

領域略称名：不均一環境と植物  
領域番号：20A302

令和5年度  
科学研究費助成事業「学術変革領域研究（A）」  
に係る中間評価報告書

「不均一環境変動に対する植物のレジリエンスを支える  
多層的情報統御の分子機構」

領域設定期間

令和2年度～令和6年度

令和5年6月

領域代表者 京都大学・理学研究科・教授・松下 智直

# 目 次

## **研究組織**

1	総括班・総括班以外の計画研究	2
2	総括班・総括班以外の計画研究の研究代表者・研究分担者	3
3	公募研究	6

## **研究領域全体に係る事項**

4	研究領域の目的及び概要	10
5	審査結果の所見で指摘を受けた事項への対応状況	12
6	研究の進展状況及び主な成果	13
7	研究発表の状況	25
8	研究組織の連携体制	30
9	若手研究者の育成に係る取組状況	31
10	アウトリーチ活動に係る取組状況	32
11	研究費の使用状況・計画	33
12	今後の研究領域の推進方策	34
13	総括班評価者による評価	36

**研究組織**

(令和5年6月末現在。ただし完了又は廃止した研究課題は完了・廃止時現在。)

**1 総括班及び総括班以外の計画研究**

研究項目[1]	課題番号 研究課題名	研究代表者 氏名	所属研究機関・部局・職	人数[2]
001 総	20H05905 不均一環境変動に対する植物のレジリエンスを支える多層的情報統御の分子機構	松下 智直	京都大学・理学研究科・教授	15
002 計	20H05906 植物の不均一環境変動へのレジリエンスを支える転写開始点制御機構	松下 智直	京都大学・理学研究科・教授	6
003 計	20H05907 長距離シグナリングを介した不均一環境変動への適応機構	松林 嘉克	名古屋大学・理学研究科・教授	1
004 計	20H5908 複合的な不均一環境における根粒共生を介した窒素栄養獲得の統御機構	壽崎 拓哉	筑波大学・生命環境系・准教授	1
005 計	20H5909 不均一土壌環境に応答した寄生植物の感染統御機構	吉田 聡子	奈良先端科学技術大学院大学・教授	2
006 計	20H05910 不規則な環境変動に応答した気孔開度と花成の制御機構	木下 俊則	名古屋大学・理学研究科(WPI)・教授	3
007 計	20H05911 植物の環境レジリエンスを支える傷害修復機構	杉本 慶子	理化学研究所・環境資源科学研究センター・チームリーダー	2
008 計	20H05912 土相・水相・気相の三相をまたぐ不規則な環境変動に対するレジリエンス機構	芦苺 基行	名古屋大学・生物機能開発利用研究センター・教授	3
009 計	20H05913 植物の不均一環境変動への応答を支える多層的エピゲノム制御機構	佐瀬 英俊	沖縄科学技術大学院大学・植物エピジェネティクスユニット・教授	2
<b>総括班及び総括班以外の計画研究 計 9 件 (廃止を含む)</b>				

[1] 総：総括班、計：総括班以外の計画研究

[2] 研究代表者及び研究分担者の人数（辞退又は削除した者を除く。）

## 2 総括班及び総括班以外の計画研究の研究代表者・研究分担者

研究項目：001 総括班

研究課題名：不均一環境変動に対する植物のレジリエンスを支える多層的情報統御の分子機構

代表／ 分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表	松下 智直	京都大学・理学研究科・教授	研究統括（研究支援センター代表兼務）
分担	松林 嘉克	名古屋大学・理学研究科・教授	研究方針策定（研究支援センター質量分析部門兼務）
分担	壽崎 拓哉	筑波大学・生命環境系・准教授	広報
分担	吉田 聡子	奈良先端科学技術大学院大学・教授	若手海外派遣支援
分担	木下 俊則	名古屋大学・理学研究科(WPI)・教授	領域事務
分担	杉本 慶子	理化学研究所・環境資源科学研究センター・チームリーダー	国際ワークショップ企画
分担	芦莉 基行	名古屋大学・生物機能開発利用研究センター・教授	若手育成支援
分担	佐瀬 英俊	沖縄科学技術大学院大学・植物エピジェネティクスユニット・教授	企画調整
分担	打田 直行	名古屋大学・遺伝子実験施設・教授	領域内連携支援
分担	関 真秀	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・特任准教授	TSS シークエンス部門
分担	花田 耕介	九州工業大学・大学院情報工学研究院・教授	TSS シークエンス部門
分担	鈴木 孝征	中部大学・応用生物学部・教授	次世代シークエンス部門
分担	稲垣 宗一	東京大学・大学院理学系研究科・准教授	エピゲノム解析部門
分担	多田 安臣	名古屋大学・遺伝子実験施設・教授	網羅的タンパク質相互作用解析部門
分担	児玉 豊	宇都宮大学・バイオサイエンス教育研究センター・教授	イメージング部門
合計 15 名			

**研究項目：002 計画研究****研究課題名：植物の不均一環境変動へのレジリエンスを支える転写開始点制御機構**

代表／ 分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表	松下 智直	京都大学・理学研究科・教授	研究統括
分担	関根 俊一	理化学研究所・生命機能科学研究センター・チームリーダー	研究分担
分担	多田 安臣	名古屋大学・遺伝子実験施設・教授	研究分担
分担	花田 耕介	九州工業大学・大学院情報工学研究院・教授	研究分担
分担	鈴木 孝征	中部大学・応用生物学部・教授	研究分担
分担	関 真秀	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・特任准教授	研究分担
合計 6 名			

**研究項目：003 計画研究****研究課題名：長距離シグナリングを介した不均一環境変動への適応機構**

代表／ 分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表	松林 嘉克	名古屋大学・理学研究科・教授	研究統括
合計 1 名			

**研究項目：004 計画研究****研究課題名：複合的な不均一環境における根粒共生を介した窒素栄養獲得の統御機構**

代表／ 分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表	壽崎 拓哉	筑波大学・生命環境系・准教授	研究統括
合計 1 名			

**研究項目：005 計画研究****研究課題名：不均一土壌環境に応答した寄生植物の感染統御機構**

代表／ 分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表／ 分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担

代表	吉田 聡子	奈良先端科学技術大学院大学・教授	研究統括
分担	白須 賢	理化学研究所・環境資源科学研究センター・グループディレクター	研究分担
合計 2 名			

### 研究項目：006 計画研究

#### 研究課題名：不規則な環境変動に応答した気孔開度と花成の制御機構

代表／分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表	木下 俊則	名古屋大学・理学研究科(WPI)・教授	研究統括
分担	児玉 豊	宇都宮大学・バイオサイエンス教育研究センター・教授	研究分担
分担	今泉 貴登	名古屋大学・遺伝子実験施設・客員教授	研究分担
合計 3 名			

### 研究項目：007 計画研究

#### 研究課題名：植物の環境レジリエンスを支える傷害修復機構

代表／分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表	杉本 慶子	理化学研究所・環境資源科学研究センター・チームリーダー	研究統括
分担	松永 幸大	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・教授	研究分担
合計 2 名			

### 研究項目：008 計画研究

#### 研究課題名：土相・水相・気相の三相をまたぐ不規則な環境変動に対するレジリエンス機構

代表／分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表	芦莉 基行	名古屋大学・生物機能開発利用研究センター・教授	研究統括
分担	打田 直行	名古屋大学・遺伝子実験施設・教授	研究分担

分担	中園 幹生	名古屋大学・生命農学研究科・教授	研究分担
合計 3 名			

### 研究項目：009 計画研究

研究課題名：植物の不均一環境変動への応答を支える多層のエピゲノム制御機構

代表／分担	研究者氏名	所属研究機関・部局・職	役割分担
代表	佐瀬 英俊	沖縄科学技術大学院大学・植物エピジェネティクスユニット・教授	研究統括
分担	稲垣 宗一	東京大学・大学院理学系研究科・准教授	研究分担
合計 2 名			

### 3 公募研究

研究項目 [1]	課題番号 研究課題名	研究期間	研究代表者 氏名	所属研究機関・部局・職	人数 [2]
A01 公	21H05644 窒素栄養欠乏に応答した植物ステロイドゲート制御機構の全容解明	令和3年度 ～ 令和4年度	佐藤 長緒	北海道大学・理学研究院・准教授	1
A01 公	21H05647 植物の不均一環境変動応答を支える細胞内酸化還元力バランス制御	令和3年度 ～ 令和4年度	川合 真紀	埼玉大学・理工学研究科・教授	1
A01 公	21H05650 外環境で生じる栄養の濃度勾配に応答する植物根の栄養屈性の分子機構の解明	令和3年度 ～ 令和4年度	山崎 清志	東京大学・大学院農学生命科学研究科・特任講師	1
A01 公	21H05652 pre-mRNA スプライシングが制御する葉緑体シグナルを介した側根形態制御機構	令和3年度 ～ 令和4年度	大谷 美沙都	東京大学・新領域創成科学研究科・准教授	1
A01 公	21H05653 3次元栄養管理デバイスによる植物の不均一栄養環境への適応機構の解明	令和3年度 ～ 令和4年度	反田 直之	東京大学・大学院農学生命科学研究科・助教	1
A01 公	21H05654 乾燥ストレス下の植物生長制御に関わるヒストンアセチル化酵素複合体の機能解析	令和3年度 ～ 令和4年度	梅澤 泰史	東京農工大学・農学研究科・教授	1
A01 公	21H05656 不規則な温度環境変化に対する時計システムのリジリエンス機構	令和3年度 ～ 令和4年度	中道 範人	名古屋大学・生命農学研究科・教授	1

A01 公	21H05657 不均一な環境下で全身移行する mRNA に関する研究	令和3年度 ～ 令和4年度	野田口 理孝	京都大学・理学研究科・教授	1
A01 公	21H05659 不規則な環境変動下における花成抑制遺伝子 FLC の頑健な制御	令和3年度 ～ 令和4年度	西尾 治幾	滋賀大学・データサイエンス学系・助教	1
A01 公	21H05660 不均一 CO2 環境における水圏光合成の制御機構	令和3年度 ～ 令和4年度	山野 隆志	京都大学・生命科学研究科・准教授	1
A01 公	21H05663 不規則な温度に対する植物の多層的レジリエンス機構	令和3年度 ～ 令和4年度	山口 暢俊	奈良先端科学技術大学院大学・准教授	1
A01 公	21H05665 光環境レジリエンスを支えるフォトトロピンの情報統御とプロテオーム多様化機構	令和3年度 ～ 令和4年度	武宮 淳史	山口大学・大学院創成科学研究科・准教授	1
A01 公	21H05666 不均一な環境変化への適応を支える葉緑体の細胞内局在変化の分子機構解明	令和3年度 ～ 令和4年度	後藤 栄治	九州大学・農学研究院・准教授	1
A01 公	21H05667 気孔葉緑体が主導する植物の不均一環境適応機構の分子解明	令和3年度 ～ 令和4年度	柘宜 淳太郎	九州大学・理学研究院・准教授	1
A01 公	21H05668 植物の高温に対するレジリエンス機構の解明	令和3年度 ～ 令和4年度	太治 輝昭	東京農業大学・生命科学部・教授	1
A01 公	23H04184 不規則な栄養環境における植物ステータジゲート機構	令和5年度 ～ 令和6年度	佐藤 長緒	北海道大学・理学研究院・准教授	1
A01 公	23H04186 シロイヌナズナの適応進化にペプチドホルモンの遺伝的変異が果たした役割	令和5年度 ～ 令和6年度	藤井 伸治	東北大学・生命科学研究科・准教授	1
A01 公	23H04187 酸化還元バランス制御を介した不均一環境への応答機構	令和5年度 ～ 令和6年度	川合 真紀	埼玉大学・理工学研究科・教授	1
A01 公	23H04189 栄養屈性に必須な NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> 輸送体を介した植物根の NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> 濃度勾配感知メカニズムの解明	令和5年度 ～ 令和6年度	山崎 清志	東京大学・大学院農学生命科学研究科・特任講師	1
A01 公	23H04190 不均一栄養環境における植物の根系構造・栄養状態変化の定量的・網羅的解析	令和5年度 ～ 令和6年度	反田 直之	東京大学・大学院農学生命科学研究科・助教	1



A01 公	23H04191 pre-mRNA スプライシングを介した植物環境情報統合システムの解明	令和5年度 ～ 令和6年度	大谷 美沙都	東京大学・新領域創成科学研究科・准教授	1
A01 公	23H04192 乾燥逃避性の開花誘導に関わるSNS1の遺伝子発現調節機構の解明	令和5年度 ～ 令和6年度	梅澤 泰史	東京農工大学・農学研究科・教授	1
A01 公	23H04193 プロテオーム変化を介した植物の気温変動へのレジリエンス機構の解	令和5年度 ～ 令和6年度	城所 聡	東京工業大学・生命理工学院・助教	1
A01 公	23H04195 不規則なリン濃度に応答した根の発生と共生の経時変動に関する研究	令和5年度 ～ 令和6年度	山内 卓樹	名古屋大学・生物機能開発利用研究センター・准教授	1
A01 公	23H04196 不均一な環境下で全身移行するmRNAに関する研究	令和5年度 ～ 令和6年度	野田口 理孝	京都大学・理学研究科・教授	1
A01 公	23H04197 不規則な温度変化に対する植物の時計システムのレジリエンス	令和5年度 ～ 令和6年度	中道 範人	名古屋大学・生命農学研究科・教授	1
A01 公	23H04198 不均一土壌環境における植物の長距離シグナルを介した鉄獲得戦略	令和5年度 ～ 令和6年度	田畑 亮	名古屋大学・生命農学研究科・特任講師	1
A01 公	23H04202 光環境レジリエンスを支えるフォトトロピンの情報統御とプロテオーム多様化機構	令和5年度 ～ 令和6年度	武宮 淳史	山口大学・大学院創成科学研究科・准教授	1
A01 公	23H04203 不均一な環境変化への適応を支える葉緑体の細胞内局在変化の分子機構解明	令和5年度 ～ 令和6年度	後藤 栄治	九州大学・農学研究院・准教授	1
A01 公	23H04204 気孔葉緑体が主導する植物の不均一環境適応機構の分子解明	令和5年度 ～ 令和6年度	祢宜 淳太郎	九州大学・理学研究院・准教授	1
A01 公	23H04205 細胞核内の液-液相分離が制御する不均一な温度変動への応答機構	令和5年度 ～ 令和6年度	田村 謙太郎	静岡県立大学・食品栄養科学部・准教授	1
A01 公	23H04206 植物の高温に対するレジリエンス機構の解明	令和5年度 ～ 令和6年度	太治 輝昭	東京農業大学・生命科学部・教授	1
A01 公	23H04207 不均一生育温度に対する根の成長レジリエンスを司る VLCFA シグナル	令和5年度 ～ 令和6年度	塚越 啓央	名城大学・農学部・准教授	1
公募研究 計 33 件 (廃止を含む)					

[1] 公：公募研究

[2] 公募研究は研究代表者が1名で実施

## 研究領域全体に係る事項

### 4 研究領域の目的及び概要

研究領域全体を通じ、本研究領域の研究目的及び全体構想について、応募時の領域計画書を基に、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。なお、記述に当たっては、どのような点が「これまでの学術の体系や方向を大きく変革・転換させる」ものであるか、研究の学術的背景や領域設定期間終了後に期待される成果等を明確にすること。

植物は生きる環境を選べない。故に植物は、生存に適した環境を求めて移動する動物とは異なり、芽生えたその地で刻々と変動する環境を受け止め、それらに適応しなければならない。加えて自然条件下で植物を取り巻く環境は均一ではなく、多様な環境要素によるモザイク状の不均一かつ複雑な空間的勾配を伴っている(図1)。脳や神経を持たない植物は、いかなる分子機構によってこの不均一な環境からの情報を入力・統合・出力し、頑健かつ柔軟でダイナミックな適応能力(レジリエンス)を発揮しているのだろうか。

自然界で植物を取り巻く時空間的に不均一な環境は、ヘテロな微小環境の集合体と捉えることができる。植物はこのヘテロな微小環境を個体の各部位で感じ取り、その情報を組織、器官、個体レベルで統合し、植物独自の判断基準で生存・成長の最適化を図っている。

近年、植物の器官間を長距離移行して環境情報を体内の離れた部位に伝える分子群が、本領域申請者らによって相次いで発見された。植物が従来の予想を超えた巧妙な器官間環境情報伝達システムを進化させていたという事実は、植物が器官レベルで不均一な環境に対処する能力を潜在的に備えていることを示している。しかし、従来の環境応答研究は植物個体全体を均一な環境に晒す均一環境条件(図1A)での解析が主であり、不均一環境(図1B)において個々の器官が異なる条件に晒されて初めて発揮される能力の研究は、これまでほとんど行われてこなかった。

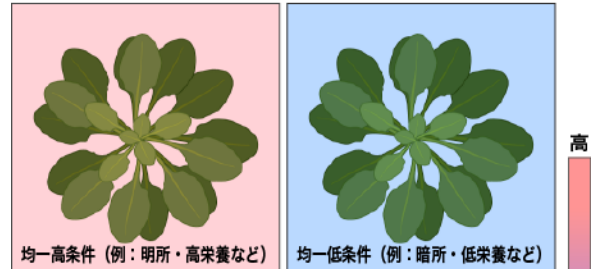
また、モザイク状の不均一環境変動から迅速な逃避行動がとれない植物は、動物に比べてはるかに大きなダイナミックレンジの環境変化に適応せざるを得ない。近年、本領域代表者は、光刺激によって2,000を越える遺伝子の転写開始点に変化し、その結果1,600以上の遺伝子それぞれから長さや機能の異なる複数のタンパク質が生じるという、植物独自の機能的プロテオーム多様化機構を発見した(*Cell* 2017)。そしてこの機構を欠損した植物は変動光環境に対して適応できなくなることから、転写開始点変化を介したプロテオーム多様化による環境適応能力の拡大は、植物独自のレジリエンスに不可欠な分子機構と考えられる。さらに、このプロテオーム多様化機構が光刺激以外の多様な環境刺激に対する応答においても普遍的に働くことが、最新の解析から明らかになりつつある。

これらの世界的な注目を集めた本領域メンバーによる知見を基盤として、本領域研究は不均一環境系における植物レジリエンス研究という新たな分野の飛躍的展開を目指して計画された。細胞レベルから個体レベルまでをカバーする研究の技術基盤も整備された現在、植物を研究材料に、均一環境系から不均一環境系へ、環境応答研究の学術変革に挑戦する機は熟した。本領域では、以下に挙げる3つの新たな視点から植物の不均一環境変動に対するレジリエンスを捉え直すことにより、生物の環境適応研究に新たな変革や転換をもたらす。

#### ① 環境の空間的不均一性に対するレジリエンス機構

自然界で植物を取り巻く環境は、光や土壌栄養など複数の不均一環境レイヤーが積み重なった状態といえる。植物はこの環境の空間的不均一性を巧みに感知し、情報を全身に伝えて個体としての恒常性を維持する能力を持っている。例えば、根の一部が栄養欠乏を感知すると、別の根で取り込みを促進するしくみがあり、窒素や硫黄、鉄などの栄養素で古くから報告例がある。また、地上部でも、一部の葉が局所

A これまでの研究で用いられてきた均一環境条件



B 自然界における不均一環境

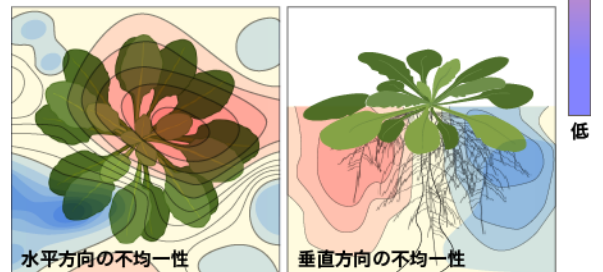


図1. 自然界の不均一環境に対する植物の適応機構の解明

的な強光に晒されると、離れた葉の気孔が閉じる現象が知られている。これらの機構は植物のレジリエンスに必要不可欠と考えられるが、従来の研究では均一・単一な環境条件下での実験がほとんどであった。したがって、自然界を反映した不均一な条件下で環境情報が組織・器官間をどのように伝えられ、どこでどのように統御されているかなど、不均一環境下において初めて発揮される植物独自の適応能力に着目し、そのメカニズムや普遍性を明らかにしていく必要がある。

そこで本研究では、窒素に代表される局所的な土壤栄養のセンシングから不均一情報の全身的な統御、そして各部位における応答の最適化機構まで、それぞれの過程で鍵となる長距離移行分子群や転写因子群、センサー分子群などを解明する。それにより、不均一環境におかれて初めて発揮される植物の応答機構の共通性や多様性をあぶり出し、今後注目されるであろう様々な環境要素の不均一性に着目した研究の指針となる分子基盤モデルを提示する。

## ② 環境の不規則な経時変動に対するレジリエンス機構

環境刺激は時間軸や強度の面でも均一ではなく、不規則なゆらぎを伴って変動している。植物は、この徐々に変化する環境刺激の長さや強さに応じて、複数のステージゲートを設けることで応答の最適解を選択している。例えば、乾燥による水分不足を感知すると、気孔を閉じて萎れを防止する初期反応を数分で開始するが、再び乾燥に数日間晒されると、この世代での生存を諦めて種子を付け、生存のチャンスを次世代へと託す。この段階的なステージゲート応答において、植物は環境刺激の長さや強さに応じてどのように判断を下しているのか？植物の環境応答をこのような時間軸に沿った視点で体系的に捉えた研究はこれまで行われておらず、不規則な環境変動に対する応答の多段階性について、その分子基盤を明らかにする必要がある。

そこで本研究では、光、温度、酸素、水分等の環境刺激の継続時間や頻度、強さの情報を個々の細胞内に蓄積し、刻々とプロテオームを変化させ続ける転写、翻訳後修飾、エピゲノム制御機構の解明を目指す。それにより、植物の環境応答研究に初めて包括的に時間軸に沿った視点を導入し、植物が変動し続ける環境情報を絶え間なく処理して頑強に生きる様を理解するための礎をつくる。

## ③ レジリエンスを可能にするプロテオーム多様化機構

ダイナミックレンジの大きな不均一かつ不規則な環境変動に適応するためには、植物細胞内でのプロテオームの多様性が必要となる。環境に応じてプロテオームを変化させる機構として、従来は転写量変化や翻訳後修飾が主に解析されてきたが、近年、植物が光刺激に応じて転写の開始点をゲノムワイドに変化させることで、一つの遺伝子から機能や細胞内局在の異なる複数のタンパク質を生み出すという植物独自のプロテオーム多様化機構が発見された。そしてこの機構が木もれ日等の不均一・不規則な光環境変動に対する植物のレジリエンスに必要であることが示された。同機構は、光以外の様々な環境刺激への応答においても作動することが判明しつつあるが、従来これらのプロテオーム変化は検出されることなく見逃されてきた。よって不均一環境変動に対する植物のレジリエンスを理解するためには、転写開始点制御も含めた多層的な制御によってもたらされる環境依存的なプロテオーム変化の全容を把握する必要がある。

そこで本研究では、転写開始点解析技術と少数細胞エピゲノム解析技術を領域内で共有することで、各計画班が着目する個別の環境応答現象においてこれまで完全に見逃されてきたプロテオームの変化を検出し、各生物現象における新たな制御機構を明らかにするとともに、植物環境応答におけるプロテオーム多様化機構の普遍性を検証する。それにより、特に本領域で新たな観点として提示する転写開始点変化の解析が植物環境応答の理解に不可欠であるとの概念を確立し、当該分野の研究方法に変革をもたらす。

本領域の達成目標は、以上 3 つの斬新で独創的な視点を導入することで、植物環境応答の概念を一新し、「時空間的に不均一な環境下におかれた植物のレジリエンス機構を解明することで、生物の環境応答や個体統御システムの分子機構を理解するうえでの概念的ブレイクスルーをもたらす」ことである。結果として、本領域は、世界的にも新しい潮流となる「不均一環境応答研究」を先導する世界的ハブとなることが期待できる。

## 5 審査結果の所見で指摘を受けた事項への対応状況

研究領域全体を通じ、審査結果の所見において指摘を受けた事項があった場合には、当該指摘及びその対応状況等について、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。

該当無し

## 6 研究の進展状況及び主な成果

(1) 及び(2)について、計画研究及びそれと連携している公募研究ごとに、具体的かつ簡潔に記述すること。  
(一つの計画研究及び連携する公募研究で2頁以内)

(1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか

(2) 各計画研究で得られた成果、及びそれぞれの計画研究と連携している公募研究で得られた成果について、(計画研究・連携する公募研究の順で記載すること。なお、本研究領域内の共同研究等による成果の場合はその旨を明確にすること。)

### <研究の進展状況及び主な成果の概要>

本領域では、時空間的に不均一な環境情報を統御する分子機構とそれを支えるプロテオーム多様化機構に焦点を当てることで植物の環境レジリエンスの本質を解明し、生物の環境適応研究に変革をもたらすことを目指して研究が行われてきた。その結果、空間的に不均一な環境への適応機構については、計画研究・松林班を中心に、土壤中に不均一に分布する硝酸イオンに対するシステム的な吸収制御機構の解明や、環境ストレスにより不均一に生じるダメージを周囲の細胞群がリガンドの枯渇で認識し、ダメージ部位の拡大を防ぐしくみの発見がなされ、さらに公募研究班による不均一な鉄イオンに対するシステム的な応答の研究や、篩管内を長距離移行する mRNA 群の発見など、不均一環境下において初めて発揮される植物独自の適応能力が次々と見出されている。一方、環境刺激の経時変化に応じて植物が段階的に応答モードを切り替えるステージゲート応答については、計画研究・木下班、そして公募研究・佐藤班や城所班を中心に、様々な環境刺激に対するステージゲート応答の研究がなされ、鍵転写因子の段階的なリン酸化による標的遺伝子の変化がステージゲートの実体であるという共通機構が明らかにされつつある。そして転写開始点制御によるプロテオーム多様化機構については、領域代表のリーダーシップのもとに、研究支援センターの転写開始点解析技術を領域内で徹底共有することによる連携研究が組織的に行われ、その結果、当該機構が植物の環境応答において共通に働くばかりでなく、真核生物に普遍的な現象であることが示された。また、公募研究・後藤班により、実際の野外環境の中で多数の植物が解析され、自然界における CO<sub>2</sub> と光の複合的な不均一環境に対する植物の適応に、フィトクロムによる転写開始点制御を介した代謝酵素の細胞内局在変化が生理的に重要な意味を持つことが示されるなど、不均一環境下での転写開始点制御によるプロテオーム多様化の生理学的意義が複数の公募研究班によって次々と明らかにされつつある。

### <計画研究・松下班>

(1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか

固着生活を営む植物が、木もれ日のような不均一でダイナミックレンジの大きな光環境変動を受け止め、それに適応するためには、転写開始点変化を介したプロテオーム多様化による環境適応能力の拡大が必要であることを、松下はこれまでに明らかにしてきた。そこで計画研究・松下班では、まず中間評価実施時までには、植物の環境応答における転写開始点制御の普遍性を検証することを目指した。そして、植物の主要な光受容体であるフィトクロムを介した光環境刺激による転写開始点制御に着目し、領域設定期間内にその分子機構を解明することを目指している。その結果、後述するように、中間評価実施時までには設定された目標を遙かに超える成果が既に得られている。

(2) 各計画研究で得られた成果、及びそれぞれの計画研究と連携している公募研究で得られた成果

研究支援センターの転写開始点解析技術を領域内で徹底共有することで、計画研究・松下班、木下班、芦苺班、松林班、杉本班、佐瀬班および公募研究・梅澤班、後藤班および研究支援センターの花田、児玉の連携により、転写開始点制御によるプロテオーム多様化機構が、光刺激以外の様々な不均一環境変動

に対する植物の応答においても普遍的に働くこと、そしてその主目的が、転写開始点の違いにより代謝酵素の細胞内局在を変化させ、様々な環境変動に応じて代謝経路の細胞内区画を切り換えることであることを明らかにした。さらに同様の制御が酵母とヒト培養細胞でも見られたことから、刺激に応じた転写開始点選択によるプロテオーム多様化が真核生物に普遍的な現象であることが示された（投稿準備中）。

また計画研究・松下班は、研究分担者である花田・関との連携により、赤色光に応答した転写開始点制御によるタンパク質の細胞内局在変化がシロイヌナズナとトマトの間で保存されていること、そしてこれらの植物種間で、転写開始点選択と遺伝子重複という2つの異なる機構が、細胞内局在に関する同様のプロテオーム多様化を達成するために収斂進化したケースが多数存在することを示した（論文査読中）。

計画研究・松下班の研究分担者である関は、研究支援センターにおいて、不均一な環境変動に応じてプロテオームの変化をもたらす多層的な制御の解析技術の開発を進めてきた。そしてその結果、酵素を利用した塩基変換法とナノポアシーケンス技術を組み合わせることで、通常のナノポアシーケンスの100分の1程度のDNA量から実施できる全ゲノムDNAメチル化解析手法 nanoEM の開発に成功した（Sakamoto et al. *Nucleic Acids Res.* 2021）。現在領域内でこの技術を活用し、様々な不均一な環境変動に応答したDNAメチル化パターン変化の網羅的解析が進行中である。

植物に感染する病原体の多くは雨によって媒介され、雨滴の中には様々な病原体が含まれていることから、植物にとって雨は危険因子としての側面を持つ。計画研究・松下班の研究分担者である多田は、計画研究・木下班との連携により、葉の表面に不均一に降り注いだ雨を、トライコームと呼ばれる葉の表面に存在する毛状の細胞によって感知し、その情報を周辺の組織にカルシウムウェーブを伝播させることで伝え、葉全体で病原体に対する免疫を活性化することを発見した（Matsumura et al. *Nature Commun.* 2022）。これは、「雨」という時空間的に不均一な刺激に対する植物独自の応答機構であると考えられる。

公募研究・後藤班は、計画研究・松下班との連携によって、北は足寄町から南は西表島に至る日本各地の植生や気候帯が異なる林床に生育する植物250種の細胞形状と葉緑体の配置を調べ、林床に生育する植物が、光環境の変化に応じてフィトクロムの働きにより、柵状組織細胞の形状を円柱形から逆円錐形へと柔軟に変形させることを見出した。より具体的には、時空間的に不均一な光環境変動である木もれ日への適応機構として植物が、フィトクロムの働きにより、木もれ日に晒される可能性の高い開けた林床などの環境では、柵状組織細胞の形を太い円柱形にすることで、光に応じて葉緑体を光の向きと平行に整列させ、木もれ日による光障害を回避するのに対して、樹冠が繁茂し光の変動が小さい暗い林床などの環境では、柵状組織細胞の形を受光に最適な逆円錐型に変形し、細胞内での葉緑体の光受容効率を高めることで、限られた光のもとで高い光合成活性を実現していることを発見した（投稿準備中）。

## <計画研究・松林班>

(1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか

動き回ることのできない植物は土壌中栄養源などに代表される不均一環境に適応する必要があり、また光合成を行なう気相と栄養吸収を行なう土相という異なる環境空間にまたがって生育するため、地上部と地下部の双方において変動する環境情報を時空間的に統合して適応する必要に迫られる。計画研究・松林班では、特に土壌中の窒素栄養に着目し、不均一変動環境への適応過程に関わる長距離シグナル伝達（全身的窒素要求シグナリング）について、その分子群の同定や情報統御メカニズムの解明を目指した。特に篩管を介した葉-根の長距離ペプチドシグナリングは、地上部の環境変動や無機栄養の需要変動を地下部に伝える重要な役割を果たすと考えられる。中間評価実施時までの目標にしたがって、これまでに複数の画期的な成果が得られている。

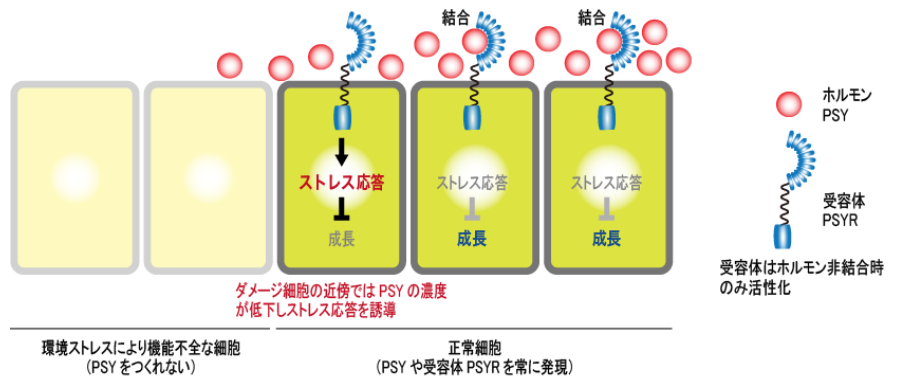
## (2)各計画研究で得られた成果、及びそれぞれの計画研究と連携している公募研究で得られた成果

松林班が研究する全身的窒素要求シグナリングでは、既に CEP-CEPR-CEPD などの主要コンポーネントが明らかになっているが、①窒素欠乏の根における CEP 誘導のメカニズム、②葉における CEPR 活性化から CEPD 誘導までの分子機構、③根に移行した CEPD が硝酸取り込みを活性化するメカニズム、などについてはまだ明らかになっていなかった。

松林班は、硝酸トランスポーター-NRT2.1の活性調節を担うフォスファターゼを発見した (Ohkubo et al. *Nature Plants* 2021)。葉から根に移行する窒素要求シグナル CEPD/CEPDL の下流で誘導される遺伝子群の中で、強く誘導されるホスファターゼに着目した。このホスファターゼは根の外皮や皮層の細胞質で主に発現し、窒素欠乏に陥ると CEPD/CEPDL 依存的に発現量が増加することから、CEPD-induced phosphatase (CEPH) と命名した。定量リン酸化プロテオミクスにより基質を探索した結果、CEPH は NRT2.1 の Ser501 を脱リン酸化して、硝酸イオン取り込み活性を ON にする働きをしていることが明らかとなった。NRT2.1 の Ser501 は、リン酸化されると硝酸取り込み活性が OFF になる negative phospho-switch であることが知られている。窒素欠乏に陥ってから NRT2.1 タンパク質を合成することはアミノ酸の枯渇により不可能であるため、植物は予め NRT2.1 タンパク質をリン酸化型の不活性型でストックしておき、窒素欠乏時には触媒量の CEPH を発現して活性化する戦略を進化させたものと考えられる。支援班・質量分析部門の桑田啓子博士 (現・ブルカーージャパン(株)) との共同研究である。

また、公募研究・反田班では、3次元の栄養分布を管理しつつ根系全体像の観察を可能にする新規植物栽培デバイスを確立することで、不均一栄養環境におけるローカルな生育制御が根系形成と栄養吸収に与える影響を明らかにすることを目指している。現在、反田班が開発した新規植物栽培デバイスを用いて、不均一窒素環境下における CEP 関連変異体の根系の形態変化を観察している。公募研究・田畑班では、鉄イオンの土中分布の不均一性に植物がどのように適応するのか、その情報統御メカニズムの解明を目的として研究を行なっている。さらに、公募研究・野田口班は、篩管を介して長距離移行される mRNA に着目して、植物が不均一な環境に適応する生物システムの一端を明らかにすることを目指している。これらの計画研究および連携する公募研究は、領域の中心的課題である環境の時空間的不均一性に対するレジリエンス機構の解明に貢献するものである。

植物は自然環境下における病害・温度・塩などの様々なストレスに適応するために、成長に使うエネルギーの一部を状況に応じてストレス応答に回すしくみを持っており、「成長とストレス応答のトレードオフ」と呼ばれる。松林班は、ペプチドホルモン PSY とその受容体 PSYR が、細胞間シグナリングを介してストレス応答の ON と OFF を切り替えていることを発見した (Ogawa-Ohnishi et al. *Science* 2022)。非常に興味深いことに、受容体 PSYR はリガンドである PSY が結合していないときに活性化してストレス応答に関連する多数の転写因子群の発現を誘導し、逆に PSY の結合によって不活性化される。普段は全身の細胞で発現している PSY のはたらきにより、ストレス応答は抑制されているが、この通常とは逆の活性化メカニズムによって、植物は巧みなストレス応答能力を発揮する。すなわち、組織の一部が環境ストレスによってダメージを受けて代謝不全になると PSY が生産されなくなり、局所的にリガンド濃度が低下する。その結果、ダメージ部位の周辺部の細胞においてのみ PSYR が活性化してストレス応答が誘導され、効率よくダメージの拡大を防ぐことができる。PSY と PSYR のはたらきによって、植物は不均一な環境ストレスに巧みに適応していることが明らかになった。本研究は、支援班・多田班との連携研究である。



ペプチドホルモン PSY と受容体 PSYR を介した巧みなストレス応答





は、細胞内の膜交通制御因子である SNARE タンパク質 SYP61 が植物の C/N ストレス耐性付与に重要な役割を果たすことを明らかにした。さらに、SYP61 の機能がユビキチン化修飾によって制御される可能性を示し、環境ストレスに応じた膜交通制御モデルを提唱した (Hasegawa et al. *Plant Cell* 2022)。さらに、計画研究・壽崎班との連携により SNF1 関連プロテインキナーゼ (SnRK1) に着目した植物に保存的な栄養センシング機構の解析を進めており、新規な知見が得られつつある。

## <計画研究・吉田班>

### (1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか

寄生植物は独立栄養から従属栄養への生存戦略の転換に成功した植物である。中でも、独立栄養でも生育可能な条件的寄生植物は、周囲の環境条件に応じて巧みに独立栄養と従属栄養を切り替え、有利な栄養獲得を行う仕組みを持つ。計画研究・吉田班は独自に開発した条件的寄生植物コシオガマのモデル実験系を用いて、寄生の分子機構解明に取り組んできた。本研究計画では、寄生植物が土壤中の不均一な栄養環境を認知し、宿主シグナルを統合して寄生を成立させる機構を明らかにすることを旨とする。領域期間内に、不均一な栄養条件下に置かれた植物における栄養シグナルと宿主シグナルの関係性を解明し、吸器誘導物質の下流の吸器誘導経路を明らかにする。また、宿主による寄生植物の誘引分子の同定による不均一に存在する宿主の根の認識機構の解明も目標に掲げた。中間評価までに、寄生植物の吸器形成に影響を及ぼす栄養素を同定し、栄養による吸器形成の抑制機構の一部を明らかにした。さらに、宿主による寄生植物の誘引分子を同定し、その分子機構を明らかにした。

### (2) 各計画研究で得られた成果、及びそれぞれの計画研究と連携している公募研究で得られた成果

土壌栄養によって寄生が抑制される現象は以前から記述されていたが、これまでは、その機構は主に宿主による発芽誘導物質ストリゴラクトンの産生抑制に由来すると考えられてきた。しかし、計画研究・吉田班の研究により、栄養は直接的に寄生植物に作用し、寄生器官である吸器の形成を抑えることが明らかとなった。中でも、窒素はその添加によって吸器形成を抑制し、また飢餓処理によって吸器形成を促進させることから、吸器形成の制御に特に重要な元素であることが判明した。窒素十分条件下における寄生植物のトランスクリプトーム解析やホルモン測定により、窒素によりアブシジン酸が蓄積することが見出された。アブシジン酸処理により、吸器形成が抑制されること、アブシジン酸阻害剤により窒素による吸器形成阻害が回復することから、窒素によるコシオガマの吸器抑制はアブシジン酸を介して行われていることが示された。これらの研究はスウェーデンの研究グループとの共同研究としておこない、国際共著論文を公表した (Kokla et al. *Nature Commun.* 2022)。

不均一な土壌栄養環境に置かれた植物は、長距離シグナルを介した全身制御により、根による栄養吸収や微生物との共生による栄養獲得を調節することが計画研究・松林班や壽崎班の成果により明らかとなっている。寄生においても同様な長距離シグナルが存在するかを確かめるため、松林班の協力を得て、根を二つに分割して異なる栄養培地上で一個体を育てるスプリットルート法を寄生植物に応用し、寄生植物においても、窒素シグナルが長距離伝達されることを示す結果を得た。シグナル分子がペプチドホルモンである可能性を考え、ゲノム上のペプチドコード遺伝子のアノテーションをおこない、研究支援センターの鈴木との連携により、寄生時に発現上昇するペプチド遺伝子の機能解析を進めている。また、植物ホルモンであるサイトカイニンが、ストライガの吸器を誘導することを報告した (Aoki et al. *Plant Cell Physiol.* 2022)。サイトカイニンによる吸器誘導は DMBQ による誘導とは一部異なる経路を介すること、また、これまでキノンの前駆体と考えられていたフェノール化合物がキノンとは異なり、部分的にサイトカイニン経路を介して吸器誘導を起こすことを明らかにした (Aoki et al. *Front Plant Sci.* 2022)。

計画研究・吉田班の研究分担者である白須らは、宿主植物が分泌する発芽誘導ホルモン、ストリゴラクトンが宿主屈性の誘引分子であることを明らかにした (Ogawa et al. *Nature Commun.* 2022)。コシオガマの

近傍にストリゴラクトンを添加した濾紙を配置すると、根端が濾紙に向かって屈曲した。ストリゴラクトンを産生しない変異体イネは野生型イネに比べて、明らかに低い誘引活性を示しており、宿主植物が産生するストリゴラクトンが誘引分子の実体であることが明らかとなった。さらに、培地にアンモニウムを添加した状態では、宿主屈性は観察されず、宿主認識が根圏の栄養状態によって制御されることが示された。アンモニウム添加培地では、ストリゴラクトン受容体である KAI2 は宿主側に偏った不均一な活性を示すのに対し、オーキシン輸送体である PIN2 の局在の偏りが見られなくなることから、**アンモニウムがオーキシン輸送体の局在制御に関わる可能性が示唆された**。これらの結果は、寄生植物が土壤の栄養環境に応じて、巧みに宿主の認識機構を調整している例であるといえる。

アンモニウムによる根の屈性制御は植物に広くみられる現象である可能性がある。**公募研究・山崎班**はイネの根がアンモニウム栄養に向かって屈曲する栄養屈性と呼ばれる現象を発見し、その機構の解明を進めている。本領域研究により、新たに主根で栄養屈性を示すイネ系統を world rice core collection (農研機構)から単離した。さらに、低濃度のリン添加によってアンモニウムに対する栄養屈性の反応性が大きく向上すること、高濃度のリン添加によってアンモニウムへの感受性が落ちることを見出し、複合的で不均一な栄養環境における根の応答を明らかにした (Yamazaki et al. *Plants* 2022)。また、栄養屈性の屈曲にはオーキシンシグナルが必須であることを明らかにしており、この点においても、寄生植物の宿主屈性と共通点がある。

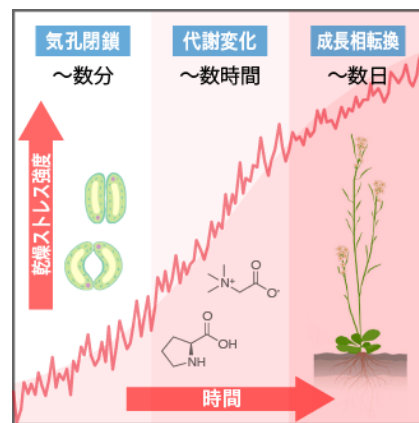
**公募研究・野田口班**は、接木現象に着目し、接木による異種植物接着の分子機構と長距離 mRNA 移動シグナルの解明を目指している。これまでに寄生植物コシオガマや *Nicotiana benthamiana* が異科接木できる能力を持つことを発表しているが、新たにペチュニアにおいても異科接木ができることを報告した (Huang et al. *Hortic Res.* 2022)。また、異種植物接着の研究ツールとしてマイクロ流路デバイスと培養細胞を用いた新たな手法を開発した (Shimizu et al. *PLoS ONE* 2022, Kurotani et al. *JPR* 2022)。さらに、*N. benthamiana* のゲノムを世界に先駆けて報告した (Kurotani et al. *Plant Cell Physiol.* 2022)。

**公募研究・大谷班**では、側根の形態形成制御に地上部の光合成活性が重要であることを見出し、pre-mRNA スプライシング因子が植物ホルモンに依存した細胞増殖・分化制御に重要であることを明らかにした (Takayanagi et al. *Plant Biotech.* 2022)。また、環境シグナルの長距離輸送経路である維管束分化の分子機構解明を進め、鍵転写因子改変による道管機能調節技術を開発した (Hirai et al. *Front Plant Sci.* 2022, Akiyoshi et al. *Plant Cell Physiol.* 2021)。

### <計画研究・木下班>

(1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか

植物の表皮に存在する気孔は、植物固有の代謝反応である光合成に必要な二酸化炭素の唯一の取り入れ口であり、光や湿度、二酸化炭素濃度に応じて開閉を行い、植物と大気間のガス交換を調節している。これまでの木下らの研究により、気孔を構成する孔辺細胞では、青色光受容体フォトトロピンを介して細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase が活性化され、気孔開口の駆動力を形成することなど、気孔開・閉に関わる重要な分子機構の一端が明らかとなってきた。また、農作物の収量を直接左右する花芽形成(花成)も、光、日長、温度を始め、様々な環境因子により制御されている。しかし自然界で実際に植物が晒されている変動的な複合環境要因下でどの様にシグナルネットワークが働き、気孔開度や花成が制御されているかは殆ど理解されていない。**計画研究・木下班**では、不規則な環境変動により引き起こされる気孔開度制御や花成の段階的なステージゲート応答の分子機構の解



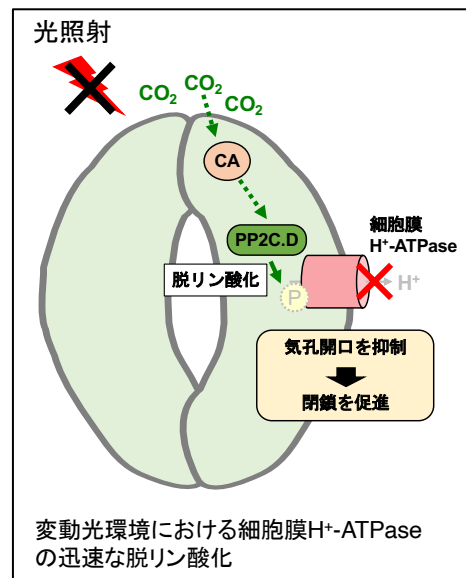
木下班の研究概要図

析を進めるとともに、気孔開口や花成の分子機構を明らかにし、これらの知見に基づき気孔開度や花成をより精密に制御することで、植物の成長促進や収量増産の技術の確立を目指すことを目的として研究を進めてきた。その結果、後述するように、中間評価実施時まで設定された目標を超える成果が既に得られている。

## (2)各計画研究で得られた成果、及びそれぞれの計画研究と連携している公募研究で得られた成果

長期的な乾燥ストレスに対する気孔開度制御や花成の分子機構については、bHLH 型転写因子 AKSs/FBHs が気孔開度制御や花成の両方に関わることが報告されていることから、計画研究・木下班では、AKSs/FBHs に着目して解析を進めた。AKSs には AKS1～AKS6 が存在するため、そのうち AKS1～AKS5 を欠損した *aks 5* 重変異体を作成し、解析を行ったところ、

乾燥に応答した花成が遅れることから、これら因子の関与が明らかとなった。さらに、乾燥処理過程における網羅的発現解析を進めたところ、乾燥に応答して増加する植物ホルモン応答性の遺伝子や花成誘導因子の変動を見出しており、AKSs の標的として長期的な乾燥ストレスに関わることが明らかとなってきた（投稿準備中）。また、光変動環境での気孔応答について解析を進め、光照射停止による葉内 CO<sub>2</sub> の急上昇が、カーボニックアンヒドラーゼ（CA）や PP2C.Ds を介して気孔開口のキーエンザイムである細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の 1 分以内の脱リン酸化という迅速な応答を誘導する新たなシグナル伝達の存在が明らかとなった（Ando et al. *New Phytol.* 2022）（右図）。さらに、気孔開度に影響を与える天然物としてベンジルイソチオシナネート（BITC）を発見し、BITC が気孔閉鎖を誘導するという新たな気孔開度制御機構を明らかにし、BITC を植物体



に散布することで、実際に気孔が閉鎖し、植物に乾燥耐性を付与することを示した（Aihara et al. *Nature Commun.* 2023）。加えて、気孔開口のキーエンザイムである細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の発現量をイネにおいて増加させることで、光による気孔開口が促進され、結果的に光合成活性が高まること、同時に、根における養分吸収量や窒素利用効率が高まることを明らかにした。さらに、野外での圃場実験を数カ所を実施し、細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の過剰発現イネでは、お米（イネモミ）の収量が 30%以上増加することを示した（Zhang et al. *Nature Commun.* 2021）。この成果は、基礎研究に立脚した植物の生産量促進、さらに環境汚染の原因となっている窒素肥料の使用量削減に役立つ技術として高く評価され、多くの新聞やテレビ等で取り上げられるとともに、農林水産省 2021 年農業技術 10 大ニュースに選出に選出された。

公募研究・佐藤班では、窒素欠乏に対する植物の長期的応答について解析を進め、bHLH 型転写因子 FBH4/AKS3 が栄養応答において重要な役割果たす SnRK1 キナーゼによりその活性が制御され、窒素欠乏時に FBH4/AKS3 が花成誘導因子 CO の発現を直接的に誘導にすることを明らかにし、計画研究・木下班の研究分担者である今泉とともに、共同責任著者として論文を発表した（Sanagi et al. *Natl. Acad. Sci. USA*, 2021）。現在は、AKSs/FBHs が乾燥応答と窒素欠乏応答に共通して関わることから、AKSs/FBHs の分子機構について計画研究・木下班と共同研究を進めている。

公募研究・梅澤班は、植物の乾燥応答のシグナル伝達において中心的な役割を果たす SnRK2 キナーゼの細胞内基質を明らかにすることを目的として、Raf-like キナーゼである Raf36 と Raf22 を同定した。Raf36 は、ABA シグナル伝達を抑制するように作用し、SnRK2 キナーゼにリン酸化されると分解することが明らかになり、ABA シグナル伝達の新たな制御機構の解明をなした（Kamiyama et al. *Natl. Acad. Sci. USA*, 2021）。さらに、計画研究・木下班と連携し、SnRK2 キナーゼや Raf36 キナーゼの新規細胞内基質タンパク質の機能解析を進めている。

公募研究・禰宜班は、CO<sub>2</sub> に対する気孔応答が欠損した変異体である *cdi4* 変異体の解析を進め、原因遺伝子がホスファチジルエタノールアミン (PE) 合成の律速酵素である PECT1 であることを見出した。さらに、計画研究・木下班との共同研究により、*cdi4* 変異体では気孔開口のキーエンザイムである細胞膜

H<sup>+</sup>-ATPase の活性や発現には影響を与えずに気孔開口が抑制されていることを示すとともに、PE の気孔開口における重要性が明らかとなった (Nagi et al. *Plant J.* 2023)。

**公募研究・城所班**は、概日時計で働くことが知られていた転写コアクチベーターである LNK ファミリーが低温ストレスや高温ストレスの初期応答における遺伝子発現の誘導と耐性獲得にも機能すること、さらに、シロイヌナズナが持つ4つの LNK (LNK1-LNK4) のうち、機能が未知であった LNK3 と LNK4 が低温ストレス時の遺伝子発現誘導において強く機能することを明らかにした (Kidokoro et al. *Natl. Acad. Sci. USA*, 2023)。現在は、**計画研究・木下班**の研究分担者である**児玉**と LNK による植物の低温・高温耐性獲得の分子機構解明を共同研究により進めている。

### <計画研究・杉本班>

(1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか

**計画研究・杉本班**の研究は、傷害を受けた植物が不規則に変化する複合環境情報を統合し、傷害応答を調節する分子機構を解明することを目的としている。特に、不規則変動する複合環境情報を転写レベルで統合する機構、またこの情報をもとにプロテオームを最適化する機構の解明を目指している。前者の研究では、領域設定期間内に光と温度の情報が傷害情報とどのように統合されるのかを明らかにすることを目標とし、中間評価実施時までには鍵となる転写因子の同定を目指した。この結果、**植物が傷害に応答して茎葉を再生するためには茎葉再生の初期に光を受容する必要があること**、またこの制御には **ELONGATED HYPOCOTYL 5 (HY5) 転写因子が関与することを見出した**。後者の研究では、傷害修復に高温応答のマスターレギュレーターとして知られる **HEAT SHOCK FACTOR A1 (HSFA1) 転写因子が関与することを見出したこと**をきっかけとして、植物の高温応答の研究を進める**研究分担者・松永、公募研究の山口班、太治班**と密に連携し、共同研究を進めた。領域設定期間内に、植物の高温応答の分子メカニズムの解明を進め、傷害応答との共通点や差異点を見出すことを目指し、中間評価実施時までには、温度の経時変動に対する応答に必要な不可欠な転写因子を同定することを目標とした。その結果、**HSFA1 によって制御される主要転写経路を発見し、傷害、熱応答の分子機構を明らかにしつつある**。

さらに、**計画研究・杉本班**のもう一つの柱として、傷害や高温といったシビアなストレスが転写開始点変化を引き起こすことでプロテオームを変化させる可能性を検討した。領域設定期間内に転写開始点変化によってプロテオームの機能が変化する例を見出すことを目標とし、中間評価実施時までには、傷害及び高温によって引き起こされる転写開始点の変化を網羅的に解析することを目指した。**計画研究・松下班**との共同研究を通して**傷害もしくは高温ストレス付与後のサンプルを用いた CAGE-seq 解析を行い、傷害と高温ストレスに共通して転写開始点に変化する約 3000 個の遺伝子を同定することができた**。

(2) 各計画研究で得られた成果、及びそれぞれの計画研究と連携している公募研究で得られた成果

**計画研究・杉本班**の研究では、**総括班・鈴木**との共同研究から **HY5 転写因子が黄化芽生えの下胚軸において *WUSCHEL RELATED HOMEODOMAIN 5 (WOX5)* や *PLETHORA 1 (PLT1)* 等の根端メリステム形成に関与する遺伝子の発現を抑制すること**、逆に ***WUSCHEL (WUS)* や *CUP-SHAPED COTYLEDONS 1 (CUC1)* 等の茎葉メリステム形成に関与する遺伝子の発現を誘導することが分かった**。このうち、**HY5 が *WOX5* と *CUC1* のプロモーター領域に直接結合したため、これらの遺伝子の発現を制御することで根の発生を抑制し、茎葉の発生を促進すると考えられる**。これは、**hy5 変異体における茎葉再生率の低下と、根の再生率促進という表現型を説明するものであり、光による HY5 依存的なシグナルが細胞分化運命決定に関与することを示している**。さらに **HY5 の制御下にある光合成経路の関与を検討したところ、光合成産物であるスクロースが茎葉への分化運命決定ではなく、茎葉生長を促進する効果を示すことが判明した**。よって **HY5 は根端メリステム形成、茎葉メリステム形成、光合成経路という少なくとも3つの下流経路を調節することで光条件に応じて器官再生を最適化することが分かった** (Chen et al. 投稿準備中)。

傷害修復に関与する制御因子の発現を量的に調節する転写ネットワークの解析では、総括班・児玉との共同研究から、非ストレス条件下では主に細胞質に局在する HSFA1 が傷害受容後数分以内に核移行することを発見し、傷害シグナルが HSFA1 を介した転写経路を活性化する仕組みが明らかになりつつある (Coleman et al, 投稿準備中)。また、RNAseq、ChIPseq データをもとに HSFA1 が直接、間接的に制御する下流因子を同定した。傷害もしくは高温ストレス付与後のサンプルを用いた CAGE-seq 解析からは、傷害や高温によって HSFA1 やそのホモログ、さらに代表的な下流因子である HEAT SHOCK PROTEIN (HSP) の転写開始点に変化することを見出した (Hung et al., 未発表)。興味深いことに、こうした転写開始点の変化は公募研究・山口班との共同研究として行なった ISOseq でもきれいに再現できただけでなく、ストレスによってスプライシングの位置が変化したバリエーションも多数生成されることが分かった。そこで、これらの多様なプロテオームの機能性を遺伝学的に検証する実験に着手した。

計画研究・杉本班の研究分担者である松永は、細胞核内の DNA が 3 次元的に適切な空間配置ポジションをとることに必要な核膜ラミナタンパク質 CRWN (Sakamoto et al. **Nature Commun.** 2020) と核膜を貫通した巨大タンパク質複合体 (CII-LINC 複合体) (Sakamoto et al. **Nature Plants** 2022) の同定に成功した。CRWN は、地下部の過剰な銅への対応 (銅ストレス)、CII-LINC 複合体は DNA 損傷ストレスを受けた時に対応することもわかった。さらに、ドイツとの国際共同研究により CRWN が熱ストレスに応答することも示した (Wang et al. **Nature Plants** 印刷中)。これらの研究成果から、植物が環境ストレスに対応して、環境レジリエンスを発揮するためには、核膜を介したクロマチン空間配置を制御することが必要であることがわかった。

## <計画研究・芦荻班>

(1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか

移動することができない植物にとって、降雨による冠水による酸素不足は致命的なダメージを与えるストレスになる。しかし、巧みにこのストレスを回避する機能を発達させた植物が存在する。中でもイネは部分冠水すると根に通気組織を発達させ酸素運搬能を上昇させるとともに、根の外皮に酸素漏出バリアを形成して、根端に効率的に酸素を供給すること、草丈を伸ばさせ水面より葉を抽出することで酸素を摂取するなど、多段階の冠水ストレス抵抗性を保持している。そこで計画研究・芦荻班では、まず中間評価までに、それぞれの分子機構とこれら仕組みの一般性について明らかにすることを目指した。その結果、後述するように中間評価実施時までには設定された目標を遙かに超える成果が既に得られている。

(2) 各計画研究で得られた成果、及びそれぞれの計画研究と連携している公募研究で得られた成果

計画研究・芦荻班および公募研究・山内班と連携により、イネおよびトウモロコシの通気組織および酸素漏出バリア (ROL バリア) 形成の分子メカニズム解明を目指した。イネは部分冠水すると根に酸素を供給するために誘導的通気組織を形成し冠水抵抗性を示す。これまで部分冠水に応答して生成されるエチレンがトリガーであることが示唆されていたが、その後の分子メカニズムは不明であった。本研究により、冠水によって植物の体内に蓄積するエチレンの下流で calcium-dependent protein kinase の CDPK5 と CDPK13 による respiratory burst oxidase homolog-H (RBOHH) のリン酸化が起き、活性酸素種 (ROS) 産生が促進されることで、プログラム細胞死により、誘導的通気組織が形成されることが明らかになった (Yamauchi and Nakazono **Trends Plant Sci.** 2022)。さらに、イネ *cdpk5/cdpk13* 二重変異体において誘導的通気組織形成および ROS の蓄積が阻害されることを見出しており、ROS を介した誘導的通気組織形成には、CDPK5 と CDPK13 による RBOHH のリン酸化が重要であることが明らかになった。またイネは部分冠水状態に応答して根に酸素漏出バリア (ROL バリア) を形成し、その過程でリグニン生合成経路の遺伝子の発現を変動させることが明らかになった (Peralta Ogorek et al. **New Phytol.** 2023)。さらに発展的な研究として、トウモロコシの祖先種であるニカラグアテオシントにおいてもこの通気組織誘導メカニズ

ムが存在することを明らかにするとともに (Ning et al. **Front. Plant Sci.** 2023)、ROL バリアを形成することを見だし、植物種を超えて広く恒常的通気組織の形成と ROL バリア分子機構が保存されている可能性が示された。また、これまでに、遺伝学的解析から ROL バリア形成制御遺伝子 *ROL BARRIER FROMARTION-1 (RBF1)* を同定した (未発表)。

浮イネは洪水環境下において節間内の低酸素とエチレンを感知して節間伸長を促進することで洪水環境に適応していることが知られている。しかし、いつどここの節間が伸長を開始し、またいつどここの伸長が停止するから不明である。そこで水位依存的な節間伸長パターンと酸素変動の時空間的な関係から、イネの洪水環境適応性を解析した。その結果、急激な節間伸長期には夜間に低酸素状態および日中に高酸素状態という顕著な変動を示し、その後、節間伸長の停止時期には変動幅は減少したが、酸素濃度の日周変動は維持された。上下の節間において酸素濃度を計測した結果、下位節間では大きな酸素変動が見られたのに対し、水面付近の上位節間では酸素変動幅が極端に減少していた。このことは、一つの茎において上下方向の酸素濃度勾配が生じていることを示した。以上の結果より、**浮イネは、各節間の発達状態と、植物内の酸素濃度勾配の二つの要因によって節間伸長を制御していることが示された。**

**計画研究・芦荻班、松下班、公募研究・後藤班**および研究支援センターの**鈴木**の連携により、冠水依存的な節間伸長の分子機構と光の関係を明らかにする研究を進めた。一般的なイネの葉鞘ではアントシアニンが蓄積しないが、浮イネは、葉鞘の内側に 2 種類のアントシアニン (シアニジン 3-O-グリコシドとシアニジン 3-O-ルチノシド) を高濃度に蓄積することを見いだした。浮イネの葉鞘内アントシアニン蓄積の原因遺伝子がアントシアニン合成遺伝子の DFR であり、浮イネは活性型の DFR を保持しているが、一般的なイネでは DFR が機能欠損していること、浮イネのアントシアニンの蓄積と節間の伸長には正の相関があることが明らかになった。また、蓄積したアントシアニンはより赤色光を吸収し、葉鞘内を低 R/FR の環境を生み出し、**避陰反応をうまく利用してより冠水依存的な節間伸長をアシストしていることが示唆された。**またこれまで、冠水依存的な節間伸長を制御する 2 つの因子 (ACE1 および DEC1) を見いだしていたが、その機能は未解明であった。これまでに、ACE1 や DEC1 の発現を制御する因子、相互作用因子、下流遺伝子を多数見いだしており、今後冠水からこれらの遺伝子発現の誘導や節間伸長のアクションがおこるカスケードを明らかにしていく。

また、**計画研究・芦荻班**の研究分担者である**打田**は、植物の伸長制御に関わる新たな制御機構の探索を目的に、個体が小さく扱いが簡便な双子葉植物のシロイヌナズナの芽生えを用いて、胚軸の伸長を促進する新規化合物の単離を目指すケミカルスクリーニングを実施した。約 1 万の合成化合物を用いたスクリーニングの結果、胚軸伸長を通常時の 3 倍以上に促進する作用を持つ低分子化合物 HYGIC (以降 HG と略す) を同定した。植物の伸長においては植物ホルモン類の関与が古くから知られてきたが、HG の分子構造は既知の植物ホルモン類とは全く異なることから、HG は従来のホルモン作用の理解にはない新たな仕組みを介して胚軸伸長に関わる可能性が想定された。解析の結果、HG は、植物ホルモンの 1 つであるエチレンに対する反応性を通常は持たない胚軸表皮と皮層にエチレン応答能を付与するという、過去に報告のない作用を持つ化合物であることが判明した。**計画研究・松下班**の研究分担者である**多田**との連携研究により実施した HG 添加後の RNA-seq 解析およびその発現変動遺伝子群を用いた GO の結果、HG で誘導される遺伝子群で濃縮される最もメジャーな GO は「低酸素反応」であった。自然界において植物が低酸素ストレスにさらされる典型例として個体全体が水没する冠水状況が挙げられるものの、シロイヌナズナの冠水時に胚軸が伸長する報告は過去になかった。そこで、シロイヌナズナでの冠水実験を行ったところ、胚軸の伸長が冠水時に促進され、シロイヌナズナにも冠水に応じた伸長制御が存在することが明らかとなり、**芦荻**の解析結果も踏まえると、冠水時の伸長応答が双子葉植物と単子葉植物に共通の現象であることが明らかとなった。また、冠水処理により、胚軸の表皮と皮層においては HG 添加時と同様にエチレン応答能が誘導されることも見出した。以上を総じて、HG は冠水時の伸長反応において発動する仕組みを刺激する作用を持つと考えられ、この仕組みをさらに解明するための新ツールとして活用できる化合物であると考えられた。ここまでの成果は現在論文を投稿中である。

また、上述の化合物スクリーニングでは、分化済みのシロイヌナズナ組織の分化運命を巻き戻し植物

個体を再生させる分化多能性を誘導する新規低分子化合物を発見し、その作用の解析を計画研究・松下班の研究分担者である多田との連携研究として実施し、成果を論文として報告した(Nakashima et al. *Front. Plant Sci.* 2023)。この化合物は今後のさまざまな植物種の再生や形質転換で広く活用されることが期待される。

打田は他にも、不規則に変動する温度環境の中でも植物が次世代を残すために自家受粉を確実に達成するための仕組みで働くペプチドホルモンである EPFL6 を同定した (Negoro et al. *Plant Cell Environ.* 2023)。

## <計画研究・佐瀬班>

### (1) 領域設定期間内及び中間評価実施時までには何をどこまで明らかにしようとし、中間評価実施時までにはどこまで研究が進展しているのか

計画研究・佐瀬班では、遺伝子のエピゲノム制御が植物のトランスクリプトーム・プロテオームの多様化と環境適応に果たす役割、およびその分子基盤を解明することを目的としている。特に不均一環境変動がもたらすクロマチン修飾、高次クロマチン相互作用などの多層のエピゲノム変化や、それに伴って生じる転写開始点変化・スプライシング変化等を対象に、遺伝子と転移因子配列の相互作用が環境応答と遺伝子産物の多様化に果たす役割を、植物の病原菌応答系に着目して明らかにすることを目指している。さらに、不均一環境応答機構の理解に不可欠な少数の植物細胞でのエピゲノム解析技術を確立し、本領域の中心課題の一つ、レジリエンスを可能にするプロテオーム多様化機構の解明に松下班とともに大きく貢献することを目標としている。計画研究・佐瀬班は中間評価実施時までの目標として long-read シークエン্স技術を用いて、エピゲノム変化やさまざまな環境刺激によってシロイヌナズナにどのようなトランスクリプトームの多様化が引き起こされるのかについての理解を目指した。以下に詳述するようにこれまでに期待以上の研究成果が得られている。また、計画研究・佐瀬班の研究分担者である稲垣もエピゲノム解析技術の一つである ChIP-seq 法の少数の植物細胞での応用に成功している。今後、領域期間終了の時点までにこれまでの研究で検出された非コード領域や転移因子配列との融合による mRNA の多様化が、mRNA の安定性や分解制御にどう影響しているのか、さらにはプロテオーム多様化にどのように貢献しているのかを明らかにすることを目指す。

### (2) 各計画研究で得られた成果、及びそれぞれの計画研究と連携している公募研究で得られた成果

シロイヌナズナにおいて環境刺激やエピゲノム変化がスプライシングや転写開始点変化、転写終結点変化などトランスクリプトーム全体の多様化に及ぼす影響について理解するため、計画研究・佐瀬班は Nanopore Direct RNA シークエンシング技術による long-read RNA シークエン্সと、独自のトランスクリプトーム解析手法のパイプラインの開発を行なった。その結果、シロイヌナズナ野生型や様々なエピゲノム変異体由来の mRNA においてこれまで報告されていない数多くの融合 mRNA の検出に成功し、シロイヌナズナゲノムでは 3000 以上の遺伝子座から非コード領域や転移因子配列との融合 mRNA が生成されていることを明らかにした。また、環境刺激やエピゲノム変化がスプライシングや転写開始・終結点変化を含むトランスクリプトームの多様化に影響していることも見出した。さらに計画研究・吉田班の研究分担者である白須との連携により転移因子配列融合 mRNA が病原体ストレス応答に寄与していることを見出し、これら研究成果を論文として発表した(Bertheliet al. *Nature Commun.* 2023)。

また、耐病性誘導ホルモンであるサリチル酸の投与や、病原体の感染によりこうした融合転写物の動態が変化したエピゲノム変異体で病原体応答が変化することを見出しており、さらなる解析を進めている(投稿準備中)。

また、計画研究・佐瀬班の研究分担者である稲垣は遺伝子領域のヒストン修飾 H3K4me1 の制御メカニズムとその役割をゲノムワイド解析から明らかにすることを進めてきた。その中で FLD という H3K4 脱メチル化酵素の解析を進め、FLD がアンチセンス転写に伴って H3K4me1 を除くという機能を担ってい



ることを見出した (Inagaki et al. **Nature Plants** 2021)。さらに、H3K4me1 を制御するメチル化酵素を 3 つ 同定し、それらがクロマチン上にリクルートされる仕組みをゲノムワイド解析と機械学習を組み合わせることによって明らかにした (Oya et al. **Nature Commun.** 2022)。その結果、H3K4me1 を制御するメカニズムには大別して転写共役型とエピゲノム指示型の 2 つの経路があることが明らかになった。さらに、LDL3 という H3K4me2 の脱メチル化酵素が RNA ポリメラーゼと相互作用することで、転写共役的に H3K4me2 を除いているという経路も明らかにした (Mori et al. under revision)。これらの結果から、H3K4 メチル化と転写の相互関係がこれまで考えられてきた以上に複雑な仕組みで制御されていることが明らかになりつつあり、今後環境応答における遺伝子発現制御メカニズムの一つとしてその意義が理解されていくことが期待される。さらに、稲垣は研究支援センターのエピゲノム解析部門として領域内共同研究も多数進めており、その中で公募研究・山口班と連携し、繰り返す高温ストレスに対するクロマチン記憶の分子メカニズムの解析を進め、H3K27 トリメチル化を除去する脱メチル化酵素が一部の熱ショック応答遺伝子 (HSP) の応答性を高めることによって、繰り返す高温ストレスに適応するメカニズムが働いていることを明らかにし、論文として発表した (Yamaguchi et al. **Nature Commun.** 2021)。

上記の研究に加えて、稲垣は不均一環境応答機構の理解に不可欠な少数の植物細胞でのエピゲノム解析技術、特にタンパク質の結合やヒストン修飾などをゲノムワイドに調べる ChIP-seq 法の少数細胞化を実現し他班のエピゲノム研究を支援することで領域の研究推進に貢献することを目指した。その結果、これまでにデータの質を下げずに ChIP-seq の効率を上げる最適化に成功しており、現在までに 0.01g (2-week-old シロイヌナズナ 1 個体) から ChIP-seq を行うことが可能になっている。また、DNA メチル化解析として使われてきたバイサルファイト法に代わる方法として酵素を用いたシトシンの変換法を用いることによって、DNA メチル化解析においてもスタート量の少量化を図り、従来の 20 分の 1 以下の開始 DNA 量から全ゲノムのメチル化状態を正確に調べることが可能になった。これら開発された技術はすでに領域内共同研究での使用を開始している。

## 7 研究発表の状況

研究項目ごとに計画研究・公募研究の順で、本研究領域により得られた研究成果の発表の状況（主な雑誌論文、学会発表、書籍、産業財産権、主催シンポジウム等の状況。令和5年6月末までに掲載等が確定しているものに限る。）について、具体的かつ簡潔に5頁以内で記述すること。なお、雑誌論文の記述に当たっては、新しいものから順に発表年次をさかのぼり、研究代表者（発表当時、以下同様。）には二重下線、研究分担者には一重下線、corresponding author には左に\*印を付すこと。

【発表論文】 合計 241 報 IF5 以上 136 報 (IF: Impact Factor 2021)  
*Nature* (IF 69.504) 3 報、*Science* (IF 63.832) 3 報、*Trends Plant Sci* (IF 22.012) 1 報、*Mol Plant* (IF 21.949) 2 報、*Nucleic Acids Res* (IF 19.16) 1 報、*ACS Nano* (IF 18.027) 1 報、*Nature Commun* (IF 17.694) 12 報、*Nature Plants* (IF 17.352) 5 報、*Nature Chem Biol* (IF 16.284) 1 報、*Sci Adv* (IF 14.98) 7 報、*Gene Dev* (IF 12.89) 1 報、*PNAS* (IF 12.779) 7 報、*Plant Cell* (IF 12.085) 9 報、*Curr Biol* (IF 10.9) 1 報、*New Phytol* (IF 10.323) 12 報、*Curr Opin Biotechnol* (IF 10.279) 1 報、*Cell Rep* (IF 9.995) 1 報、*Genome Res* (IF 9.438) 1 報、*EMBO Rep* (IF 9.421) 1 報、*Curr Opin Plant Biol* (IF 9.396) 5 報、*Plant Physiol* (IF 8.005) 10 報、*Plant Cell Environ* (IF 7.947) 2 報、*J Exp Bot* (IF 7.378) 5 報、*Hortic Res* (IF 7.291) 2 報、*Plant J* (IF 7.091) 5 報、*Development* (IF 6.862) 1 報、*Front Plant Sci* (IF 6.627) 25 報、*Commun Biol* (IF 6.548) 6 報、*Int J Mol Sci* (IF 6.208) 3 報、*Plant Physiol Biochem* (IF 5.437) 1 報、*Physiol Plant* (IF 5.081) 1 報

### 計画・松下

- Murayama, Y., Ehara, H., Aoki, M., Goto, M., Yokoyama, T., and \*Sekine, S.I. Structural basis of the transcription termination factor Rho engagement with transcribing RNA polymerase from *Thermus thermophilus*. *Sci. Adv.*, 9, eade7093 (2023)
- Moriya, K.C., Shirakawa, M., Loue-Manifel, J., Matsuda, Y., Lu, Y.T., Tamura, K., Oka, Y., Matsushita, T., Hara-Nishimura, I., Ingram, G., Nishihama, R., Goodrich, J., Kohchi, T., and \*Shimada, T. Stomatal regulators are co-opted for seta development in the astomatous liverwort *Marchantia polymorpha*. *Nature Plants*, 9, 302–314 (2023)
- Hirano, R., Ehara, H., Kujirai, T., Uejima, T., Takizawa, Y., \*Sekine, S.I., and \*Kurumizaka, H. Structural basis of RNA polymerase II transcription on the chromatosome containing linker histone H1. *Nature Commun.*, 13, 7287 (2022)
- Ehara, H., Kujirai, T., Shirouzu, M., \*Kurumizaka, H., and \*Sekine, S.I. Structural basis of nucleosome disassembly and reassembly by RNAPII elongation complex with FACT. *Science*, 377, eabp9466 (2022)
- Wang, Z., Orosa-Puente, B., Nomoto, M., Grey, H., Potuschak, T., Matsuura, T., Mori, I.C., Tada, Y., Genschik, P., and \*Spoel, S.H. Proteasome-associated ubiquitin ligase relays target plant hormone-specific transcriptional activators. *Sci. Adv.*, 8, eabn4466 (2022)
- Matsumura, M., \*Nomoto, M., Itaya, T., Aratani, Y., Iwamoto, M., Matsuura, T., Hayashi, Y., Mori, T., Skell, M.J., Yamamoto, Y.Y., Kinoshita, T., Mori, I.C., Suzuki, T., Betsuyaku, S., Spoel, S.H., Toyota, M., and \*Tada, Y. Mechanosensory trichome cells evoke a mechanical stimuli-induced immune response in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Commun.*, 13, 1216 (2022)
- Nomoto, M., Skelly, M.J., Itaya, T., Mori, T., Suzuki, T., Matsushita, T., Tokizawa, M., Kuwata, K., Mori, H., Yamamoto, Y.Y., Higashiyama, T., Tsukagoshi, H., \*Spoel, S.H., and \*Tada, Y. Suppression of MYC transcription activators by the immune cofactor NPR1 fine tunes plant immune responses. *Cell Rep.*, 37, 110125 (2021)
- Sakamoto, Y., Zaha, S., Nagasawa, S., Miyake, S., Kojima, Y., Suzuki, A., \*Suzuki, Y., and \*Seki, M. Long-read whole-genome methylation patterning using enzymatic base conversion and nanopore sequencing. *Nucleic Acids Res.*, 49, e81 (2021)
- Shirai, K., Sato, M.P., Nishi, R., Seki, M., Suzuki, Y., and \*Hanada, K. Positive selective sweeps of epigenetic mutations regulating specialized metabolites in plants. *Genome Res.*, 31, 1060-1068 (2021) 他 7 報

### 計画・松林

- Ogawa-Ohnishi, M., Yamashita, T., Kakita, M., Nakayama, T., Ohkubo, Y., Hayashi, Y., Yamashita, Y., Nomura, T., Noda, S., Shinohara, H., and \*Matsubayashi, Y. Peptide ligand-mediated trade-off between plant growth and stress response. *Science*, 378, 175-180 (2022)
- Ohkubo, Y., Kuwata, K., and \*Matsubayashi, Y. A type 2C protein phosphatase activates high-affinity nitrate uptake by dephosphorylating NRT2.1. *Nature Plants*, 7, 310-316 (2021) 他 1 報

### 計画・壽崎

- Misawa, F., Ito, M., Nosaki, S., Nishida, H., Watanabe, M., Suzuki, T., Miura, K., Kawaguchi, M., and \*Suzaki, T. Nitrate transport via NRT2.1 mediates NIN-LIKE PROTEIN-dependent suppression of root nodulation in *Lotus japonicus*. *Plant Cell*, 34, 1844-1862 (2022)
- Nishida, H., Nosaki, S., Suzuki, T., Ito, M., Miyakawa, T., Nomoto, M., Tada, Y., Miura, K., Tanokura, M., Kawaguchi, M., and \*Suzaki, T. Different DNA-binding specificities of NLP and NIN transcription factors underlie nitrate-induced control of root nodulation. *Plant Cell*, 33, 2340-2359 (2021) 他 5 報

### 計画・吉田

- Ogawa, S., Cui, S., White, A. R. F., Nelson, D.C., Yoshida, Y., and \*Shirasu, K. Strigolactones are chemoattractants for host tropism in Orobanchaceae parasitic plants. **Nature Commun.**, 13, 4653 (2022)
- Kokla, A., Leso, M., Zhang, X., Simura, J., Serivichyaswat, P.T., Cui, S., Ljung, K., Yoshida, S., and \*Melnyk, C.W. Nitrogen represses haustoria formation through abscisic acid in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. **Nature Commun.**, 13, 2976 (2022)
- Kato, H., Nemoto, K., Shimizu, M., Abe, A., Asai, S., Ishihama, N., Matsuoka, S., Daimon, T., Ojika, M., Kawakita, K., Onai, K., Shirasu, K., Yoshida, M., Ishiura, M., Takemoto, D., Takano, Y., and \*Terauchi, R. Recognition of pathogen-derived sphingolipids in *Arabidopsis*. **Science**, 376, 857-860 (2022)
- Mutuku, J.M., Cui, S., Yoshida, S., and \*Shirasu, K. Orobanchaceae parasite–host interactions. **New Phytol.**, 230, 46-59 (2021)
- Ishihama, N., Choi, S-W., Noutoshi, Y., Saska, I., Asai, S., Takizawa, K., He., S.Y., Osada, H., and \*Shirasu, K. Oxicam-type nonsteroidal anti-inflammatory drugs inhibit NPR1-mediated salicylic acid pathway. **Nature Commun.**, 12, 7303 (2021)
- Ogawa, S., Wakatake, T., Spallek, T., Ishida, J.K., Sano, R., Kurata, T., Demura, T., Yoshida, S., Ichihashi, Y., Schaller, A., and \*Shirasu, K. Subtilase activity in the intrusive cells mediates haustorium maturation in parasitic plants. **Plant Physiol.**, 185, 1381-1394 (2021)
- \*Yoshida, S., and Kee, Y.J. Large-scale sequencing paves the way for genomic and genetic analyses in parasitic plants. **Curr. Opin. Biotech.**, 70, 248-254 (2021)
- Furuta, M.K., Xiang, L., Cui, S., and \*Yoshida, S. Molecular dissection of haustorium development in Orobanchaceae parasitic plants. **Plant Physiol.**, 186, 1424-1434 (2021)
- Masumoto, N., Suzuki, Y., Cui, S., Wakazaki, M., Sato, M., Shibata, A., Furuta, K. M., Ichihashi, Y., Shirasu, K., Toyooka, K., Sato, Y., and \*Yoshida, S. Three-dimensional reconstructions of haustoria in two parasitic plant species in the Orobanchaceae. **Plant Physiol.**, 185, 1429-1442 (2021) 他 12 報
- 計画・木下
- Ishikawa, K., Xie, X., Osaki, Y., Miyawaki, A., Numata, K., and \*Kodama, Y. Bilirubin is produced non-enzymatically in plants to maintain chloroplast redox status. **Sci. Adv.**, 9, eadh4787 (2023)
- Aihara, Y., Maeda, B., Goto, K., Takahashi, K., Nomoto, M., Toh S., Ye, W., Toda, Y., Uchida, M., Asai, E., Tada, Y., Itami, K., Sato, A., \*Murakami, K., and \*Kinoshita, T. Identification and improvement of isothiocyanate-based inhibitors on stomatal opening to act as drought tolerance–conferring agrochemicals. **Nature Commun.**, 14, 2665 (2023)
- Lee, N., Ozaki, Y., Hempton, A.K., Takagi, H., Purusuwashi, S., Song, Y.H., Endo, M., Kubota, A., and \*Imaizumi, T. The *FLOWERING LOCUS T* gene expression is controlled by high-irradiance response and external coincidence mechanism in long days in *Arabidopsis*. **New Phytol.**, 239, 208-221 (2023)
- Yong, L.K., and \*Kodama, Y. Dark-induced chloroplast relocation depends on actin filaments in the liverwort *Apopellia endiviifolia* along with the light- and cold-induced relocations. **Plant Cell Environ.**, 46, 1822-1832 (2023)
- \*Ando, E., Kollist, H., Fukatsu, K., \*Kinoshita, T., and Terashima, I. Elevated CO<sub>2</sub> induces rapid dephosphorylation of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in guard cells. **New Phytol.**, 236, 2061–2074 (2022)
- \*Friml, J., Gallei, M., Gelová, Z., Johnson, A., Mazur, E., Monzer, A., Rodriguez, L., Roosjen, M., Verstraeten, I., Živanović, B.D., Zou, M., Fiedler, L., Giannini, C., Grones, P., Hrtyan, M., Kaufmann, W.A., Kuhn, A., Narasimhan, M., Randuch, M., Rýdza, N., Takahashi, K., Tan, S., Teplova, A., Kinoshita, T., Weijers, D., and Rakusová, H. ABP1–TMK auxin perception for global phosphorylation and auxin canalization. **Nature**, 609, 575–581 (2022)
- \*Inoue, S.I., Hayashi, M., Huang, S., Yokosho, K., Gotoh, E., Ikematsu, S., Okumura, M., Suzuki, T., Kamura, T., \*Kinoshita, T., and \*Ma, J.F. A tonoplast-localized magnesium transporter is crucial for stomatal opening in *Arabidopsis* under high Mg<sup>2+</sup> conditions. **New Phytol.**, 236, 864-877 (2022)
- Ishikawa, K., Konno, R., Hirano, S., Fujii, Y., Fujiwara, M., Fukao, Y., and \*Kodama, Y. The endoplasmic reticulum membrane-bending protein RETICULON facilitates chloroplast relocation movement in *Marchantia polymorpha*. **Plant J.**, 111, 205-216 (2022)
- Akiyama, M., Sugimoto, H., Inoue, S., Takahashi, Y., Hayashi, M., Hayashi, Y., Mizutani, M., Ogawa, T., Kinoshita, D., Ando, E., Park, M., Gray, W.M., and \*Kinoshita, T. Type 2C protein phosphatase clade D family members dephosphorylate guard cell plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase. **Plant Physiol.**, 188, 2228–2240 (2022)
- Lin, W., Zhou, X., Tang, W., Takahashi, K., Pan, X., Dai, J., Ren, H., Zhu, X., Pan, S., Zheng, H., Gray, W.M., Xu, T., and Kinoshita, T., and \*Yang, Z. TMK-based cell surface auxin signaling activates cell wall acidification in *Arabidopsis*. **Nature**, 599, 278-282 (2021)
- Li, L., Verstraeten, I., Roosjen, M., Takahashi, K., Rodriguez, L., Merrin, J., Chen, J., Shabala, L., Smet, W., Hong, R.H., Vanneste, S., Shabala, S., De Rybel, B., Weijers, D., Kinoshita, T., Gray, W.M., and \*Friml, J. Cell surface and intracellular auxin signalling for H<sup>+</sup> fluxes in root growth. **Nature**, 599, 273-277 (2021)
- Kamiyama, Y., Hirotsu, M., Ishikawa, S., Minegishi, F., Katagiri, S., Rogan, C., Takahashi, F., Nomoto, M., Ishikawa, K., Kodama, Y., Tada, Y., Takezawa, D., Anderson, J., Peck, S., Shinozaki, K., and \*Umezawa, T. *Arabidopsis* group C Raf-like protein kinases negatively regulate abscisic acid signaling and are direct substrates of SnRK2. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 118, e2100073118 (2021)

- Sanagi, M., Aoyama, S., Kubo, A., Lu, Y., Sato, Y., Ito, S., Abe, M., Mitsuda, N., Ohme-Takagi, M., Kiba, T., Nakagami, H., Rolland, F., Yamaguchi, J., \*[Imaizumi, T.](#), and \*Sato, T. Low nitrogen conditions accelerate flowering by modulating the phosphorylation state of FLOWERING BHLH 4 in *Arabidopsis*. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 118, e2022942118 (2021)
- \*[Kinoshita, T.](#), Toh, S., and \*Torii, K.U. Chemical control of stomatal function and development. **Curr. Opin. Plant Biol.**, 60, 102010 (2021)
- Zhang, M., Wang, Y., Chen, X., Xu, F., Ding, M., Ye, W., Kawai, Y., Toda, Y., Hayashi, Y., Suzuki, T., Zeng, H., Xiao, L., Xiao, X., Xu, J., Guo, S., Yan, F., Shen, Q., Xu, G., \*[Kinoshita, T.](#), and \*Zhu, Y. Plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase overexpression increases rice yield via simultaneous enhancement of nutrient uptake and photosynthesis. **Nature Commun.**, 12, 735 (2021) 他 34 報
- 計画・杉本
- Ogura, N., Sasagawa, Y., Ito, T., Tameshige, T., Kawai, S., Sano, M., Iwase, A., Kawamura, A., Suzuki, T., Nikaido, I., [Sugimoto, K.](#), and \*Ikeuchi, M. WUSCHEL-RELATED HOMEBOX 13 suppresses *de novo* shoot regeneration via cell fate control of pluripotent callus. **Sci. Adv.**, in press (2023)
- \*Morinaka, H., Sakamoto, Y., Iwase, A., and \*[Sugimoto, K.](#) How do plants reprogramme the fate of differentiated cells? **Curr. Opin. Plant Biol.**, 74, 102377 (2023)
- Kato, S., Misumi, O., Maruyama, S., Nozaki, H., Tsujimoto-Inui, Y., Takusagawa, M., Suzuki, S., Kuwata, K., Noda, S., Ito, N., Okabe, Y., Sakamoto, T., Yagisawa, F., Matsunaga, T. M., Matsubayashi, Y., Yamaguchi, H., Kawachi, M., Kuroiwa, H., \*Kuroiwa, T., and \*[Matsunaga, S.](#) Genomic analysis of an ultrasmall freshwater green alga, *Medakamo hakoo*. **Commun. Biol.**, 6, 89 (2023)
- Sakamoto, Y., Kawamura, A., Suzuki, T., Segami, S., Maeshima, M., Polyn, S., De Veylder, L., and \*[Sugimoto, K.](#) Transcriptional activation of auxin biosynthesis drives developmental reprogramming of differentiated cells. **Plant Cell**, 34, 4348-4365 (2022)
- \*Sakamoto, T., Sakamoto, Y., Grob, S., Slane, D., Yamashita, T., Ito, N., Oko, Y., Sugiyama, T., Higaki, T., Hasezawa, S., Tanaka, M., Matsui, A., Seki, M., Suzuki, T., Grossniklaus, U., and \*[Matsunaga, S.](#) Two-step regulation of centromere distribution by condensin II and the nuclear envelope proteins. **Nature Plants**, 8, 940-953 (2022)
- \*Shibata, M., Favero, D., Takebayashi, R., Takebayashi, A., Kawamura, A., Rymen, B., Hosokawa, Y., and \*[Sugimoto, K.](#) Trihelix transcription factors GTL1 and DF1 prevent aberrant root hair formation in an excess nutrient condition. **New Phytol.**, 235, 1426-1441 (2022)
- \*Ikeuchi, M., Iwase, A., Ito, T., Tanaka, H., Favero, D.S., Kawamura, A., Sakamoto, S., Wakazaki, M., Tameshige, T., Fujii, H., Hashimoto, N., Suzuki, T., Hotta, K., Toyooka, K., Mitsuda, N., and [Sugimoto, K.](#) Wound-inducible WUSCHEL-RELATED HOMEBOX 13 is required for callus growth and organ reconnection. **Plant Physiol.**, 188, 425-441 (2022)
- \*[Sugimoto, K.](#), and \*Nowack, M.K. Plant development meets climate emergency – it's time to plant an apple tree. **Curr. Opin. Plant Biol.**, 65, 102175 (2022)
- Sakamoto, Y., Ishimoto, A., Sakai, Y., Sato, M., Nishihama, R., Abe, K., Sano, Y., Furuichi, T., Tsuji, H., Kohchi, T., and \*[Matsunaga, S.](#) Improved clearing method contributes to deep imaging of plant organs. **Commun. Biol.**, 5, 12 (2022)
- \*Iwase, A., Kondo, Y., Laohavisit, A., Takebayashi, A., Ikeuchi, M., Matsuoka, K., Asahina, M., Mitsuda, N., Shirasu, K., Fukuda, H., and \*[Sugimoto, K.](#) WIND transcription factors orchestrate wound-induced callus formation, vascular reconnection and defense response in *Arabidopsis*. **New Phytol.**, 232, 734-752 (2021)
- Shibuta, M.K., Sakamoto, T., Yamaoka, T., Yoshikawa, M., Kasamatsu, S., Yagi, N., Fujimoto, S., Suzuki, T., Uchino, S., Sato, Y., Kimura, H., and \*[Matsunaga, S.](#) A live imaging system to analyze spatiotemporal dynamics of RNA polymerase II modification in *Arabidopsis thaliana*. **Commun. Biol.**, 4, 580 (2021)
- 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., and \*[Matsunaga, S.](#) Subnuclear gene positioning through lamina association affects copper tolerance. **Nature Commun.**, 11, 5914 (2020) 他 30 報
- 計画・芦荻
- \*Takahashi, H., Abo, C., Suzuki, H., Romsuk, J., Oi, T., Yanagawa, A., Gorai, T., Tomisaki, Y., Jitsui, M., Shimamura, S., Mori, H., Kaga, A., Ishimoto, M., Seki, H., Muranaka, T., and [Nakazono, M.](#) Triterpenoids in aerenchymatous phellem contribute to internal root aeration and waterlogging adaptability in soybeans. **New Phytol.**, in press (2023)
- Ning, J., Yamauchi, T., Takahashi, H., Omori, F., Mano, Y., and \*[Nakazono, M.](#) Asymmetric auxin distribution establishes a contrasting pattern of aerenchyma formation in the nodal roots of *Zea nicaraguensis* during gravistimulation. **Front. Plant Sci.**, 14, 1133009 (2023)
- Nakashima, Y., Kobayashi, Y., Murao, M., Kato, R., Endo, H., Higo, A., Iwasaki, R., Kojima, M., Takebayashi, Y., Sato, A., Nomoto, M., Sakakibara, H., Tada, Y., Itami, K., Kimura, S., Hagihara, S., Torii, K.U., and \*[Uchida, N.](#) Identification of a pluripotency-inducing small compound, PLU, that induces callus formation via Heat Shock Protein 90-mediated activation of auxin signaling. **Front. Plant Sci.**, 14, 1099587 (2023)
- Bescho-Uehara, K., Masuda, K., Wang, D., Angeles-Shim, R., Obara, K., Nagai, K., Murase, R., Aoki, S., Furuta, T., Miura, K., Wu, J., Yamagata, Y., Yasui, H., Kantar, M., Yoshimura, A., Kamura, T., McCouch, S., and \*[Ashikari, M.](#) REGULATOR OF AWN ELONGATION 3, an E3 ubiquitin ligase, is responsible for loss of awns during

- African rice domestication. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 120, e2207105120 (2023)
- Negoro, S., Hirabayashi, T., Iwasaki, R., Torii, K.U., and \*Uchida, N. EPFL peptide signalling ensures robust self-pollination success under cool temperature stress by aligning the length of the stamen and pistil. **Plant Cell Environ.**, 46, 451-463 (2023) 他 14 報
- 計画・佐瀬
- \*Berthelier, J., Furci, L., Asai, S., Sadykova, M., Shimazaki, M., Shirasu, K., and \*Saze, H. Long-read direct RNA sequencing reveals epigenetic regulation of chimeric gene-transposon transcripts in *Arabidopsis thaliana*. **Nature Commun.**, 14, 3248 (2023)
- \*Oya, S., Takahashi, M., Takashima, K., \*Kakutani, T., and \*Inagaki, S. Transcription-coupled and epigenome-encoded mechanisms direct H3K4 methylation. **Nature Commun.**, 13, 4521 (2022)
- \*Miryeganeh, M., Marlétaz, F., Gavriouchkina, D., and \*Saze, H. De novo genome assembly and in natura epigenomics reveal salinity-induced DNA methylation in the mangrove tree *Bruguiera gymnorhiza*. **New Phytol.**, 233, 2094-2110 (2022)
- \*Yamaguchi, N., Matsubara, S., Yoshimizu, K., Seki, M., Hamada, K., Kamitani, M., Kurita, Y., Nomura, Y., Nagashima, K., Inagaki, S., Suzuki, T., Gan, E.S., To, T., Kakutani, T., Nagano, A.J., Satake, A., and \*Ito, T. H3K27me3 demethylases alter *HSP22* and *HSP17.6C* expression in response to recurring heat in *Arabidopsis*. **Nature Commun.**, 12, 3480 (2021)
- \*Inagaki, S., Takahashi, M., Takashima, K., Oya, S., and Kakutani, T. Chromatin-based mechanisms to coordinate convergent overlapping transcription. **Nature Plants**, 7, 295-302 (2021)
- \*To, T.K., Nishizawa, Y., Inagaki, S., Tarutani, Y., Tominaga, S., Toyoda, A., Fujiyama, A., Berger, F., and \*Kakutani, T. RNA interference-independent reprogramming of DNA methylation in *Arabidopsis*. **Nature Plants**, 6, 1455-1467 (2020) 他 6 報
- 公募・佐藤
- Luo, Y., Takagi, J., Claus, L.A.N., Zhang, C., Yasuda, S., Hasegawa, Y., Yamaguchi, J., Shan, L., Russinova, E., and \*Sato, T. Deubiquitinating enzymes UBP12 and UBP13 stabilize the brassinosteroid receptor BRI1. **EMBO Rep.**, e53354 (2022)
- Hasegawa, Y., Reyes, T.H., Uemura, T., Baral, A., Fujimaki, A., Luo, Y., Morita, Y., Saeki, Y., Maekawa, S., Yasuda, S., Mukuta, K., Fukao, Y., Tanaka, K., Nakano, A., Takagi, J., Bhalerao, R.P., Yamaguchi, J., and \*Sato, T. The TGN/EE SNARE protein SYP61 and the ubiquitin ligase ATL31 cooperatively regulate plant responses to carbon/nitrogen conditions in *Arabidopsis*. **Plant Cell**, 34, 1354-1374 (2022) 他 6 報
- 公募・川合
- Suzuki, S., Tanaka, D., Miyagi, A., Takahara, K., Kono, M., Chaomurilege, N., Noguchi, K., Ishikawa, T., Nagano, M., Yamaguchi, M., and \*Kawai-Yamada, M. Loss of peroxisomal NAD kinase 3 (NADK3) affects photorespiration metabolism in *Arabidopsis*. **J. Plant Physiol.**, 283, 153950 (2023) 他 6 報
- 公募・山崎
- \*Yamazaki, K., and Fujiwara, T. The effect of phosphate on the activity and sensitivity of nutritropism toward ammonium in rice roots. **Plants**, 11, 733 (2022)
- 公募・大谷
- Nakano, Y., Endo, H., Gerber, L., Hori, C., Ihara, A., Sekimoto, M., Matsumoto, T., Kikuchi, J., \*Ohtani, M., and \*Demura, T. Enhancement of secondary cell wall formation in poplar xylem using a self-reinforced system of secondary cell wall-related transcription factors. **Front. Plant Sci.**, 13, 819360 (2022) 他 11 報
- 公募・反田
- \*Sotta, N., Sakamoto, T., Kamiya, T., Tabata, R., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Yamada, M., Hasebe, M., Sawa, S., and \*Fujiwara, T. *NAC103* mutation alleviates DNA damage in an *Arabidopsis thaliana* mutant sensitive to excess boron. **Front. Plant Sci.**, 14, 1099816 (2023) 他 2 報
- 公募・梅澤
- \*Verslues, P.E., Bailey-Serres, J., Brodersen, C., Buckley, T.N., Conti, L., Christmann, A., Dinneny, J.R., Grill, E., Hayes, S., Heckman, R.W., Hsu, P.K., Juenger, T.E., Mas, P., Munnik, T., Nelissen, H., Sack, L., Schroeder, J.I., Testerink, C., Tyerman, S.D., Umezawa, T., and Wigge, P.A. Burning questions for a warming and changing world: 15 unknowns in plant abiotic stress. **Plant Cell**, 35, 67-108 (2023) 他 1 報
- 公募・中道
- \*Nakamichi, N., Yamaguchi, J., Sato, A., Fujimoto, K., and Ota, E. Chemical biology to dissect molecular mechanisms underlying plant circadian clocks. **New Phytol.**, 235, 1336-1343 (2022)
- Maeda, A.E., and \*Nakamichi, N. Plant clock modifications for adapting flowering time to local environments. **Plant Physiol.**, 190, 952-967 (2022) 他 3 報
- 公募・野田口
- Huang, C., Kurotani, K.-i., Tabata, R., Mitsuda, N., Sugita, R., Tanoi, K., and \*Notaguchi, M. *Nicotiana benthamiana* XYLEM CYSTEINE PROTEASE genes facilitate tracheary element formation in interfamily grafting. **Hortic. Res.**, 10, uhad072 (2023)
- Kurotani, K.i., Huang, C., Okayasu, K., Suzuki, T., Ichihashi, Y., Shirasu, K., Higashiyama, T., Niwa, M., and \*Notaguchi, M. Interfamily grafting capacity of petunia. **Hortic. Res.**, uhab056 (2022) 他 6 報
- 公募・西尾

Nishio, H., and \*Kudoh, H. Distinct responses to autumn and spring temperatures by the key flowering-time regulator *FLOWERING LOCUS C*. **Curr. Opin. Genet. Dev.**, 78, 102016. (2023) 他 1 報

公募・山野

\*Yamano, T., Toyokawa, C., Shimamura, D., Matsuoka, T., and Fukuzawa, H. CO<sub>2</sub>-dependent migration and relocation of LCIB, a pyrenoid-peripheral protein in *Chlamydomonas reinhardtii*. **Plant Physiol.**, 188, 1081-1094 (2022) 他 4 報

公募・山口

Pelayo, M.A., Morishita, F., Sawada, H., Matsushita, K., Iimura, H., He, Z., Looi, L.S., Katagiri, N., Nagamori, A., Suzuki, T., Širl, M., Soukup, A., Satake, A., Ito, T., and \*Yamaguchi, N. AGAMOUS regulates various target genes via cell cycle-coupled H3K27me3 dilution in floral meristems and stamens. **Plant Cell**, in press (2023) 他 5 報

公募・武宮

Oikawa, K., Goto-Yamada, S., Hayashi, Y., Takahashi, D., Kimori, Y., Shibata, M., Yoshimoto, K., Takemiya, A., Kondo, M., Hikino, K., Kato, A., Shimoda, K., Ueda, H., Uemura, M., Numata, K., Ohsumi, Y., Hara-Nishimura, I., Mano, S., \*Yamada, K., and \*Nishimura, M. Pexophagy suppresses ROS-induced damage in leaf cells under high-intensity light. **Nature Commun.**, 13, 7493 (2022) 他 2 報

公募・後藤

Bao, L., Inoue, N., Ishikawa, M., Gotoh, E., Teh, O.-K., Higa, T., Morimoto, T., Ginanjar, E.F., Harashima, H., Noda, N., Watahiki, M., Hiwatashi, Y., Sekine, M., Hasebe, M., Wada, M., and \*Fujita, T. A PSTAIRE-type cyclin-dependent kinase controls light responses in land plants. **Sci. Adv.**, 8, eabk2116 (2022)

公募・柁宜

\*Negi, J., Obata, T., Nishimura, S., Song, B., Yamagaki, S., Ono, Y., Okabe, M., Hoshino, N., Fukatsu, K., Tabata, R., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Yamada, M., Hasebe, M., Sawa, S., Kinoshita, T., Nishida, I., and Iba, K. PECT1, a rate-limiting enzyme in phosphatidylethanolamine biosynthesis, is involved in the regulation of stomatal movement in *Arabidopsis*. **Plant J.**, in press (2023) 他 2 報

公募・太治

Kajino, T., Yamaguchi, M., Oshima, Y., Nakamura, A., Narushima, J., Yaguchi, Y., Yotsui, I., Sakata, Y., and \*Taji, T. KLU/CYP78A5, a cytochrome P450 monooxygenase identified via fox hunting, contributes to cuticle biosynthesis and improves various abiotic stress tolerances. **Front Plant Sci.**, 13, 904121 (2022)

Uchida, K., Yamaguchi, M., Kanamori, K., Ariga, H., Isono, K., Kajino, T., Tanaka, K., Saijo, Y., Yotsui, I., Sakata, Y., and \*Taji, T. MAP KINASE PHOSPHATASE1 promotes osmotolerance by suppressing PHYTOALEXIN DEFICIENT4-independent immunity. **Plant Physiol.**, 189, 1128-1138 (2022) 他 8 報

公募・城所

\*Soma, F., Takahashi, F., Kidokoro, S., Kameoka, H., Suzuki, T., Uga, Y., \*Shinozaki, K., and \*Yamaguchi-Shinozaki, K. Constitutively active B2 Raf-like kinases are required for drought-responsive gene expression upstream of ABA-activated SnRK2 kinases. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 120, e2221863120 (2023)

\*Kidokoro, S., Konoura, I., Soma, F., Suzuki, T., Miyakawa, T., Tanokura, M., \*Shinozaki, K., and \*Yamaguchi-Shinozaki, K. Clock-regulated coactivators selectively control gene expression in response to different temperature stress conditions in *Arabidopsis*. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 120, e2216183120 (2023)

#### 【学会発表】

一般発表: 507 件 (日本植物生理学会、日本植物学会、日本分子生物学会、日本育種学会など)

招待講演: 153 件

松下智直、植物科学シンポジウム 2021、2021 年 11 月

松林嘉克、2022 International Conference of KSMCB (Korea)、2022 年 9 月

壽崎拓哉、14<sup>th</sup> European Nitrogen Fixation Conference (online)、2021 年 10 月

木下俊則、Plant Biology 2022、Plant Biotechnology Symposium、2022 年 7 月

杉本慶子、木原記念財団学術受賞記念講演 (オンライン)、2022 年 11 月 など

#### 【書籍】15 件

木下俊則、「気孔開閉」光合成 第 III 部 153-158、2021 年

松林嘉克、植物の行動生態学、第 7 章、種生物学会、2023 年

佐瀬英俊、遺伝学の百科事典、丸善出版、2022(共同執筆)、第 10 章-13 経世代エピジェネティクス など

#### 【産業財産権】5 件 (出願中を含む)

木下俊則、相原悠介、佐藤綾人、藤茂雄、叶文秀、戸田陽介、伊丹健一郎、村上慧、前田文平、後藤葉奈「植物気孔開口調節剤」特願 2022-072557、出願日 2022 年 4 月 など

#### 【主催シンポジウム】14 件

松下智直、日本植物学会第 85 回大会シンポジウム、2021 年 9 月

松下智直、第 44 回日本分子生物学会年会ワークショップ、2021 年 12 月

芦苺基行、第 63 回日本植物生理学会年会シンポジウム、2022 年 3 月

今泉貴登、The 33rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR2023)、2023 年 6 月 など



## 9 若手研究者の育成に係る取組状況

研究領域全体を通じ、本研究領域の研究遂行に携わった若手研究者（研究協力者やポスドク、途中で追加・削除した者を含む。）の育成に係る取組状況について、具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。なお、本研究領域が育成に取り組んだ「若手研究者」の定義を初めに示すこと。

本領域では、若手研究者を45歳未満と定義し、下記報告では、昇進・受賞時が45歳未満の若手研究者を対象とした。また産休・育休期間を考慮した。

若手研究者育成は学術変革領域の重要な使命と考えており、これまで、様々な取り組みを積極的に進めてきた。年1回開催される若手の会では、学生および若手研究者が研究発表（口頭およびポスター発表）を行い、優れた発表には優秀口頭発表賞や優秀ポスター発表賞を授与している。また若手の会では、トップジャーナルに論文が掲載された若手研究者（筆頭著者）による論文投稿のいきさつを紹介する特別企画なども設け、論文投稿へのノウハウを教授するとともに、若手の交流と議論の場を設け、切磋琢磨する環境を提供してきた。また、年2回開催される領域会議においても、若手研究者によるポスター発表の機会を設け、計画班や公募班のPIとの議論の場を提供し、共同研究を促進した。

さらに、毎月1回オンラインで若手育成企画（「Frontyard of Science」および「Backyard of Science」）を開催してきた。「Frontyard of Science」では、学生およびポスドクのみが参加し、毎回2名の演者が、通常の学会の一般口頭発表より長い20分間自分の研究を発表し、その後、参加者と質疑応答を行う。

「Frontyard of Science」には教員やPIが参加せず（ファシリテーターとして1名の教員のみが参加）、これにより、学生およびポスドクの自由で活発な質疑応答ができる場を提供し、発表スキルと質疑応答のスキルの向上を図った。一方、「Backyard of Science」では、領域のPIが学生時代からPIになるまでの経緯、研究への思い、苦労話など、学会発表や論文では決して語られない経験や思いを学生、ポスドク、若手研究者に紹介し、若手がPIになるための様々な経験を共有した。

また、コロナ禍において海外渡航が制限される中で領域内の学生や若手研究者が海外の研究者と交流し、国際的なネットワークを広げる機会を作るため、国際オンラインセミナーシリーズを企画した。このセミナーでは、学生およびポスドク等の若手研究者が、最近トップジャーナルやbioRxivに掲載された海外ラボの論文の筆頭著者に自らメールで発表依頼し、日程調整から当日の司会までセミナーの企画や運営を責任持ってとりしきる機会を提供する。英語でのメールの書き方、講演者の紹介の仕方や質疑応答の進め方等を指導し、これまでに大学院生2名、ポスドク5名がホストを務めてセミナーを行った。

さらに、若手研究者の海外滞在型共同研究の支援をおこなった。これまでに、1名の若手研究者の派遣（ドイツ、1ヶ月）と1名の海外若手研究者の招聘（1年間）を支援し、海外研究室との共同研究を推進し、若手研究者のステップアップを後押しした。

以上のように多様な若手育成企画により、若手同士の交流が広がり、若手研究者の将来の展望や新たな共同研究や連携研究のきっかけとなったと考えられる。

また本領域の数々の取り組みは若手のキャリアアップにも貢献しており、これまでに教授への昇進（4名）、准教授への昇進（12名）、講師への昇進（2名）、助教への着任（8名）、グループリーダー昇進（2名）など、多くの若手のステップアップが実現した。さらに、JST さきがけ（5名）、JST 創発（4名）、学術変革B（1名）、学振特別研究員（2名）など、若手領域メンバーが独自の研究費を獲得したほか、日本学術振興会賞、日本学士院学術奨励賞、日本学術振興会育志賞、ロレアル・ユネスコ女性科学者日本奨励賞など、多くの若手領域メンバーが数多くの賞を受賞するなど、若手の活躍が見られた。詳細は割愛するが、多くのポスドクや学生が学内外で論文賞や発表賞を受賞するなどの成果にも至っている。今後も、本領域では世界で活躍する若手研究者の育成のために、様々な企画を継続して行っていきたい。



## 10 アウトリーチ活動に係る取組状況

研究領域全体を通じ、一般向けのアウトリーチ活動に係る取組状況について、具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。

本領域の広報活動は領域 HP (右図) を通じて行った。本領域の研究期間は新型コロナウイルス感染症対策期間と重なり、人的交流や対面のアウトリーチ活動が大幅に制限された。そのような状況下においても、オンラインによる活動や感染症対策を施した上でオンサイト活動を積極的に実施して、アウトリーチ活動の件数は114件に達した。内訳は出前授業(出張講義)21件、実習(サイエンス教室)28件、一般講演会・セミナー24件、公開講座5件、その他36件であった(下記 URL にて公開中 <https://plant-resilience.jp/wp/category/results/outreach/>)

114件の中の代表例を示す。2021年7月31日に領域代表の松下智直が、国立科学博物館の特別展「植物 地球を支える仲間たち」においてオンライン特別講演した(右図)。「植物が光を感じる秘密」と題した、本領域の研究成果を解説した特別講演は、好評を博した。

また、コロナ感染症が収まってからは中高生向けの実習(サイエンス教室)も積極的に行った。下図(左・中央)は班員の松永幸大が市川高校の生徒20名を研究室に招き、少人数のグループごとに実習を行った様子である。

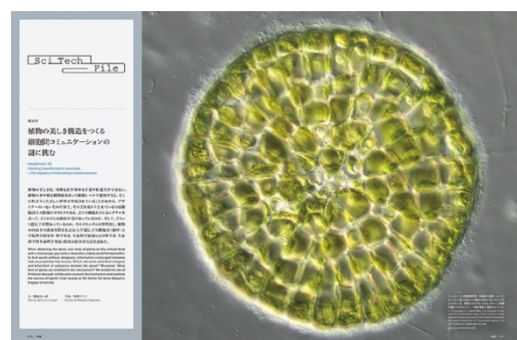
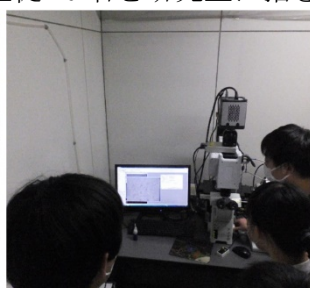
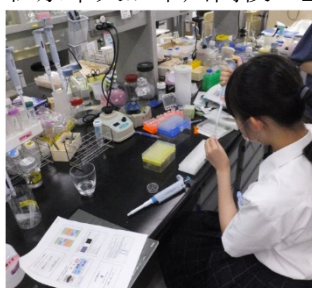
本領域の研究成果である植物イメージングの材料の準備や蛍光顕微鏡観察を高校生が体験した。さらに、出前講義や出張セミナーも積極的に実施した。右上の写真は班員の後藤栄治が、福岡県立新宮高校理科2年生約30名に遺伝子工学セミナーとして、本領域の研究成果を「植物の巧みな光利用」としてわかりやすく講義を行った時の様子である。

アウトリーチ活動として、学術雑誌ではなく一般誌への本領域の成果掲載も行った。右図は、班員の打田直行がデザイン関係者およびプランナー必携のグローバル・デザイン・ジャーナルである「AXIS」に掲載したものである。植物の形態の美しさを伝え、デザイン業界にもインパクトを与えた。

研究成果や領域活動の紹介には、領域専用の Twitter (<https://twitter.com/ResiliencePlant>) を運用している。研究成果のプレスリリースを素早く発信することで、翌日にはリツイート件数が100件を超えるなど、本領域の迅速なアウトリーチ活動ツールとして活躍した。



特別展「植物」をもっと楽しむ！オンライン講演会	
日時	7月31日(土) 18時~19時30分 <b>☆終了しました</b>
定員	なし (小学校高学年以上を対象とした内容です)
2. 特別講演	◇講師 松下 智直 (京都大学 大学院理学研究科 教授)



## 11 研究費の使用状況・計画

研究領域全体を通じ、研究費の使用状況や今後の使用計画、研究費の効果的使用の工夫、設備等（本研究領域内で共用する設備・装置の購入・開発・運用、実験資料・資材の提供など）の活用状況について、総括班研究課題の活動状況と併せて具体的かつ簡潔に1頁以内で記述すること。

本領域総括班において購入された高額備品を以下にまとめた。これらはすべて総括班の研究支援センター（TSS シークエンス部門、質量分析部門、網羅的タンパク質相互作用解析部門、イメージング部門）に設置された。

部門	品名(製造会社、型番号)	金額(千円)	設置場所
TSS シークエンス部門	ストレージサーバーシステム (APPLIED、SV-XS6230Rx2S3A960U23SD+JBOD18T41)	8,228,000 円	九州工業大学
質量分析部門	質量分析計 (サーモフィッシャーサイエンティフィック社、Orbitrap Exploris 480)	92,999,999 円	名古屋大学
網羅的タンパク質相互作用解析部門	自動分注機 (パーキンエルマー、JANUS G3)	24,200,000 円	名古屋大学
イメージング部門	高速蛍光寿命イメージング装置 (ライカマイクロシステムズ、SP8 FALCON)	18,171,450 円	宇都宮大学

TSS シークエンス部門では、領域内で実施する遺伝子の転写開始点を網羅的に決定する TSS シークエンスの情報解析を担当している。その情報解析を実施するために、約1PB のハードディスクと 1TB のメモリを実装し、48 コアの計算を推進できるストレージサーバーを、採択後すぐに購入した。情報解析は、2 年目の 4 月より受託解析を実施している。領域が開始してから現在までで、計 222 サンプルの転写開始制御の解析を実施した。これらの結果をまとめて、それぞれの研究者に解析結果の詳細なファイルを提供している。さらに、これらの結果をまとめた論文も準備中である。これらの解析の結果、植物の生育環境への適応の一つの戦略として、転写開始点を変化させ、タンパク質の細胞内局在変化等を伴う応答が存在することが明らかとなっている。また、個々の生育環境応答のメカニズムの解析も進んでおり、現在、4 報の論文が投稿中になっている。

質量分析部門では、領域内のプロテオミクス解析を支える中核機器として、最新鋭の質量分析計 (Orbitrap Exploris 480) を採択後すぐに購入し、2 年目の 4 月より受託解析を開始した。2021 年 4 月～2023 年 3 月 31 日までの 2 年間で、227 件（共免疫沈降 89 件、リン酸化プロテオミクス 83 件など）の依頼があり、総解析サンプル数は 1,950 サンプルに達した。共免疫沈降やリン酸化プロテオミクスは、領域内で頻用される技術であり、既に多数の相互作用因子の同定や、リン酸化・脱リン酸化を介したシグナル伝達経路の解明に貢献している。質量分析部門を利用した成果については、現在 10 報が投稿準備中となっている。

網羅的タンパク質相互作用解析部門では、領域内のタンパク質合成および相互作用解析を推進するために、シロイヌナズナ転写因子の cDNA ライブラリーと自動分注機 (JANUS G3) を購入し、受託依頼を開始した。2023 年 3 月 31 日までに、7 研究室にタンパク質合成キットの提供を行い、37 件の共同研究の依頼があった。内訳として、12 件 (156 種類) の依頼タンパク質の無細胞タンパク質合成、16 件のタンパク質-タンパク質相互作用やタンパク質-DNA 相互作用の有無を調査する AlphaScreen アッセイ、9 件の依頼タンパク質と 1425 のシロイヌナズナ転写因子との相互作用スクリーニング解析であった。既に新規の相互作用因子を多数同定し、それらの機能解明に貢献しており、これまでに 4 報が受理され、現在 4 報が投稿中もしくは投稿準備中となっている。

イメージング部門では、領域内の顕微鏡解析を支える中核機器として、高速蛍光寿命イメージング装置 (FALCON) を採択後すぐに購入した。FALCON は、植物の蛍光イメージングで問題となる自家蛍光に対応するために強力なツールであり、既存の SP8 顕微鏡 (共通機器) にアップグレードとして初年度 3 月に統合した。2023 年 3 月 31 日までに、11 プロジェクトに関して依頼があった。顕微鏡解析の性質上、組織・細胞・オルガネラ等の様々な条件の各プロジェクトに対して、全てオーダーメイドで対応している。蛍光イメージング等の顕微鏡解析は、領域内で頻用されており、既に複数の制御タンパク質の細胞内局在などの解明に貢献している。

これらの支援センターでは、担当の専門家が、依頼者の希望に合わせた実験提案や条件検討を行いつつ解析を進めているため、研究費の効果的使用に大きく貢献している。備品以外の総括班経費は、研究支援部門の消耗品、事務局・広報・質量分析部門の人件費や雑費、評価助言委員・学術調査官の旅費交通費、領域会議など本領域主催の会議の補助経費であり、これらについても有効に活用されている。

## 12 今後の研究領域の推進方策

研究領域全体を通じ、今後の本研究領域の推進方策について、「これまでの学術の体系や方向を大きく変革・転換させることを先導する」観点から、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。なお、記述に当たっては、今後実施する公募研究の役割を明確にすること。また、研究推進上の問題点がある場合や、国際的なネットワークの構築等の取組を行う場合は、その対応策や計画についても記述すること。

本学術変革領域の総括班では、研究設備・技術・研究材料の共有化（領域会議・テクニカルセミナー・若手の会の開催、研究支援センターの設置、領域ホームページにおける班員専用の閲覧ページの設置）の推進に取り組み、241 報の論文を発表するとともに、領域内で 120 件以上の共同研究が進行するに至った。今後もさらに、今までの活動を発展させる予定である。

各研究班の取り組みについては、「環境の空間的不均一性に対するレジリエンス機構」、「環境の不規則な経時変動に対するレジリエンス機構」、「レジリエンスを可能にするプロテオーム多様化機構」、「複合環境応答」に分けて記載する。

「環境の空間的不均一性に対するレジリエンス機構」では、土壤中に不均一に分布する硝酸イオンに対するシステム的な吸収制御に加えて、環境ストレスにより不均一に生じるダメージを周囲の細菌群がリガンドの枯渇で認識し、ダメージ部位の拡大を防ぐしくみ、また、公募研究者による不均一な鉄イオンに対するシステム的な応答や、局所的に与えたアンモニアイオンに対するイネ科植物の根の屈性など、不均一環境下において初めて発揮される植物独自の適応能力が次々と見出されている。自然界では太陽光も木漏れ日などのような空間的不均一性が常に生じているが、転写開始点変化を介したプロテオーム多様化に加えて、公募班による葉緑体の配置の巧妙な変化の発見など、新たな知見が得られつつある。これらは、均一環境系から不均一環境系へ環境応答研究を転換させることを先導するという本領域の目的が着実に遂行されている証左である。また、不均一な条件下で環境情報が組織間をどのように伝えられ、どこでどのように統御されているかという課題についても、システム的な統御に関わる転写因子や、屈性に関わる輸送体などの同定が進んでいる。加えて、光と窒素栄養などの複合的な不均一環境応答の解析にも公募班を含む複数の班が着手しており、新たな適応能力の発見が期待される。公募班によって、土壤中の栄養不均一性を 3 次元的に再現するデバイスが完成し、また、篩管内を長距離移行する分子群として新たに一群の mRNA が見出されるなど、公募班への今後の期待も大きい。これまでの研究のベクトルを継承しつつ、よりメカニズムの解明の方向へシフトして、環境の「空間的不均一性」に対する植物の適応機構やその普遍性について引き続き研究を進めていく方針である。

「環境の不規則な経時変動に対するレジリエンス機構」では、徐々に変化する環境刺激の長さや強さに応じて植物が段階的に応答を変化させるステージゲート応答について、その分子基盤解明を目指して研究を進めてきた。その結果、乾燥に対するステージゲート応答については、計画研究・木下班が中心となり、乾燥による気孔閉鎖誘導と花成誘導の両方に bHLH 型転写因子である AKSs/FBHs が関わること、そして乾燥の長さや強さに応じた AKSs/FBHs の段階的なリン酸化による標的遺伝子の変化が、ステージゲート切り替え機構の本質である可能性が明らかとなってきた。また冠水によるステージゲート応答については、計画研究・芦荻班が中心となり、冠水依存的な節間成長のトリガーとしてエチレンが働くこと、またイネの節間伸長を負に制御する DEC1 が冠水依存的に発現低下することなどが明らかとなり、これらの物質の蓄積量の変化が、変動ストレスの長さや強さの計測機構の実体である可能性が見えてきた。さらに現在、公募研究・佐藤班による窒素欠乏に対するステージゲート応答の研究、そして公募研究・城所班による温度変化に対するステージゲート応答の研究においても、鍵転写因子の段階的なリン酸化による標的遺伝子の変化がステージゲートの実体であることが明らかになりつつある。よって今後は、公募研究・太治班など、さらに多くの公募班も巻き込み、様々な環境刺激に対するステージゲート機構の実体を明らかにしていくことにより、ステージゲート応答における一般性のある共通機構を明らかにすることを目指す。

「レジリエンスを可能にするプロテオーム多様化機構」では、前述の通り、これまでの領域内連携研究によって、転写開始点制御によるプロテオーム多様化機構が、植物の環境応答において共通に働くばかりでなく、真核生物に普遍的な現象であることを明らかにした。さらに、フィトクロムを介した光刺激による転写開始点制御をモデルケースとして、その分子機構を明らかにするとともに、その基本メカニズムが真核生物に共通であることを示した。以上の成果は、真核生物のセントラルドグマに、新たな一過程として転写開始点制御を付け加え、生物の教科書を書きかえるものであると考えられる。またこれまでに、様々な環境刺激に応答した転写開始点制御によってタンパク質の細胞内局在が変化し、そのことが植物の環境適応にとって生理的に重要であることが、領域内の複数の公募班によって示された。さらに、環境刺激に加えて、組織特異的・細胞種特異的な転写開始点変化や、発生段階による転写開始点の変化なども明らかになりつつある。よって今後は、公募研究が扱う多種多様な環境応答現象の中で、刺激依存的な転写開始点変化のみならず、組織・細胞種や発生段階特異的な転写開始点変化にも注目し、それらによって引き起こされるプロテオーム変化の生理学的意義について、個々の公募研究で解析を進める。そしてそれらの知見を領域として蓄積していくことで、転写開始点変化の解析が植物環境応答の理解に不可欠であるとの概念をさらに確固たるものとし、当該分野における研究方法の変革を先導する。

またこれまで領域内で共有してきた研究支援センター・TSS シークエンス部門による技術は、遺伝子の転写開始点を網羅的に把握するためのトランスクリプトーム解析であり、最終的に把握すべきプロテオームとの間には大きなギャップが存在する。そこで今後、本領域研究では、このギャップを埋めるために、mRNA 全長配列の解析や、mRNA 上の翻訳開始点の網羅的解析を行うための技術を確立し、その知識と技術を領域内で共有することにより、転写開始点変化によって引き起こされるプロテオーム変化のより正確な理解を目指す。

「複合環境応答」では、2つ以上の複合環境に対する植物のレジリエンス機構の解明に取り組み、具体的な成果が出始めている。例えば、イネの冠水抵抗性の1つに、冠水後に蓄積したエチレンをトリガーにホルモンのリレーを通して草丈を伸張させる仕組みがあるが、この反応に、赤色光と遠赤色光の比による避陰反応が巧みに利用されていることが見いだされつつある。この研究は、計画研究・芦荊班、松下班、および公募研究・後藤班の連携を通して、それぞれの専門知識が融合することで初めて明らかとなった成果の好例である。今後さらに、公募研究も積極的に巻き込み、異なる環境刺激に対する植物の応答について研究を進める領域内の様々な班の間での連携を強化することで、多種多様な組合せでの複合環境応答機構の解明へと展開し、より複雑な自然環境応答の理解を目指す。

国際的なネットワーク構築の取り組みについては、今後も若手研究者が企画する国際オンラインセミナーシリーズを軸として進める。2023年度については既に5件のセミナー開催が決まっており、2024年度についても同様に隔月開催を目指す。また2024年度中には本研究領域の成果と今後の研究の方向性を国際的に著名な研究者を交えて議論するため、オンサイトの国際シンポジウムを開催する。さらに、計画研究・木下班の研究分担者である今泉が日米両国で併任する強みを生かし、ワシントン大学の今泉研究室を拠点として今後日米間での国際ネットワークの構築を進める。そのための準備として、2024年度に総括班の複数のメンバーでワシントン大学を訪問し、現地研究者と打合せを行う予定である。

## 13 総括班評価者による評価

研究領域全体を通じ、総括班評価者による評価体制（総括班評価者の氏名や所属等）や本研究領域に対する評価コメントについて、具体的かつ簡潔に2頁以内で記述すること。

### 遠藤斗志也（京都産業大学・生命科学部・教授）

本領域は従来解析が難しかった、しかし動くことができない植物の生存・成長に必須の「不均一環境における環境応答」の実体とメカニズムをテーマとした、極めて挑戦的かつ野心的な研究である。領域会議にオンライン、対面で何回か参加させていただき、具体的な成果を研究者の生の声として聞く機会を得た。不均一な光、栄養源、（雨による）濡れや冠水など、多岐にわたる不均一環境要因を制御し、その生理的応答を観察解析する実験系の構築には、各研究者のユニークなアイデアが存分に生かされ、成果を聴くこと自体、知的にエキサイティングな体験であった。さらに実験室内で不均一環境を模倣するだけでなく、実際の野外環境の中で多数の植物を解析することで、不均一環境への応答の新たな原理の発見（公募班員後藤らの結果）につながる成果が報告されたことも印象的であった。領域代表者である松下らの発見を足掛かりとして、転写開始点変化によるプロテオームの変化が植物環境応答において重要な役割を担うことの証明は当初の目標の1つであったと理解するが、転写開始点解析の技術支援により多数の試料について検証が行われ、この現象が特殊なものではなく、植物全般に普遍的に見られる現象であることが証明されたことは重要である。同様の現象は植物に留まらず酵母やヒト培養細胞においても起こっているらしいことが明らかになり、転写開始点変化のメカニズムの理解が進んだこととあわせて、細胞生物学全般に大きなインパクトを与える新たなパラダイム構築につながる成果と言える。すでに領域研究の半ばで目標を達成し、今後はタンパク質レベルでの多様性解析に進むことを期待するとともに、植物科学を越えた科学コミュニティへの積極的発信が望まれる。質量分析の支援も特筆すべきで、網羅的リン酸化解析やペプチドホルモンの探索等において多くの成果があがっている。このように、研究費を初期段階で重点的に配分することで TSS シークエンス、質量分析、網羅的タンパク質相互作用解析、イメージングの技術支援体制を早期に立ち上げ、領域内で中間目標に向けた研究および共同研究を駆動・加速していることは、学術変革領域研究のようなチーム型予算のメリットをフルに生かした成果である（ハイインパクトな学術雑誌への原著論文の発表、共同研究の実績数などの数値データに表れている）。一方で「Frontyard of Science」、「Backyard of Science」と名付けたユニークな若手育成企画も印象に残った。

### 工藤 洋（京都大学・生態学研究センター・教授）

不均一環境において植物がどのように応答して、生育を最大化するかという学術的課題に対し、最新の手法を用いて解答を与える研究成果が得られている。計画班、公募班の編成は研究内容上良い構成であり、環境情報の感知・伝達・記憶・応答に関する新規の発見がなされている。各班の独自の成果だけでなく、転写開始点制御の解析をそれぞれが得意とする環境ストレスにおいて実施することにより、統合データベースが作成されその論文化が進んでいる。このようなことは、研究領域を組むことによってはじめて可能であり、学術変革のスキームを最大限に生かしている。また、支援班もトップレベルの最新技術を提供しており、各班の研究を強力に加速するとともに、その水準を世界レベルのものとするのに必須の役割を果たしている。若手育成、国際化についての活動も良好であり、優秀な若手研究者が育っている。以上のように、当研究領域の進捗については、きわめて優れており、非常に高く評価できる。

### 長谷あきら（京都大学・名誉教授）

本領域の目的は、時空間的に不均一な環境（変化）に対する植物の応答原理と、それを実現する分子機構の解明である。これまでに、当該分野で高い実績をもつ研究者が牽引する様々な先進的研究が進み、また、領域代表者らが発見した「転写開始点制御によるプロテオーム多様化」の解析も順調に進んだ。前者では、土壌中の栄養環境をはじめとする空間的に不均一な環境に応答するためのシステミックな制御や、環境の時間的变化に対応するステージゲート制御の分子機構について大きな成果が得られた。また、本領域の最大の特徴である「転写開始点制御」については、領域代表者の強力なリーダーシップのもとに、

多数の班員の協力を得て、網羅的解析が精力的・組織的に進められ、この現象が植物の環境応答において共通に働くばかりでなく、真核生物に普遍的な現象であることが明らかになりつつある。これは、生物学の教科書に新しい一章を加えるような大きな成果である。以上のように、本領域の研究は順調に進捗しており、領域終了時には新しい領域が切り拓かれることが期待される。

領域の運営も順調と思われる。まずは、領域内の連携を促進・仲介する仕組みを整備することで、多くの共同研究が開始されるに至った。技術支援においても、転写開始点解析のみならず、エピジェネティクスやプロテオミクスに関する先進的な網羅解析技術が提供され、多くの班員に活用されている。若手研究者育成も、若手の会の開催や海外渡航支援に加え、若手が企画するセミナーを開催するなど、活発に行われている。以上のように、本領域の運営は効率的・効果的に進められていると判断する。

### 福田裕穂（秋田県立大学・学長）

本領域では、班員が有機的な研究ネットワークを作り、領域代表者の強いリーダーシップのもとに、プロジェクトの半ばにおいて優れた研究成果をあげている。すでに 241 編の論文が出版され、そのうちの多数の研究成果がトップジャーナルに発表されていることからこの領域の成功は明らかであり、高く評価される。この中でも、研究支援センターの支援のもと、研究代表が確立した転写開始点解析技術を領域内で徹底共有し、植物の多様な環境応答現象においてプロテオームの変化を検出し、転写開始点制御によるプロテオーム多様化機構の普遍性の証明に挑戦した。その結果、光刺激以外の様々な不均一環境変動に対する植物の応答においても普遍的に働くこと、そしてその主目的が、転写開始点の違いにより代謝酵素の細胞内局在を変化させ、様々な環境変動に応じて代謝経路の細胞内区画を切り換えることであることを明らかにした。さらに同様の制御が酵母とヒト培養細胞でも起こることを明らかにし、刺激に応じた転写開始点選択によるプロテオーム多様化が真核生物に普遍的な現象であることを示すことに世界で初めて成功した。このような領域研究ならではの包括的な研究により、この先導的な発見をしたことに高い評価を与えたい。また、年 1 回の若手の会、毎月の若手育成企画などを通して、若手同士の交流が広がり、若手研究者の将来の展望や新たな共同研究や連携研究のきっかけとなったこと、そしてその結果、これまでに教授への昇進（4 名）、准教授への昇進（12 名）、講師への昇進（2 名）、助教への着任（8 名）、グループリーダー昇進（2 名）など、多くの若手のステップアップが実現したことを高く評価したい。

### 吉田 稔（理化学研究所・理事、環境資源科学研究センター・グループディレクター）

動き回ることでできない植物は木漏れ日の様な不均一光環境、土壤中栄養源などに代表される不均一栄養環境に適応する必要があり、また一個体であっても光合成を行なう気相と栄養吸収を行なう土相（または水相）という異なる環境空間にまたがって生育するため、地上部と地下部の双方において変動する環境情報を時空間的に統合して適応する必要に迫られる。そこで不均一な環境からの情報を入力・統合・出力し、頑健かつ柔軟でダイナミックな適応能力（レジリエンス）を発揮するための分子機構を解明することを目的としてこの領域が設定された。

これまでのモデル生物による均一環境での解析から、より自然界における植物の環境適応能力を理解するという観点から理にかなった研究領域設定であり、中間評価までの間の研究の進展は目を見張るものがある。特に根の一部が局所的な窒素の欠乏におちいったとき、その情報をほかの根に伝え、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>の取り込みを相補的に促進させるペプチドホルモン CEP の誘導、受容、硝酸取り込み至る経路の研究やストレス応答を細胞間で伝えるペプチドホルモン PSY の研究は、不均一環境における植物の適応能力の理解を進めるための、とりわけ優れた成果である。また、Nanopore を用いた long-read RNA シーケンス法や全ゲノム DNA メチル化解析法（nanoEM）など、新たな技術開発も進めており、今後の展開が期待される。現時点で論文化されていない成果も多く、領域研究期間終了までにはさらに多くの成果が挙がるのが期待される。一方で不均一環境とは関連の低い研究も多いが、高温、乾燥、感染、冠水など、ストレス応答機構の解明は、自然環境における適応機構として重要であり、均一環境下での実験であっても躊躇なく強力で推進すべきである。