#### 研究成果報告書 科学研究費助成事業

今和 6 年 6 月 9 日現在

機関番号: 34315

研究種目: 基盤研究(B)(一般)

研究期間: 2019~2023

課題番号: 19H03252

研究課題名(和文)植物細胞壁ペクチン生合成糖転移酵素の同定とペクチンの機能解明

研究課題名(英文)Identification of pectin biosynthetic glycosyltransferases and elucidation of

pectin functions

#### 研究代表者

石水 毅(Ishimizu, Takeshi)

立命館大学・生命科学部・教授

研究者番号:30314355

交付決定額(研究期間全体):(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文): 植物細胞壁ペクチンの生合成糖転移酵素・修飾酵素を見出すことを目的とした。本研究助成事業により、ペクチン生合成酵素の基質調製・活性検出・遺伝子同定を行った。ペクチンラムノガラクツロナンI(RG-I)の主鎖生合成ガラクツロン酸転移酵素がシロイヌナズナゲノムに8遺伝子あることを見出した。RG-I側鎖生合成ガラクトース転移酵素活性を初めて検出し、酵素番号EC 2.4.1.375が与えられた。RG-Iアセ チル基転移酵素の活性をTBL7に初めて検出した。また、RG-II Kdo転移酵素の基質・CMP-Kdoを調製した。

研究成果の学術的意義や社会的意義 植物細胞壁ペクチンのいくつかの生合成酵素を解析・遺伝子同定した本研究成果は、ペクチンの機能解析に役立てられる。ペクチンの機能として考えられている細胞接着・形態形成・硬軟調節などに焦点を当て、本研究で同定したペクチン生合成酵素遺伝子を用いて、機能解析を進めることができるようになる。また、ペクチンがヒトの免疫機能を活性化すると考えられており、本研究成果により、ペクチンのどの構造がその機能に関与するか明らかにする研究を展開できる。

研究成果の概要(英文): The aim of the project was to characterize enzymes involved in biosynthesis of plant cell wall pectin. In this study, glycosyltransferases and acetyltransferases involved in pectin biosynthesis were characterized. The galacturonosyltransferases involved in the synthesis of the pectic rhamnogalacturonan I (RG-I) were found to have eight genes in the Arabidopsis genome. The galactoryltransferase involved in synthesis of RG-I side chain was detected for the first time and given the enzyme number EC 2.4.1.375. The enzymatic activity of RG-I: acetyltransferase was detected for the first time in TBL7. In addition, a substrate for RG-II: Kdo transferase, CMP-Kdo, was prepared.

研究分野: 植物生化学

キーワード: 細胞壁 植物 多糖 糖転移酵素 糖ヌクレオチド ペクチン

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、研究者個人に帰属します。

### 1. 研究開始当初の背景

ペクチンは、植物細胞壁の構成多糖の一つで、主にホモガラクツロナン (HG)、ラムノガラク ツロナン I(RG-I)、ラムノガラクツロナン II(RG-II)の3つの領域から構成されている。この うち RG-I、RG-II は、これまでに知られている多糖のうち、もっとも複雑な構造をしている。植 物間でペクチンの構造が保存されているため、一定のペクチン生合成機構があると考えられて いる。これらを生合成するには少なくとも30種類の糖転移酵素の作用が必要であるが、このう ち、酵素遺伝子が同定されているものは研究開始当初は4種類のみであった。ペクチンはゴルジ 体で合成されると想定されているものの細胞内のどこで合成されるのか?側鎖はどのような順 番で合成されるのか?単糖がひとつずつ結合するのか?オリゴ糖が転移するのか?など、高度 に複雑な多糖の生合成の全貌や制御は全く明らかにされていない。複雑な構造のペクチンの生 合成機構の全貌を明らかにするには、まだ一つ一つの糖転移酵素遺伝子を同定する必要がある。 ペクチンは植物伸長時に形成される一次細胞壁の約30%を占める。種子保護多糖ムシレージ では RG-I が構成多糖の 90%以上を占めたり、ペクチンが一般的にはあまり存在しない二次細胞 壁の一種、あて材 G 層では側鎖が発達した RG-I が存在したりするなど、植物の各部位や発達段 階ごとにペクチンの構造や組成を変えていることが明らかになってきた。このペクチンの構造 変化・組成変化を通した生理機能があると考えられている。ペクチンの機能としては、細胞壁高 次構造の構築、細胞の伸長、細胞同士の接着、植物の硬軟調節などに関わるとされているが、明 確になっているものは少ない。これは、ペクチンの生合成酵素遺伝子の多くが未同定なため、ペ クチンの機能・ペクチンが関わる生物学が未開なまま残されている。

#### 2. 研究の目的

ペクチン生合成糖転移酵素は 30 種類程度あると想定されているが、研究開始当初、HG ガラクツロン酸転移酵素、RG-I ラムノース転移酵素、RG-I 側鎖伸長ガラクトース転移酵素、RG-I 側鎖伸長アラビノース転移酵素の 4 つの遺伝子が見出されていた。これらの遺伝子の発現情報は他の未知のペクチン生合成糖転移酵素遺伝子の探索に利用できる。本研究では、ペクチン RG-I および RG-II 生合成に関わる糖転移酵素のうち、主鎖や側鎖の根元の構造を形成する 3 つの糖転移酵素に焦点を当て、それらの酵素の活性を検出すること、酵素的性質を明らかにすること、それらをコードする遺伝子を同定することを目的とした。 3 つの糖転移酵素は、ペクチン RG-I 主鎖を合成するガラクツロン酸転移酵素、ペクチン RG-I 主鎖に結合させる Kdo 転移酵素、である。

## 3. 研究の方法

### ・RG-I ガラクツロン酸転移酵素

これまでに当研究室で調製した蛍光標識 RG-I オリゴ糖と UDP-ガラクツロン酸を用いて、本酵素活性の検出法を確立している。これまでに我々が同定した RG-I ラムノース転移酵素遺伝子と共発現する機能未知立体保持型糖転移酵素遺伝子を候補遺伝子とする。候補遺伝子がコードするタンパク質を哺乳動物培養細胞 HEK293 にて発現させ、そのガラクツロン酸転移酵素活性を検出することにより当該遺伝子を同定する。

### ・RG-I ガラクトース転移酵素

これまでに当研究室で調製した蛍光標識 RG-I オリゴ糖と市販の UDP-ガラクトースを用いて、本酵素活性を植物抽出物から検出することができている。ペクチン生合成が盛んなアズキ上胚軸を酵素源とし、ここに含まれる当該酵素の基質特異性解析や酵素反応生成物の解析を行い、酵素の性質を明らかにする。さらに、RG-I ガラクタンが多く生成することが知られている G 層のトランスクリプトームデータを参照し、機能未知立体反転型糖転移酵素から候補遺伝子を選抜する。

#### • RG-II Kdo 転移酵素

本酵素はこれまでに酵素活性が検出されたことがなく、どのような構造のものを基質とするのか明確でない。まず、当研究室で調製した蛍光標識 HG オリゴ糖をアクセプター基質とする。ドナー基質とされる CMP-Kdo は非常に不安定な化合物なため、CMP-Kdo を酵素合成しながら Kdo 転移酵素活性を検出する方法を模索する。また、CMP-Kdo 合成に関わるいくつかの酵素遺伝子が既に同定されている。植物で Kdo が見出されているのがペクチン RG-II のみのため、CMP-Kdo 合成酵素遺伝子と共発現している機能未知糖転移酵素遺伝子を探索し、RG-II Kdo 転移酵素の候補遺伝子とする。

### 4. 研究成果

#### ·RG-I ガラクツロン酸転移酵素

本酵素は、RG-I主鎖のラムノース・ガラクツロン酸の二糖繰り返し構造を作る糖転移酵素である。我々は2018年にRG-I主鎖生合成ラムノース転移酵素遺伝子RRTを見出していた。シロイヌナズナゲノムには10種類存在していた。これらRRTI~10と共発現する機能未知立体保持型糖転移酵素遺伝子を探索し、RG-Iガラクツロン酸転移酵素遺伝子の候補をいくつか見出した。そのうち、種子保護多糖ムシレージを生合成するRRTIと強く共発現し、機能未知の立体保持型糖転移酵素で、その欠損変異体がrrtl欠損変異体と同程度にムシレージの合成が減少するAt1g28240遺伝子を最も有力な候補遺伝子とした。この遺伝子がコードするタンパク質を哺乳動物培養細胞HEK293で発現させた。研究開始当初までに当研究室で構築した本酵素の活性検出方法を適用し、At1g28240タンパク質にRG-Iガラクツロン酸転移酵素を見出し、RGGAT1と命名した。同時期(2022年)に米国ジョージア大学のDebra Mohnen教授のグループからもRGGAT1が同定され、本酵素は新しい糖転移酵素ファミリーGT116に属するとされた。シロイヌナズナゲノムにはGT116に属する遺伝子が8種類存在していた。その後、Debra Mohnen教授と共同で、RGGAT1以外の他のRGGATの活性検出を試み、これまでに、RGGAT1,2,3,4,7,8の6種類にRG-Iガラクツロン酸転移酵素活性を検出した。

#### ·HG ガラクツロン酸転移酵素

RG-Iガラクツロン酸転移酵素が属するGT116は、HGガラクツロン酸転移酵素が属するGT8と類縁であった。GT8の4つのサブグループのうち、GT116に比較的近く、機能が同定されていない10種類の遺伝子が属するGATLファミリーの機能に興味を持ち、研究計画にはなかったが、その生化学的解析を行った。HEK293細胞にて発現させたGATL5リコンビナントタンパク質にHGガラクツロン酸転移酵素活性を検出した。これまでに知られている2種類のHGガラクツロン酸転移酵素とは基質特異性が異なっていることを見出した。つまり、基質特異性の異なる3種類のガラクツロン酸転移酵素が協調して長鎖のHGを生合成していることが新たに見出された。

### ・RG-I ガラクトース転移酵素

RG-I主鎖にガラクトース残基を結合させるRG-Iガラクトース転移酵素活性を検出するために、基質となる蛍光標識RG-Iオリゴ糖を調製し、それを用いて、本酵素活性を植物タンパク質抽出物より初めて検出した。この酵素活性について、基質特異性、酵素生成物のMS/MS解析を含む生化学的性質を解析した。初めて活性が検出された酵素であることから、酵素番号EC 2.4.1.375が与えられた。

RG-I側鎖生合成ガラクトース転移酵素はその遺伝子が未知であるが、RRTやRGGAT遺伝子との共発現機能未知立体反転型糖転移酵素遺伝子や、RG-Iガラクタンが発達するG層のトランスクリプトームデータから、10種類ほどの候補遺伝子を選抜した。これらがコードするタンパク質を得ることができ、高純度糖ヌクレオチドを用いたUDP-Gloアッセイにより、そのうちの2つにガラクトース転移酵素活性を検出した。

### ・RG-II Kdo 転移酵素

本酵素の活性はこれまでに検出されたことはない。本酵素の基質が利用できないためである。本酵素の基質 CMP-Kdo は半減期が pH7.5 で 34 分と短く、不安定である。この化合物が pH9.0 あたりでは半減期が 45 分程度に伸びることを見出した。酵素合成反応の組成と精製時のクロマトグラフィーの溶離液の素性を工夫することにより、4.4 mM という糖転移酵素の活性測定に必要な濃度の CMP-Kdo 溶液を調製することができた。さらに、RG-II Kdo 転移酵素の活性測定時に CMP-Kdo を酵素合成する方法を構築した。

本酵素はその遺伝子が未知であるが、Kdo が RG-II に特異的な糖であることから、同定されている CMP-Kdo 合成酵素遺伝子と共発現する機能未知糖転移酵素遺伝子を探索した。これまでに 8 つの候補遺伝子を得ることができた。このうちいくつかについては HEK293 細胞を用いてリコンビナントタンパク質を調製した。

#### ・ペクチンアセチル基転移酵素

ペクチン HG や RG-I 主鎖のガラクツロン酸残基の 2 位あるいは 3 位のヒドロキシ基が部分的にアセチル化されていることが知られている。他の多糖(キシランなど)のアセチル化酵素遺伝子が見出されており、そのホモログでペクチン合成関連酵素遺伝子と共発現するものがペクチンアセチル化酵素の候補遺伝子とされていた。しかし、その酵素活性が検出されたことがなかった。そこで HG アセチル基転移酵素と考えられた TBR、RG-I アセチル基転移酵素と考えられた TBL7 を HEK293 細胞にて発現させ、酵素活性の検出を試みた。いずれも想定通りのアセチル基転移酵素活性を検出した。酵素反応生成物の MS/MS 解析を行い、アセチル基の転移部位も同定した。これは初めて検出されたペクチンアセチル基転移酵素活性であった。

このように、研究開始当初の計画を超えて、5種類のペクチン合成関連酵素についての生化学的解析・遺伝子同定を進めた。今次得られた各酵素の生化学的性質の情報はそれらの遺伝子の同定に活かせる。また、これらの遺伝子を用いて、他のペクチン合成酵素遺伝子の同定に活かしたり、ペクチン生合成が変化した変異体植物を作成・解析することでペクチンの機能解析を進めたりすることができる。

## 5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計14件(うち査読付論文 14件/うち国際共著 5件/うちオープンアクセス 10件)

〔雑誌論文〕 計14件(うち査読付論文 14件/うち国際共著 5件/うちオープンアクセス 10件)	
1. 著者名 Matsushima, R., Hisano, H., Galis, I., Miura, S., Crofts, N., Takenaka, Y., Oitome, N.F., Ishimizu, T., Fujita, N., Sato, K.	4.巻 136
2.論文標題 FLOURY ENDOSPERM 6 mutations enhance the sugary phenotype caused by the loss of ISOAMYLASE1 in barley.	5 . 発行年 2023年
3.雑誌名 Theor. Appl. Genet.	6.最初と最後の頁 94
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00122-023-04339-5	   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 該当する
1.著者名 Iguchi, S., Tokunaga, T., Kamon, E., Takenaka, Y., Koshimizu, S., Watanabe, M., Ishimizu, T.	4.巻 12
2.論文標題 Lanthanum supplementation alleviates tomato root growth suppression under low light stress.	5 . 発行年 2023年
3.雑誌名 Plants	6.最初と最後の頁 2663
掲載論文のDOI (デジタルオプジェクト識別子) 10.3390/plants12142663	   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 Yamashita, M., Fujimori, T., An, S., Iguchi, S., Takenaka, Y., Kajiura, H., Yoshizawa, T., Matsumura, H., Kobayashi, M., Ono, E., Ishimizu, T.	4. 巻 193
2.論文標題 The apiosyltransferase celery UGT94AX1 catalyzes the biosynthesis of the flavone glycoside apiin.	5 . 発行年 2023年
3.雑誌名 Plant Physiology	6.最初と最後の頁 1758-1771
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiad402	   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 An, S., Yamashita, M., Iguchi, S., Kihara, T., Kamon, E., Ishikawa, K., Kobayashi, M., Ishimizu, T.	4.巻 24
2.論文標題 Biochemical characterization of parsley glycosyltransferases involved in the biosynthesis of a flavonoid glycoside, apiin.	5.発行年 2023年
3.雑誌名 International Journal of Molecular Science	6.最初と最後の頁 17118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms242317118	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	4 . 巻
Ohashi, T., Mabira, Y., Mitsuyoshi, Y., Kajiura, H., Misaki, R., Ishimizu, T., Fujiyama, K.	-
2.論文標題 Expression of an endo-rhamnogalacturonase from Aspergillus aculeatus enhances release of Arabidopsis transparent mucilage.	5 . 発行年 2024年
3.雑誌名 Journal of Bioscience and Bioengineering	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)	査読の有無
10.1016/j.jbiosc.2024.03.006	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	4.巻
Gundupalli, M.P., Kajiura, H., Ishimizu, T., Bhattacharyya, D.	12
2. 論文標題	5 . 発行年
Alkaline hydrolysis of coconut pith: process optimization, enzymatic saccharification, and nitrobenzene oxidation of Kraft lignin.	2022年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Biomass Conv. Bioref.	2349-2367
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
10.1007/s13399-020-00890-z	有
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている (また、その予定である)	該当する
1 . 著者名 Takata, S., Hayashi, M., Maeda, M., Ishimizu, T., Kimura, Y.	4.巻
2. 論文標題 Structural features of free N-glycans in 1,3/4-fucosidase-deficient Arabidopsis thaliana: deletion of 1,3/4-fucosidase activity induced accumulation of plant complex type GN1 free N-glycans.	5 . 発行年 2022年
3.雑誌名	6 . 最初と最後の頁
Biosci. Biotechnol. Biochem.	1413-1416
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
10.1093/bbb/zbac120	有
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている (また、その予定である)	該当する
1.著者名 Matsushima, R., Hisano, H., Galis, I., Miura, S., Crofts, N., Takenaka, Y., Oitome, N.F., Ishimizu, T., Fujita, N., Sato, K.	4.巻 136
2. 論文標題 FLOURY ENDOSPERM 6 mutations enhance the sugary phenotype caused by the loss of ISOAMYLASE1 in barley.	5 . 発行年 2023年
3.雑誌名 Theor. Appl. Genet.	6.最初と最後の頁 94
掲載論文のDOI (デジタルオプジェクト識別子)	査読の有無
10.1007/s00122-023-04339-5	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. Cao, Y. L., Li, Y. L., Fan, Y. F., Li, Z., Yoshida, K., Wang, J., Ma, X., Wang, N., Mitsuda, N., Kotake, T., Ishimizu, T., et al. 2. iayz標題	1 . 著者名	4 . 巻
Kotako, T., Ishinizu, T., et al. 2 論文標面 でいけらすry genmes and the evolution of Lycium. 3 雑誌名 (合語のでは、 1999年 1997年 2021年 2		
2 論文標語		·
Wolfberry genomes and the evolution of Lycium.   2021年   3. 総誌名		5、発行年
3 雑誌名 Commun. Biol. 6 . 最初と最後の頁 671	······	
Grid   日本	normality general and the everal of Lyonam.	
Grid   日本	3.雑誌名	6.最初と最後の頁
展報論文の001(デジタルオブジェクト識別子)		
1. 1.038/s42003-021-02152-8   有	Community 2101.	J
1. 1.038/s42003-021-02152-8   有		
1. 1.038/s42003-021-02152-8   有	掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
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 該当する 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 オープンアクセスとしている(また、その予定である) 4、巻 11 と 12 を		
1 著書名   1 表書名   1		13
お書名	オープンアクセス	国際共著
1 ・著名名 Wachananwat, B., Kuroha, T., Takenaka, Y., Kajiura, H., Naramoto, S., Yokoyama, R., 15hizaki, K., Nishitani, K., and Ishimizu, T.  2 ・ 論文標題 Diversity of pectin rhamnogalacturonan I rhamnosyltransferases in glycosyltransferase family 106. 3 ・ 精結名 Front. Plant Sci. 6 ・ 最初と最後の頁 997 R表論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)	オープンアクセスとしている(また、その予定である)	
Wachananwat, B., Kuroha, T., Takenaka, Y., Kajiura, H., Naramoto, S., Yokoyama, R., Itshizaki, K., Nishitani, K., and Ishimizu, T.		
Wachananwat, B., Kuroha, T., Takenaka, Y., Kajiura, H., Naramoto, S., Yokoyama, R., Itshizaki, K., Nishitani, K., and Ishimizu, T.	1 苯老名	4
Ishizaki,K., Nishitani, K., and Ishimizu, T.   2 imp remails   5 . 第行年   2020年   2		
2 . 論文標題 Diversity of pectin rhamnogal acturonan   rhamnosyl transferases in glycosyl transferase family 106.	Ishizaki K. Nishitani K. and Ishimizu T	
Diversity of pectin rhamnogalacturonan   rhamnosyltransferases in glycosyltransferase family 106.   3. 雑誌名   Front. Plant Sci.   6. 最初と最後の頁 997     2		5 発行在
106.		
3 . 雑誌名 Front. Plant Sci.		2020 <del>11</del>
Front. Plant Sci.   997   2000   1		6 是初と是後の百
掲載論文のDDI(デジタルオブジェクト識別子)		
10.3389/fpls.2020.00997	Front. Plant Sci.	997
10.3389/fpls.2020.00997		
10.3389/fpls.2020.00997	相事なかの2017 ニックリナイン・カー 幼田フン	木芸の左伽
オープンアクセス     国際共著       1 . 著者名 竹中悠人,石水毅     4 . 巻 10       2 . 論文標題 物細胞壁ペクチン生合成機構解明への幕開け     5 . 発行年 2020年       3 . 雑誌名 応用糖質科学     6 . 最初と最後の頁 96-102       掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag, 10.2,96     査読の有無 有       オープンアクセス     国際共著       1 . 著者名 石水毅,竹中悠人     4 . 巻 10       2 . 論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能     5 . 発行年 2020年       3 . 雑誌名 応用糖質科学     6 . 最初と最後の頁 215-221       掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag, 10.4,215     査読の有無 有       オープンアクセス     国際共著		
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	10.3389/fpls.2020.0099/	<b>月</b>
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	+ - 1274-7	
1 . 著者名 竹中悠人, 石水穀 2 . 論文標題 物細胞壁ペクチン生合成機構解明への幕開け 3 . 雑誌名 応用糖質科学	· · · · · · -· ·	国际共者
竹中悠人,石水毅     10       2.論文標題     5.発行年 2020年       3.雑誌名     6.最初と最後の頁 96-102       掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.2_96     査読の有無 有       オーブンアクセス     国際共著 10       1.著者名 石水毅,竹中悠人     4.巻 10       2.論文標題 植物細胞壁ベクチンの構造と機能     5.発行年 2020年       3.雑誌名 応用糖質科学     6.最初と最後の頁 215-221       掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215     査読の有無 有       オープンアクセス     国際共著	オープンアクセスとしている(また、その予定である)	-
竹中悠人,石水毅     10       2.論文標題     5.発行年 2020年       3.雑誌名     6.最初と最後の頁 96-102       掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.2_96     査読の有無 有       オーブンアクセス     国際共著 10       1.著者名 石水毅,竹中悠人     4.巻 10       2.論文標題 植物細胞壁ベクチンの構造と機能     5.発行年 2020年       3.雑誌名 応用糖質科学     6.最初と最後の頁 215-221       掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215     査読の有無 有       オープンアクセス     国際共著		
2 . 論文標題 物細胞壁ペクチン生合成機構解明への幕開け       5 . 発行年 2020年         3 . 雑誌名 応用糖質科学       6 . 最初と最後の頁 96-102         掲載論文のD01 (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.2_96       査読の有無 有         オープンアクセス コープンアクセスとしている(また、その予定である)       1 . 著者名 石水毅, 竹中悠人 10         2 . 論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能       5 . 発行年 2020年         3 . 雑誌名 応用糖質科学       6 . 最初と最後の頁 215-221         掲載論文のD01 (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215       査読の有無 有         オープンアクセス       国際共著		
物細胞壁ペクチン生合成機橋解明への幕開け       2020年         3 . 雑誌名       6 . 最初と最後の頁 96-102         掲載論文の001 (デジタルオプジェクト識別子) 10.5458/bag.10.2_96       査読の有無 有         オープンアクセス       国際共著	竹中悠人,石水毅	10
物細胞壁ペクチン生合成機橋解明への幕開け       2020年         3 . 雑誌名       6 . 最初と最後の頁 96-102         掲載論文の001 (デジタルオプジェクト識別子) 10.5458/bag.10.2_96       査読の有無 有         オープンアクセス       国際共著	0 AA-L-1707	5 7V./= b=
3 . 雑誌名       6 . 最初と最後の頁 96-102         店用糖質科学       2 . 最初の有無 有		
応用糖質科学 96-102 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	物細胞壁ベクチン生合成機構解明への幕開け	2020年
応用糖質科学 96-102 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	0. 1814.5	6 84718465
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)		
10.5458/bag.10.2_96有オープンアクセス国際共著1. 著者名 石水毅,竹中悠人4. 巻 102. 論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能5. 発行年 2020年3. 雑誌名 応用糖質科学6. 最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著	心用糖質科字	96-102
10.5458/bag.10.2_96有オープンアクセス国際共著1. 著者名 石水毅,竹中悠人4. 巻 102. 論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能5. 発行年 2020年3. 雑誌名 応用糖質科学6. 最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著		
10.5458/bag.10.2_96有オープンアクセス国際共著1. 著者名 石水毅,竹中悠人4. 巻 102. 論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能5. 発行年 2020年3. 雑誌名 応用糖質科学6. 最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著		
国際共著		
オープンアクセスとしている(また、その予定である)       -         1 . 著者名 石水毅,竹中悠人       4 . 巻 10         2 . 論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能       5 . 発行年 2020年         3 . 雑誌名 応用糖質科学       6 . 最初と最後の頁 215-221         掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215       査読の有無 有         オープンアクセス       国際共著	10.5458/bag.10.2_96	有
オープンアクセスとしている(また、その予定である)       -         1 . 著者名 石水毅,竹中悠人       4 . 巻 10         2 . 論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能       5 . 発行年 2020年         3 . 雑誌名 応用糖質科学       6 . 最初と最後の頁 215-221         掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215       査読の有無 有         オープンアクセス       国際共著		
1 . 著者名 石水毅 , 竹中悠人       4 . 巻 10         2 . 論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能       5 . 発行年 2020年         3 . 雑誌名 応用糖質科学       6 . 最初と最後の頁 215-221         掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215       査読の有無 有         オープンアクセス       国際共著		国際共者
石水毅,竹中悠人102.論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能5.発行年 2020年3.雑誌名 応用糖質科学6.最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著	オーブンアクセスとしている(また、その予定である)	-
石水毅,竹中悠人102.論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能5.発行年 2020年3.雑誌名 応用糖質科学6.最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著		
2.論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能5.発行年 2020年3.雑誌名 応用糖質科学6.最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI (デジタルオプジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著	1 . 著者名	4.巻
2.論文標題 植物細胞壁ペクチンの構造と機能5.発行年 2020年3.雑誌名 応用糖質科学6.最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI (デジタルオプジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著	石水毅,竹中悠人	10
植物細胞壁ペクチンの構造と機能2020年3.雑誌名 応用糖質科学6.最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI (デジタルオプジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著		
植物細胞壁ペクチンの構造と機能2020年3.雑誌名 応用糖質科学6.最初と最後の頁 215-221掲載論文のDOI (デジタルオプジェクト識別子) 10.5458/bag.10.4_215査読の有無 有オープンアクセス国際共著	2.論文標題	5 . 発行年
3 . 雑誌名       6 . 最初と最後の頁         応用糖質科学       215-221         掲載論文のDOI (デジタルオプジェクト識別子)       査読の有無         10.5458/bag.10.4_215       有         オープンアクセス       国際共著	植物細胞壁ペクチンの構造と機能	
応用糖質科学 215-221 掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 査読の有無 10.5458/bag.10.4_215 有 オープンアクセス 国際共著		
応用糖質科学 215-221 掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 査読の有無 10.5458/bag.10.4_215 有 オープンアクセス 国際共著	3.雑誌名	6.最初と最後の頁
掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 査読の有無 10.5458/bag.10.4_215 有 国際共著		
10.5458/bag.10.4_215 有 オープンアクセス 国際共著		
10.5458/bag.10.4_215 有 オープンアクセス 国際共著		
10.5458/bag.10.4_215 有 オープンアクセス 国際共著	掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
オープンアクセス 国際共著		
	10.0100/ bag. 10.1_210	ļ
	オーブンアクセス	国際共著
カーノファフ ヒス C はない、 又はカーノファフ ヒスか 凶難 -		四水八旬
	オーノファフ にん こはない、 スはオーノファフ に人が凶罪	-

1.著者名	4 . 巻
Fujimori, T. Matsuda, R., Suzuki, M., Takenaka, Y., Kajiura, H., Takeda, Y., Ishimizu, T.	477
2.論文標題	5.発行年
Practical preparation of UDP-apiose and its application for studying apiosyltransferase	2019年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Carbohydrate Research	20-25
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
10.1016/j.carres.2019.03.011	有
,	
オープンアクセス	国際共著
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	-
	•

1 520	4 <del>**</del>
1.著者名	4 . 巻
Matsumoto, N., Takenaka, Y., Wachananawat, B., Kajiura, H., Imai, T., Ishimizu, T.	142
2.論文標題	5 . 発行年
Rhamnogalacturonan I galactosyltransferase: Detection of enzyme activity and its	2019年
hyperactivation.	20.0
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Plant Physiology and Biochemistry	173-178
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
10.1016/j.plaphy.2019.07.008	有
10.1010/j.j.p.dphy.2010.011000	
オープンアクセス	国際共著
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	-

# 〔学会発表〕 計26件(うち招待講演 6件/うち国際学会 4件)

1 . 発表者名

鈴木聖治,木村琢人,坂本真吾,木塚康彦,光田展隆,石水毅,鈴木史朗

2 . 発表標題

フェルロイルアラビノキシラン側鎖構造の形成に関与する酵素の機能解析

3 . 学会等名

第40回植物バイオテクノロジー学会大会

4.発表年

2023年

1.発表者名

福榮美月、石水毅

2 . 発表標題

植物細胞壁ペクチンRG-I:ガラクトース転移酵素の遺伝子探索

3 . 学会等名

植物細胞壁研究者ネットワーク第17回定例会

4 . 発表年

2023年

1 . 発表者名 黒田ひかる、石川和也、石水毅
2 . 発表標題 風処理時におけるイネの硬さの制御機構の解明
3 . 学会等名 植物細胞壁研究者ネットワーク第17回定例会
4 . 発表年 2023年
1.発表者名
鈴木聖治、木塚康彦、石水毅、鈴木史朗
2.発表標題 エノコログサ (Setaria viridis)のアラビノキシラン生合成に関わるキシロース転移酵素の機能解析
エノコロノノ (octaina viriaio) シノノこノ 「ノフノ 上口がに戻ける 「ノロ ハイムで 肝赤の ixa ice in in
3.学会等名 第74回日本木材学会大会
4 . 発表年
2024年
1.発表者名 濱田紗愛、砂崎遥香、石川和也、家門絵理、石水毅
2.発表標題 シロイヌナズナ糖転移酵素GATLのペクチン生合成における役割
3 . 学会等名 日本農芸化学会2024年度大会
4 . 発表年 2024年
1.発表者名
福榮美月、小野真央、濱田紗愛、石川和也、家門絵理、石水毅 福榮美月、小野真央、濱田紗愛、石川和也、家門絵理、石水毅
2.発表標題
シロイヌナズナ由来の機能未知ガラクトース転移酵素の選抜
3.学会等名 日本農芸化学会2024年度大会
4 . 発表年 2024年

1 . 発表者名 石水毅
2 . 発表標題 ペクチン生合成研究から見えるペクチン利用の産業展開
3 . 学会等名 第5回糖鎖技術セミナー(招待講演)
4 . 発表年 2024年
1 . 発表者名 Haruka Sunazaki, Yohei Uehara, Yuto Takenaka, Takeshi Ishimizu
2 . 発表標題 Biochemical characterization of glycosyltransferases involved in pectin RG-I backbone biosynthesis
3 . 学会等名 IX Cell Wall Research Conference(国際学会)
4 . 発表年 2022年
1.発表者名 砂崎遥香,竹中悠人,石水毅
2.発表標題 ペクチンRG-I:ガラクツロン酸転移酵素遺伝子の同定
3.学会等名 第71回日本応用糖質科学会大会
4 . 発表年 2022年
1.発表者名 鈴木聖治,木塚康彦,石水毅,石井忠,鈴木史朗
2.発表標題 エノコログサ(Setaria viridis)のアラビノキシラン生合成に関わるアラビノフラノース転移酵素の機能解析
3 . 学会等名 第39回日本植物バイオテクノロジー学会大会
4 . 発表年 2022年

1.発表者名 鈴木聖治,木塚康彦,石水毅,鈴木史朗
2.発表標題 エノコログサ(Setaria viridis)のアラビノキシラン生合成に関わるアラビノフラノース転移酵素の組換えタンパク質発現
3.学会等名 第73回日本木材学会大会
4 . 発表年 2023年
1.発表者名 瀧井治貴,高原遥,青田夏美,石水毅
2 . 発表標題 植物細胞壁ペクチンRG-II: Kdo転移酵素のドナー基質CMP-Kdoの調製
3 . 学会等名 日本農芸化学会2023年度大会
4. 発表年 2023年
1.発表者名 Takeshi Ishimizu
2 . 発表標題 Biochemistry of pectin RG-I biosynthesis
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 Takeshi Ishimizu
2. 発表標題 Biosynthesis of pectin and flavonoid glycosides
3.学会等名 Pectin Research Beyond Borders(招待講演)(国際学会)
4 . 発表年 2022年

. 77
1.発表者名         石水毅
2 . 発表標題 逆生化学的手法によるペクチンおよびフラボノイド配糖体生合成糖転移酵素の同定
3 . 学会等名 第25回比較グライコーム研究会(招待講演)
4 . 発表年 2023年
1.発表者名 Bussarin Wachananawat, Takeshi Kuroha, Yuto Takenaka,Kazuhiko Nishitani,Takeshi Ishimizu
2 . 発表標題 Diversity of Pectin RG-I Rhamnosyltransferases in GT106
3 . 学会等名 The 7th International Conference on Plant Cell Wall Biology(国際学会)
4 . 発表年 2021年
1.発表者名 石水毅
2 . 発表標題 逆生化学的手法による植物糖転移酵素の機能同定
3 . 学会等名 第18回糖鎖科学コンソーシアムシンポジウム(招待講演)
4 . 発表年 2021年
1.発表者名 大山菜緒、森井裕子、石水毅
2 . 発表標題 植物細胞壁ペクチンRG-I:アラビノース転移酵素の活性検出
3 . 学会等名 日本農芸化学会2022年度大会
4 . 発表年 2022年

1.発表者名
三輪京子
2 . 発表標題
植物のホウ素要求量を低下させる遺伝子変異の探索
3 . 学会等名
植物の栄養研究会 第6回交流会
4.発表年
2021年
1 . 発表者名
Bussarin Wachananawat,黒羽剛,竹中悠人,梶浦裕之,楢本悟史,横山隆亮,石崎公庸,西谷和彦,石水毅
2.発表標題
植物細胞壁ペクチン成分ラムノガラクツロナンIラムノース転移酵素遺伝子の糖転移酵素ファミリー 106における多様性
3.学会等名
第69回日本応用糖質科学会2020年度大会
4.発表年
2020年
1.発表者名
石水毅,竹中悠人
2 . 発表標題
植物糖鎖生合成に関わる新規糖転移酵素
3 . 学会等名
3 . 子云寺石 第93回日本生化学会大会
4.発表年
4. 班表年 2020年
1.発表者名
1.光极自石 九鬼寛明,曽我康一,西垣南步,竹中悠人,山口雅利,石水毅,高橋大輔,小竹敬久
2.発表標題
2.先表標題 シロイヌナズナmur1-1胚軸をモデルとした細胞壁の化学/物理学的特性の解析
NAME TO SECOND S
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 藤森多恵、松田諒子、鈴木真未、竹中悠人、梶浦裕之、武田陽一、石水毅
2.発表標題 UDP-アピオースの調製法とアピインアピオース転移酵素の活性検出
3.学会等名 第20回関西グライコサイエンスフォーラム
4 . 発表年 2019年
1.発表者名 Fujimori, T, Matsuda, R., Suzuki, M., Takenaka, Y., Kajiura, H., Takeda, Y., Ishimizu, T.
2.発表標題 Preparation of UDP-apiose, a substrate of the apiosyltransferase involved in pectin rhamnogalacturonan II biosynthesis
3.学会等名 The 15th Cell Wall Meeting
4 . 発表年 2019年
1.発表者名 Takenaka, Y., Matsumoto, N., Imai, T., Kajiura, H., Ishimizu, T.
2.発表標題 Biochemical characterization of pectin rhamnogalacturonan I galactosyltransferase
3.学会等名 The 15th Cell Wall Meeting
4 . 発表年 2019年
1.発表者名 石水毅,竹中悠人,Bussarin Wachananawat,梶浦裕之
2.発表標題 植物細胞壁ペクチン生合成機構解明への幕開け
3.学会等名 第68回日本応用糖質科学会大会応用糖質科学シンポジウム(招待講演)
4 . 発表年

2019年

## 〔図書〕 計0件

〔出願〕 計1件

CHMC HIII		
産業財産権の名称	発明者	権利者
アピイン生産のための新規遺伝子およびそれを用いたアピインの生産方法	石水毅、大橋貴生	同左
産業財産権の種類、番号	出願年	国内・外国の別
特許、特願2023-112640	2023年	国内

## 〔取得〕 計0件

٢	Z	1	D.	4	h	٦

	( CO) III )
Ī	立命館大学生命科学部石水研
ı	http://www.ismz.sk.ritsumei.ac.jp/
ı	shiRUto「農業は100年後にも可能だろうか? 気候変動の可能性に植物研究で挑む」
	https://shiruto.jp/culture/1723/
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	
ı	

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
	三輪 京子	北海道大学・地球環境科学研究院・教授	
1	研究 (Miwa Kyoko) 当		
	(50570587)	(10101)	

# 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

CEINWINDERCY II II	
国際研究集会	開催年
Pectin Research Beyond Borders (RItsumeikan University)	2022年~2022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
---------	---------