

令和 4 年 5 月 10 日現在

機関番号：14603

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02466

研究課題名(和文) 木部細胞分化を制御するVNSレギュロンの構造と動態可塑性の多層的解析

研究課題名(英文) Multi-dimensional studies on structure and dynamics plasticity of the VNS-regulon governing xylem cell differentiation

研究代表者

出村 拓 (Demura, Taku)

奈良先端科学技術大学院大学・デジタルグリーンイノベーションセンター・教授

研究者番号：40272009

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、植物が維管束木部細胞の通水・支持機能の最適化を実現するために進化的に発達させてきた遺伝子発現制御システム「VNSレギュロン」について、その構造と動態可塑性を多層的に詳細解析した。その結果、1)一部のタンパク質の分解が木部細胞の機能最適化に重要であること、2)木部細胞の分化制御に細胞周期と細胞内環境が深く関わること、3)オオミズゴケ(コケ植物)とテダマツ(針葉樹)においてもVNSレギュロンの基本構造が保存されていること、を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究が対象とする木部細胞は木質バイオマスの本体であり、本研究で得られた成果をもとに木質バイオマスの高度利用(バイオエタノール変換、高エネルギー化)に向けた木質改良につながる点で社会的な意義をもつ。また、本研究が扱う「VNSレギュロン」は植物における遺伝子発現制御システムの代表例であり、この解析で得られた知見と解析手法が他の様々な局面で起動するレギュロンの解析に転用可能である点で学術的な意義は大きい。

研究成果の概要(英文)：In this study, we analyzed in detail the structure and dynamic plasticity of the VNS regulon, a gene expression regulatory system that plants have evolutionarily developed to optimize the function of water conduction and body-support by vascular xylem cells, in a multilayered approach. The results revealed that 1) degradation of a group of proteins is important for the optimization of xylem cell functions, 2) the cell cycle and intracellular environment are deeply involved in the regulation of xylem cell differentiation, and 3) the basic structure of the VNS regulon is conserved in a moss (*Sphagnum palustre*) and a conifer (*Pinus taeda*).

研究分野：植物分子および生理科学

キーワード：メタボローム解析 化学生物学的解析 順遺伝学 ユビキチン化 進化的変遷

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

水の通導と植物体の支持に働く木部細胞は生存に必須な細胞である。これまでに木部細胞分化のマスター制御因子群 VNS の発見を契機に、木部細胞分化の分子機構の解明が急激に加速し、VNS 転写因子群を起点とした遺伝子発現制御システム(「VNS レギュロン」)に関する知見が蓄積しつつあった。また、研究代表者らは「VNS レギュロン」の基本構造が、陸上植物の進化の中で、木部組織の誕生前の段階で既にコケ植物と維管束植物の共通祖先によって獲得されていた可能性を示し、植物は進化の過程で、この「VNS レギュロン」の構造を変化させながら、通水と植物体支持の機能をおのおの最適化してきたという仮説を提出するに至っていた。

### 2. 研究の目的

本研究では、研究代表者自らが発見した木部細胞分化のマスタースイッチである VNS 転写因子ファミリーを起点とする遺伝子発現制御システム「VNS レギュロン」について、その構造と動態可塑性を多層的に詳細検討・解析することで、植物進化上、あるいは現状の環境応答の中で、木部細胞分化制御を介した機能的な最適化をもたらしている分子の実態を解き明かすことを目的とした。

### 3. 研究の方法

VNS レギュロンの構造と動態を明らかにするために、VND7 機能誘導による道管細胞分化誘導系を用いて、多方面からの新規 VNS レギュロン因子(VNS レギュロンの構造と動態に関わる因子)の探索を行う。

#### (1) マルチオミクス解析による新規因子の同定

タバコおよびシロイヌナズナ培養細胞の道管細胞分化誘導系を用いてマルチオミクス解析を行う。取得・解析済みの全細胞可溶性画分のプロテオームデータに加えて、ユビキチン化タンパク質等のプロテオームを行うことで、分化に伴って蓄積量変動するタンパク質を新規因子の候補としてリスト化する。また、これまでのワイドターゲットのメタボローム解析を発展させ、詳細な代謝フラックス解析を行うことで、VNS レギュロンにポジティブ/ネガティブフィードバックとして影響する代謝産物・代謝経路を探索する。トランスクリプトーム解析としては、経時的(例えば3時間ごと) RNA-seq 解析を行い、プロテオームおよびメタボロームのデータと合わせて統合的にデータを解釈することで、VNS レギュロンの新たなハブを探し出す。

#### (2) 化学生物学的解析による新規因子の同定

すでに、タバコ培養細胞の道管細胞分化誘導系を用いたケミカルスクリーニングによって、道管細胞に特徴的な螺旋紋の二次細胞壁パターンを強く攪乱する化合物や道管細胞への分化率を特異的に上昇・下降させる化合物のスクリーニングに成功している。本研究では、これら化合物が VNS レギュロンの動態にどのように影響しているかを詳細に解析する。また、これら化合物に加えて、既知の細胞内環境(酸化ストレス、膜交通の攪乱、エピゲノム状態、など)の変化が VNS レギュロンに及ぼす影響について、道管分化誘導時に各種阻害剤を投与によって調べる。すでに DNA メチル化阻害剤である 5-Aza-dC が道管細胞分化を促進するとの予備データを得ており、これらの結果を核にした解析を進める。

#### (3) 順遺伝学的手法による新規因子の同定

道管細胞分化の抑制変異体(8系統、*seiv2*~*seiv9*)の原因遺伝子をマッピングおよびホールゲノムシーケンスによって同定する。また、変異体のオミクス解析を行い、遺伝子の変異によって影響を受ける遺伝子/タンパク質の同定を進めることで、VNS レギュロンへの影響を解析する。

#### (4) VNS レギュロンの進化的変遷の解析

研究代表者らはこれまでに、シロイヌナズナ、ポプラ、タバコ、ヒメツリガネゴケにおいて、VNS 転写因子の機能誘導後のトランスクリプトームデータを取得している。これらデータに加え、本研究では新たに、裸子植物等における VNS 転写因子機能誘導後のトランスクリプトームデータを RNA-seq 法にて取得する。これらのデータを比較解析することで、それぞれの植物における VNS レギュロンの基本構造を推定する。

### 4. 研究成果

#### (1) マルチオミクス解析による新規因子の同定

シロイヌナズナ T87 培養細胞の道管細胞分化誘導系を用いたマルチオミクス解析として、代謝物量の変動と代謝フローを詳細に解析した。さらに、トランスクリプトームデータとの比較解析を行った。

①道管細胞分化過程での Electrophoresis Time of Flight Mass Spectrometry (CE-TOF MS) 解析を行うことで、57 の代謝物を定量化することに成功した。さらに、Sparse Partial Least Squares Discriminant Analysis (sPLSDA)によって、これら代謝物プロファイルが分化過程で

劇的に変動していることを示した。また、heatmap および metabolic pathway map 解析によって、類似した一群の代謝物が似かよった変動パターンを示し、glucose-6-phosphate、UDP-glucose、erythrose-4-phosphate、phenylalanine といった二次細胞壁ポリマーの前駆代謝物が分化誘導初期に増加することを世界に先駆けて明らかにした。

②<sup>13</sup>C ラベル実験を行うことで道管細胞分化過程での代謝フローを解析した。時系列サンプルの CE-TOF MS 解析によって、44 の <sup>13</sup>C ラベル代謝物を見だし、そのうち、18 の代謝物の量が分化過程で増減することを示した。増加する代謝物は、ribose-5-phosphate、shikimate、phenylalanine、3-phosphoglycerate といったリグニンの前駆体だった。一方、減少する代謝物は lactate を含むピルビン酸派生代謝物であった。これらの結果から、道管細胞分化過程でリグニン合成に向かう代謝フローが活性化されることを示すことに成功した。これまでに道管細胞の分化過程で特定の代謝フローが活性化されることを直接的に示した例はなく、この結果をもとに道管細胞の二次細胞壁ポリマー改変の可能性を提示することができた。

③トランスクリプトームデータとメタボロームデータの比較解析を行った。詳細なトランスクリプトームデータ解析から、一次代謝経路に関わる多様な酵素遺伝子群の発現が活発に増減することが示された。とくに、UDP glucose 合成に関わる酵素遺伝子群と phenylalanine 合成につながる shikimate pathway に関わる酵素遺伝子の発現が上昇する一方で、乳酸合成に向けた解糖系の酵素遺伝子の発現は顕著に低下することを見いだした。また、これらの遺伝子発現変動が代謝物の蓄積量やフローの変動と深く関連していることを示し、道管細胞分化過程における一次代謝物の活発な変動が転写調節によって制御されている可能性を示すことに成功した。

## (2) 化学生物学的解析による新規因子の同定

①DEX 処理によって VND7 活性が誘導され、全身的に道管細胞分化が起こる VND7-VP16-GR 植物体を用いて、道管分化の指標となるプログラム細胞死と二次壁形成に対する VND 活性 (VNS レギュロン活性) の依存性を解析した。その結果、低濃度の DEX 処理は二次壁形成を弱く誘導する一方で、プログラム細胞死は誘導しないこと、下流遺伝子の発現誘導は DEX 濃度の低下に伴って遅くなり、発現ピークは有意に低くなること、を明らかにし、VND タンパク質が、道管細胞分化の誘導開始スイッチであるだけでなく、転写活性依存的に下流遺伝子発現のタイミングとレベルを制御する「道管細胞分化プロセス調節因子」でもあることを示唆した。

②道管細胞分化に影響を与える化合物として細胞ストレス誘導剤の同定を行い、新たにヒストン脱アセチル化酵素 (HDAC) の活性阻害剤 TSA および Sirtinol が VND7 による道管細胞分化を抑制することを明らかにした。このとき、多くの VND7 下流遺伝子の発現が低下すること、TSA 処理によって MYB75 と OVATE FAMILY PROTEIN1 (OFPI) の発現が、Sirtinol によって OFP4 の発現が上昇することから、MYB75、OFP1 および OFP4 を含む転写抑制複合体の関与を示した。さらに、この転写抑制複合体に含まれる KNAT7 機能を調べたところ、knat7-1 変異体では TSA による道管細胞分化抑制が有意に緩和された。これらの結果は、HDAC 阻害が、KNAT7 を含む転写抑制複合体の基礎活性を上昇させることで VND7 活性に影響し、以降の転写制御ネットワーク (VNS レギュロン) および道管細胞分化プロセスを調節することを示唆している。

③道管細胞への分化率を特異的に上昇させる化合物の特性についての詳細解析から、細胞周期の遅延が分化率の上昇に繋がる可能性を見いだした。さらに、BY-2 タバコ培養細胞の細胞周期同調化処理を行うことで、当該化合物が S 期への移行を抑制することを見出した。このことから、VNS レギュロンが G1 期に活性化されている可能性が示唆された。

## (3) 順遺伝学的手法による新規因子の同定

これまでにシロイヌナズナ VND7-VP16-GR 株の種子を EMS で処理した突然変異体プールのスクリーニングによって、道管細胞分化の抑制変異体 (9 系統、seiv1~seiv9) の取得に成功していた。本研究では、これまでに解析が進んだ S-NITROSOGLUTATHIONE REDUCTASE (GSNOR1) 遺伝子 (seiv1) に加えて、seiv2~seiv9 の詳細解析を行った。

①野生型 VND7-VP16-GR では、DEX 処理により VND7 が活性化され、異所的な道管分化誘導されるが、seiv 変異体では特に地上部における道管細胞分化が抑制されることを示した。このとき、VND7 下流遺伝子の誘導レベルは、地上部で顕著に低下しており、seiv 変異体は道管分化の転写制御に広く影響を与えていることを示唆した。次に、seiv 変異体の原因遺伝子の同定を進め、seiv5、seiv6、seiv9 変異体はそれぞれ、PLANT U-BOX 36 (PUB36)、F-BOX タンパク質 (FBX)、UBIQUITIN-SPECIFIC PROTEASE 1 (UBP1) をコードする遺伝子に 1 塩基置換が生じていることを示し、タンパク質ユビキチン化の制御異常が seiv 表現型の原因となっている可能性を示唆した。

②比較的強い抑制表現型を示した seiv6 と seiv9 について、トランスクリプトームとプロテオーム解析を行った。その結果、FBX 遺伝子と UBPI 遺伝子の変異は、VND7 による下流遺伝子群の転写活性化を阻害することが示唆された。さらに、seiv6 と seiv9 のゲノムワイドなタンパク質ユビキチン化解析を行ったところ、CESA4、CESA8、IRX12、FLA11 などの特定のタンパク質のユビキチン化が DEX 処理によって増強されることが示された。また、885 個のタンパク質のユビキチン化程度が道管分化の過程で特異的に上昇したことから、タンパク質のユビキチン化が道管分化過程で積極的に制御されていることが示唆された。さらに、VND7 の Lys94 がユビキチン化されており、VND7 の Lys94 を Arg に置換することで、VND7 の転写活性化能が有意に低下することを示した。このことから VNS レギュロンの制御にユビキチン化に関わることが示唆された。

#### (4) VNS レギュロンの進化的変遷の解析

①仮道管分化へのVNSの関与を実験的に検証するため、テーダマツVNS (*Pinus taeda* VNS; *PtaVNS*) の発現解析と分子機能解析を行った。その結果、テーダマツゲノムには5つのVNS遺伝子 (*PtaVNS*) が存在し、このうち4つは仮道管細胞からなる木部で発現することを示した。さらに、これら *PtaVNS* はタバコ葉での過剰発現で異所的な二次細胞壁の形成能を持つことを示した。また、VNDファミリー下流遺伝子のテーダマツホモログをレポーターとした一過的発現解析によって、*PtaVNS* がシロイヌナズナ VNDファミリーと同様、二次細胞壁合成・細胞死関連遺伝子の転写を活性化する可能性を示唆するに至った。以上から、仮道管細胞分化がVNSレギュロンによって制御されることを示唆することに成功した。

②オウシュウトウヒ (*Picea abies*) の培養細胞である仮道管様細胞形成株と非形成株を材料にトランスクリプトーム解析を行った。その結果、仮道管様細胞形成株では、非形成株と比較して、オウシュウトウヒVNS (*PaVNS*) 遺伝子4つのうち3遺伝子の発現が有意に高いこと、またVNSの下流遺伝子群の発現が高いことを示した。さらに詳細なGene ontology term解析の結果、ハイドロイドから仮道管、そして道管への進化を裏付ける遷移的なVNSレギュロンの変化が示唆された。

③VNS-シス配列の結合親和性の進化に伴う変化を実験的に検証するため、VNSタンパク質とシス配列の結合親和性に着目し、ヒメツリガネゴケ、イヌカタヒバ、テーダマツ、およびシロイヌナズナに由来する4種類のVNSリコンビナントタンパク質と、VNS下流遺伝子プロモーターから単離した21種類のシス配列について、FCS法による結合親和性解析を行なった。その結果、VNS-シス配列の結合特性 (VNSレギュロン特性) が、コケ植物から維管束植物への進化の過程で大きく変化し、その後、仮道管から道管細胞への進化のタイミングでさらに変化したことが示唆された。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計20件（うち査読付論文 20件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 13件）

1. 著者名 Tamura Taizo, Endo Hitoshi, Suzuki Atsunobu, Sato Yutaka, Kato Ko, Ohtani Misato, Yamaguchi Masatoshi, Demura Taku	4. 巻 100
2. 論文標題 Affinity based high resolution analysis of DNA binding by VASCULAR RELATED NAC DOMAIN7 via fluorescence correlation spectroscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 298 ~ 313
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tbj.14443	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 Kunieda Tadashi, Hara-Nishimura Ikuko, Demura Taku, Haughn George W	4. 巻 61
2. 論文標題 Arabidopsis FLYING SAUCER 2 Functions Redundantly with FLY1 to Establish Normal Seed Coat Mucilage	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 308 ~ 317
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz195	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 Kaga Yuki, Yokoyama Ryusuke, Sano Ryosuke, Ohtani Misato, Demura Taku, Kuroha Takeshi, Shinohara Naoki, Nishitani Kazuhiko	4. 巻 11
2. 論文標題 Interspecific Signaling Between the Parasitic Plant and the Host Plants Regulate Xylem Vessel Cell Differentiation in Haustoria of Cuscuta campestris	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 193
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.00193	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 Hirai Risaku, Higaki Takumi, Takenaka Yuto, Sakamoto Yuki, Hasegawa Junko, Matsunaga Sachihito, Demura Taku, Ohtani Misato	4. 巻 9
2. 論文標題 The Progression of Xylem Vessel Cell Differentiation is Dependent on the Activity Level of VND7 in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 39 ~ 39
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9010039	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 Takenaka Yuto, Watanabe Yoichiro, Schuetz Mathias, Unda Faride, Hill Joseph Lee, Phookaew Pawittra, Yoneda Arata, Mansfield Shawn D., Samuels A. Lacey, Ohtani Misato, Demura Taku	4. 巻 30
2. 論文標題 Patterned deposition of xylan and lignin is independent from the secondary wall cellulose of Arabidopsis xylem vessels	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 2663-2676
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.18.00292	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 Saelim Laddawan, Akiyoshi Nobuhiro, Tan Tian Tian, Ihara Ayumi, Yamaguchi Masatoshi, Hirano Ko, Matsuoka Makoto, Demura Taku, Ohtani Misato	4. 巻 132
2. 論文標題 Arabidopsis Group III ERG proteins positively regulate primary cell wall-type CESA genes	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 117-129
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-018-1074-1	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 -

1. 著者名 Ohtani Misato, Demura Taku	4. 巻 56
2. 論文標題 The quest for transcriptional hubs of lignin biosynthesis: beyond the NAC-MYB-gene regulatory network model	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Opinion in Biotechnology	6. 最初と最後の頁 82~87
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.copbio.2018.10.002	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 Tan Tian Tian, Demura Taku, Ohtani Misato	4. 巻 36
2. 論文標題 Creating vessel elements in vitro: Towards a comprehensive understanding of the molecular basis of xylem vessel element differentiation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 1~6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.18.1119b	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 Akiyoshi Nobuhiro, Nakano Yoshimi, Sano Ryosuke, Kunigita Yusuke, Ohtani Misato, Demura Taku	4. 巻 40
2. 論文標題 Involvement of VNS NAC-domain transcription factors in tracheid formation in Pinus taeda	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 704 ~ 716
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/treephys/tpz106	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 Hori Chiaki, Yu Xiang, Mortimer Jenny C., Sano Ryosuke, Matsumoto Tomoko, Kikuchi Jun, Demura Taku, Ohtani Misato	4. 巻 37
2. 論文標題 Impact of abiotic stress on the regulation of cell wall biosynthesis in Populus trichocarpa	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 273 ~ 283
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.0326a	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 Yoneda Arata, Ohtani Misato, Katagiri Daisuke, Hosokawa Yoichiroh, Demura Taku	4. 巻 9
2. 論文標題 Hechtian Strands Transmit Cell Wall Integrity Signals in Plant Cells	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 604 ~ 604
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9050604	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 Pawittra Phookaew, Suzuki Takaomi, Kawabe Harunori, Takebayashi Arika, Demura Taku, Ohtani Misato	4. 巻 37
2. 論文標題 Isolation of dominant Arabidopsis seiv mutants defective in VND7-induced xylem vessel cell differentiation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 311 ~ 318
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.0427a	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 Nakai Ryusuke, Azuma Takashi, Nakaso Yosuke, Sawa Shinichiro, Demura Taku	4. 巻 37
2. 論文標題 Development of a dynamic imaging method for gravitropism in pea sprouts using clinical magnetic resonance imaging system	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 437 ~ 442
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1020a	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 Roumeli Eleftheria, Ginsberg Leah, McDonald Robin, Spigolon Giada, Hendrickx Rodinde, Ohtani Misato, Demura Taku, Ravichandran Guruswami, Daraio Chiara	4. 巻 9
2. 論文標題 Structure and Biomechanics during Xylem Vessel Transdifferentiation in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 1715 ~ 1715
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9121715	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 Ramachandran Vasagi, Tobimatsu Yuki, Masaomi Yamamura, Sano Ryosuke, Umezawa Toshiaki, Demura Taku, Ohtani Misato	4. 巻 104
2. 論文標題 Plant-specific Dof transcription factors VASCULAR-RELATED DOF1 and VASCULAR-RELATED DOF2 regulate vascular cell differentiation and lignin biosynthesis in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 263 ~ 281
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11103-020-01040-9	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 Akita Eri, Yalikun Yaxiaer, Okano Kazunori, Yamasaki Yuki, Ohtani Misato, Tanaka Yo, Demura Taku, Hosokawa Yoichiroh	4. 巻 37
2. 論文標題 In situ measurement of cell stiffness of Arabidopsis roots growing on a glass micropillar support by atomic force microscopy	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 417 ~ 422
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1016a	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 Tsugawa Satoru, Kanda Norihiro, Nakamura Moritaka, Goh Tatsuaki, Ohtani Misato, Demura Taku	4. 巻 37
2. 論文標題 Spatio-temporal kinematic analysis of shoot gravitropism in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 443 ~ 450
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.0708a	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 Nakata Miyuki T., Nakao Mao, Denda Asuka, Onoda Yusuke, Ueda Haruko, Demura Taku	4. 巻 37
2. 論文標題 Estimating the flexural rigidity of Arabidopsis inflorescence stems: Free-vibration test vs. three-point bending test	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 471 ~ 474
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1214a	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 Kunieda Tadashi, Kishida Keisuke, Kawamura Jumpei, Demura Taku	4. 巻 37
2. 論文標題 Influence of osmotic condition on secondary cell wall formation of xylem vessel cells induced by the master transcription factor VND7	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 465 ~ 469
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1127a	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 Beier Marcel Pascal, Tsugawa Satoru, Demura Taku, Fujiwara Toru	4. 巻 37
2. 論文標題 Root shape adaptation to mechanical stress derived from unidirectional vibrations in Populus nigra	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 423 ~ 428
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.0813a	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 -

〔学会発表〕 計18件（うち招待講演 4件 / うち国際学会 5件）

1. 発表者名 Taku Demura
2. 発表標題 Functional Conservation of VNS NAC Transcription Factors That Regulate Cell Wall Formation and Programmed Cell Death in Land Plants
3. 学会等名 Marchantia Workshop 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Taku Demura
2. 発表標題 Functional Analysis of Polygalacturonases During Water-Conducting Cell Formation Required for Plant Adaptation to Land
3. 学会等名 Carbohydrate-Active Enzymes for Glycan Conversions (Gordon Research Conference) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nobuhiro Akiyoshi, Taizo Tamura, Misato Ohtani and Taku Demura
2. 発表標題 EVOLUTIONAL CHANGES IN CIS-ELEMENT BINDING AFFINITY OF VNS FAMILY TRANSCRIPTION FACTORS, MASTER REGULATORS OF SECONDARY CELL WALL FORMATION
3. 学会等名 XV Cell Wall Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 地福海月, 國枝正, George W. Haughn, 西村いくこ and 出村拓
2. 発表標題 木部道官細胞分化におけるユビキチンE3リガーゼFLYの発現制御機構の解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名	Julian Chris Galvez, Kunieda Tadashi, Ryosuke Sano, Minoru Kubo, Ryuichi Nishihama, Takayuki Kohchi and Taku Demura
2. 発表標題	Functional Analysis of the Marchantia polymorpha VNS Gene
3. 学会等名	Marchantia Workshop 2019 (国際学会)
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	秋田絵理, 竹林竜, 岡野和宣, Yalikus Yaxiaer, 岸田佳祐, 國枝正, 大谷美沙都, 出村拓, 澤進一郎 and 細川 陽一郎
2. 発表標題	ガラス製マイクロデバイスを用いた植物組織のAFM力学計測
3. 学会等名	第80回応用物理学会秋季学術講演会
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	神田哲大, 津川暁, 中村守貴, 森田美代, 大谷美沙都 and 出村拓
2. 発表標題	シロイヌナズナ花茎重力屈性の力学的特性解明
3. 学会等名	日本植物学会第83回大会
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	岸田佳祐, 國枝正, 細川陽一郎 and 出村拓
2. 発表標題	VND7木部道管細胞誘導系を用いたシロイヌナズナの二次細胞壁パターン形成制御の解析
3. 学会等名	日本植物学会第83回大会
4. 発表年	2019年

1. 発表者名 Misato Ohtani, Norihiro Kanda, Takuya Tokumoto, Lorenz Gerber, Satoru Tsugawa, Moritaka Nakamura, Miyo T. Morita, Taku Demura
2. 発表標題 Influence of cell wall composition toward mechanical property during gravitropism of Arabidopsis inflorescence stems
3. 学会等名 第 42 回日本分子生物学会年会（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 水元康裕, 國枝正, 出村拓
2. 発表標題 シロイヌナズナ木部道管様細胞において原形質分離は二次細胞壁形成を抑制する
3. 学会等名 2020年度（第9回）近畿植物学会講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 川村純平, 國枝正, 岸田佳祐, 秋田絵理, 細川陽一郎, 出村拓
2. 発表標題 原子間力顕微鏡を用いた二次細胞壁形成過程における細胞の力学的強度変化の解析
3. 学会等名 2020年度（第9回）近畿植物学会講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 仲尾真男, 中田未友希, 出村拓
2. 発表標題 シロイヌナズナ花茎における細胞壁の変化がヤング率に与える影響
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 秋田 絵理, 岡野 和宣, 大谷 美沙都, 出村 拓, 田中 陽, Yalikuln Yaxiaer, 細川 陽一郎
2. 発表標題 マイクロデバイス上でのAFM計測による成長する植物細胞の力学状態の評価
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石尾寛乃, 渡邊洋一郎, 出村拓
2. 発表標題 Tracking CELLULOSE SYNTHASE movement during secondary cell wall formation
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 川村純平, 國枝正, 岸田佳祐, 秋田絵理, 岡野和宣, 細川陽一郎, 出村拓
2. 発表標題 シロイヌナズナ木部道管細胞分化における細胞の力学的強度変化の解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 水元康裕, 國枝正, 出村拓
2. 発表標題 木部道管様細胞の二次壁形成における一次細胞壁の役割
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 國枝正, 地福海月, George W. Haughn, 西村いくこ, 出村拓
2. 発表標題 NAC転写因子VND7は道管細胞においてユビキチンE3リガーゼFLYの発現を制御する
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 大谷美沙都, 出村拓
2. 発表標題 生物学から見たCNF生合成のしくみ
3. 学会等名 日本化学会第100回春季大会(招待講演)
4. 発表年 2020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
---------------------------	-----------------------	----

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1件

国際研究集会 France-Japan Plant Cell Wall Workshop "Pectin Lovers Meeting"	開催年 2019年~2019年
---	--------------------

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		
カナダ	ブリティッシュコロンビア大学		
フランス	CNRS		
中国	浙江農林大学	中国林業科学院	
ドイツ	MPI		

共同研究相手国	相手方研究機関			
米国	ペンシルバニア州立大学	ジョージア大学	カリフォルニア工科大学	