

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 23 日現在

機関番号：12401

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2018～2022

課題番号：18H05491

研究課題名（和文）張力センサーを用いた細胞壁-細胞膜インターフェイスの構造力学的研究

研究課題名（英文）Biophysical analysis of the cell wall-plasma membrane interface using GFP-based tension and calcium sensors

研究代表者

豊田 正嗣（Toyota, Masatsugu）

埼玉大学・理工学研究科・教授

研究者番号：90714402

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 42,800,000円

研究成果の概要（和文）：植物は外力（力学的刺激）を感受して、自立かつダイナミックに生体構造を変化させる（本研究では、この応答を植物の力学的最適化戦略と呼ぶ）。この力学的最適化戦略は、樹木などのバイオマスを利用する持続可能な（サステナブル）社会・資源・建築を実現するために重要な能力であるが、その初期過程である植物の力学的刺激受容機構は明らかになっていない。本研究では、外力によって発生する張力および細胞内カルシウムシグナルを可視化するイメージング技術を開発し、シロイヌナズナやオジギソウが接触や傷害、重力などの力学的刺激を感受し、その情報を伝達させ、運動や防御機構を駆動させる仕組みを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の力学的刺激受容・フィードバック機構を解明し、その仕組みを利活用することは、樹木などのバイオマスを利用するサステナブル社会を支えるために重要な知見となる。また、これらの仕組みを「センサー」と「アクチュエータ」という視点から理解することで、植物の力学的最適化戦略を可能にする根本原理が抽出できるだけでなく、構造建築の共通点や相違点を詳らかにすることで、両者の橋渡しするようなサステナブル構造建築の基盤となる新しい概念の創出が可能となる。さらに、大型植物の反応をリアルタイムで可視化できる新しいイメージング技術・顕微鏡法は、植物学のみならず動物学や微生物学などにも応用が可能となる。

研究成果の概要（英文）：Plants sense external forces (mechanical stimuli) and autonomously and dynamically modify their structures, which is a process termed mechanical optimization in plants. This plant mechanical optimization process is an important capability for achieving a sustainable, biomass-based society, resources, and architecture. However, the underlying mechanisms of plant mechanosensing remain unclear. In this project, we developed new imaging techniques to visualize the tension exerted on the cell walls and intracellular calcium signals generated by mechanical stimuli. We discovered the mechanisms by which *Arabidopsis thaliana* and *Mimosa pudica* sense mechanical stimuli (such as touch and wound), transmit this information throughout the plant body, and trigger rapid movements and defense responses.

研究分野：植物生理学

キーワード：バイオセンサー カルシウム イメージング 植物 メカノバオロジ

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物体に剛性や柔軟性を与える細胞壁は、重力や接触、傷害などの環境ストレスや、成長のような力学的刺激にตอบสนองして、自立のかつダイナミックに構造や強度、組成を変化させる(本研究では、この応答を植物の力学的最適化戦略と呼ぶ)。このような植物の力学的最適化戦略は、樹木などのバイオマスを利用する持続可能な(サステナブル)構造建築において重要な知見となるが、植物がどのようにして力学的刺激を感受し、細胞壁などの構造を制御しているかは未だに不明な点が多い。その理由として(1)力学的刺激(入力情報)が、細胞や組織のどの部位で、どのタイミングで内力として伝播しているのかわかっていないこと、(2)力学的刺激がどのような受容体を介して、細胞内シグナル(出力情報)に変換されるのかを定量的に解析されていないことが挙げられる。

2. 研究の目的

本研究は(1)力学的刺激によって発生する張力およびカルシウム(Ca^{2+})シグナルを可視化する新しいイメージング技術・顕微鏡法を開発すること、(2)これらの新しい技術を用いて、植物の力学的刺激受容・フィードバック機構を定量的かつ構造力学的に解析し、力学的最適化戦略を可能にする植物の原理を抽出することを目標とする。

(1)植物の自律的かつ動的構造システムを理解するためには、生きた細胞や個体での張力分布や力学的細胞内情報伝達(Ca^{2+} シグナル)をライブイメージングする必要がある。細胞壁や細胞膜に局在するタンパク質に GFP のような蛍光タンパク質を導入し、張力変化によるタンパク質の構造変化が発生した時に蛍光強度が変化する新しい張力感受性バイオセンサーの開発を目指す。さらに、植物に作用する張力がどのような時空間的パターンで細胞内 Ca^{2+} シグナルに変換されるのかを可視化するために、多波長・広視野蛍光顕微鏡を構築する。これらの技術を組み合わせることで、細胞壁-細胞膜インターフェイスにおける張力/ Ca^{2+} シグナルをリアルタイムでイメージングする新技術を確立する。

(2)植物は、重力や接触、傷害などの力学的刺激を受けた時、受容・応答機構にアクセルとブレーキをかけながら力学的に最適な構造を作り出す。本研究で開発した新しいイメージング技術および顕微鏡法を駆使し、シロイヌナズナやオジギソウなどの植物の力学的刺激受容・フィードバック機構を定量的かつ構造力学的に解析する。植物のセンサーとアクチュエータの情報伝達・駆動機構を解き明かすことで、植物と建築を橋渡しするようなサステナブル構造建築の基盤となる新しい概念の創出を目指す。

3. 研究の方法

(1)細胞壁や細胞膜に発生する張力や力学的なひずみにตอบสนองして蛍光強度が変化する GFP 型張力感受性センサーを開発するために、蛍光センサードメインである EGFP と、セルロースやキシランなどの細胞壁成分と相互作用する結合ドメインを連結させたコンストラクトを多数合成した。無細胞翻訳系(in vitro)およびタバコ培養細胞系(in vivo)を用いて、これらのライブラリーから蛍光強度および細胞壁結合能を指標として有力候補をスクリーニングした。

タバコやオジギソウなどの大型植物体(大きさが $\sim 30\text{cm}$)を、高感度かつ高速に蛍光イメージングするために、マクロズーム顕微鏡や sCMOS カメラ、イメージスプリッティング光学系などを組み込んだ多波長・広視野蛍光顕微鏡(第二世代)を構築した。第二世代は最大で $7\text{cm} \times 7\text{cm}$ の広い視野と、対物レンズ直下に高さ 30cm のサンプルを設置することができる広大なスペースを有している。多波長イメージングが可能であり、CFP および YFP のような異なる蛍光を同時に取得する必要がある FRET (Förster Resonance Energy Transfer) イメージングなどに対応している。

(2)第一世代の広視野・高感度蛍光顕微鏡は、視野の広さが $4\text{cm} \times 4\text{cm}$ で、電気生理学的装置(細胞内/細胞外記録法)が組み込まれており、個体および器官レベルの蛍光 Ca^{2+} イメージングと電気シグナルの同時測定が可能である。第一世代と本研究で開発された第二世代を用いて、シロイヌナズナおよびオジギソウの力学的刺激受容・フィードバック機構の研究を行った。

4. 研究成果

(1)細胞壁-細胞膜インターフェイスにおける張力分布/力学的 Ca^{2+} シグナルを可視化するイメージング技術・顕微鏡法の開発

これまでに動物の研究分野において、張力や Ca^{2+} にตอบสนองして蛍光強度が変化する 1 波長型・2 波長型バイオセンサーが開発されてきた。これらのセンサー技術を改変・応用することで、植物細胞における張力変化を可視化する新規バイオセンサーの開発を行った。

植物の張力感受性バイオセンサーは、蛍光ドメインと、細胞壁や細胞膜と相互作用する結合ド

メインから構成される。フレキシブルなリンカーを用いて、1波長型および2波長(FRET)型の蛍光タンパク質と、細胞壁や細胞膜と相互作用するドメインを連結したコンストラクトを多数作出し、無細胞翻訳系を用いてバイオセンサータンパク質を *in vitro* 合成した。この中から、明るい蛍光を示し、木材由来のセルロースに特異的に結合するものを選抜した。2次スクリーニングとして、タバコ培養細胞系を用いてこれらのセンサーを発現させ、植物細胞における *in vivo* 局在解析を行った。細胞壁に蛍光シグナルが検出されるラインも存在したが、タバコ培養細胞の生育に大きく影響するものも多かった。

これらのスクリーニングを通して、最終的な候補として細胞壁と細胞膜に相互作用する FRET 型のバイオセンサーが単離された。このバイオセンサーは、シロイヌナズナの植物体において細胞壁に局在し、明るい蛍光を示すだけではなく、FRET (フェルスター共鳴エネルギー移動) を起こしていることもわかった。さらに、このバイオセンサーを恒常的に発現させたシロイヌナズナにおいて、生育阻害は見られなかった。今後は、この新規の張力感受性バイオセンサーのリンカーの長さを最適化していくなどの改良を加えていき、生体内でのイメージング解析を進めていく。

カールツァイス社・浜松フォトニクス社・桜精機などの協力を得て、多波長・広視野蛍光顕微鏡(第二世代)を開発した(図1)。この顕微鏡では、特殊な架台を組み(高さが~200cm)、マクロズーム顕微鏡、イメージスプリッティング光学系、sCMOSなどを固定し、縦に光学系を組み上げた。最大7cm×7cmの広い視野で、最大40フレーム/秒の速度で蛍光イメージングすることができる。イメージスプリッティング光学系を介して2台のsCMOSカメラが装着されていることから、2波長の蛍光を同時に取得することができるため、GFP/RFPなどの多波長イメージングやCFP/YFPなどのFRETイメージングなども可能である。さらに、ステージが脱着式であることから、タバコやオジギソウなどの大型植物体を対物レンズ直下に設置して、観察することができる。



図1 多波長・広視野蛍光顕微鏡(第二世代)

マクロズーム顕微鏡をベースにして、イメージスプリッティング光学系を介して2台のsCMOSカメラが装着されている。ステージを外すことができるので、巨大な植物体を対物レンズ直下に設置して、観察することが可能である。高NAの対物レンズを使用しており、広視野かつ高感度な多波長イメージングが可能である。

(2) 植物の力学的刺激受容・フィードバック機構の解析

植物が接触や傷害といった外力を受けた時に、どのような仕組みを用いてこれらの刺激を感じシグナルを発生させるのか(センサー)を、第一世代および第二世代のリアルタイム Ca^{2+} イメージング技術を用いて研究した。その結果、シロイヌナズナは、グルタミン酸およびグルタミン酸受容体を用いて傷つけられたことを感受し、全身に Ca^{2+} シグナルを伝播させ(図2)、傷害(虫害)に対する抵抗性を上昇させていることが明らかになった。この研究内容は Science 誌に掲載され、The New York Times、National Geographic、Forbes、読売新聞、日本経済新聞、時事通信、NHKなどの多くの新聞やメディアに取り上げられた。

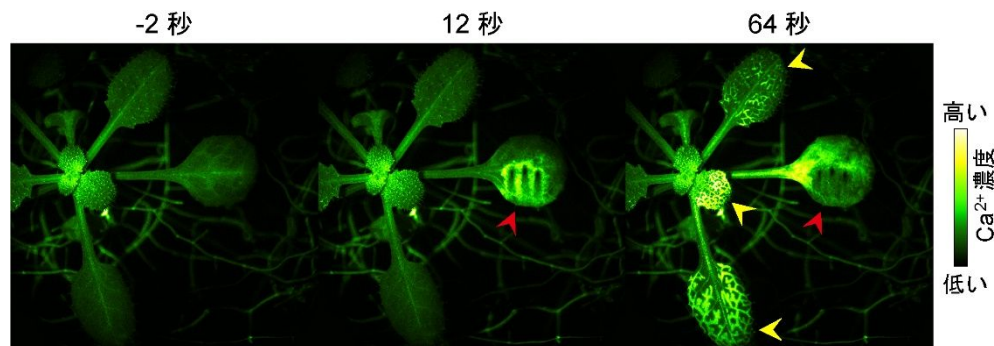


図2 シロイヌナズナの傷害誘導性・長距離・高速 Ca^{2+} シグナル

緑色の疑似カラーが Ca^{2+} バイオセンサー(GCaMP3)のGFP蛍光であり、細胞内 Ca^{2+} 濃度が上昇すると明るく蛍光を発する。シロイヌナズナの葉をピンセットで傷つけると(0秒; 図には表示されていない)、即座に細胞内 Ca^{2+} 上昇が起こり(12秒、赤矢尻)、傷つけられていない遠くの葉に Ca^{2+} シグナルが伝播する(64秒、黄矢尻)。

植物は、重力を感受して、フィードバックをかけながら力学的に構造を最適化していく重力屈性反応を示す。植物が重力を感受する仕組み(センサー)は大部分が不明であるが、細胞内の密度の高いオルガネラであるアミロプラストが重力方向に沈降することで、重力方向を規定すると考えられている。

光ピンセット(赤外レーザー)を用いて、重力感受細胞内のアミロプラストを遠隔操作できることを明らかにし、細胞内の微小空間で力(疑似的な重力)を発生させた。その結果、アミロプラストの移動に連動して、内膜系である液胞膜が大きく変形することが明らかになった。一般的に、液胞は膨圧を発生させるオルガネラだと考えられてきたが、重力の50倍程度の大きな外力に対しては、(弾)塑性的であることがわかった。この研究内容はPlant Biotechnology誌の本新学術領域の特集号に掲載された。

オジギソウは、葉柄や小葉の付け根に葉枕(ようちん)と呼ばれる運動器官をもち、接触や傷害などの力学的刺激を感受して(センサー)、器官を運動させる(アクチュエータ)。しかし、神経や脳をもたないオジギソウがどのような仕組みで刺激情報を全身に伝え、葉を運動させるのかは長年不明であった。さらに、オジギソウの運動の生理学的意義についても、多くの仮説はあるものの、科学的に証明されていなかった。

電気生理学的装置(細胞内/細胞外記録法)を組み込んだ広視野・高感度蛍光顕微鏡(第一世代)を用いて、オジギソウの全身を駆け巡る高速シグナルを解析した結果、接触や傷害などの力学的刺激を与えると、 Ca^{2+} シグナルおよび電気シグナル(action/variation potential)が高速に伝播していき、それに連動して葉が運動することが明らかになった(図3)。さらに、 Ca^{2+} シグナルを阻害する薬理学的手法およびCRISPR/Cas9による分子遺伝学的手法を用いて、運動ができないオジギソウを作成し、オジギ運動の生理学的意義を解析した。その結果、運動ができないオジギソウは、野生型のオジギソウに比べてバッタや幼虫などに捕食されやすいことが明らかになった。全身を高速伝播する Ca^{2+} ・電気シグナルによってトリガーされる葉の閉合運動は、オジギソウの傷害(虫害)防御応答であることが示された。この植物のセンサーとアクチュエータの情報伝達・駆動機構に関する研究内容は、Nature Communications誌に掲載され、Chemical & Engineering News、読売新聞、日本経済新聞、毎日新聞、朝日新聞、共同通信、時事通信、NHK、テレビ朝日、TBSなどの多くの新聞やメディアに取り上げられた。

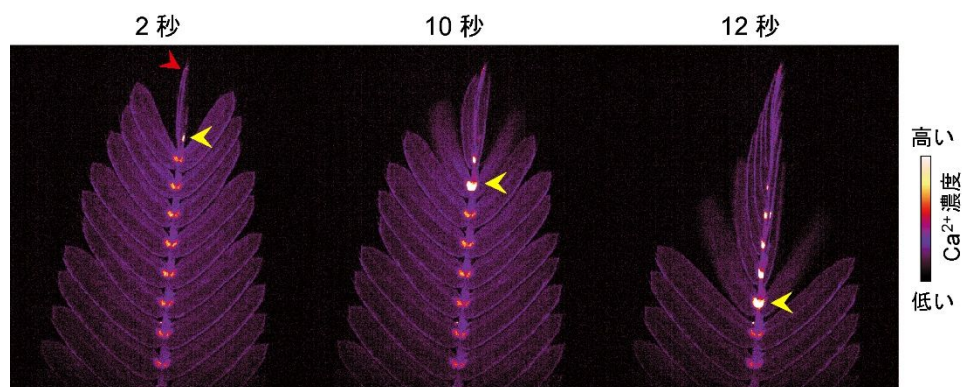


図3 オジギソウの傷害誘導性・長距離・高速 Ca^{2+} シグナル

紫色の疑似カラーが Ca^{2+} パイオセンサー(GCaMP6f)のGFP蛍光であり、細胞内 Ca^{2+} 濃度が上昇すると明るく蛍光を発する。オジギソウの小葉をハサミで傷つけると(赤矢尻、0秒; 図には表示されていない)、運動器官である小葉枕において細胞内 Ca^{2+} 上昇が起こり(2秒、黄矢尻)、順々にこの Ca^{2+} シグナルが伝播し、運動が起こる(10~12秒、黄矢尻)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計30件（うち査読付論文 19件 / うち国際共著 10件 / うちオープンアクセス 7件）

1. 著者名 Hagihara Takuma, Mano Hiroaki, Miura Tomohiro, Hasebe Mitsuyasu, Toyota Masatsugu	4. 巻 13
2. 論文標題 Calcium-mediated rapid movements defend against herbivorous insects in Mimosa pudica	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 6412
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-022-34106-x	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 Toyota Masatsugu, Betsuyaku Shigeyuki	4. 巻 63
2. 論文標題 In vivo Imaging Enables Understanding of Seamless Plant Defense Responses to Wounding and Pathogen Attack	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1391 ~ 1404
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac135	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 Saijo Yusuke, Betsuyaku Shigeyuki, Toyota Masatsugu, Tsuda Kenichi	4. 巻 63
2. 論文標題 A Continuous Extension of Plant Biotic Interactions Research	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1321 ~ 1323
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac132	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 Suda Hiraku, Toyota Masatsugu	4. 巻 69
2. 論文標題 Integration of long-range signals in plants: A model for wound-induced Ca ²⁺ , electrical, ROS, and glutamate waves	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Current Opinion in Plant Biology	6. 最初と最後の頁 102270 ~ 102270
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2022.102270	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 Itani Ayaka, Masuo Shunsuke, Yamamoto Riho, Serizawa Tomoko, Fukasawa Yu, Takaya Naoki, Toyota Masatsugu, Betsuyaku Shigeyuki, Takeshita Norio	4. 巻 2
2. 論文標題 Local calcium signal transmission in mycelial network exhibits decentralized stress responses	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PNAS Nexus	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pnasnexus/pgad012	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 豊田正嗣	4. 巻 54
2. 論文標題 植物のグルタミン酸受容体を介した全身性傷害応答	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 細胞	6. 最初と最後の頁 15 ~ 18
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 上村 卓矢、豊田 正嗣	4. 巻 100
2. 論文標題 植物の長距離・高速シグナルのリアルタイムイメージング	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 生物工学会誌	6. 最初と最後の頁 363 ~ 366
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.34565/seibutsukogaku.100.7_363	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 Matsumura Mamoru, Nomoto Mika, Itaya Tomotaka, Aratani Yuri, Iwamoto Mizuki, Matsuura Takakazu, Hayashi Yuki, Mori Tsuyoshi, Skelly Michael J., Yamamoto Yoshiharu Y., Kinoshita Toshinori, Mori Izumi C., Suzuki Takamasa, Betsuyaku Shigeyuki, Spoel Steven H., Toyota Masatsugu, Tada Yasuomi	4. 巻 13
2. 論文標題 Mechanosensory trichome cells evoke a mechanical stimuli-induced immune response in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1216
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-022-28813-8	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 Chakraborty Sonhita, Toyota Masatsugu, Moeder Wolfgang, Chin Kimberley, Fortuna Alex, Champigny Marc, Vanneste Steffen, Gilroy Simon, Beeckman Tom, Nambara Eiji, Yoshioka Keiko	4. 巻 187
2. 論文標題 CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED ION CHANNEL 2 modulates auxin homeostasis and signaling	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1690 ~ 1703
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiab332	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 Uemura Takuya, Wang Jiaqi, Aratani Yuri, Gilroy Simon, Toyota Masatsugu	4. 巻 172
2. 論文標題 Wide-Field, Real-Time Imaging of Local and Systemic Wound Signals in Arabidopsis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	6. 最初と最後の頁 e62114
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3791/62114	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 Johns Sarah, Hagihara Takuma, Toyota Masatsugu, Gilroy Simon	4. 巻 185
2. 論文標題 The fast and the furious: rapid long-range signaling in plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 694 ~ 706
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiia098	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 豊田正嗣	4. 巻 62
2. 論文標題 植物の長距離・高速Ca ²⁺ シグナル	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 生物物理	6. 最初と最後の頁 56 ~ 57
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2142/biophys.62.56	査読の有無 無
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 Hagihara Takuma, Toyota Masatsugu	4. 巻 9
2. 論文標題 Mechanical Signaling in the Sensitive Plant <i>Mimosa pudica</i> L.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 587 ~ 587
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9050587	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 Hilleary Richard, Paez-Valencia Julio, Vens Cullen, Toyota Masatsugu, Palmgren Michael, Gilroy Simon	4. 巻 117
2. 論文標題 Tonoplast-localized Ca ²⁺ pumps regulate Ca ²⁺ signals during pattern-triggered immunity in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 18849 ~ 18857
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2004183117	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 Suda Hiraku, Mano Hiroaki, Toyota Masatsugu, Fukushima Kenji, Mimura Tetsuro, Tsutsui Izuo, Hedrich Rainer, Tamada Yosuke, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 6
2. 論文標題 Calcium dynamics during trap closure visualized in transgenic Venus flytrap	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 1219 ~ 1224
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-00773-1	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 Abe Yoshinori, Meguriya Keisuke, Matsuzaki Takahisa, Sugiyama Teruki, Yoshikawa Hiroshi Y., Morita Miyo Terao, Toyota Masatsugu	4. 巻 37
2. 論文標題 Micromanipulation of amyloplasts with optical tweezers in <i>Arabidopsis</i> stems	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 405 ~ 415
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1201a	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 Takahashi Ken, Takahashi Hideyuki, Furuichi Takuya, Toyota Masatsugu, Furutani-Seiki Makoto, Kobayashi Takeshi, Watanabe-Takano Haruko, Shinohara Masahiro, Numaga-Tomita Takuro, Sakaue-Sawano Asako, Miyawaki Atsushi, Naruse Keiji	4. 巻 7
2. 論文標題 Gravity sensing in plant and animal cells	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 npj Microgravity	6. 最初と最後の頁 2
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41526-020-00130-8	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 豊田正嗣	4. 巻 55
2. 論文標題 若手研究者の現状 アメリカでの苦悩と挑戦	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 植物の生長調節	6. 最初と最後の頁 70 ~ 73
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 Hunter Kerri, Kimura Sachie, Rokka Anne, Tran Huy Cuong, Toyota Masatsugu, Kukkonen Jyrki P., Wrzaczek Michael	4. 巻 180
2. 論文標題 CRK2 Enhances Salt Tolerance by Regulating Callose Deposition in Connection with PLD 1	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 2004 ~ 2021
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.19.00560	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 Kimura Sachie, Hunter Kerri, Vaahtera Lauri, Tran Huy Cuong, Citterico Matteo, Vaattovaara Aleksia, Rokka Anne, Stolze Sara Christina, Harzen Anne, Meissner Lena, Wilkens Maya Melina, Tabea, Hamann Thorsten, Toyota Masatsugu, Nakagami Hirofumi, Wrzaczek Michael	4. 巻 32
2. 論文標題 CRK2 and C-terminal Phosphorylation of NADPH Oxidase RBOHD Regulate Reactive Oxygen Species Production in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1063 ~ 1080
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.19.00525	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 豊田正嗣	4. 巻 39
2. 論文標題 「かじられた!」とぺんぺん草もシグナルを送る	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nextcom	6. 最初と最後の頁 42~43
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 TOYOTA Masatsugu	4. 巻 58
2. 論文標題 植物が傷つけられたことを感じて、全身に情報を伝える仕組み	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 KAGAKU TO SEIBUTSU	6. 最初と最後の頁 70~72
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1271/kagakutoseibutsu.58.70	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 Toyota Masatsugu, Spencer Dirk, Sawai-Toyota Satoe, Wang Jiaqi, Zhang Tong, Koo Abraham J., Howe Gregg A., Gilroy Simon	4. 巻 361
2. 論文標題 Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 1112~1115
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.aat7744	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 Toyota Masatsugu, Furuichi Takuya, Iida Hidetoshi	4. 巻 -
2. 論文標題 Molecular Mechanisms of Mechanosensing and Mechanotransduction	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Biomechanics	6. 最初と最後の頁 375~397
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-3-319-79099-2_17	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 豊田正嗣	4. 巻 53(2)
2. 論文標題 グルタミン酸とカルシウムシグナルを介した傷害応答	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 植物の生長調節	6. 最初と最後の頁 146-151
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 豊田正嗣	4. 巻 73(11)
2. 論文標題 植物が傷つけられたことを全身へ伝えるしくみを解明！	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 月刊「化学」	6. 最初と最後の頁 73
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 豊田正嗣	4. 巻 902
2. 論文標題 植物の全身を流れる高速シグナルを見る	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日経バイオテク	6. 最初と最後の頁 44-46
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 豊田正嗣	4. 巻 77(2)
2. 論文標題 グルタミン酸はカルシウムシグナルを介して植物の全身性傷害防御を引き起こす	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 134-135
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 豊田正嗣	4. 巻 77(2)
2. 論文標題 植物におけるカルシウム / グルタミン酸のリアルタイムイメージング	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 110-111
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 豊田正嗣	4. 巻 3(2)
2. 論文標題 植物の全身カルシウムイメージング	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 アグリバイオ	6. 最初と最後の頁 23-27
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 -

〔学会発表〕 計39件 (うち招待講演 36件 / うち国際学会 11件)

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Mechanosensory transduction in the sensitive plant Mimosa pudica
3. 学会等名 International symposium on "Plant-Structure-Optimization" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Calcium-based rapid defense movements in Mimosa pudica
3. 学会等名 6th international conference on Plant Vascular Biology 2022 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 オジギソウの運動を引き起こす長距離・高速シグナルを見る
3. 学会等名 エアロ・アクアバイオメカニズム学会 第46回定例講演会（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 シンプラスト/ アポプラストのリソース配分イメージング
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 シンプラスト/ アポプラストを介した植物の長距離・高速シグナル
3. 学会等名 第16回原形質連絡勉強会（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 カルシウムイメージングで解き明かす植物の驚くべき能力
3. 学会等名 白石科学振興会記念講演（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 オジギソウの機械刺激応答性シグナル伝達
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会 日本生物物理学会 共催（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 オジギソウの虫害防御運動を誘発するCa ²⁺ /電気シグナル
3. 学会等名 2022年度 生理学研究所研究会「極限環境適応」
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 なぜ・どうやってオジギソウは葉を動かすの？
3. 学会等名 東京大学柏キャンパス一般公開セミナー 一般公開講演会「植物と昆虫の切っても切れない関係」
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 植物の全身を高速伝播する電気化学シグナル
3. 学会等名 2022年 電気化学秋季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Plant-wide calcium defense signaling
3. 学会等名 THE 31st INTERNATIONAL CONFERENCE ON ARABIDOPSIS RESEARCH (ICAR 2021) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Mechanosensory transduction in plants
3. 学会等名 RIMS Workshop Mathematical Mechanobiology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 カルシウムシグナルを介した植物内・植物間情報伝達の可視化
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会 (ESJ69) (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 感じる植物、動く植物
3. 学会等名 第5回 大隅基礎科学創成財団 小中高生と最先端研究者とのふれ合いの集い (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 須田啓, 浅川裕紀, 津川暁, 豊田正嗣
2. 発表標題 ハエトリソウの高速運動を司るセンサーとアクチュエータ
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 Dynamic mechanosensory Ca ²⁺ signaling in plants
3. 学会等名 東北大学生命科学研究科オンラインセミナー・個体ダイナミクスセミナーシリーズ (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 植物の長距離・高速情報伝達を視る
3. 学会等名 生理学研究所研究会「極限環境適応」(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 植物のメカノバイオロジー
3. 学会等名 RIMS Tutorial Seminar 生物の創るパターンとダイナミクス：基礎からの展開 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 Shining light on rapid signal transduction in plants
3. 学会等名 第58回日本生物物理学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 虫にかじられた植物が発する緊急信号を見る
3. 学会等名 第84回日本植物学会大会 公開講座「植物はオモシロイ！」（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 大きな植物をまるごと可視化する ～広視野・高速カルシウムイメージングの挑戦～
3. 学会等名 情報分子可視化技術勉強会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 広視野カルシウムイメージングで見る植物の虫害防御応答
3. 学会等名 第20回 植物科学シンポジウム2020（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 植物の長距離・高速カルシウムシグナルを可視化する
3. 学会等名 日本応用糖質科学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 植物に神経はあるのか？ -長距離・高速Ca ²⁺ シグナルを介した植物の虫害抵抗性反応-
3. 学会等名 第4回大隅基礎科学創成財団創発セミナー（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Glutamate is a wound signal triggering systemic calcium propagation
3. 学会等名 The 23rd International Conference on Plant Growth Substances（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Real-time imaging of whole-plant calcium and glutamate dynamics
3. 学会等名 The 6th International Symposium on Bioimaging The 28th Annual Meeting of the Bioimaging Society of Japan BIOIMAGING 2019（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Long-range, rapid calcium signaling in plants
3. 学会等名 ViPS Seminar (Viikki Plant Science Centre) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Long-distance, rapid calcium signaling in plant
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 Toyota M
2. 発表標題 Strategies of mechanical optimization for plant wound responses
3. 学会等名 Strategies of mechanical optimization in plants (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 植物のメカノバイオロジー -傷害受容を例にして-
3. 学会等名 日本メカノバイオロジー研究会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 Ca ²⁺ シグナルを介した植物の全身性傷害応答
3. 学会等名 第32回植物脂質シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 グルタミン酸受容体/カルシウムシグナルを介した植物の全身性傷害応答
3. 学会等名 令和元年度 日本植物病理学会関東部会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 グルタミン酸受容体を介した植物の長距離カルシウムシグナル
3. 学会等名 日本顕微鏡学会 第62回シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 Long-distance Ca ²⁺ transmission via glutamate receptor channels in plants
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 Calcium-based intra- and inter-plant communication system
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 GCaMPが切り拓く植物科学の新しい地平線
3. 学会等名 第100回 埼玉大学脳科学セミナー（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Systemic calcium signaling via glutamate receptor channels in response to mechanical wounding
3. 学会等名 IPSR symposium（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 高感度バイオセンサーを用いた植物の構造力学的研究
3. 学会等名 日本植物生理学会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hagihara T, Miura T, Mano H, Hasebe M, Toyota M
2. 発表標題 Long-distance rapid Ca ²⁺ and electrical signals in Mimosa pudica
3. 学会等名 Japan-Taiwan Plant Biology 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔出願〕 計1件

産業財産権の名称 植物の虫害を防止する方法	発明者 豊田正嗣、他6名	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、特願2022-109057	出願年 2022年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔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
研究協力者	戸澤 譲 (Tozawa Yuzuru)		
研究協力者	上村 卓也 (Uemura Takuya)		
研究協力者	須田 啓 (Suda Hiraku)		

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
---------	---------