

令和 2 年 5 月 29 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07403

研究課題名(和文) NIMA関連キナーゼによる植物細胞の極性伸長制御機構の解明

研究課題名(英文) Regulatory mechanism of growth polarity of plant cells by NIMA-related kinases

研究代表者

本瀬 宏康 (Motose, Hiroyasu)

岡山大学・自然科学研究科・准教授

研究者番号：70342863

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、NIMA関連キナーゼ(NEK)に着目し、微小管を介した植物細胞の伸長極性制御機構を明らかにした。シロイヌナズナNEK6は微小管の退縮末端に局在し、チューブリンの5つのアミノ酸をリン酸化して変形した微小管を脱重合する(Takataniら2017 Sci. Rep.)。また、NEK6は微小管の張力応答を抑制し、局所的な形のゆがみの増幅を抑制して、成長を安定化する(Takataniら2020 Curr. Biol.)。ゼニゴケMpNEK1は仮根先端の微小管に局在してその再編成を引き起こし、仮根細胞の成長方向を安定化する(Otaniら2018 Development)。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、これまで不明であったNEKによる成長極性制御機構が明らかになった。NEKは変形した微小管や張力に応答した微小管を選択的に除去し、植物の成長方向を安定化する。この機構は細胞レベルだけでなく、植物の器官成長や姿勢制御においても重要であるという独創的な発見につながった。NEK6が欠損すると、微小管が張力方向に配向して固定化され、局所的な形の歪みが増幅される。本研究で見出された機構を利用することで、植物の成長を制御する新規な技術を開発することができる。また、メタボや加齢による体の変形の抑制、ロボットや人工衛星の姿勢制御、建造物の力学などについて、新たな方法を提供する。

研究成果の概要(英文)：We analyzed biological function of NIMA-related kinases (NEK) to address microtubule-dependent growth polarity in plants. Arabidopsis NEK6 localizes to shrinking ends of microtubules and phosphorylates five amino acid residues of beta-tubulin, which induces depolymerization of aberrant microtubules (Takatani et al. 2017 Sci. Rep.). Recently, we found novel function of NEK6 in organ growth. NEK6 curbs microtubule response to tensile stress during organ development to buffer growth variation and to suppress organ deformation (Takatani et al. 2020 Curr. Biol.). Using a basal land plant *Marchantia polymorpha*, we revealed that NEK-microtubule regulatory module is evolutionary conserved. *Marchantia* MpNEK1 localizes to the apical dome of rhizoids to stabilize the direction of tip growth of rhizoids (Otani et al. 2018 Development).

研究分野：細胞生物学

キーワード：成長極性の保存性 NIMA関連キナーゼ 微小管 植物細胞の伸長 器官形成 メカニカルフィードバック 進化

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

植物は分裂組織から新たな細胞を生み出し、様々な組織や器官を形成し続ける。この時、個々の細胞がどの方向に、どれくらい分裂・伸長するかによって、最終的な組織や器官の形が決まる。しかし、その分子機構は未だ不明なままである。

申請者は、植物細胞の伸長制御機構を明らかにするため、シロイヌナズナ *ibo1* 変異体を単離した(Motoseら Plant J. 2008、図1)。*ibo1* 変異体の表皮細胞は異常な伸長を行い、突起を形成する。*ibo1* 変異体の原因遺伝子は NIMA 関連キナーゼ6 (NEK6) であり、NEK6 の機能が欠損することにより、表層微小管が安定化して渦巻き状の異常な構造をとり、突起が形成される(Motoseら Plant J. 2011)。NEK6 は微小管上に顆粒状に局在し、この顆粒が融合や分裂を繰り返して、ダイナミックな挙動を示す。NEK6 は *in vitro* で微小管と直接結合し、チューブリンをリン酸化する。従って、NEK6 がチューブリンをリン酸化して微小管を不安定化することで、規則正しい微小管配向と細胞伸長が可能になると考えられる。

NIMA 関連キナーゼ (NEK) は、糸状菌の細胞分裂変異体 *never in mitosis A (nimA)* の原因遺伝子として最初に同定された。NEK はほぼ全ての真核生物に存在するタンパク質リン酸化酵素であり、菌類や動物の NEK は、他のキナーゼと連携して、複製された中心体の分離や紡錘体形成など、微小管に関連した細胞分裂のイベントを制御している。一方、申請者らの研究から、植物 NEK の機能は、進化の過程で細胞伸長を主に制御するように変化したと考えられる(Takataniら J. Plant Res. 2015)。

申請者は、植物の進化における NEK の役割を明らかにするため、ゼニゴケとヒメツリガネゴケから NEK 遺伝子をクローニングし、コケ植物には NEK が1つしかないこと、コケ NEK はシロイヌナズナ NEK6 と最も良く似ており、陸上植物の NEK は NEK6 に良く似た単一遺伝子から進化・多様化したことが示唆された (Takataniら J. Plant Res. 2015)。本研究では、シロイヌナズナとコケ植物を用いて、植物 NEK の機能を解析し、微小管を基盤とする植物の成長極性制御機構を明らかにした。

### 2. 研究の目的

植物細胞の伸長方向は、細胞膜内側に局在する表層微小管の並び方(配向)により規定される。しかし、表層微小管の制御機構や、微小管による成長極性制御については、未だわかっていないことが多い。申請者は、シロイヌナズナ NIMA 関連キナーゼ6 (NEK6) が、表層微小管の配向を制御し、細胞の伸長方向を調節することを示した。本研究では、NEK6 がチューブリンなどの基質をリン酸化することで、どのように微小管と細胞伸長を制御しているのか明らかにする。また、シロイヌナズナ NEK ファミリーの解析を行い、NEK の機能的な多様性と重複を解明する。

シロイヌナズナには7つの NEK 遺伝子が存在しており、全ての NEK 遺伝子を破壊して、その機能を明らかにすることが難しい。一方、コケ植物には NEK が1つしかないため、コケの NEK 遺伝子を破壊すれば、NEK を欠失した植物体を作成し、植物 NEK の根源的な機能を明らかにすることができる。本研究では、コケ植物の NEK の機能解析を更に進め、植物の発進進化における NEK の役割と機能的な普遍性を解明する。

### 3. 研究の方法

シロイヌナズナの NEK1~7 の変異体を収集し、その表現型を解析した。変異体は主に T-DNA 挿入変異体を用いた。各 NEK の発現パターンを解析するため、プロモーター : GUS 系統を作成し、GUS 活性や染色によりその発現パターンを詳しく解析した。また、タンパク質の局在を解析するため、各 NEK について、自身のプロモーター制御下で NEK-GFP 融合タンパク質を発現する系統 (NEK プロモーター : NEK-GFP 株) を作成し、共焦点顕微鏡による観察を行った。NEK6 については、NEK6-GFP と微小管マーカーの mCherry-TUB6 を発現する二重ラベル系統を作成し、NEK6 の微小管上での動態を共焦点顕微鏡により観察し、定量的に詳しく解析した。

ゼニゴケとヒメツリガネゴケからそれぞれ MpNEK1、PpNEK1 遺伝子をクローニングし、その配列を決定した。ゼニゴケ MpNEK1 の発現パターンを解析するため、MpNEK1 プロモーター制御下で GUS 遺伝子を発現する株を作成した。また、相同組み替えにより、ゼニゴケ Mpnek1 破壊株を作成し、その表現型を解析した。この破壊株に、MpNEK1 プロモーター制御下で MpNEK1-Citrine 融合タンパク質を発現するコンストラクトを導入して相補し、MpNEK1 の動態を共焦点顕微鏡により観察・解析した。

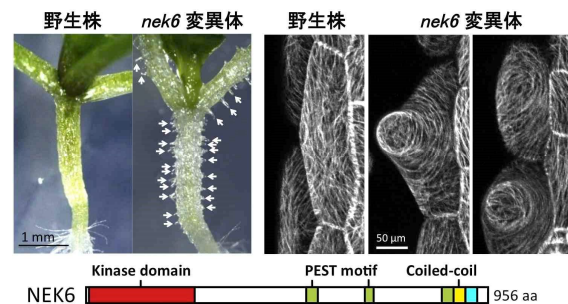


図1.シロイヌナズナ *nek6* 変異体では微小管配向が異常になり、細胞が異常な方向に伸長する。

#### 4. 研究成果

##### (1) シロイヌナズナ NEK6 は変形した微小管を除去して細胞伸長を制御する

本研究では、微小管による植物の伸長極性制御機構を明らかにするため、NIMA 関連キナーゼに着目し、その機能を詳細に解析した。まず、シロイヌナズナ NEK6 の作用機構を詳細に検討した (Takatani ら Sci. Rep. 2017)。顕著な表現型を示す *nek6-1* 変異体に着目し、表現型を解析したところ、胚軸中央部の細胞において突起が形成され、胚軸下部の細胞では伸長が抑制されていた。このことから、NEK6 は突起形成の抑制 (異常な伸長の抑制) と細胞伸長の促進という2つの機能を持つことがわかった。

次に、*nek6-1* 変異体の微小管動態を詳しく解析した。その結果、細胞膜から剥がれて屈曲・変形する微小管が増大していた (図2A)。野生株でも、細胞膜に結合している表層微小管が時折、細胞膜から剥離してふらふらと移動し、近傍の微小管や膜に結合して微小管構造を再編成する。*nek6-1* 変異体では、微小管が細胞膜から剥がれる頻度は野生株と同じだったが、剥がれた微小管が脱重合せずに、より長い時間維持され、伸長と屈曲を続けた。

NEK6 を過剰発現すると、表層微小管が減少して配向が乱れ、細胞伸長が抑制された。従って、NEK6 の活性や発現量のバランスが重要であり、厳密に制御されること、NEK6 が微小管を脱重合することが示唆された。次に、NEK6-GFP と微小管マーカー mCherry-TUB6 を発現する2重ラベル株を観察し、微小管上での NEK6 の動態を解析した。その結果、NEK6 は退縮する微小管末端に局在していた (図2B)。また、変形する微小管の脱重合末端に NEK6 が局在していた。以上より、NEK6 は細胞膜から剥がれて変形した微小管を除去し、極性のある細胞伸長を可能にしていると考えられる。

NEK6 の分子機能を解明するため、NEK6 によってリン酸化されるチューブリンのアミノ酸残基を5つ同定した (図3、Takatani ら Sci. Rep. 2017)。これらのアミノ酸をリン酸化されないアラニン、またはリン酸化ミミックとなるアスパラギン酸に置換すると、チューブリンの微小管への重合が変化した。特に、Thr-166 をリン酸化されないアラニンに置換するとチューブリンの微小管への重合が顕著に促進されることから、このアミノ酸残基のリン酸化が重要であり、微小管の不安定化に関与すると考えられた。以上より、NEK6 はチューブリンの特定のアミノ酸残基をリン酸化して脱重合させ、変形した微小管を除去して整列させると考えられる (図4)。

NEK6 の分子機能を解明するため、NEK6 によってリン酸化されるチューブリンのアミノ酸残基を5つ同定した (図3、Takatani ら Sci. Rep. 2017)。これらのアミノ酸をリン酸化されないアラニン、またはリン酸化ミミックとなるアスパラギン酸に置換すると、チューブリンの微小管への重合が変化した。特に、Thr-166 をリン酸化されないアラニンに置換するとチューブリンの微小管への重合が顕著に促進されることから、このアミノ酸残基のリン酸化が重要であり、微小管の不安定化に関与すると考えられた。以上より、NEK6 はチューブリンの特定のアミノ酸残基をリン酸化して脱重合させ、変形した微小管を除去して整列させると考えられる (図4)。

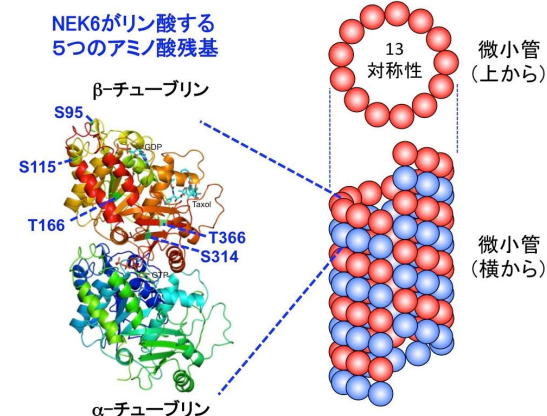


図3. NEK6 によりリン酸化される β-チューブリンのアミノ酸残基

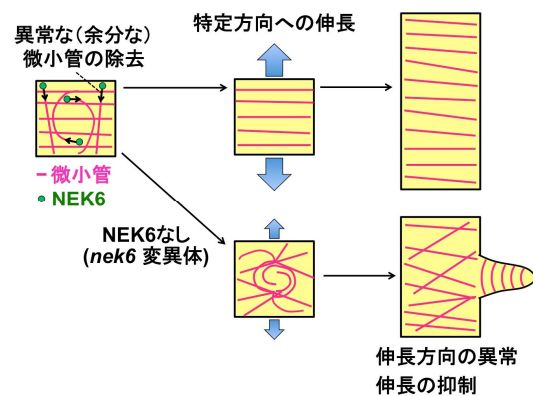


図4. NEK6 により余分な微小管が除去されて整列し、細胞伸長の方向が制御される。

##### (2) シロイヌナズナ NEK6 は張力応答を抑制し、植物の形態と姿勢を整える

生物が成長して大きくなる時、体の表面に張力が発生する。この張力は、細胞内の骨格によって認識されることで、成長を制御するフィードバックとして働き、生物の形や姿勢が整うと考えられている。しかし、張力応答がどのような仕組みなのか、張力応答がどのような役割を果たしているのかは分かっていない。



植物では、張力の方向に微小管が配向し、組織や器官全体の成長を協調させるとともに、張力の向きにセルロース微繊維を形成させ、補強する。この仕組みはメカニカルフィードバックとして知られているが、その制御機構は不明であった。本研究では、NEK6 の張力応答における機能を解析した。*nek6* 変異体の芽生えの成長をタイムラプス観察したところ、成長が途中で停止して、別な方向にジグザクに成長していた(図5)。更に、重力負荷や接触刺激を加える実験から、*nek6* 変異体は物理的な力に過剰に反応することがわかった(図6)。加えて、*nek6* 変異体の微小管も張力に過剰に反応して配向していた。つまり、*nek6* 変異体では張力応答が過剰になり、その結果、まっすぐ伸びるはずの茎がウエーブし、1 回転してループ状になることが明らかになった。これは、体の一部に加わる張力への応答がメカニカルフィードバックにより増幅され、最初は小さい形のゆがみが、大きく増強されて変形したためと考えられる。つまり、植物は NEK6 により張力応答を抑えることで、体の部分ごとの成長のばらつきを緩和し、形態を整えることが示された(Takatani ら Curr. Biol. 2020)。また、NEK6 は張力に反応した微小管を選択的に分解し、微小管の並び方をよりランダムで柔軟にすることがわかった。

生物が自身の形や姿勢を認識する感覚は固有感覚(proprioception、第六感)と呼ばれる。本研究から、張力応答を制御することで、生物の固有感覚や成長・形態を調節する簡便な方法が開発できることが示唆された。また、メタボや加齢による体の変形を抑える手法、ロボットや人工衛星の姿勢制御にも応用できる可能性がある。

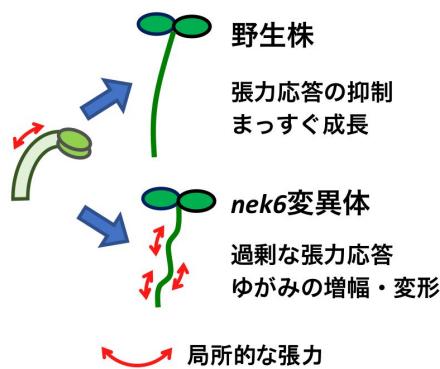


図5. 野生株と過剰な張力応答を示す *nek6* 変異体の模式図

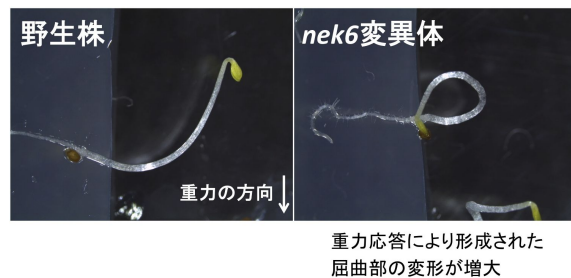


図6. 野生株と過剰な張力応答を示す *nek6* 変異体. 暗所芽生え(もやし)を垂直に育てた後、90度回転させて生育した。野生株では胚軸が重力と反対方向に成長するが、*nek6* 変異体では屈曲が過剰になり、ループ状の形態を示す。

### (3) ゼニゴケ MpNEK1 は仮根の伸長方向を制御する

コケ植物は陸上植物の進化の初期に分岐し、祖先的な形質を保持している。植物の発生進化における NEK の機能を明らかにするため、ゼニゴケとヒメツリガネゴケから NEK 遺伝子を単離し、それぞれ MpNEK1、PpNEK1 と名付けた。被子植物では3~15個の NEK 遺伝子が存在するが、これらのコケ植物では NEK 遺伝子が1つだけで、NEK の根源的な機能を明らかにできる。

ゼニゴケは葉状体と呼ばれる扁平な器官が2 叉分岐しながら地面に沿って成長するが、地面に接する葉状体裏側には仮根細胞が形成される。仮根細胞は、表皮細胞が先端成長してフィラメント状に伸長した細胞で、水分や栄養分の吸収、土壌への固着を行っている。ゼニゴケでは平滑仮根と有紋仮根という2種類の仮根が形成される。平滑仮根は生細胞であり、植物体から放射状に伸びて、土壌への固着と水分・栄養分の吸収を行う。有紋仮根は特徴的な2次壁肥厚を持つ死細胞であり、その大部分は葉状体に沿って伸長し、仮根束を形成し、水分や栄養分の輸送を行う。また、生殖枝の柄の内部には有紋仮根からなる仮根束が形成され、水分や栄養分の輸送、精子の移動に寄与する。

ゼニゴケゲノムには NEK 遺伝子が1つだけコードされている(ゼニゴケの学名 *Marchantia polymorpha* を付けて MpNEK1 と呼ぶ)。MpNEK1 の機能を明らかにするため、Mpnek1 破壊株を作出して表現型を解析した。Mpnek1 破壊株では、仮根細胞の成長方向が異常になり、ジグザグやらせん状の形態を示した(図6、Otani ら Development 2018)。Mpnek1 破壊株に MpNEK1-Citrine を導入すると表現型が回復し、仮根が一定の方向に伸長した。この株において MpNEK1-Citrine の局在を観察したところ、MpNEK1-Citrine は先端成長を行っている仮根先端部に局在し、顆粒状や繊維状のパターンを示した(図8)。また、MpNEK1 は先端部に収束する微小管上に局在していた(図8)。興味深いことに、微小管の交差部位に顆粒状に局在する MpNEK1 が観察

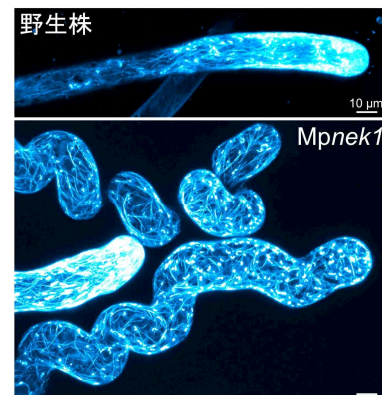


図7. ゼニゴケ野生株と Mpnek1 破壊株の仮根.  
シアン: 微小管と色素体

され、この顆粒が融合や分離を繰り返していた。以上のことから、MpNEK1 は仮根先端部の微小管に局在し、仮根の伸長方向を制御すると考えられる。

MpNEK1 による微小管の制御機構を明らかにするため、野生株と *Mpnek1* 破壊株の微小管構造を観察した。野生株の仮根先端部では、細かい微小管が多く、細胞質に遊離したチューブリンの濃度も高い。一方、基部側では微小管が太く束化しており、細胞質の遊離チューブリンは少ない。このことは、仮根先端部において微小管が不安定化していること、チューブリンの重合・脱重合のターンオーバーが高いことを示唆した。一方、*Mpnek1* 破壊株では束化した微小管が仮根先端部まで伸びており、細胞質の遊離チューブリン濃度は低下していた(図7)。従って、MpNEK1 は仮根先端部において微小管を不安定化し、微小管の再編成やターンオーバーを促進していると考えられる(図9)。

微小管の機能を調べるため、微小管阻害剤の効果を検討した。微小管安定化剤のタキソールを添加すると、仮根の伸長方向が異常になり、波打った仮根や曲がって渦を巻いたような仮根が形成された。微小管脱重合剤のプロピザミドを添加すると、同様に波打った仮根が形成されたが、伸長自体の抑制が顕著であり、枝分かれした仮根も見られた。従って、微小管の重合・脱重合(作って壊す)というサイクルが、仮根細胞の伸長方向を安定化すると考えられる(図9)。

シロイヌナズナ *nek6* 変異体においてゼニゴケ *MpNEK1* を発現させると、*nek6* 変異体の伸長方向異常が回復した。更に、シロイヌナズナ *NEK6* と同様に、ゼニゴケ *MpNEK1* は *in vitro* でチューブリンをリン酸化した。従って、NEK による伸長方向制御は進化的に保存されており、初期の陸上植物の根系である仮根の形成に必要であったと考えられる (Otani *ら* Development 2018)。



図8. MpNEK1 の仮根先端部への局在. 緑と白: MpNEK1-Citrine, マゼンタ: 微小管(繊維状)と色素体(塊状)

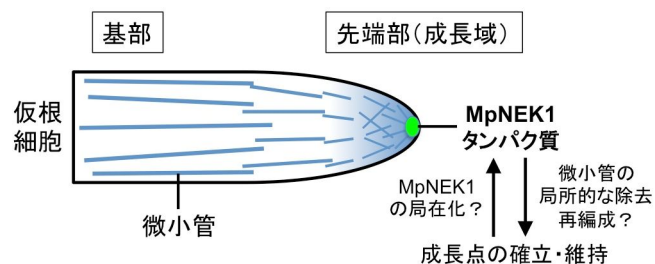


図9. 仮根細胞の先端成長のモデル

MpNEK1 タンパク質(緑)は先端成長を行っている頂端部に局在し、微小管(青)を局所的に再編成し、その構造を制御する。これにより成長点が安定化し、仮根細胞が真っすぐ伸長する。

1. [Motose H](#), Tominaga R, Wada T, Sugiyama M, Watanabe Y (2008) A NIMA-related protein kinase suppresses ectopic outgrowth of epidermal cells through its kinase activity and the association with microtubules. *Plant J.* 54, 829-844.
2. [Motose H](#), Hamada T, Yoshimoto K, Murata T, Hasebe M, Watanabe Y, Hashimoto T, Sakai T, Takahashi T (2011) NIMA-related kinases 6, 4, and 5 interact with each other to regulate microtubule organization during epidermal cell expansion in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 67, 993-1005.
3. [Motose H](#), Takatani S, Ikeda T, Takahashi T (2012) NIMA-related kinases regulate directional cell growth and organ development through microtubule function in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signal. Behav.* 7, 1552-1555.
4. Takatani S, Otani K, Kanazawa M, Takahashi T, [Motose H](#) (2015) Structure, function and evolution of plant NIMA-related kinases: Implication for the phosphorylation-dependent microtubule regulation. *J. Plant Res.* 128, 875-891.
5. Eng RC, Halat LS, Livingston SJ, Sakai T, [Motose H](#), Wasteney GO (2017) The ARM domain of ARMADILLO-REPEAT KINESIN 1 is not required for microtubule catastrophe but can negatively regulate NIMA-RELATED KINASE 6 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 58, 1350-1363.
6. Takatani S, Ozawa S, Yagi N, Hotta T, Hashimoto T, Takahashi Y, Takahashi T, [Motose H](#) (2017) Directional cell expansion requires NIMA-related kinase 6 (NEK6)-mediated cortical microtubule destabilization. *Sci. Rep.* 7, article no. 7826.
7. Otani K, Ishizaki K, Nishihama R, Takatani S, Kohchi T, Takahashi T, [Motose H](#) (2018) An evolutionarily conserved NIMA-related kinase directs rhizoid tip growth in the basal land plant *Marchantia polymorpha*. *Development* 145, dev.154617.
8. Takatani S, Verger S, Okamoto T, Takahashi T, Hamant O, [Motose H](#) (2020) Microtubule response to tensile stress is curbed by NEK6 to buffer growth variation in the *Arabidopsis* hypocotyl. *Current Biology* DOI:https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.02.024

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計16件（うち査読付論文 15件／うち国際共著 2件／うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 K. Otani, K. Ishizaki, R. Nishihama, S. Takatani, T. Kohchi, T. Takahashi, and H. Motose	4. 巻 145
2. 論文標題 An evolutionarily conserved NIMA-related kinase directs rhizoid tip growth in the basal land plant <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev.154617
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） doi: 10.1242/dev.154617	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 T. Okamoto, S. Takatani, Y. Noutoshi, H. Motose, and T. Takahashi	4. 巻 59
2. 論文標題 Omeprazole enhances mechanical stress-induced root growth reduction in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 1581-1591
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） doi: 10.1093/pcp/pcy131	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 篠原志桜里・本瀬宏康・高橋卓	4. 巻 5
2. 論文標題 植物におけるサーモスベルミンの2つの機能	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 日本ポリアミン学会誌	6. 最初と最後の頁 41-46
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） <a href="http://pa.umin.jp/PolyamineVol15No2Nov2018.pdf">http://pa.umin.jp/PolyamineVol15No2Nov2018.pdf</a>	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 Takatani S, Ozawa S, Yagi N, Hotta T, Hashimoto T, Takahashi Y, Takahashi T, Motose H	4. 巻 7
2. 論文標題 Directional cell expansion requires NIMA-related kinase 6 (NEK6)-mediated cortical microtubule destabilization	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 e7826, 18 pages
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） DOI:10.1038/s41598-017-08453-5	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 Eng RC, Halat LS, Livingston SJ, Sakai T, Motose H, Wasteney G0	4. 巻 58
2. 論文標題 The ARM domain of ARMADILLO-REPEAT KINESIN 1 is not required for microtubule catastrophe but can negatively regulate NIMA-RELATED KINASE 6 in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1350-1363
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi:10.1093/pcp/pcx070	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 Yoshimoto K, Takamura H, Kadota I, Motose H, Takahashi T	4. 巻 6
2. 論文標題 Chemical control of xylem differentiation by thermospermine, xylemin, and auxin	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 e21487
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1038/srep21487	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 Tong W, Imai A, Tabata R, Shigenobu S, Yamaguchi K, Yamada M, Hasebe M, Sawa S, Motose H, Takahashi T	4. 巻 7
2. 論文標題 Polyamine resistance is increased by mutations in a nitrate transporter gene NRT1.3 (AtNPF6.4) in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 e834
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.3389/fpls.2016.00834	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 Cai Q, Fukushima H, Yamamoto M, Ishii N, Sakamoto T, Kurata T, Motose H, Takahashi T	4. 巻 57
2. 論文標題 The SAC51 family plays a central role in thermospermine responses in Arabidopsis	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol	6. 最初と最後の頁 1583-1592
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1093/pcp/pcw113 doi:10.1093/pcp/pcw113	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 高橋卓, 本瀬宏康	4. 巻 70
2. 論文標題 サーモスベルミン / 木部分化の鍵を握る低分子 遺伝子翻訳に関わるその特異な作用機構	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 生物の科学 遺伝	6. 最初と最後の頁 356-360
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="http://www.nts-book.co.jp/item/detail/summary/bio/20051225_42.html">http://www.nts-book.co.jp/item/detail/summary/bio/20051225_42.html</a>	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 Shogo Takatani, Stephane Verger, Takashi Okamoto, Taku Takahashi, Olivier Hamant, Hiroyasu Motose	4. 巻 30
2. 論文標題 Microtubule response to tensile stress is curbed by NEK6 to buffer growth variation in the Arabidopsis hypocotyl	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 1491-1503
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) DOI: <a href="https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.02.024">https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.02.024</a>	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 Takamura Hiroyoshi, Motose Hiroyasu, Otsu Taichi, Shinohara Shiori, Kouno Ryugo, Kadota Isao, Takahashi Taku	4. 巻 2020
2. 論文標題 Chemical Synthesis and Biological Effect on Xylem Formation of Xylemin and Its Analogues	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 European Journal of Organic Chemistry	6. 最初と最後の頁 2745 ~ 2753
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ejoc.202000322	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 Chiam Nyet-Cheng, Fujimura Tomoyo, Sano Ryosuke, Akiyoshi Nobuhiro, Hiroyama Ryoko, Watanabe Yuichiro, Motose Hiroyasu, Demura Taku, Ohtani Misato	4. 巻 60
2. 論文標題 Nonsense-Mediated mRNA Decay Deficiency Affects the Auxin Response and Shoot Regeneration in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 2000 ~ 2014
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1093/pcp/pcz154">https://doi.org/10.1093/pcp/pcz154</a>	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 Miyamoto Minaho, Shimao Satoshi, Tong Wurina, Motose Hiroyasu, Takahashi Taku	4. 巻 8
2. 論文標題 Effect of Thermospermine on the Growth and Expression of Polyamine-Related Genes in Rice Seedlings	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 269 ~ 269
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi:10.3390/plants8080269	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 Shinohara Shiori, Okamoto Takashi, Motose Hiroyasu, Takahashi Taku	4. 巻 100
2. 論文標題 Salt hypersensitivity is associated with excessive xylem development in a thermospermine deficient mutant of <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 374 ~ 383
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1111/tpj.14448">https://doi.org/10.1111/tpj.14448</a>	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 Ishitsuka Soichi, Yamamoto Mai, Miyamoto Minaho, Kuwashiro Yoshitaka, Imai Akihiro, Motose Hiroyasu, Takahashi Taku	4. 巻 10
2. 論文標題 Complexity and Conservation of Thermospermine-Responsive uORFs of SAC51 Family Genes in Angiosperms	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 article 564
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00564">https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00564</a>	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 本瀬宏康、高谷彰吾、高橋卓	4. 巻 9
2. 論文標題 NIMA関連キナーゼによる極性成長の制御機構	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 植物科学最前線 (BSJ review)	6. 最初と最後の頁 120-129
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.24480/bsj-review.9c3.00142	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 4件 / うち国際学会 9件）

1. 発表者名 H. Motose, M. Kurata, K. Otani, R. Nishihama, T. Kohchi, T. Takahashi
2. 発表標題 Functional analysis of microtubule-associated genes in <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 EMBO workshop, Lisbon, Portugal (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 本瀬宏康
2. 発表標題 進化的に保存された微小管依存的な極性成長のメカニズム
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会（広島）（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 橋爪駿・高谷彰吾・日渡祐二・坂山英俊・西山智明・高橋卓・本瀬宏康
2. 発表標題 NIMA関連キナーゼファミリーによる細胞伸長制御の進化的な保存性
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会（広島）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 片寄明日香・久保康隆・高橋卓・本瀬宏康
2. 発表標題 ゼニゴケのエチレン応答とエチレン関連遺伝子の解析
3. 学会等名 植物細胞骨格研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 本瀬 宏康, 片寄 明日香, 久保 康隆, 高橋 卓
2. 発表標題 ゼニゴケのエチレン応答とエチレン関連遺伝子の解析
3. 学会等名 日本植物生理学会第60回大会 (名古屋)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 毛利遊野, 大谷健人, 山岡尚平, 西浜竜一, 河内孝之, 高橋卓, 本瀬宏康
2. 発表標題 異所的な分裂組織を形成する新奇ゼニゴケ変異体eda1の解析
3. 学会等名 日本植物生理学会第60回大会 (名古屋)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 S. Takatani, S. Verger, T. Okamoto, T. Hashimoto, T. Takahashi, O. Hamant, H. Motose
2. 発表標題 NEK6 coordinates organ growth by mechanical signal in Arabidopsis
3. 学会等名 Plant Signaling & Behavior 2017 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 高谷彰吾、高橋卓、本瀬宏康
2. 発表標題 NIMA関連キナーゼ6の分裂組織における機能解析
3. 学会等名 第81回日本植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 本瀬宏康、大谷健人、倉田元気、高谷彰吾、石崎公庸、西浜竜一、河内孝之、高橋卓
2. 発表標題 ゼニゴケから見た微小管関連遺伝子の機能と進化
3. 学会等名 第81回日本植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 S. Takatani, S. Verger, T. Okamoto, O. Hamant, T. Hashimoto, T. Takahashi, H. Motose
2. 発表標題 NEK6 coordinates organ growth by mechanical signal in Arabidopsis
3. 学会等名 Bilateral Closure Symposium of GDR Integrative Plant Biology Network Program, (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Y. Mori, K. Otani, S. Yamaoka, R. Nishihama, T. Kohchi, T. Takahashi, H. Motose
2. 発表標題 Characterization of eda1, a novel Marchantia polymorpha mutant with ectopic branching protrusions in thallus
3. 学会等名 65th NIBB Conference, Marchantia Workshop 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 H. Motose, K. Otani, K. Ishizaki, R. Nishihama, T. Kohchi, T. Takahashi
2. 発表標題 Microtubule-dependent directional growth of rhizoids in Marchantia polymorpha
3. 学会等名 65th NIBB Conference, Marchantia Workshop 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 本瀬宏康
2. 発表標題 維管束分化のケミカルバイオロジー 新規な植物ホルモン・サーモスベルミンの機能解析
3. 学会等名 岡山大学・資源植物科学研究所・共同研究拠点ワークショップ『植物体再生技術とその分子基盤』（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 倉田元気、大谷健人、西浜竜一、河内孝之、高橋卓、本瀬宏康
2. 発表標題 ゼニゴケの細胞分裂関連遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会（札幌）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 毛利遊野、大谷健人、山岡尚平、西浜竜一、河内孝之、高橋卓、本瀬宏康
2. 発表標題 枝状突起を形成する新奇ゼニゴケ変異体 eda1の解析
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会（札幌）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 高谷彰吾、Stephane Verger、岡本崇、高橋卓、Olivier Hamant、本瀬宏康
2. 発表標題 NEK6 による微小管の張力応答の抑制はまっすぐな器官伸長に必要である
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会（札幌）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 本瀬宏康、大谷健人、石崎公庸、高谷彰吾、西浜竜一、河内孝之、高橋卓
2. 発表標題 基部陸上植物ゼニゴケの仮根細胞における微小管依存的な先端成長機構の解析
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会（札幌）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 K. Otani, K. Ishizaki, R. Nishihama, T. Kohchi, T. Takahashi, H. Motose
2. 発表標題 A NIMA-related kinase regulates directional tip growth and microtubule stability in rhizoid cells of <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 EMBO symposia “Microtubules: From Atoms to Complex Systems”（国際学会）
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 S. Takatani, S. Ozawa, N. Yagi, T. Hotta, Y. Takahashi, T. Hashimoto, T. Takahashi, H. Motose
2. 発表標題 <i>Arabidopsis</i> NEK6 destabilizes cortical microtubules through tubulin phosphorylation to direct cell elongation
3. 学会等名 EMBO symposia “Microtubules: From Atoms to Complex Systems”（国際学会）
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 本瀬宏康・大谷健人・石崎公庸・西浜竜一・河内孝之・高橋卓
2. 発表標題 ゲノム編集を用いたゼニゴケ微小管関連遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第80回日本植物学会年会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 高谷省吾・高橋卓・本瀬宏康
2. 発表標題 微小管を介した器官成長におけるNEK6の機能解析
3. 学会等名 植物細胞骨格研究会(Plant Cytoskeleton 2016)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 本瀬 宏康
2. 発表標題 ゼニゴケ微小管関連遺伝子のフェノーム解析
3. 学会等名 植物細胞骨格研究会(Plant Cytoskeleton 2016)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 高谷彰吾・Verger Stephane・岡本崇・橋本隆・高橋卓・Hamant Olivier・本瀬宏康
2. 発表標題 シロイヌナズナNEK6はメカニカルシグナルを介した器官成長統御に関与する
3. 学会等名 第58回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 本瀬宏康・大谷健人・石崎公庸・西浜竜一・河内孝之・高橋卓
2. 発表標題 ゼニゴケ微小管関連遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第58回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 S Takatani, S Verger, T Okamoto, T Takahashi, O Hamant, H Motose
2. 発表標題 Straight organ growth requires NEK6-dependent dampening of microtubule response to mechanical stress
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会 (名古屋)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 H Motose
2. 発表標題 NIMA-related kinases direct plant growth through microtubule organization
3. 学会等名 John Harada Symposium, UCLA (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 H Motose, A Kanda, T Takahashi
2. 発表標題 Live imaging of rhizoid growth in Marchantia polymorpha.
3. 学会等名 Marchantia Workshop 2019, Sendai (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 橋爪駿・高谷彰吾・高橋卓・本瀬宏康
2. 発表標題 シロイヌナズナNIMA関連キナーゼ6の機能解析
3. 学会等名 植物細胞骨格研究会 Plant Cytoskeleton 2019 (熊本)
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 神田麻花・高橋卓・本瀬宏康
2. 発表標題 ゼニゴケ仮根細胞ライブイメージングの確立とアルマジロリピートキネシンの解析
3. 学会等名 植物細胞骨格研究会 Plant Cytoskeleton 2019 (熊本)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔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