

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2年度事後評価用〕

令和2年6月30日現在

機関番号：13901
領域設定期間：平成27年度～令和元年度
領域番号：3706
研究領域名（和文） 植物の成長可塑性を支える環境認識と記憶の自律分散型統御システム
研究領域名（英文） Integrative system of autonomous environmental signal recognition and memorization for plant plasticity
領域代表者
木下 俊則（KINOSHITA Toshinori）
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：50271101
交付決定額（領域設定期間全体）：（直接経費）1,249,700,000円

研究成果の概要

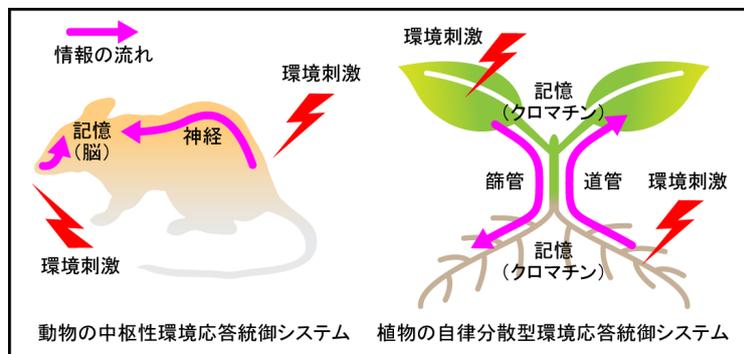
本領域では、中枢神経を持たない植物が、細胞や組織レベルで分散型の応答を行う一方、それらの情報を全身的な情報伝達系により統御する植物特有のダイナミックな環境刺激伝達機構の全体像を解明し、環境記憶がどのように植物の巧みな生存戦略を導いているのかを明らかにすることを目的として領域研究を進め、これまでに460報以上の原著論文を發表し、非常に多くの成果を得た。これらの成果の多くはインパクトの高い国際誌に發表し、發表論文の多くは、プレスリリースを積極的に行い、新聞やテレビ、インターネットニュースとして広く一般社会に紹介された。これまでに新聞に169回、テレビに9回など、合計397回メディアに取り上げられた。

研究分野：植物生理学

キーワード：植物、環境応答、局所・自律的応答、長距離シグナリング、環境記憶

1. 研究開始当初の背景

生存に適した環境を求めて移動する動物に対し、移動しない植物は多様な環境変動に迅速に対応するために、柔軟かつ合理的な環境応答システムを備えている。脳や神経を持たない植物が、いかにして環境からの情報を統御・判断・記憶・出力しているのか？本領域は、この生物学の歴史に長く横たわってきた深遠な問題の解決に挑戦する。動物が高度に発達した中枢神経系を用いる「中枢性環境応答統御システム」を発達させたのに対し、植物は細胞群や組織に制御システムを分散させて自律的な環境応答を行ないつつ、それらの情報を全身的な情報伝達系により統御する「自律分散型環境応答統御システム」を進化させた。こうした自律分散型の統御には、刺激受容部位における局所的かつ自律的な応答システムに加えて、局所的な応答を時空間的に統合するシステムが存在するはずであるが、これらの分子実体はほとんど解明されていない。また、植物には乾燥や温度変化などの季節変動を長期的に記憶するシステムが存在することはよく知られているが、その具体的な場やしくみは不明のままである。



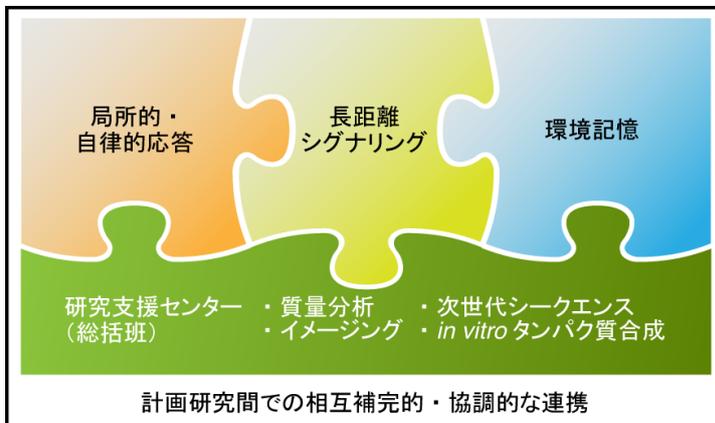
2. 研究の目的

生存に適した環境を求めて移動する動物に対し、移動しない植物は多様な環境変動に迅速に

対応するために、細胞群や組織に制御システムを分散させて自律的な環境応答を行ないつつ、それらの情報を全身的な情報伝達系により統御する「自律分散型環境応答統御システム」を進化させてきました。こうした自律分散型の統御には、刺激受容部位における局所的かつ自律的な応答システムに加えて、局所的な応答を時空間的に統合するシステムが存在するはずですが、これらの分子実体はほとんど解明されていません。また、植物には乾燥や温度変化などの季節変動を長期的に記憶するシステムが存在することはよく知られていますが、その具体的な場やしくみは不明の部分が多い状況です。本領域では、局所的かつ自律的な環境応答システムの解明に加えて、動物とは全く異なる長距離シグナル伝達システム、およびそれらの情報を時空間的にキャッシュするためのクロマチン修飾による環境記憶システムの解明を通じて、植物のダイナミックな環境応答統御システムの全体像を明らかにすることを目的とします。

3. 研究の方法

本領域では、植物科学の多様な分野の研究者が結集し、これまで個別に行ってきた「局所的・自律的応答」、「長距離シグナリング」や「環境記憶」などの研究を有機的に統合して進めることでダイナミックな環境応答統御システムの全体像を明らかにします。特に、教科書には栄養や水分の輸送器官としてしか記載されていない維管束系を環境シグナルに対する長距離シグナル伝達の場として改めて捉え直すことで、



従来の植物のシグナル伝達概念を覆したいと考えています。また、脳がない植物においても、DNA やヒストンの修飾、核内のクロマチン動態の変化といったエピジェネティクス制御を解析することで、環境刺激に対する分散型の記憶システムを備えていることを証明したいと考えています。このように植物という生き方を通して生命の多様な情報統御システムの一端を理解することは、生物が外部からの情報をどのように処理するかという、生命原理の根源的な問いにも回答の一端を提示できると考えています。

「局所的・自律的応答システム」、「長距離シグナリング」、「環境記憶システム」の各項目について詳細な解析を進めるとともに、各項目を結びつけ、研究領域全体として統一された「自律分散型環境応答統御システム」の新概念を創生する。本計画研究の総括班の主たる役割は、連携研究の推進、研究支援、若手研究者育成、海外連携強化と広報活動の各プログラムである。計画研究代表者 8 名全員がその構成員となり、さらに計画研究班の研究分担者の協力を得て、以下の活動を推進する。また、総括班に 5 名の評価・助言担当の研究協力者（町田 泰則・名古屋大学・名誉教授、木村 宏・東京工業大学・教授、近藤 孝男・名古屋大学・特別教授、島崎 研一郎・九州大学・教授、山本 正幸・基礎生物学研究所・所長）を置き、領域会議などの領域行事への出席を依頼し、評価および助言を仰ぎ、領域全体の研究方向や研究の進捗状況を常にチェックしながら研究を推進する。

■ 連携研究の推進

公式行事として年 2 回の領域会議（基本的に発表・議論は英語）や若手の会に加え、月 1 回以上の計画班代表によるインターネット会議、年 1 回以上の計画班同士のジョイントミーティングを必須とする。これらの取組みにより、密な研究交流の場を設け、有機的連携の促進を図る。

■ 研究支援センターの設置と運営

本領域では、植物の本領域に参画する計画班や公募班の研究者が最大限力を発揮出来るように、総括班を設置する。最先端での研究推進には、高度な技術もった専門者による研究機器・研究技術の利用が必須である。そのため、総括班の中に研究支援センター（次世代シーケンス部門、質量分析部門、イメージング部門、*in vitro* タンパク質合成部門）を領域代表の所属する名古屋大学を中心に設置する。RNAseq およびディープシーケンス解析、ChIP 解析などを行なう次世代シーケンス部門は、計画班員の木下、松林、福田、白須、篠崎、杉本、松永、角谷ら全員が利用予定である。生体内微量物質の同定やプロテオミクスを行なう質量分析部門は、木下、松林、福田、白須、篠崎、杉本、松永らの支援を行なう。二光子顕微鏡による深部ライブイメージングや画像定量解析などを行なうイメージング部門は、松林、白須、篠崎、杉本、松永らが利用する。様々なタンパク質についてコムギ胚 *in vitro* 翻訳を行う *in vitro* タンパク質合成部門は、木下、松永らの研究を支援する。また、定期的にテクニカルワークショップを開催し、班員間での情報・技術の共有を図る。

■ 国際連携拠点の設置・若手研究者育成

最先端の植物研究を進める英国 John Innes Centre・The Sainsbury Laboratory 及び米国 Stanford University に共同研究拠点を置き、緊密な国際研究ネットワーク体制を確立する。若手研究者をこれらの研究機関に数週間から数ヶ月間派遣し、共同研究を推進する他、これらの機関に所属す

る海外研究協力者を定期的に領域会議に招聘し、常に関連分野の動向や最新情報を入手できるようにする。

■ 広報活動

本領域の情報発信、領域内での情報共有のために、領域ホームページを開設、運営する。動画や写真を多用して、視覚的・感覚的に本領域の研究活動や発見が理解しやすいように心がける。専門家向けサイトには、発表論文の解説、開発した分析手法、整備したデータベースなどをデジタル実験書およびプロトコルとして公開するサイトを日本語、さらには、国際連携を重視することから、英語で公開し、世界の研究者に利用に供する。

「植物の環境記憶」をテーマとして、将来の研究者育成と社会人への知の還元を目指し、アウトリーチ活動を積極的に行う。また、名古屋大学遺伝子実験施設を利用して、一般、中高の生物教員、小中高生を対象とした植物の理科教育・実験講座を開催する。さらに、領域の活動および成果をニューズレターの形で定期的にニューズレターを発行する。

4. 研究の成果

研究内容としては「局所的・自律的応答システム」、「長距離シグナリング」、「環境記憶システム」の各項目に大きく分けることができるが、これらの研究は極めて順調に進展し、項目間をつなぐような革新的な成果も得られた。特に、自律分散型の統御に必須と考えられる「局所的な応答を時空間的に統合するシステム」について、植物内を根から葉へ、葉から根へ長距離移行して環境情報を空間的に統御する因子群の発見 (Ota et al. *Nature Commun.* 2020, Takahashi et al. *Nature* 2018) や、「植物情報を集約するシグナルセンター」のひとつが葉の維管束にあることの発見は特筆すべき成果 (Ohkubo et al. *Nature Plants* 2017) である。また、植物のエピジェネティックな細胞記憶の分子実体の解明に向けて、これに関わる因子の同定 (Ikeuchi et al. *Nature Plants* 2015, Ishihara et al. *Nature Commun.* 2019) や可視化技術の確立も着実に進んだ (Kurita and Sakamoto et al. *Sci. Rep.* 2017)。加えて、気孔孔辺細胞において日長情報の記憶を通じて気孔開度が制御される新たな環境応答システムも見出され (Aoki et al. *Sci. Rep.* 2019)、新学術領域を推進することではじめて得られた成果も多くあがった。

5. 主な発表論文等 (受賞等を含む)

班員による主な発表論文を以下に示す。

計画・木下

1. Uehara, T.N., Suzuki, T., (14 authors), Kinoshita, T., *Yamaguchi, J., and *Nakamichi, N. (2019) Casein kinase 1 family regulates PRR5 and TOC1 in the *Arabidopsis* circadian clock. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 116, 11528-11536.
2. Aoki, S., Toh, S., Nakamichi, N., Suzuki, T., (3 authors), and *Kinoshita, T. (2019) Regulation of stomatal opening and histone modification by photoperiod in *Arabidopsis thaliana*. *Sci. Rep.*, 9, 10054.
3. Toh, S., Inoue S., (8 authors), Uozumi, N., Sato, A., and *Kinoshita, T. (2018) Identification and characterization of compounds that affect stomatal movements. *Plant Cell Physiol.* 59, 1568-1580.
4. *Uraguchi, D., (9 authors), McCourt, P., Kinoshita, T., *Ooi, T., and *Tsuchiya, Y. (2018) A femtomolar-range suicide germination stimulant for the parasitic plant *Striga hermonthica*. *Science*, 362, 1301-1305.
5. Ando E., and *Kinoshita, T. (2018) Red light-induced phosphorylation of plasma membrane H⁺-ATPase in stomatal guard cells. *Plant Physiol.* 178, 838-849.
6. Inoue S., and *Kinoshita, T. (2017) Blue light regulation of stomatal opening and the plasma membrane H⁺-ATPase. *Plant Physiol.* 174, 531-538.
7. Hayashi M., Inoue S., Ueno Y., and *Kinoshita, T. (2017) A Raf-like protein kinase BHP mediates blue light-dependent stomatal opening. *Sci. Rep.*, 7, 45586.
8. *Tsuchiya, Y., (8 authors), Kinoshita, T., and *Hagihara, S. (2015) Probing strigolactone receptors in *Striga hermonthica* with fluorescence. *Science*, 349, 864-868.

計画・松林

1. Ota, R., (3 authors), *Matsubayashi, Y. (2020) Shoot-to-root mobile CEPD-like 2 integrates shoot nitrogen status to systemically regulate nitrate uptake in *Arabidopsis*. *Nature Commun.*, 11, 641
2. Shinohara, H., Yasue, N., Onuki, T., Kondo, Y., Yoshida, M., and *Matsubayashi, Y. (2019) Screening and identification of a non-peptide antagonist for the peptide hormone receptor in *Arabidopsis*. *Commun. Biol.*, 2, 61
3. Takenaka, Y., (11 authors), Matsubayashi, Y., and *Ishimizu, T. (2018) Pectin RG-I rhamnosyltransferases represent a novel plant-specific glycosyltransferase family. *Nature Plants*, 4, 669-676.
4. Nakayama, T., Shinohara, H., Tanaka, M., Baba, K., Ohnishi, M. O., and *Matsubayashi, Y. (2017) A peptide hormone required for Casparian strip diffusion-barrier formation in *Arabidopsis* roots. *Science*, 355, 284-286.
5. Ohkubo, Y., (3 authors), *Matsubayashi, Y. (2017) Shoot-to-root mobile polypeptides involved in systemic regulation of nitrogen acquisition, *Nature Plants*, 3, 17029.

- Hirakawa, Y., (3 authors), Matsubayashi, Y., *Torii, K. U. and *Uchida, N. (2017) Cryptic bioactivity capacitated by synthetic hybrid plant peptides. *Nat. Commun.*, 8, 14318
- Shinohara, H., Mori, A., Yasue, N., Sumida, K. and *Matsubayashi, Y. (2016) Identification of three LRR-RKs involved in perception of root meristem growth factor in Arabidopsis. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 113, 3897-3902.

計画・松永

- Luo, L., (9 authors), *Matsunaga, S., *Machida, C., *Sasabe, M., and *Machida, Y. (2020) The formation of perinucleolar bodies is important for normal leaf development and requires the zinc-finger DNA-binding motif in *Arabidopsis* ASYMMETRIC LEAVES2. *Plant J.*, 101,1118-1134.
- Hirakawa, T., (5 authors), and *Matsunaga, S. (2019) LSD1-LIKE1-mediated H3K4me2 demethylation is required for homologous recombination repair. *Plant Physiol.*, 181, 499-509.
- Ishihara, H., *Sugimoto, K., (10 authors), Seki, M., Kakutani, T., Meyerowitz, E. M., and *Matsunaga, S. (2019) Primed histone demethylation regulates shoot regenerative competency. *Nature Commun.*, 10, 1786.
- Sakamoto, T., (5 authors), *Matsunaga, S., and *Fujiwara, T. (2018) Proteasomal degradation of BRAHMA promotes Boron tolerance in *Arabidopsis*. *Nature Commun.*, 9, 5285.
- Hirakawa, T., Hasegawa, J., White, C and *Matsunaga, S. (2017) RAD54 forms DNA repair foci in response to DNA damage in living plant cells. *Plant J.*, 90, 372-382.
- Katagiri, Y., Hasegawa, J., Fujikura, U., Hoshino, R., *Matsunaga, S., and *Tsukaya, H. (2016) The coordination of ploidy and cell size differs between cell layers in leaves. *Development*, 143, 1120-1125.

計画・福田

- *Endo, S., Iwai, Y., and *Fukuda, H. (2019) Cargo - dependent and cell wall - associated xylem transport in *Arabidopsis*. *New Phytol.*, 222, 159-170.
- Sugiyama, Y., Nagashima, Y., Wakazaki, M., Sato, M., Toyooka, K., Fukuda, H., and *Oda, Y. (2019) A Rho-actin signaling pathway shapes cell wall boundaries in *Arabidopsis* xylem vessels. *Nature Commun.*, 10, 468.
- *Endo, M., Shimizu, H., and Araki, T. (2016) Rapid and simple leaf tissue isolation in Arabidopsis thaliana. *Nature Protoc.*, 11, 1388-1395.
- *Kondo, Y. (7 authors), *Fukuda, H. (2016) Vascular cell induction culture system using Arabidopsis leaves (VISUAL) visualizes the sequential differentiation of sieve element-like cells. *Plant Cell*, 28, 1250-1262.
- Morita, J, Kato, K, Nakane, T, Kondo, Y, Fukuda, H, Nishimasu, H, *Ishitani, R, and *Nureki, O. (2016) Crystal structure of the plant receptor-like kinase TDR in complex with the TDIF peptide. *Nature Commun.*, 7,12383.
- Shimizu, H, (3 authors), Araki, T, and *Endo, M. (2015) Decentralized circadian clocks process thermal and photoperiodic cues in specific tissues. *Nature Plants* 1, 15163.

計画・篠崎

- Sato, H., (3 authors), *Yamaguchi-Shinozaki, K. (2019) NF-YB2 and NF-YB3 have functionally diverged and differentially induce drought and heat stress-specific genes. *Plant Physiol.*, 180, 1677-1690.
- Kudo, M., (7 authors), *Yamaguchi-Shinozaki, K. (2019) A gene-stacking approach to overcome the trade-off between drought stress tolerance and growth in *Arabidopsis*. *Plant J.*, 97, 240-256.
- Morimoto, K., (12 authors), *Yamaguchi-Shinozaki, K. (2017) BPM-CUL3 E3 ligase modulates thermotolerance by facilitating negative regulatory domain-mediated degradation of DREB2A in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 114, E8528-E8536.
- Kidokoro, S., (4 authors), *Yamaguchi-Shinozaki, K. (2017) Differential signaling in cold responses to rapid and gradual temperature decreases in Arabidopsis, *Plant Cell*, 29, 764-774.
- Todaka, D., (13 authors), *Yamaguchi-Shinozaki, K. (2017) Temporal and spatial changes in gene expression, metabolite accumulation and phytohormone content in rice seedlings grown under drought stress conditions, *Plant J.*, 90: 61-78.
- Soma, F., (7 authors), *Yamaguchi-Shinozaki, K. (2017) ABA-unresponsive SnRK2 protein kinases regulate mRNA decay under osmotic stress in plants. *Nature Plants*, 3: 16204.
- Ohama N, (9 authors), *Yamaguchi-Shinozaki K. (2016) The transcriptional cascade in the heat stress response of Arabidopsis is strictly regulated at the expression levels of transcription factors, *Plant Cell*, 28: 181-201.

計画・杉本

- *Favero, D.S., (8 authors), Wigge, P.A., Neff, M.M., and Sugimoto, K. (2020) AT-Hook Transcription Factors Restrict Petiole Growth by Antagonizing PIFs. *Curr Biol*. 30.1454-1466
- *Rymen, B., Iwase, A., Ikeuchi, M., (11 authors), and *Sugimoto, K. (2019) Histone acetylation orchestrates wound-induced transcriptional activation and cellular reprogramming in *Arabidopsis*. *Commun. Biol.*, 2, 404.

3. Iwase, A., Ikeuchi, M., (9 authors), and *Sugimoto, K. (2017) WIND1 promotes shoot regeneration through transcriptional activation of *ENHANCER OF SHOOT REGENERATION1* in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, 29: 54-69.
4. Rymen, B., Kawamura, A., Schaefer, S., (8 authors), and *Sugimoto, K. (2017) ABA suppresses root hair growth via the OBP4 transcriptional regulator. *Plant Physiol.*, 3, 1750-1762.
5. Ikeuchi M., Ogawa Y, Iwase A., and *Sugimoto K. (2016) Plant regeneration: cellular origins and molecular mechanisms *Development*, 143,1442-1451
6. Ikeuchi M, Iwase A, (11 authors), and *Sugimoto K. (2015) PRC2 represses dedifferentiation of mature somatic cells in *Arabidopsis*. *Nature Plants*, 1, 15089

計画・白須

1. Laohavisit, A., (4 authors), Suzuki, T. and *Shirasu, K. (2020) Quinone perception in plants via leucine-rich repeat receptor-like kinases. *Nature* in press.
2. Yoshida, S., (42 authors) and *Shirasu, K. (2019) Genome sequence of *Striga asiatica* provides insight into the evolution of plant parasitism. *Curr. Biol.*, 29, 3041-3052.
3. Kadota, Y., (8 authors), *Coaker, G., and *Shirasu, K. (2018) Quantitative phosphoproteomic analysis reveals common regulatory mechanisms between effector- and PAMP- triggered immunity in plants. *New Phytol.*, 221, 2160-2175.
4. Wakatake, T., Yoshida, S., and *Shirasu, K. (2018) Induced cell fate transitions at multiple cell layers configure haustorium development in parasitic plants. *Development*, 145, dev164848.
5. Spallek, T., (6 authors), Matsunaga, S., Sakakibara, H., and *Shirasu, K. (2017) Inter-species hormonal control of host root morphology by parasitic plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 114,5283-5288.
6. Ishida, J.K., (7 authors), and *Shirasu, K. (2016) Local auxin biosynthesis mediated by a YUCCA flavin monooxygenase regulates the haustorium development in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *Plant Cell* 28, 1795-1814.
7. *Yoshida, S., *Cui, S., *Ichihashi, Y., *Shirasu, K. (2016) The haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants. *Annu Rev Plant Biol.* 67, 643-667.
8. Cui, S., (4 authors), *Yoshida, S. and *Shirasu, K. (2016) Haustorial hairs are specialized root hairs that support parasitism in the facultative parasitic plant, *Phtheirospermum japonicum* *Plant Physiol.* 170, 1492-1503.

計画・角谷

1. *Hosaka, A., (9 authors), *Kakutani, T. (2017) Evolution of sequence-specific anti-silencing systems in *Arabidopsis*. *Nature Commun.*, 8, 2161.
2. *Inagaki S, (6 authors), *Kakutani, T. (2017) The gene-body chromatin modification dynamics mediates epigenome differentiation in *Arabidopsis*. *EMBO J.* 37, 970-980.

公募・高橋

1. *Takahashi, F., (6 authors), Yamaguchi-Shinozaki, K., and *Shinozaki, K. (2018) A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signaling. *Nature*, 556, 235-238.

公募・豊田

1. *Toyota, M., (3 authors), Zhang, T., Koo, A., Howe, G., and *Gilroy, S. (2018) Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling. *Science*, 361, 1112-1115.

公募・野田口

1. *Notaguchi, M., (8 authors), Ichihashi Y, Shirasu K, Suzuki T, Niwa M, Higashiyama T. 2020. Cell-cell adhesion in plant grafting is facilitated by β -1,4-glucanases. *Science*, in press.

公募・松下

1. Ushijima, T., (11 authors), *Matsushita, T. (2017) Light controls protein localization through phytochrome-mediated alternative promoter selection. *Cell*, 171, 1316-1325.

本領域期間中に各班員の活躍により、国内外で57の賞を受賞した。班員による主な受賞を以下に示す。

第12回(平成27年度)日本学術振興会賞 松林嘉克、2015年度日本植物学会 JPR 論文賞 Best Paper 賞 木下俊則、平成29年 文部科学大臣若手研究者賞 中道範人、第35回井上學術賞(平成30年度)松林嘉克、平成30年度 みどりの学術賞 篠崎和子、平成30年 文部科学大臣若手研究者賞 山口暢俊、第24回(2019年度)平瀬賞 松永幸大、2019年度 日本植物生理学会奨励賞 寿崎拓哉、2019年度 日本植物学会奨励賞 寿崎拓哉、読売テクノフォーラム 第25回ゴールドメダル賞(令和元年度)松林嘉克、第16回(令和元年度)日本学士院学術奨励賞 松下智直、2020年 PCP Top Cited Review 賞(日本植物生理学会)木羽隆敏、令和2年(第14回)みどりの学術賞 福田裕穂 など

ホームページ等

<http://www.rs.tus.ac.jp/plantmemory/>