

令和 2 年 6 月 8 日現在

機関番号：13901

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2015～2019

課題番号：15H05956

研究課題名（和文）環境刺激による気孔開度制御機構の解析

研究課題名（英文）Regulation of stomatal opening in response to environmental signals

研究代表者

木下 俊則（Kinoshita, Toshinori）

名古屋大学・理学研究科(WPI)・教授

研究者番号：50271101

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 124,400,000円

研究成果の概要（和文）：植物の環境応答のモデル細胞である気孔孔辺細胞を主な材料に、未解明の部分の多い植物の環境応答のシグナル伝達に関わる新奇因子を同定し、作用機作を明らかにすることを目的として解析を進め、気孔開度制御に関わる新奇因子、環境刺激に応答した植物の環境記憶と気孔応答の関係や環境刺激に応答した長距離シグナルを介した気孔開度制御について新たな知見が得られた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物は光合成を行うことによって、二酸化炭素を吸収し、酸素を産出して地球環境を整えるとともに、我々に農作物を提供する。植物の表皮に存在する気孔は、光合成に必要な二酸化炭素の唯一の取り入れ口で、変化する環境に応答して開閉を行うことによってガス交換を調節している。本研究により気孔開閉の分子機構が明らかになると同時に、知見に基づき、気孔開度を人為的に制御した植物体を作成し、様々な環境条件下での光合成、生産量やストレス耐性等の試験を行い、農学や実用植物を利用した低炭素社会の発展が期待される。

研究成果の概要（英文）：Using stomatal guard cells, which are model cells of environmental response in plants, as the main material, we aimed to identify novel factors involved in signal transduction in response to environmental signals. As a result, we found novel factors related to control of stomatal aperture, the relationship between stomatal response and environmental memory of plants in response to environmental stimuli, and regulation of aperture via long-distance signals in response to environmental stimuli.

研究分野：植物生理学

キーワード：気孔 光シグナル伝達 環境記憶 光合成 長距離シグナル

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物は光合成を行うことによって、二酸化炭素を吸収し、酸素を産出して地球環境を整えるとともに、我々に農作物を提供する。植物の表皮に存在する気孔は、光合成に必要な二酸化炭素の唯一の取り入れ口で、変化する環境に応答して開閉を行うことによってガス交換を調節している。気孔を構成する一対の孔辺細胞は、太陽光、特にシグナルとして作用する青色光域の光に応答して気孔を開口させ、植物と大気間のガス交換を促進する。最近の申請者らの研究により、気孔開度が光合成の律速要因となっていることが実証された(PNAS 2014)。一方、土壌の水分状態が低下すると、植物内の植物ホルモン・アブシシン酸が増加し、気孔はアブシシン酸を介した長距離シグナルに応答して閉鎖し、植物体からの水分損失を防ぐ。

このように気孔は植物の生存にとって極めて重要な働きを担うだけでなく、環境刺激に対して、気孔の開・閉という明確な細胞応答を行う。これまでの研究により申請者らは、気孔開口に関わる孔辺細胞内のシグナル因子として、青色光受容体フォトトロピン(Nature 2001)、細胞膜プロトンポンプ(EMBOJ. 1999)、タイプ1ホスファターゼ(PNAS 2006)や花成ホルモン・フロリゲンとして知られるFLOWERING LOCUS T(FT)(Curr. Biol. 2011, Plant Physiol. 2013)(図1)、気孔閉鎖に関わる因子として、CHLHやCHL11(J. Plant Res. 2011, 2014)などの主要因子を世界に先駆けて明らかにしてきたが、気孔開度制御のシグナル伝達の分子機構については、未だ不明の部分が多い。

2. 研究の目的

植物の環境応答のモデル細胞である気孔孔辺細胞を主な材料に、未解明の部分の多い植物の環境応答のシグナル伝達に関わる新奇因子を同定し、作用機作を明らかにする。さらに、様々な環境刺激に応答した気孔孔辺細胞や茎長分裂組織におけるクロマチン修飾による環境記憶システムの解析を進め、気孔開度制御や花成制御における環境記憶の生理的意義を明らかにする。また、土壌の栄養状態や環境ストレスによる気孔開度制御の長距離シグナル伝達システムの解析を行い、これらの研究を通じて、植物の自律分散型環境応答統御システムの解明を目指す。

3. 研究の方法

1) 気孔開度制御に関わる新奇因子の同定と機能解析

青色光に依存した気孔開口のキーエンザイムである気孔孔辺細胞の細胞膜プロトンポンプのリン酸化を介した活性化や、気孔開度制御に関わる新たな因子の同定と機能解析を目的として、生理・生化学的解析、遺伝学的スクリーニングやケミカルスクリーニングを行う。

2) 環境刺激に応答した植物の環境記憶と生理応答の解明

環境記憶と気孔開度制御との関連性について、気孔開度と遺伝子発現状態、孔辺細胞のクロマチン状態の関連性を解析し、気孔の様々な環境応答への環境情報の記憶の関与と生理的意義を解明する。

3) 環境刺激に応答した長距離シグナルを介した気孔開度制御

長距離シグナルを介した気孔開度制御については、乾燥ストレス時のアブシシン酸以外の環境刺激については解析が行われていない。そこで、気孔開度制御への関与が示唆されている土壌の栄養状態(窒素やリン)や乾燥・塩ストレスがどのように気孔開度へ影響を与えるのか、長距離シグナルとの関連性について解析する。さらに気孔開度に影響を与える維管束のシグナル物質を同定し、その分子機構を明らかにする。

また、これらの研究で得られた知見に基づき、気孔開度を人為的に制御した植物体を作成し、様々な環境条件下での光合成、生産量やストレス耐性等の試験を行い、農学や実用植物を利用した低炭素社会の発展に繋がる基盤を構築する。

4. 研究成果

本領域の研究により、多くの成果が得られたが、特に上記の3項目に関連する成果について紹介する。

1) 気孔開度制御に関わる新奇因子の同定と機能解析

これまでに、青色光シグナル伝達に関わる新規因子BHPをケミカルジェネティクスにより、細胞膜プロトンポンプの活性制御に関わるPP2C-Dsを生理・生化学的解析により同定した。また、ケミカルスクリーニングにより、9つの気孔開口を抑制する新規化合物と、気孔開口を促進する2つの化合物を発見した。興味深いことに、気孔開口を抑制する新規化合物は、植物に散布すると、気孔閉鎖を促進することで、葉が萎れにくくなることが明らかとなり、植物の乾燥耐性付与剤としても脚光を浴び、多くの企業と乾燥耐性付与剤についての協議を行っている。

2) 環境刺激に応答した植物の環境記憶と生理応答の解明

気孔開度への日長の影響を調べ、日の短い環境で育てた植物よりも、日の長い環境で育てた植物では、光周性因子の働きにより、気孔が大きく開くことが明らかとなった。さらに興味深いことに、日の長い環境から日の短い環境に植物を移動しても、少なくとも1週間は気孔が大きく開く効果が持続することを見出し、さらなる解析の結果、遺伝子の発現制御に重要な働きをもつタンパク質であるヒストンの修飾状態が日の長さに関連していることがわかった。今回の発見は、植物の光合成や成長に重要な働きをする気孔が、環境情報を細胞レベルで記憶していることを示

すものであり、その仕組みの解明に繋がる分子メカニズムが明らかとなった。

3) 環境刺激に応答した長距離シグナルを介した気孔開度制御

土壌の栄養条件と気孔開度の関係を調べた結果、主要な無機養分が欠乏すると光による気孔開口が抑制され、無機養分の再添加により回復することが明らかとなってきた。これらの結果は、根における栄養欠乏の情報が、地上部の気孔孔辺細胞に伝わり、気孔開度が制御されていることが示唆された。現在、この長距離シグナル伝達についての解析を進めている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計65件（うち査読付論文 65件／うち国際共著 14件／うちオープンアクセス 42件）

1. 著者名 Aoki, S., Toh, S., Nakamichi, N., Hayashi, Y., Wang, Y., Suzuki, T., Tsuji, H., and Kinoshita, T.	4. 巻 9
2. 論文標題 Regulation of stomatal opening and histone modification by photoperiod in <i>Arabidopsis thaliana</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Sci. Rep.	6. 最初と最後の頁 10054
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-019-46440-0	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 Uehara, T. N., Mizutani, Y., Kuwata, K., Hirota, T., Sato, A., Mizoi, J., Takao, S., Matsuo, H., Suzuki, T., Ito, S., Saito, A. N., Nishiwaki-Ohkawa, T., Yamaguchi-Shinozaki, K., Yoshimura, T., Kay, S. A., Itami, K., Kinoshita, T., Yamaguchi, J., and Nakamichi, N.	4. 巻 116
2. 論文標題 Casein kinase 1 family regulates PRR5 and TOC1 in the <i>Arabidopsis</i> circadian clock.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.	6. 最初と最後の頁 11528-11536
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1073/pnas.1903357116	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 Minami, A., Takahashi, K., Inoue, S., Tada, Y., and Kinoshita, T.	4. 巻 60
2. 論文標題 Brassinosteroid induces phosphorylation of the plasma membrane H ⁺ -ATPase during hypocotyl elongation in <i>Arabidopsis thaliana</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 935-944
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcz005	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 Toh S, Inoue S, Toda Y, Yuki T, Suzuki K, Hamamoto S, Fukatsu K, Aoki S, Uchida M, Asai E, Uozumi N, Sato A, Kinoshita T.	4. 巻 59
2. 論文標題 Identification and characterization of compounds that affect stomatal movements.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1568 ~ 1580
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcy061	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 Ando E, Kinoshita T.	4. 巻 178
2. 論文標題 Red light-induced phosphorylation of plasma membrane H ⁺ -ATPase in stomatal guard cells.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 838 ~ 849
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1104/pp.18.00544	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 Uraguchi D, Kuwata K, Hijikata Y, Yamaguchi R, Imaizumi H, Sathiyarayanan AM, Rakers D, Mori N, Akiyama K, Irle S, McCourt P, Kinoshita T, Ooi T, Tsuchiya Y.	4. 巻 362
2. 論文標題 A femto-molar range suicide germination stimulant for the parasitic plant <i>Striga hermonthica</i> .	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 1301 ~ 1305
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.aau5445	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 Hayashi M, Inoue S, Ueno Y, Kinoshita T.	4. 巻 7
2. 論文標題 A Raf-like protein kinase BHP mediates blue light-dependent stomatal opening.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 45586
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/srep45586	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 Inoue S, Kinoshita T.	4. 巻 174
2. 論文標題 Blue light regulation of stomatal opening and the plasma membrane H ⁺ -ATPase.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 531-538
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.17.00166	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 Inoue S, Takahashi K, Okumura-Noda H, Kinoshita T.	4. 巻 57
2. 論文標題 Auxin influx carrier AUX1 confers acid resistance for Arabidopsis root elongation through the regulation of plasma membrane H ⁺ -ATPase.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 2194-2201
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcw136	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 Kimura Y, Aoki S, Ando E, Kitatsuji A, Watanabe A, Ohnishi M, Takahashi K, Inoue S, Nakamichi N, Tamada Y, Kinoshita T	4. 巻 56(4)
2. 論文標題 A flowering integrator, SOC1, affects stomatal opening in Arabidopsis thaliana.	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 640-649
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcu214	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 Tsuchiya Y, Yoshimura M, Sato Y, Kuwata K, Toh S, Holbrook-Smith D, Zhang H, McCourt P, Itami K, Kinoshita T, Hagihara S	4. 巻 349(6250)
2. 論文標題 Probing strigolactone receptors in <i>Striga hermonthica</i> with fluorescence.	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 864-868
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.aab3831	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 Toda Y, Wang Y, Takahashi A, Kawai Y, Tada Y, Yamaji N, Ma JF, Ashikari M, Kinoshita T	4. 巻 57
2. 論文標題 <i>Oryza sativa</i> H ⁺ -ATPase (OSA) is involved in the regulation of dumbbell-shaped guard cells of rice.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1220-1230
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcw070	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83件（うち招待講演 31件 / うち国際学会 22件）

1. 発表者名 Toshinori Kinoshita
2. 発表標題 Regulation of stomatal movements in response to environmental signals
3. 学会等名 Frontiers in plant environmental response research 'local signaling, long-distance communication and memory for developmental plasticity' (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toshinori Kinoshita
2. 発表標題 Regulation of stomatal movements by nutrients via long-distance signaling
3. 学会等名 Nitrogen2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 木下俊則
2. 発表標題 環境刺激に応答した気孔開度の多様な制御機構
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toshinori Kinoshita
2. 発表標題 Regulation of light-induced stomatal opening and plasma membrane H ⁺ -ATPase
3. 学会等名 The 18th International Workshop on Plant Membrane Biology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toshinori Kinoshita
2. 発表標題 Control of stomatal aperture by genetic and chemical approaches
3. 学会等名 The 9th NU Tech Roundtable (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木下俊則
2. 発表標題 気孔開度制御による植物の光合成活性と生産量の促進
3. 学会等名 バイオテクノロジー-ALCA公開シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Toshinori Kinoshita
2. 発表標題 Blue light-signalling pathway in stomatal guard cells
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 木下俊則
2. 発表標題 気孔開度制御による植物の生育促進と乾燥耐性付与
3. 学会等名 バイオマスイノベーション研究会 第43回研究会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Toshinori Kinoshita, Masaki Okumura, Yosuke Toda, Koji Takahashi
2. 発表標題 Regulation of the plasma membrane H ⁺ -ATPase in response to physiological signals
3. 学会等名 Agriculture Resources and Environment: Science and Technology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 木下俊則
2. 発表標題 環境刺激による気孔開度制御機構の解明に向けて
3. 学会等名 第79回日本植物学会 (招待講演)
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 木下俊則
2. 発表標題 気孔開閉のシグナル伝達と気孔開度制御
3. 学会等名 植物科学シンポジウム2015「ラボとフィールドを結ぶ植物科学」
4. 発表年 2015年

〔図書〕 計0件

〔出願〕 計3件

産業財産権の名称 植物気孔開口抑制剤	発明者 木下俊則、結城貴 広、相原悠介、佐藤 綾人、藤茂雄	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、2018-186616	出願年 2018年	国内・外国の別 国内

産業財産権の名称 植物気孔開口調節剤	発明者 木下俊則、井上心 平、戸田陽介、佐藤 綾人、青木沙也、藤	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、PCT/JP2017/034287	出願年 2017年	国内・外国の別 外国

産業財産権の名称 植物気孔開口調節剤	発明者 木下俊則、井上心 平、戸田陽介、佐藤 綾人、青木沙也、藤	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、2016-194748	出願年 2016年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔その他〕

植物生理学グループwebページ
<http://plantphys.bio.nagoya-u.ac.jp/>
環境記憶統合webページ
<https://www.rs.tus.ac.jp/plantmemory/index.html>

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	多田 安臣 (Tada Yasuomi) (40552740)	名古屋大学・遺伝子実験施設・教授 (13901)	
研究分担者	鈴木 孝征 (Suzuki Takamasa) (50535797)	中部大学・応用生物学部・准教授 (33910)	
研究分担者	中道 範人 (Nakamichi Norihito) (90513440)	名古屋大学・理学研究科(WPI)・特任准教授 (13901)	
研究分担者	辻 寛之 (Tsuji Hiroyuki) (40437512)	横浜市立大学・付置研究所・講師 (22701)	削除：平成27年10月26日