌

1.H Sakai et al :「ARR1, a transcription factor for genes immediately responsive to cytokinins」,Science,

294, 1519-1521, (2001)

2. T Inoue et al : 「Identification of CRE1 as a cytokinin receptor from Arabidopsis」, Nature, 409, 1060-1065, (2001)

3. M Seki et al : 「Monitoring the expression pattern of 1300 Arabidopsis genes under drought and cold stresses using a full-length cDNA microarray」, Plant Cell, 13, 61-72 (2001)

4. A Sasaki et al : 「A mutant gibberellin-synthesis gene in rice」, Nature, 416, 701-702 (2002)

5. A Miura et al : 「Mobilization of transposons by a mutation abolishing full DNA methylation in Arabidopsis」, Nature, 411, 212-214, (2001)

6. T Sakai et al : 「RPT2: signal transducer of phototropic response in Arabidopsis」, Plant Cell, 12, 225-236, (2000)

6) 主要雑誌への研究成果発表

(第2期分のみ)

Journal	Impact Factor	サブテーマ 1-(1)	サブテーマ 1-(2)	サブテーマ 2-(1)	サブテーマ 2-(2)	合計
Cell	29.220	1	0	0	0	1
Nature	27.955	1	0	0	2	3
Science	23.329	4	0	1	3	8
Genes & Development	20.880	0	0	0	1	1
Annu. Rev. Plant Phy. & Plant M. B.	17.372	0	0	0	1	1
Molecular Cell	16.611	1	0	0	0	1
EMBO Journal	12.459	3	0	1	0	4
Plant Cell	11.081	5	3	5	6	19
Proc. Natl. Acad. Sci. USA	10.896	3	0	2	2	7
Trends in Plant Science	10.360	3	0	0	0	3
Current Opinion Plant Biology	8.763	2	0	0	0	2
Development	8.624	0	0	1	0	1
Current Biology	7.460	1	0	0	0	1
Journal of Biological Chemistry	7.258	0	1	0	2	3
Journal of Cell Science	6.213	1	0	0	0	1
Plant Journal	5.792	18	1	2	5	26
Plant Physiology	5.105	3	5	3	6	17
Mol. Plant Microbe Interact	3.855	0	1	0	0	1
DNA Research	3.800	2	0	1	0	3
FEBS Letters	3.644	1	0	3	1	5
Plant Molecular Biology	3.592	1	1	0	0	2
Planta	3.349	0	1	1	1	3
Plant Cell and Environment	3.296	0	1	0	0	1
Gene	3.041	0	0	2	0	2
Biochem. Biophys. Res. Commun.	2.946	2	2	0	0	4
Journal of Experimental Botany	2.433	1	0	0	1	2
Plant and Cell Physiology	2.430	20	8	13	6	47
Plant Biotechnology	2.140	1	0	0	8	9