

令和 4 年 6 月 10 日現在

機関番号：11201

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03961

研究課題名(和文) 植物の低温馴化過程における温度と青色光の認識機構

研究課題名(英文) Temperature and light signals in plant cold acclimation

研究代表者

上村 松生 (UEMURA, MATSUO)

岩手大学・農学部・教授

研究者番号：00213398

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、野外の複雑な環境下において植物が温度と光信号をどのように受容し細胞内に伝達したのち凍結耐性を獲得するのかを総括的に理解することを目指して実施された。シロイヌナズナ野生型と光受容体欠損体を用いた結果は、低温馴化期間に与えた光の波長によって凍結耐性の獲得が異なっていること、温度と光に加えて波長の異なる光間の相互作用が見られることなどが明らかになった。また、低温暴露後、短期間に起こるタンパク質リン酸化の動的状態を網羅的に明らかにした。他に得られた低温馴化・脱馴化過程に起こる生理学的・プロテオーム変動に関する知見と併せ、複雑な植物の凍結耐性獲得機構の理解を進めることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の低温応答機構に関する研究は単一環境因子(主に温度)に焦点を絞ったものが多い。しかし、地球規模での気候変動が顕著になってきている現在においても低温・凍結による農作物被害が頻発していることを考慮するとより複雑な環境を制御して野外での低温応答機構を理解する研究を展開することは必須である。光と温度を組み合わせ実施された本研究による成果は、その二つの環境因子間の複雑な相互作用の一端を明らかにし、さらに、低温に植物が応答する基盤的知識を充実することができたことから、植物生理学分野への学術的貢献に加えて有用作物の野外での温度+光環境に対応した分子育種にも重要な基盤的情報が提供できたものと考えられる。

研究成果の概要(英文)：This study was conducted with the aim of gaining comprehensive understanding on how plants perceive temperature and light signals, transmit them intracellularly, and then acquire freeze tolerance under complex environmental conditions. The results using the wild type *Arabidopsis thaliana* and its photoreceptor mutants show that the acquisition of freeze tolerance differs depending on the wavelength of the light given during cold acclimation period, and the interactions between the light having different wavelengths in addition to the temperature and light were clearly observed. We also comprehensively elucidated the dynamics of protein phosphorylation that occurs in a short period of time after low-temperature exposure. In addition to the other physiological and proteomic findings obtained in association with the process of cold acclimation and deacclimation, we were able to advance the understanding of the complex mechanism of acquiring freeze tolerance in plants.

研究分野：植物生理学

キーワード：低温馴化 低温シグナル 光シグナル 凍結耐性 シロイヌナズナ プロテオーム

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

多くの高等植物は「固着生活」を選択し、様々な環境下で生存するために必要な形質を獲得してきた。その中で、地球温暖化時代にあっても頻繁に起こる急激な温度低下、そして、その結果として発生する早霜や晩霜に対応するために凍結耐性は重要である。重要作物を含む温帯以北に生育する植物の冬季における生存を支配する凍結耐性は、低温馴化 (Cold Acclimation) 機構によって獲得される。低温馴化過程では、凍結傷害の初発部位である細胞膜の構造・機能を凍結下で安定させることが必須であり、大きな細胞膜組成改変を伴うことが証明されている。しかし、既存の研究が実験室内で単一の環境条件(温度)を変化させた場合の応答を調べたものがほとんどであるため、複数の環境条件の変化に対応した野外の植物生存戦略を理解することは難しい。

野外では、光、温度、湿度などが複雑に関係し合って、凍結耐性獲得速度や程度に影響を与えることが予想される。しかし、その分子機構については全く明らかになっていない。従って、植物が複雑な環境変化に対応して凍結温度下で生存する機構を理解するためには、今までの実験条件をさらに複雑化し、体系的に変化させて植物の応答を解析する必要があると考えられた。

### 2. 研究の目的

本研究は、野外の複雑な環境下において、植物が外界の環境からの信号をどのように受容するのか、そして、その情報を細胞内でどのように伝達し凍結耐性を獲得するのかについて総括的に理解することを究極的な目標とした。具体的に、本研究期間においては、

- (1) 野生型、光受容体欠損体などを用いて、温度(低温)と光質(波長の異なる光)への応答を生理生化学および細胞生物学的に解析すること
- (2) 低温馴化機構に対する細胞膜を含む膜タンパク質(リン酸化タンパク質を含む)変動の貢献を明らかにするため、ショットガンプロテオミクス手法により網羅的解析を行うこと

を目的とした。これらの解析によって、単一環境因子の変動に対する応答を解析してきた既存の成果と本研究における複雑な環境変化に対する応答に対する解析結果を組み合わせ、野外で生育する植物の低温環境下での生存戦略を理解し、複雑な環境変動を考慮した作物の生産効率の向上へ貢献する。

### 3. 研究の方法

- (1) 温度(低温)と光質(波長の異なる光) 応答の生理生化学および細胞生物学的解析

シロイヌナズナ野生型および光受容体 (Cryptochrome あるいは Phytochrome) の低温馴化機構に対する光質(白色光、赤色光、青色光)の影響を凍結耐性、細胞内化学組成や低温誘導性遺伝子発現などの面から詳細に解析した。

シロイヌナズナ野生型および光受容体 (Phytochrome) を用いて低温馴化中に温度較差を付けたり野外で低温馴化を行い、光と温度の相互作用が低温馴化に及ぼす影響を解析した。

植物の基本的な低温馴化機構を理解するため、i) 非破壊的な観察システムを利用した低温誘導性遺伝子 (*COR15a*) 発現制御機構、ii) カルシウムイオン変動を介した低温シグナル受容と伝達機構、iii) 細胞膜水チャンネル (Aquaporin) の低温馴化機構への関与、を解析した。

- (2) ショットガンプロテオミクス

低温馴化前後、あるいは、低温馴化後に脱馴化した植物試料(主にシロイヌナズナ)から水性二層分配法により細胞膜を調整し、ショットガンプロテオミクスにより細胞膜タンパク質の低温馴化応答性を網羅的に解析した。

植物が低温受容する際に鍵となるイベントの1つである膜タンパク質リン酸化を把握するため、低温馴化初期(～1時間)のシロイヌナズナ試料から経時的に調整したマイクロソーム画分を用いて、リン酸化されたタンパク質をショットガンプロテオミクスにより同定し、リン酸化イベントネットワークに見られる低温応答性について解析した。

### 4. 研究成果

- (1) 温度(低温)と光質(波長の異なる光) 応答の生理生化学および細胞生物学的解析  
低温馴化機構に対する光質の影響

異なる単色光条件下でシロイヌナズナを1日間低温馴化処理すると、光合成量子効率指数 (Fv/Fm) で評価された野生型植物の凍結耐性は青色光で最大となり、その光効果は青色光受容体クリプトクロム変異体 (*cry1cry2*) では維持されなかった。興味深いことに、細胞膜安定

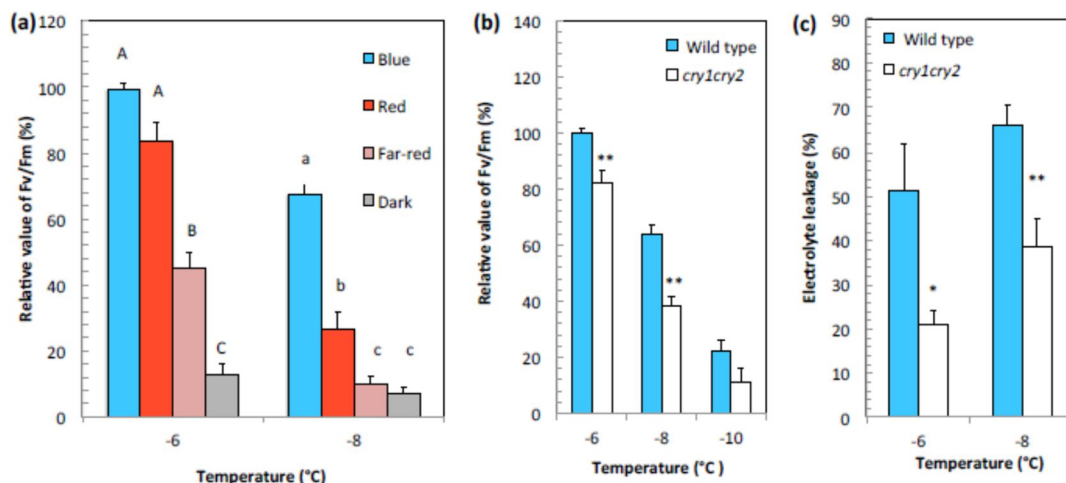


図1 青色光での低温馴化の効果

(a) シロイヌナズナ野生型を異なった光 (Blue、Red、Far-Red あるいは Dark) で1日間低温馴化した際の-6°C あるいは-8°C で凍結した後の生存率。(b) 野生型あるいは *cry1cry2* 変異体を青色光で1日間低温馴化した後の生存率 (光合成活性を指標として測定)。(c) 野生型あるいは *cry1cry2* 変異体を青色光で1日間低温馴化した後の生存率 (細胞膜安定性を指標として測定)。(Environmental and Experimental Botany 183: 104340, 2021 より一部改変)

性 (電解質漏出) および植物再成長によって評価された低温馴化後の凍結耐性は、野生型よりも *cry1cry2* 変異体で高かった。青色光下での低温馴化では、転写因子 *HY5* とその支配下にあるアントシアニン合成遺伝子の転写レベルが上昇した。実際、アントシアニン含有量にも影響を及ぼした。対照的に、青色光は低温馴化に重要な転写因子 *CBF* および低温誘導性遺伝子 (*COR*) の転写レベルを低下させた。これらの結果は、低温馴化過程にはクリプトクロムによって制御される経路など複数のものがあり、青色光-クリプトクロムシステムが複雑に関与していることを示唆している。

さらに、光質が与えるシロイヌナズナ植物体の低温馴化機構への影響を解析したところ、i) 野生型では単色光より混色光下での低温馴化効果が大きいこと、ii) *cry1cry2* 変異体を用いた実験からクリプトクロムは青色光以外の光に関係する低温馴化にも関わっていること、iii) 赤色光受容体フィトクロム (*phyB* と *phyD*) 変異体を用いた実験からクリプトクロムとフィトクロムの相互作用があることなどが示唆され、低温環境における光質間の強い関与が明らかになった。

低温馴化過程における温度と光の影響に関する研究に関連して、オオムギを使ってハンガリーのグループと共同研究も行い、処理温度に依存的に光質の違いが凍結耐性と脂質組成に影響することも明らかにした。

#### 光と温度の相互作用が低温馴化に及ぼす影響

温度変動を伴う野外における低温馴化機構を理解するため、昼夜に異なった温度処理を行ったシロイヌナズナ野生型とフィトクロム変異体 (*phyB*) を用いて実験を行った。昼 11°C/夜 2°C の場合、12 時間および 8 時間日長の両方で野生型がより高い凍結耐性を示した。また、*phyB* の凍結耐性は 8 時間日長の方が低かった。終日 2°C では、8 時間日長においては両者の凍結耐性は同等だったものの、12 時間日長では *phyB* の方が野生型よりも低かった。以上の結果は、秋や春のように温度の日較差が大きい場合、PHYB は日長が短いほど低温馴化プロセスを促進すること、また、気温は低いが日長が長くなり始めた初春には凍結耐性を保持する役割をしている可能性が示された。これらの観察とともに低温誘導性転写因子 *CBFs* の発現も調査され、PHYB、温度、光の相互作用に関する知見を得ることができた。

#### 植物の基本的な低温馴化機構

非破壊的な観察システムを利用した低温誘導性遺伝子 (*COR15a*) 発現制御機構の解析を行うため、*COR15A* プロモータにルシフェラーゼレポーター遺伝子を接続したコンストラクトをシロイヌナズナに組み込み、リアルタイムで遺伝子発現を観察する植物内モニタリングシス

テムを開発した。*COR15A* プロモータは、2°C 一定の昼夜サイクルによって強く発現誘導されたが、その誘導は 8°C 以上の暗黒下で突然抑制された。また、*COR15A* の温度依存性誘導と一致して、より低い馴化温度がより高い凍結耐性をもたらすことを示した。光合成電子伝達阻害剤 (DCMU) は、2°C での昼夜サイクルに対する応答性を排除し、低温誘導性転写因子 (CBF) による凍結耐性の調節に加えて、光合成レドックス状態や光合成産物蓄積のいずれか、あるいはその両方が低温馴化中の光周期に関係する *COR15A* の応答性を調節する可能性を示していた。

ii) カルシウムイオン変動を介した低温シグナル受容と伝達機構の解析は、シロイヌナズナを材料に共焦点低温顕微鏡を使用した  $\text{Ca}^{2+}$  シグナル分析技術を開発し、冷却開始温度、冷却速度、および、冷却時間の組み合わせを変えらることにより実施した。根細胞と葉細胞の両方で、冷却が停止した後、 $\text{Ca}^{2+}$  シグナルは急速に消失し、一定の低温下では  $\text{Ca}^{2+}$  シグナルは観察されなかった。興味深いことに、2°C から -2°C へ冷却したところ、未馴化植物はほとんど  $\text{Ca}^{2+}$  シグナルを示さなかったが、低温馴化植物は根細胞で  $\text{Ca}^{2+}$  シグナルを生じた。これら結果は、植物が温度環境に合わせて温度感度を調整しながら、 $\text{Ca}^{2+}$  信号によって温度低下を感知していることを示唆している。さらに、野外で低温馴化した場合、低温誘導性転写因子 *CBF* の発現パターンは実験室内で低温馴化したものと異なっていること、また、 $\text{Ca}^{2+}$  チャネルブロッカー処理結果は  $\text{Ca}^{2+}$  誘導性 *CBF* 発現が温度変動の振幅と密接に相関していることを示し、 $\text{Ca}^{2+}$  シグナルが自然条件下で *CBF* 発現を調節していることを示唆していた。

iii) 細胞膜水チャンネル (Aquaporin: PIPs) のシロイヌナズナ低温馴化機構への関与を様々なアプローチで調査した。低温馴化が *PIP1;4* と *PIP2;5* の転写産物および *PIP2;5* タンパク質量の特異的蓄積をもたらしたことから、*PIP2;5* が寒冷環境応答に主要な役割を果たしていることが示唆された。しかし、*pip1;4* および *pip2;5* の一重または二重変異体は凍結耐性変化を示さなかったが、野生型と比較して凍結ストレス条件下での根の伸長および細胞生存応答においてより低温感受性が高かった。さらに、*PIP1;4* または *PIP2;5* のいずれかの変異は転写レベルと翻訳レベルの両方で多くのアクアポリンの発現を変化させた。以上の結果は、*PIP1;4* および *PIP2;5* を含むアクアポリンメンバーが協調して機能し、低温馴化および凍結耐性応答を調節することを示唆している。

## (2) 低温馴化におけるプロテオーム応答の解析

### 細胞膜タンパク質のショットガンプロテオミクス

モデル単子葉植物であるミナトカミジグサ (*Brachypodium*) 細胞膜プロテオームの低温応答をなど解析した。2 日間の低温馴化は膜保護と糖レベルの初期増加に十分であり、154 個のタンパク質の存在量の有意な変化を生じた。低温馴化が長引くとさらに可溶性糖が増加し、680 を超えるタンパク質の量が変化した。この結果は、低温応答に早期応答と持続的応答の両方が存在することを示唆している。メタ分析により、低温で変動する細胞膜タンパク質は、低温耐性、代謝、輸送、病原体防御、乾燥・浸透圧・高塩ストレス、生物的ストレス応答において既知の役割を果たし、ストレス応答間のクロストークを強く示唆していた。

シロイヌナズナ懸濁培養細胞が示す成長ステージ依存的な低温馴化およびアブジジン酸 (ABA) 処理による凍結耐性増加機構を細胞膜ショットガンプロテオミクスにより解析した。細胞膜プロテオームは成長ステージによって異なった低温応答および ABA 応答を示した。低温馴化と ABA 応答処理に対する細胞膜プロテオーム応答の比較は、ABA が低温に反応する細胞膜プロテオーム変化の重要なシグナルの 1 つであることを示したが、それ以外のシグナルが低温馴化に関与していること、また、低温馴化プロセスへの ABA の関与は成長段階の進行とともに減少することが明らかになった。

秋から冬にかけて起こる低温馴化プロセスに比較して、冬から春にかけて気温が上昇する過程で起こる低温脱馴化プロセスの理解は完全に特徴付けが行われておらず、脱馴化プロセスにおける原形質膜の重要性に取り組んだ研究はほとんどない。そこで、低温馴化および脱馴化中のシロイヌナズナ葉の細胞質膜画分を用いてショットガンプロテオミクスを行った。その結果、この 2 つのプロセスで大幅に変化した細胞膜タンパク質の多くが低温馴化と脱馴化で可逆的に反応するものの、いくつかの代表的な低温応答性タンパク質は脱馴化により元に戻らないことが明らかになった。以上の結果は、植物が低温脱馴化過程で成長・発達を再開することを示唆しているが、脱馴化プロセス中の突然の凍結の脅威に対処するために細胞膜のいくつかの低温馴化誘導性変化が脱馴化過程で維持される可能性を示している。

### 植物の低温応答初期におけるリン酸化プロテオミクス

植物が低温に曝されたことを認識し細胞内にその信号を伝える際に重要な役割を果たすと考えられるタンパク質リン酸化イベントを同定するため、ショットガンプロテオミクスおよびそれに関連する解析を用いてリン酸化プロテオームの低温応答を解析した。短時間(5~60分)の低温曝露は、細胞イオン恒常性、溶質およびタンパク質輸送、細胞骨格組織化、タンパク質修飾、およびシグナル伝達プロセスに關与するタンパク質の急速なリン酸化変化をもたらすこと、および、複数のプロテインキナーゼ(RLK、MAPK、CDPKなど)が初期の低温シグナル伝達に關与している可能性があることが明らかになった。これらの結果は、植物が初期の温度低下にどのように反応するかを理解するための重要なデータリソースとなり得る。

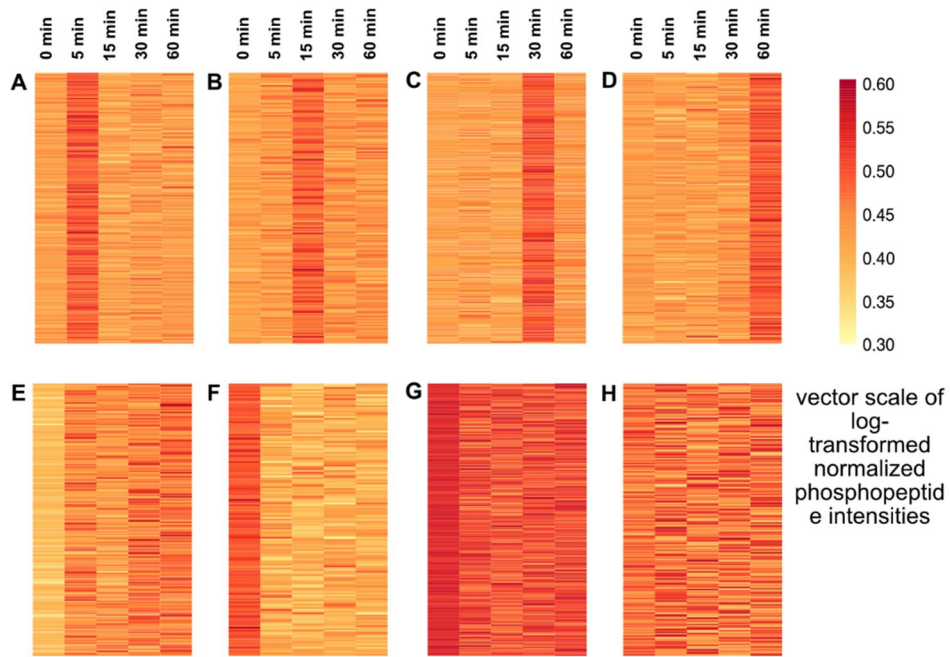


図2 低温応答性リン酸化ペプチドの時間変動解析

シロイヌナズナ野生型に見られる低温応答性リン酸化ペプチドの量的変動をリン酸化の時間ピークによって分類した。ピークが見られる時間は、A) 5分、B) 15分、C) 30分、D) 60分、E) 増加は見られるがピークは観察されない、F) 低温処理で減少が見られる、G) 低温処理で減少が見られるが一定の法則はない、H) 低温に反応しない。(International Journal of Molecular Sciences 2020, 21, 8631より引用)

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計27件（うち査読付論文 23件 / うち国際共著 9件 / うちオープンアクセス 9件）

1. 著者名 Zhong Z, Kobayashi T, Zhu W, Imai H, Zhao R, Ohno T, Rehman S, Uemura M, Tian J, Komatsu S.	4. 巻 221
2. 論文標題 Plant-derived smoke enhances plant growth through ornithine-synthesis pathway and ubiquitin-proteasome pathway in soybean	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Proteomics	6. 最初と最後の頁 103781
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jprot.2020.103781	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Kamal Md M, Erazo C, Tanino KK, Kawamura Y, Kasuga J, Laarveld B, Olkowski A, Uemura M.	4. 巻 84
2. 論文標題 A single seed treatment mediated through reactive oxygen species increases germination, growth performance, and abiotic stress tolerance in Arabidopsis and rice.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 2597-2608
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2020.1808444	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Kovacs T, Ahres M, Palmai T, Kalapos B, Kovacs L, Uemura M, Crosatti C, Galiba G	4. 巻 21
2. 論文標題 Decreased R:FR ratio in the incident white light affects the composition of barley leaf lipidome and freezing tolerance in a temperature dependent manner	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 8863
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms21207557	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Kamal MM, Ishikawa S, Takahashi F, Suzuki K, Kamo M, Umezawa T, Shinozaki K, Kawamura Y, Uemura M	4. 巻 21
2. 論文標題 Large scale phosphoproteomic study of Arabidopsis membrane proteins reveal early signaling events in response to cold	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 8631
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms2122863	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Ceballos-Laita L, Gutierrez-Carbonell E, Takahashi D, Abadia A, Uemura M, Abadia J, Lopez-Millan AF.	4. 巻 21
2. 論文標題 Effects of manganese toxicity on the protein profile of tomato ( <i>Solanum lycopersicum</i> ) xylem sap as revealed by shotgun analyses.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 8863
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms21228863	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Imai H, Kawamura Y, Nagatani A, Uemura M.	4. 巻 183
2. 論文標題 Effects of the blue light-cryptochrome system on the early process of cold acclimation process of <i>Arabidopsis thaliana</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Environmental and Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 104340
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.envexpbot.2020.104340	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Tominaga Y, Uemura M, Kawamura Y.	4. 巻 62
2. 論文標題 In planta monitoring of cold-responsive promoter activity reveals new insight into cold acclimation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 43-52
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa138	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Juurakko CL, Bredow M, Nakayama T, Imai H, Kawamura Y, diCenzo GC, Uemura M, Walker VK.	4. 巻 11
2. 論文標題 The <i>Brachypodium distachyon</i> cold-acclimated plasma membrane proteome is primed for stress resistance.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 G3: Genes, Genomes, Genetics	6. 最初と最後の頁 jkab198
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/g3journal/jkab198	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Ceballos-Laita L, Takahashi D, Uemura M, Abadia J, Lopez-Millan AF, Rodriguez-Celma J.	4. 巻 23
2. 論文標題 Effects of Fe and Mn deficiencies on the root protein profiles of tomato ( <i>Solanum lycopersicum</i> ) using two-dimensional electrophoresis and label-free shotgun analyses	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 3719
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms23073719	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 開勇人, 上村松生, 河村幸男	4. 巻 60
2. 論文標題 植物の低温感知と馴化の制御: 植物の冬季感知の理解に向けて	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 生物物理	6. 最初と最後の頁 98-101
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2142/biophys.60.098	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 開勇人, 上村松生, 河村幸男	4. 巻 53
2. 論文標題 植物が温度ノイズの中から冬を感知するメカニズム	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 細胞	6. 最初と最後の頁 232-235
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Li B, Takahashi D, Kawamura Y, Uemura M.	4. 巻 211
2. 論文標題 Plasma membrane proteome analyses of <i>Arabidopsis</i> suspension cultured cells (T87 line) associated with freezing tolerance and growth phase.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Proteomics	6. 最初と最後の頁 103528
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jprot.2019.103528	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する



1. 著者名 Ahamed A, Kawamura Y, Maeshima M, Rahman A, Uemura M.	4. 巻 61
2. 論文標題 Functional redundancy of plasma membrane aquaporins PIPs under cold acclimation and freezing tolerance in <i>Arabidopsis thaliana</i> .	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 787-802
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa005	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hiraki H, Watanabe M, Uemura M, Kawamura Y.	4. 巻 168
2. 論文標題 Season specificity in the cold-induced calcium signal and the volatile chemicals in the atmosphere.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Physiologia Plantarum	6. 最初と最後の頁 803-818
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pp1.13019	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hiraki H, Uemura M, Kawamura Y.	4. 巻 60
2. 論文標題 Calcium signaling-linked CBF/DREB1 gene expression was induced depending on the temperature fluctuation in the field: views from natural condition of cold acclimation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 303-317
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcy210	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Miki Y, Takahashi D, Kawamura Y, Uemura M.	4. 巻 197
2. 論文標題 Temporal proteomics of <i>Arabidopsis</i> plasma membrane during cold- and de-acclimation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Proteomics	6. 最初と最後の頁 71-81
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jprot.2018.11.008	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Willick IR, Takahashi D, Fowler B, Uemura M, Tanino KT	4. 巻 69
2. 論文標題 Proteomic and FTIR-FPA analysis of the apoplast reveal cold acclimation response in the winter wheat crown tissues	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 1221-1234
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erx450	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Li B, Takahashi D, Kawamura Y, Uemura M	4. 巻 1696
2. 論文標題 Plasma membrane proteomics of Arabidopsis suspension cultured cells associated with growth phase using Nano-LC-MS/MS	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 185-194
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-4939-7411-5_12	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 金谷真希, 富永陽子, 開勇人, 上村松生, 河村幸男	4. 巻 64
2. 論文標題 植物はどのようにして季節変化を知る? : 低温馴化制御と光受容体フィトクロムの役割	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 低温生物工学会誌	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計29件 (うち招待講演 8件 / うち国際学会 9件)

1. 発表者名 Uemura M, Imai H, Kamal MM, Kondo M, Li B, Miki Y, Minami A, Takahashi d, Yago K, Kawamura Y.
2. 発表標題 Plasma membrane proteomics in plant cold hardiness research.
3. 学会等名 12th International Plant Cold Hardiness Seminar (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 上村松生
2. 発表標題 植物の環境適応機構における細胞膜の重要性
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 加藤旦, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 G-CaMP による低温誘導性カルシウムイオン動態の観察
3. 学会等名 東北植物学会第10回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高橋俊介, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 氷点下温度と凍結がもたらす馴化と耐凍性へのその影
3. 学会等名 東北植物学会第10回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 河村幸男, 上村松生
2. 発表標題 野外でのシロイヌナズナの凍結耐性の季節的変遷と機械学習によるその予測
3. 学会等名 第85回日本植物学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 加藤旦, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 低温誘導性カルシウムシグナルとカルシウムチャネルMCAの関与
3. 学会等名 東北植物学会第11回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 田村海妃, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 低温馴化が小胞体およびアクチンフィラメントに及ぼす影響
3. 学会等名 東北植物学会第11回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 笠松勇登, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 フィトクロムを介した日長および温度による低温誘導性遺伝子の発現制御とその解析
3. 学会等名 東北植物学会第11回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 下平基, 高橋亜未, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 光を介した低温馴化プロセスにおけるクリプトクロムの役割
3. 学会等名 東北植物学会第11回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Willick IR, Uemura M, Fowler DB, Tanino KK.
2. 発表標題 Tissue-specific changes in the apoplastic and intracellular proteome during sub-zero acclimation of winter wheat and rye crowns.
3. 学会等名 Plant Canada 2019
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Uemura M.
2. 発表標題 Tolerance to freezing stress in plants: importance in the era of global climate change.
3. 学会等名 4th International Symposium on Innovation in Plant and Food Sciences (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Uemura M.
2. 発表標題 Freezing stress tolerance in plants: importance in the era of global climate change.
3. 学会等名 Joint Seminar of UGAS-Hannover University (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kamal MM, Ishikawa S, Takahashi F, Shinozaki K, Umezawa T, Kawamura Y, Uemura M.
2. 発表標題 Comparative phosphoproteomic study of Arabidopsis microsomal membrane fraction in response to cold treatment.
3. 学会等名 International Symposium on Environmental Response Mechanisms in Plants and Animals
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 河村幸男, 上村松生.
2. 発表標題 植物の冬の感知と秋から冬にかけての気温と日長の特徴的な変化.
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Hiraki H, Liu N, Wang J, Stobbs J, Karunakaran C, Tanino K, Uemura M, Kawamura Y.
2. 発表標題 Effect of temperature fluctuating cold acclimation on freezing tolerance: focusing on the role of calcium ion.
3. 学会等名 11th International Plant Cold Hardiness Seminar (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 M. Uemura
2. 発表標題 Temporal changes of Arabidopsis plasma membrane proteome during cold- and de-acclimation
3. 学会等名 Seminar Series of the Molecular & Cellular Integrative Biology, Queen ' s University (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 開勇人, Karen Tanino, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 シロイヌナズナの野生型純系統間における、自然環境を再現した温度振動を伴う低温馴化处理の効果の検証
3. 学会等名 第63回低温生物工学会大会 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 金谷真希, 富永陽子, 開勇人, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 植物の凍結耐性獲得における日長と気温日較差の影響
3. 学会等名 農業気象学会北海道支部2018年大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐々木彩乃, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 常緑広葉樹における野外低温への応答傾向
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 開勇人, 渡邊学, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 低温誘導性カルシウムシグナルの季節性と大気中の揮発性化学物質
3. 学会等名 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Imai H, Kanaya M, Ogata M, Kawamura Y, Uemura M
2. 発表標題 Interactions of temperature and light signals in plant cold acclimation for survival in changing environment
3. 学会等名 VICEA Conference on Plant Growth, Nutrition & Environment Interaction III (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Imai H, Kanaya M, Ogata M, Kawamura Y, Uemura M
2. 発表標題 Temperature and light signals in cold acclimation and freezing tolerance
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Imai H, Kawamura Y, Nagatani A, Uemura M
2. 発表標題 Time-dependent manner of the involvement of blue light and cryptochrome in cold acclimation process
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Sasaki A, Shirahata M, Uemura M, Kawamura Y
2. 発表標題 Different features of field cold acclimation between deciduous and evergreen broad-leaved trees
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 上村松生
2. 発表標題 植物の低温馴化と細胞外凍結に対する耐性機構の制御
3. 学会等名 第62回低温生物工学会大会・セミナー (招待講演)
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 金谷真希, 富永陽子, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 植物はどのようにして季節変化を知る? : 低温馴化制御と光受容体フィトクロムの役割.
3. 学会等名 第62回低温生物工学会大会・セミナー
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 金谷真希, 富永陽子, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 植物はどうやって冬を知る? : 光受容体PHYBの役割
3. 学会等名 東北植物学会第7回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 開勇人, 富永陽子, 上村松生, 河村幸男
2. 発表標題 植物の低温馴化中における季節依存的なCa <sup>2+</sup> シグナルの役割
3. 学会等名 東北植物学会第7回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 上村松生, 今井裕之, 開勇人, 金谷真希, 佐々木彩乃, 河村幸男
2. 発表標題 植物の寒冷適応機構の理解を目指して
3. 学会等名 第129回日本森林学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

## 〔図書〕 計4件

1. 著者名 Takahashi D, Li B, Nakayama T, Kawamura Y, Uemura M	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer Science+Business Media, LLC	5. 総ページ数 18
3. 書名 Methods in Molecular Biology (Plant Proteomics: Methods and Protocols), 3rd Ed	

1. 著者名 Kamal MM, Takahashi D, Nakayama T, Miki Y, Kawamura Y, Uemura M.	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer Science+Business Media, LLC	5. 総ページ数 16
3. 書名 Methods in Molecular Biology (Plant Cold Acclimation: Methods and Protocols), 2nd Ed	

1. 著者名 Sakata K, Imai H, Zhu W, Tian J, Uemura M, Komatsu S.	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Discovery Publishing Group	5. 総ページ数 18
3. 書名 Plant Proteomics: Concept and Applications	

1. 著者名 Iwaya-Inoue M, Sakurai M, Uemura M. (Ed)	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 409
3. 書名 Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation: Adaptation Mechanisms and Their Applications	

## 〔産業財産権〕

## 〔その他〕

-

## 6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	河村 幸男	岩手大学・農学部・准教授	
	(Kawamura Yukio)		
	(10400186)	(11201)	

## 7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

## 8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
スペイン	CSIC			
カナダ	University of Saskatchewan	Queen's University		
中国	吉林大学	浙江大学		
ハンガリー	Centre for Agricultural Research			
中国	Jilin University			
カナダ	University of Saskatchewan	Queen's University		
ドイツ	Max-Planck Institute at Potsdam			
カナダ	University of Saskatchewan	Queen's University		
ドイツ	Max-Planck Institute at Potsdam			
Canada	University of Saskatchewan			
Spain	CSIC-EEAD, Zaragosa			