

環境ストレスに対する植物の生体応答の柔軟性

久保田茜^{1, 2}, 山口暢俊¹

¹奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス領域
〒630-0192 奈良県生駒市高山町 8916-5

²科学技術振興機構・PREST
〒102-0076 東京都千代田区五番町 7

Plasticity of plant stress responses: mechanisms and ecological implication

Akane Kubota^{1, 2}, Nobutoshi Yamaguchi¹

¹Graduate School of Biological Sciences, Nara Institute of Science and Technology
Takayama 8916-5, Ikoma, Nara, 630-0192, Japan

²JST・PREST, Goban-cho 7, Chiyoda-ku, Tokyo, 102-0076, Japan

DOI: 10.24481/bsj-review.16c1.00285

固着生活を営む植物は、変動する環境にさらされている。環境変動には、日内の温度周期や光周期といった短期的変動から、数か月にわたる季節の移り変わり、さらには気候変動という長期的なスケールに至るまで、極めて幅広い時間軸で植物を取り巻くシグナルが存在する。こうした環境因子に対し、植物は多様な適応機構を発達させることで、自らの生存戦略を成功させると共に、複雑な生態系を築き上げてきた。

近年の大気中 CO₂ 濃度の急激な上昇とそれに伴う気候変動は、開花や展葉、落葉などの植物の季節的活動（フェノロジー）に影響をもたらしている。植物のフェノロジー変化は、植物を餌とする昆虫の生命活動を筆頭に、生態系全体を大きく変えてしまう。一方で植物は、この気候変動に対し、受動的にふるまうだけではなく、炭素や水の循環を通じて地球環境に能動的にも働きかける。こうした植物と気候の双方向的な関係を明らかにし、植物や生態系の動的なバランスを理解するために、モデル植物を駆使した分子生物学的アプローチだけでなく、フィールド環境で生育する他種多様な植物に焦点を当てた分子生態学的なアプローチの重要性はますます高まっていると言えよう。

本稿では、学術変革領域研究「植物気候フィードバック」の掲げる研究目的と歩調を合わせ、変動環境下で植物が示す多様な適応戦略の最前線に迫る 6 編の総説を紹介する。これらの総説は、草本植物から木本植物を含む多種多様な植物種を対象に、環境シグナルを読み解く分子機構から、過酷な環境を生き抜く個体の生理・生活史戦略、そして生物間相互作用に至るまで、多角的な視点から植物のしたたかさを提示するものである。

環境シグナルを「情報」として正確に読み解く能力は、植物の生存にとって不可欠である。久保田氏の総説は、従来の研究で無視されがちであった「温度変動」に着目し、日中の高温と夜間の低温からなる温度周期（thermoperiod）が花成時期を調節する機構を解説する。これ

は、後述するウキクサの休眠芽形成とならび、植物が概日時計を利用することで環境変動を予測することの好例である。

さらに、植物は環境変化への応答を一時的なものにとどめず、「記憶」として保持することがある。山口氏らの総説は、この環境応答の記憶に関わる分子基盤として、エピジェネティクス機構に焦点を当て、とくに抑制性ヒストン修飾 H3K27me3 を除去する JMJ 脱メチル化酵素の役割を概説している。JMJ タンパク質は、高温ストレスなどの環境刺激や発生段階の変化に応じて、特定の遺伝子から H3K27me3 を取り除くことで、その遺伝子の抑制状態を解除し、発現をオンに切り替える。このようなエピゲノムを介した遺伝子発現のスイッチは、HSFA2 を介した H3K4me3 とならんで、植物の環境応答の可塑性の基盤の 1 つとして大きな役割を果たす例だと言えよう (Lämke et al. 2016; Yamaguchi et al. 2021)。

上記のような比較的温和な環境変動とは別に、生存を脅かすほどの極限的な環境に対し、植物は「耐性・回復」と「回避」という対照的な戦略を展開する。種子田氏の総説は、亜高山帯に優占する常緑針葉樹シラビソが発揮する越冬戦略に焦点を当てたものである (Ogasa et al. 2019; Maruta et al. 2022; Taneda et al. 2021, 2022)。冬の亜高山帯では、土壤凍結による水分の供給停止と、強風や低湿度による蒸散が同時に起こる乾燥ストレスが最大の脅威であり、木部仮道管に気泡が生じ水を運べなくなる「エンボリズム」が発生する。本稿では、針葉樹がこの深刻な通水障害に対し、壁孔の閉鎖や、春以降の積極的な「水の再充填」といったメカニズムによって耐え、回復していく過程が、cryo-SEM などの最新技術を用いて鮮やかに描き出されている。

一方で、水生植物であるウキクサは異なる戦略をとる。伊藤氏の総説で解説されるように、ウキクサは、冬の低温や栄養欠乏といった不適環境に遭遇すると、増殖を停止し、デンプンを蓄積した休眠芽 (turion) を形成する (Acosta et al. 2021)。この休眠芽は水底に沈んで越冬し、環境が好転するまで活動を回避することで、過酷な季節を乗り越える。こうした環境に応答した生存戦略は種によって大きく異なっており、適応形質的な側面が垣間見えることも興味深い (Muranaka et al. 2022)。

植物を取り巻く環境の動態は、光・温度といった非生物的な因子だけでなく、他の生物との相互作用によっても決定される。上村氏の総説は、植物と植食性害虫との相互作用において、分子レベルでどのような攻防が行われているかを解説している (Uemura et al. 2020)。植物は害虫の唾液中に含まれるエリシターと呼ばれる成分を認識して防御応答を誘導し、害虫はその防御を弱めるエフェクターを分泌することで対抗する (Arimura et al. 2009)。「食う喰われる」のせめぎあいの多様性は、生態系の動的平衡を体現した典型例であり、今後非モデル生物を含めた研究の発展が期待される。

このような生物間相互作用が、季節という時間軸の中でどのように変化するかを示しているのが、本庄氏の総説である。長期間の野外調査から明らかになってきた多年生のハクサンハタザオとカブモザイクウイルス (TuMV) との関係について詳細に記述されている (Honjo et al. 2020, 2025)。冬の低温期にはウイルスの増殖が強く抑制され、宿主植物は一時的に回復

した状態になる。このように、ウイルスと宿主の関係は一年を通して一定ではなく、季節的な環境変動の中で変化しながら、結果として両者が長期的に共存しうるバランスが形づくられていることが示唆される。

本特集で集められた 6 つの総説は、植物が環境変動に対して「分子機構の精緻化」「生理的な耐久性」「生活史の柔軟な切り替え」「生物間相互作用の動的制御」という多様な戦略を駆使していることを鮮やかに描き出すものである。本特集が、この分野の研究を進めようとする読者の方々にとって、現状を把握し次の一步を考えるうえでの参考となれば幸いである。

引用文献

- Acosta K, Appenroth KJ, Borisjuk L, Edelman M, Heinig U, Jansen MAK, Oyama T, Pasaribu B, Schubert I, Sorrels S et al. (2021) Return of the Lemnaceae: duckweed as a model plant system in the genomics and postgenomics era. *Plant Cell* 33: 3207-34. doi: 10.1093/plcell/koab189
- Arimura G, Matsui K, Takabayashi J. (2009) Chemical and molecular ecology of herbivore-induced plant volatiles: Proximate factors and their ultimate functions. *Plant Cell Physiol.* 50: 911-23.
- Honjo MN, Emura N, Kawagoe T, Sugisaka J, Kamitani M, Nagano AJ, Kudoh H. (2020) Seasonality of interactions between a plant virus and its host during persistent infection in a natural environment. *ISME J* 14: 506–518 doi: 10.1038/s41396-019-0519-4
- Honjo MN, Emura N, Kamitani M, Kudoh H. (2025) Cold suppresses virus accumulation and alters the host transcriptomic response in the turnip mosaic virus–*Arabidopsis halleri* system. *Plant Cell Physiol.* 66: 596–615 doi: 10.1093/pcp/pcaf010
- Lämke J, Brzezinka K, Altmann S, Bäurle I. (2016) A hit-and-run heat shock factor governs sustained histone methylation and transcriptional stress memory. *EMBO J.* 35: 162-75.
- Maruta E, Yazaki K, Ogasa MY, Taneda H. (2022) Pit aspiration causes an apparent loss of xylem hydraulic conductivity in a subalpine fir (*Abies mariesii* Mast.) overwintering at the alpine timberline. *Tree Physiol.* 42: 1228-1238. doi: 10.1093/treephys/tpab173
- Muranaka T, Ito S, Kudoh H, Oyama T. (2022) Circadian-period variation underlies the local adaptation of photoperiodism in the short-day plant *Lemna aequinoctialis*. *iScience* 25:104634. doi: 10.1016/j.isci.2022.104634
- Ogasa MY, Taneda H, Ooeda H, Ohtsuka A, Maruta E, David W. (2019) Repair of severe winter xylem embolism supports summer water transport and carbon gain in flagged crowns of the subalpine conifer *Abies veitchii*. *Tree Physiol.* 39: 1725–1735. doi: 10.1093/treephys/tpz066
- Taneda H, Yazaki K, Hiramatsu T, Shimizu B, Sugiura D, Miyazawa Y. (2021) A simple method to observe water distribution in tracheid-bearing wood of subalpine conifer. *Trees* 35: 697–707. doi: 10.1007/s00468-020-02070-y
- Taneda H, Ogasa MY, Yazaki K, Funayama-Noguchi S, Miyazawa Y, Mayr S, Maruta E. (2022) Impact of freeze–thaw-induced pit aspiration on stem water transport in the subalpine conifer *Abies veitchii*. *Plant Physiol.* 190: 1687–1698. doi.org/10.1093/plphys/kiac388

- Uemura T, Hachisu M, Desaki Y, Ito A, Hoshino R, Sano Y, Nozawa A, Mujiono K, Galis I, Yoshida A et al. (2020) Soy and Arabidopsis receptor-like kinases respond to polysaccharide signals from *Spodoptera* species and mediate herbivore resistance. *Commun. Biol.* 3: 224. doi: 10.1038/s42003-020-0959-4
- Wang F, Han T, Jeffrey, Chen Z. (2024) Circadian and photoperiodic regulation of the vegetative to reproductive transition in plants. *Commun. Biol.* 7: 579. doi.org/10.1038/s42003-024-06275-6
- Yamaguchi N, Matsubara S, Yoshimizu K, Seki M, Hamada K, Kamitani M, Kurita Y, Nomura Y, Nagashima K, Inagaki S et al. (2021) H3K27me3 demethylases alter *HSP22* and *HSP17.6C* expression in response to recurring heat in *Arabidopsis*. *Nature Commun.* 12 (1): 3480. doi.org/10.1038/s41467-021-23766-w