

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 16 日現在

機関番号：12401

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2022

課題番号：20K15494

研究課題名(和文)植物プロテオグリカンの構造解明と凍結適応機構への関与

研究課題名(英文)Elucidation of structure of plant proteoglycans and its involvement in freezing tolerance

研究代表者

高橋 大輔 (Takahashi, Daisuke)

埼玉大学・理工学研究科・助教

研究者番号：20784961

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、植物の主要なプロテオグリカンであるアラビノガラクトタンパク質(AGP)の機能を解明することを目的に行なった。膜結合型および遊離型として存在するAGPを分画し、各AGPの糖鎖構造を推定した。その結果、膜結合型AGPは遊離型AGPに比べてより複雑な側鎖構造を持つことが示唆された。さらに、植物を低温に曝した際にAGPの糖鎖に含まれるグルクロン酸残基が増加することがわかった。これは、AGPがもつ細胞外カルシウムキャパシターとしての働きと関連していると考えられる。これらの結果から、これまで平均構造しかわかっていなかったAGPの局在部位特異的構造と、その環境応答性を明らかにすることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまで、AGPは糖鎖の構造的多様性や解析の困難さから、その機能や生物学的意義は未解明な部分が多かった。本研究により、新たにAGPには局在部位特異的な構造を持っていることが明らかになり、今後のAGPの研究に大きく資する知見を提供できた。また、AGPの糖鎖が温度変化に応答して変化することも明らかになり、植物の持つ環境適応能力をより深く理解する上で、遺伝子やタンパク質のみならず、多糖や糖タンパク質など、より複合的な性質を持つ生体分子にも着目する必要性を提案することができた。このことは、気候変動の進行に伴って望まれる有用作物の、環境応答能力の向上にも資する基盤的知見であると考えられる。

研究成果の概要(英文)：The purpose of the present study is to elucidate the function of arabinogalactan protein (AGP), a major plant proteoglycan. AGPs present as plasma membrane-bound and free AGPs were fractionated and the glycan structures of each AGP were estimated. The results suggested that membrane-bound AGPs have more complex side chain structures than free AGPs. Furthermore, glucuronic acid residues in the AG glycan increased when plants were exposed to low temperatures. This may be related to AGP's function as an extracellular calcium capacitor. These results revealed the cellular localization-specific structure of AG glycan and its environmental responsiveness, whereas only the average structure of AGP was previously known.

研究分野：植物低温生理学

キーワード：植物 凍結耐性 低温馴化 細胞壁 プロテオグリカン アラビノガラクトタンパク質

1. 研究開始当初の背景

固着性生物である植物は、周囲の環境の変化に常に曝されているため、それらを鋭敏に感知し、適切に応答していかなければならない。植物にとってストレスとなる環境因子は、光、乾燥、栄養、物理的圧迫、病原菌などが挙げられるが、中でも凍結ストレスは複雑な傷害機構を伴うため、植物の生存を左右する重要な因子と考えられる (図1)。

凍結温度に曝されると、植物細胞は低温により活性酸素種の増加や膜脂質の不安定化などの影響を受ける。また、細胞外に形成された氷晶により、細胞は圧迫や脱水、高浸透圧ストレスの影響を受ける。したがって、凍結は低温、脱水、物理的圧迫、高浸透圧ストレスが複雑に組み合わさった傷害機構であると言える (図1)。

以上の要因により、植物が凍結傷害を受けると、細胞膜機能が最初に失われると考えられている (Steponkus, 1984)。

しかし、温帯性植物は4°Cなどの凍らない程度の低温を感知することにより、凍結耐性を上昇させる機構を持つ (低温馴化)。この過程で、植物は糖や適合溶質の蓄積、細胞膜脂質の改変などによって、凍結温度でも細胞膜を安定化させ、細胞外氷晶の形成抑制や植物体の凍結挙動を制御することにより凍結耐性を獲得する (Steponkus, 1984)。

一方で、細胞膜を覆っている細胞壁の構造や特性は、氷晶形成が細胞外で起こることから、植物の凍結挙動にも直接影響すると考えられる (Panter et al., 2020)。そのため低温馴化過程では、細胞壁の肥厚化や、細胞壁構成成分の一つであるペクチンの脱メチル化による架橋の増加、ガラクトースやアラビノースなどの細胞壁構成糖の増減など、様々な変化が観察されている (Takahashi et al., 2019, 2022)。

細胞壁自体の変化に加えて、応募者の先行研究においては、細胞膜表面や細胞壁中に存在する様々な細胞壁関連タンパク質が、低温馴化に対して応答していることが明らかになっている (Takahashi et al., 2016)。しかし、これまでの研究は、タンパク質や多糖などの単一成分に着目したものであり、細胞壁に多いとされるプロテオグリカンのようなコアタンパク質に多糖類が結合した複合的成分は見逃されてきた。特に、植物の細胞膜や細胞壁に存在する代表的なプロテオグリカンであるアラビノガラクトタンパク質 (AGP) は細胞壁構造の制御や分化・生長などに関わっていると言われている (Ellis et al., 2010)。したがって、AGPは低温馴化機構にも重要な働きをされると考えられ、それらのタンパク質がどのように関わっているのかを解明する必要がある。

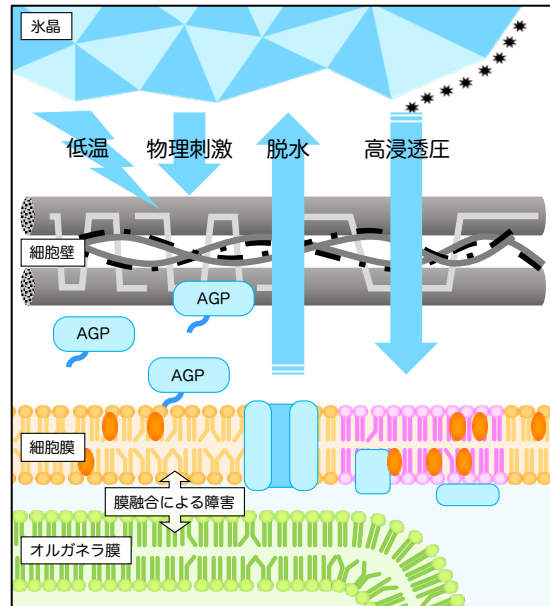


図1 植物の凍結傷害様式

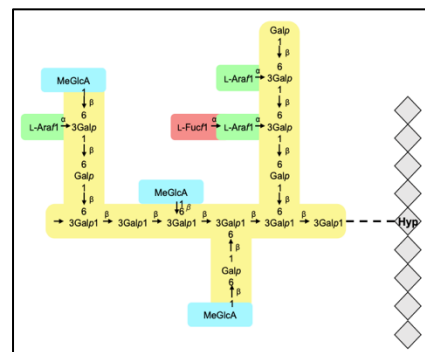


図2 AGPの糖鎖構造

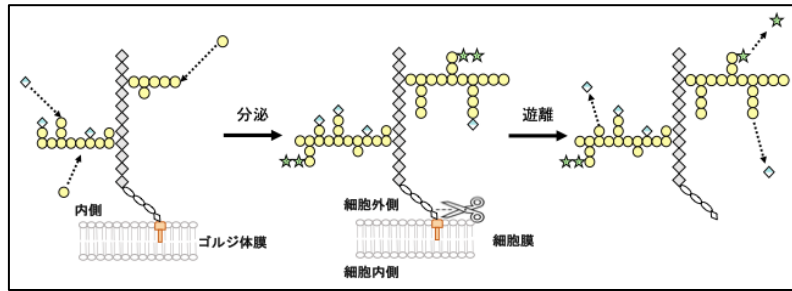


図 3 AGP の合成過程

AGP は L-アラビノース (L-Ara)、ガラクトース (Gal)、メチルグルクロン酸 (MeGlcA)、L-フコース (L-Fuc) などを主成分とする糖鎖がコアタンパク質のヒドロキシプロリン (Hyp) に複雑に結合した構造を持つ (前ページ 図 2)。また、AGP の多くはコアタンパク質の C 末端にグリコシルホスファチジルイノシトール (GPI) アンカーと呼ばれる糖脂質を持ち、この脂質を介して細胞膜の外葉に結合している (膜結合型 AGP)。GPI アンカーは内在性のホスホリパーゼ活性によって切断され、一部の AGP はこれによって細胞壁へ移行して機能していると考えられている (遊離型 AGP、図 3)。したがって、AGP に含まれる糖鎖とコアタンパク質に関して、細胞膜上と細胞壁中では糖鎖やタンパク質組成が異なるのか、それらの違いが AGP のターゲティングに影響を及ぼすのかが明らかにされる必要があるが、糖鎖構造の多様さと複雑さ、コアタンパク質の多さ (シロイヌナズナで 80 以上) を理由として、十分な解析が進んでいない。

2. 研究の目的

そこで、本研究では AGP の詳細な構造や組成を明らかにし、植物 AGP が関与する未知の凍結適応機構を解明することを目的とした。本研究の特徴は、細胞膜や細胞壁で AGP を分画することで、細胞膜と細胞壁それぞれに局在している AGP の構造の相違性を明らかにする点である。これにより、AGP が持つ細胞部位特異的な糖鎖構造を解明できるとともに、それらの低温馴化による応答の詳細を明らかにすることができると考えた。

3. 研究の方法

以上を踏まえて、本研究では以下の (1) ~ (3) に取り組んだ。

(1) 細胞膜上と細胞壁中に存在する AGP の構造解析

最初に、細胞膜および細胞壁における AGP の糖鎖およびコアタンパク質構造を網羅的に解析することを試みた。ブロッコリースプラウトから未成熟 AGP を含むマイクロソーム画分、膜結合型 AGP を含む細胞膜タンパク質画分および遊離型 AGP を含む可溶性タンパク質画分をそれぞれ抽出し、陰イオン交換クロマトグラフィーにより AGP を精製した。その後、複数の AGP 糖鎖分解酵素を用いて AGP 糖鎖を分解し、HPLC やガスクロマトグラフィーを用いて組成・構造解析を行った。AG 糖鎖に関しては解析結果の比較を細胞膜タンパク質画分と可溶性タンパク質画分で行い、細胞膜上と細胞壁中に存在する AGP の糖鎖構造の相違と、局在性との関連性を明らかにした。当初は、糖鎖を完全分解した上で質量分析によるコアタンパク質の同定と定量を試みたが、未分解の糖残基が残存していたため、同定には至らなかった。

(2) 低温馴化過程での AGP の構造や量的変動の解析

低温馴化過程での AGP の構造的・量的変化を明らかにするために、4° C で 1 週間低温馴化させたシロイヌナズナを用い、(1) で行った解析を低温馴化前後で比較した。以上により、どのような AGP の糖鎖構造が低温によって変化しているのかを明らかにした。また、今回見られた構造変

化に関わる酵素の遺伝子に着目し、その低温馴化過程での遺伝子発現変化を調べた。

(3) AGP が植物の低温応答に影響を及ぼす影響の解析

実際に AGP が低温馴化した植物の凍結耐性に影響を及ぼすかを検証するために、主要な AGP のファミリーであるファシクリン様 AGP (FLA) に着目した。シロイヌナズナゲノムがコードする 21 の FLA の遺伝子の低温馴化過程における発現変化を解析し、最も発現量が高く、かつ低温馴化で増加する FLA8 遺伝子を解析の対象とした。FLA8 $pro::GUS$ 形質転換体を用いて、FLA8 の詳細な機能部位の特定を行なった。また、FLA8 を欠損させた変異体 (*fla8*) における低温馴化前後の凍結耐性や細胞壁の物性を評価した。以上を踏まえ、FLA8 の低温馴化機構と獲得凍結耐性に対する関連性を明らかにした。

4. 研究成果

(1) 細胞膜上と細胞壁中に存在する AGP の構造解析

本研究では、大量の植物体を必要とするため、市販のプロッコリースプラウトを用いた。植物に破砕液を加えてすりつぶし、細胞残渣を取り除いたのち、超遠心したあとの上清を可溶性タンパク質画分とした。さらに、水性二層分配法により細胞膜画分とミクロソーム画分を分離した。これら 3 つの画分にはそれぞれ、遊離型 AGP、膜結合型 AGP、未成熟 AGP が含まれる。各画分の AGP の主鎖を分解する酵素を入れたのち、遊離した側鎖構造を HPLC で分離し、帰属したピークを元に定量したものが図 4 である。結果として、未成熟 AGP は 3 つの AGP の中でも最も側鎖の構造多様性が低く、一方で膜結合型 AGP はより長鎖で MeGlcA などを含む多様な側鎖構造を持っていることがわかった。また、遊離型 AGP は膜結合型 AGP に比べて一部の側鎖が分解される傾向にあった。

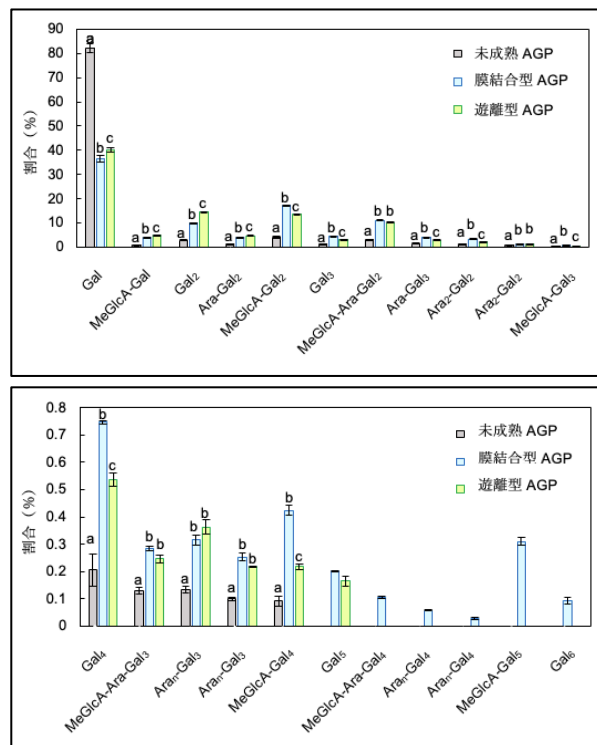


図 4 AGP の側鎖構造比較

これは、AGP が遊離することによって、細胞外の AGP 分解酵素の影響を受けるためだと考えられる。以上の解析により、AGP は局在部位により構造に多様性があることが明らかになった。

(2) 低温馴化過程での AGP の構造や量的変動の解析

上記の研究手法を応用し、モデル植物シロイヌナズナの遊離型 AGP において、低温馴化過程での AGP の糖鎖構造の変化を解析した。その結果、MeGlcA を含む側鎖構造が低温馴化で増加することがわかった (次ページ 図 5)。また、この結果を裏付ける様に、遊離型 AGP の MeGlcA を分解する酵素である β グルコニダーゼ (GUS) の遺伝子発現を調べたところ、低温馴化 1 日目 (CA1) から 7 日目 (CA7) にかけて、発現量が低下していることがわかった (次ページ 図 6)。近年、AGP の糖鎖に含まれる MeGlcA が細胞外 Ca^{2+} のキャパシターであることが提唱されている (Lopez-Fernandez et al., 2020)。 Ca^{2+} は低温馴化過程におけるセカンドメッセンジャーなどとして重

要な働きを持つことが示唆されていることから、AGP の側鎖における MeGlcA の増加は Ca^{2+} の機能と連動して、低温応答の鍵となっている可能性が考えられる。現在は、低温馴化過程における AGP のより詳細な構造変化を明らかにし、本研究で得られた成果をより強固なものとするため、(1) の研究とも合わせて GC-MS を用いた糖鎖結合解析を行っている。

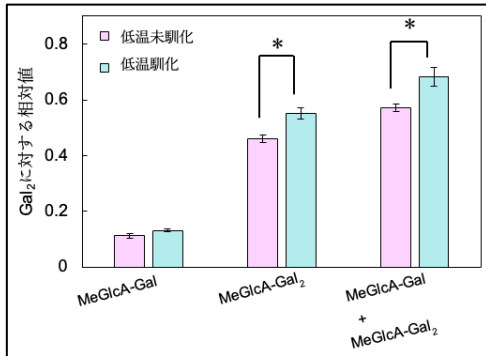


図 5 低温馴化による AG 糖鎖の変化

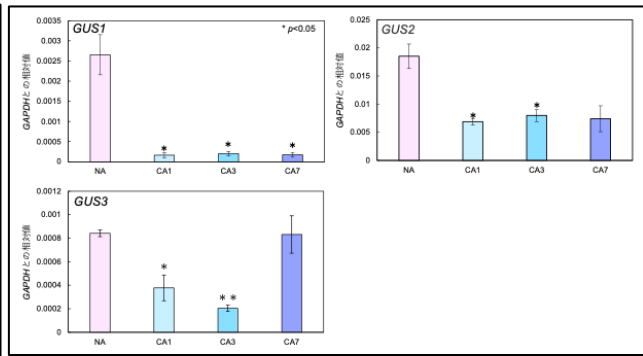


図 6 低温馴化による *GUS* 遺伝子の発現変化

(3) AGP が植物の低温応答に影響を及ぼす影響の解析

シロイヌナズナの持つ 21 の *FLA* 遺伝子の遺伝子発現を解析したところ、*FLA8* が最も発現量が高く、かつ低温馴化で増加することがわかった (図 7)。そこで、*FLA8pro::GUS* 形質転換体を用いて *FLA8* 遺伝子の組織特異的な発現を調べたところ、低温馴化 3 日目にかけて本葉、胚軸、根の維管束組織で発現が誘導されることがわかった (図 8)。さらに、*FLA8* 遺伝子の欠損が凍結耐性に影響を及ぼすか調べるために、電解質漏出法を用いて野生型と *fla8* 欠損変異体の凍結耐性を評価した。しかし、野生型と *fla8* において明確な凍結耐性の違いは見られなかった。一方、引張試験機を用いて細胞壁物性を定量したところ、野生型と *fla8* 欠損変異体に *FLA8-GFP* を導入した補完ラインは低温馴化により伸展性が低下した一方で、*fla8* はその変化が見られなかった (図 9)。このことから、*FLA8* は低温馴化過程における物性の変化に関与することが明らかになった。今後はその生理的意義を明らかにしていく予定である。

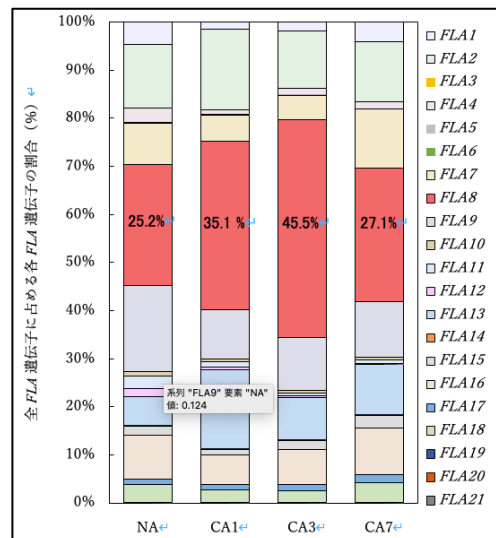


図 7 低温馴化による *FLA* 遺伝子の割合の変化

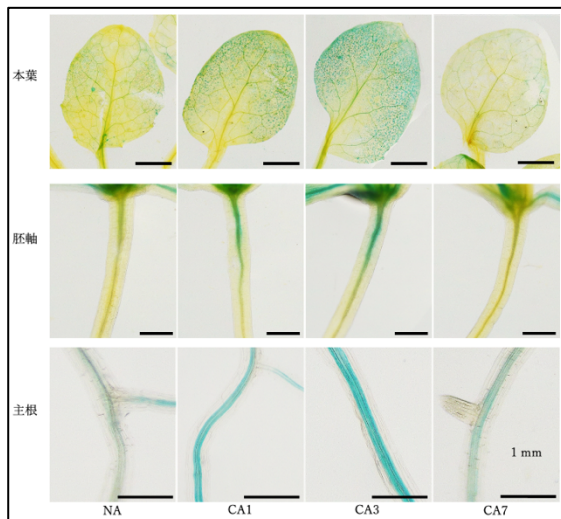


図 8 *FLA8* の組織特異的な発現の観察

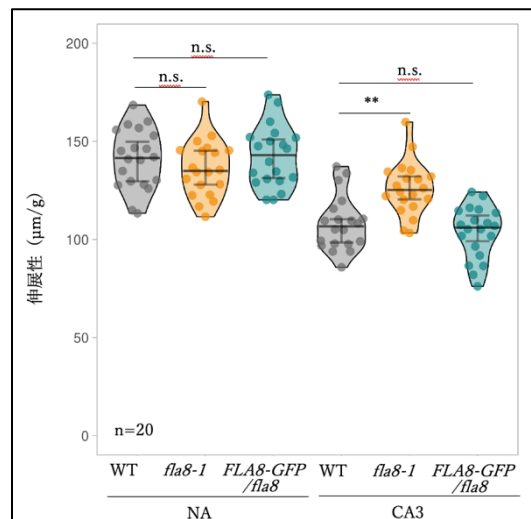


図 9 *fla8* の細胞壁物性変化

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Takahashi Daisuke, Willick Ian R, Kasuga Jun, Livingston III David P	4. 巻 62
2. 論文標題 Responses of the Plant Cell Wall to Sub-Zero Temperatures: A Brief Update	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1858 ~ 1866
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcab103	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 Nishigaki Naho, Yoshimi Yoshihisa, Kuki Hiroaki, Kunieda Tadashi, Hara Nishimura Ikuko, Tsumuraya Yoichi, Takahashi Daisuke, Dupree Paul, Kotake Toshihisa	4. 巻 173
2. 論文標題 Galactoglucomannan structure of Arabidopsis seed coat mucilage in GDP mannose synthesis impaired mutants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Physiologia Plantarum	6. 最初と最後の頁 1244 ~ 1252
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ppl.13519	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 Ito Kengo, Fukuoka Kurumi, Nishigaki Naho, Hara Katsuya, Yoshimi Yoshihisa, Kuki Hiroaki, Takahashi Daisuke, Tsumuraya Yoichi, Kotake Toshihisa	4. 巻 37
2. 論文標題 Structural features conserved in subclass of type II arabinogalactan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 459 ~ 463
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.0721a	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 Takahashi Daisuke, Johnson Kim L., Hao Pengfei, Tuong Tan, Erban Alexander, Sampathkumar Arun, Bacic Antony, Livingston David P., Kopka Joachim, Kuroha Takeshi, Yokoyama Ryusuke, Nishitani Kazuhiko, Zuther Ellen, Hincha Dirk K.	4. 巻 44
2. 論文標題 Cell wall modification by the xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase XTH19 influences freezing tolerance after cold and sub zero acclimation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant, Cell & Environment	6. 最初と最後の頁 915 ~ 930
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pce.13953	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 Kutsuno Tatsuya, Chowhan Sushan, Kotake Toshihisa, Takahashi Daisuke	4. 巻 175
2. 論文標題 Temporal cell wall changes during cold acclimation and deacclimation and their potential involvement in freezing tolerance and growth	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Physiologia Plantarum	6. 最初と最後の頁 e13837
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pp1.13837	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 Watanabe Etsuko, Kondo Mariko, Kamal Md Mostafa, Uemura Matsuo, Takahashi Daisuke, Kawamura Yukio	4. 巻 174
2. 論文標題 Plasma membrane proteomic changes of Arabidopsis DRP1E during cold acclimation in association with the enhancement of freezing tolerance	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Physiologia Plantarum	6. 最初と最後の頁 e13820
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pp1.13820	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 Charrier Guillaume, Willick Ian R., Takahashi Daisuke	4. 巻 175
2. 論文標題 Cross disciplinary insights into the mechanisms of plant cold hardiness: From molecules to ecosystems	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Physiologia Plantarum	6. 最初と最後の頁 e13901
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pp1.13901	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

〔学会発表〕 計24件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Takahashi D, Sasaki K, Kutsuno T, Johnson K, Sampathkumar A, Bacic A, Zuther E, Kotake T
2. 発表標題 A cell wall pectic galactan is involved in the mechanism of freezing tolerance acquisition during cold acclimation.
3. 学会等名 12th International Plant Cold Hardiness Seminar (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Liu L, Tsumuraya Y, Takahashi D, Kotake T
2. 発表標題 Preparation of AMOR using glycolytic enzymes.
3. 学会等名 Plant Cell Wall Biology 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 原克弥、吉見圭永、菊池愛菜、円谷陽一、高橋大輔、小竹敬久
2. 発表標題 AGP の -1,6- ガラクタン側鎖のin vivo 分解.
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Chowhan S, Kutsuno T, Handa H, Kotake T, Takahashi D
2. 発表標題 Changes in soluble sugars and cell wall in wheat cultivars during cold acclimation.
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Miyagawa M, Takahashi D, Kotake T
2. 発表標題 Function of KONAJC1 protein in the synthesis of L-ascorbic acid.
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 樋口慶太, 曾我康一, 金子康子, 九鬼寛明, 高橋大輔, 小竹敬久
2. 発表標題 ペクチンのアラビナン側鎖の細胞接着における役割.
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 菊地愛菜, 西垣南歩, 小野真央, 石水毅, Tsai Wen-Chieh, Yeh Chuan-Ming, 高橋大輔, 小竹敬久
2. 発表標題 デンドロビウムのグルコマンナンのアセチル化に関するTBLファミリータンパク質.
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 久津野達也, 小竹敬久, 高橋大輔
2. 発表標題 シロイヌナズナの低温馴化および脱馴化過程における細胞壁変化の統合的解析
3. 学会等名 低温生物工学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Naho Nishigaki, Aina Kikuchi, Mao Ono, Daisuke Takahashi, Takeshi Ishimizu, Toshihisa Kotake
2. 発表標題 Acetylated glucomannan in <i>Dendrobium catenatum</i>
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 Daisuke Takahashi, Kazuma Sasaki, Tatsuya Kutsuno, Kim Johnson, Arun Sampathkumar, Antony Bacic, Ellen Zuther, Kotake Toshihisa
2. 発表標題 Cold acclimation process induces accumulation of pectic galactan, which enhances freezing tolerance
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 Daisuke Takahashi
2. 発表標題 Contribution of galactan to the mechanism of plant adaptation to freezing
3. 学会等名 Scandinavian Plant Physiology Society&Physiologia Plantarum Webinar series “Cold Tolerance & Adaptation” (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 高橋大輔
2. 発表標題 植物の凍結適応メカニズム：細胞壁の観点から
3. 学会等名 日本森林学会(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yukino Shibasaki, Kim Johnson, Antony Bacic, Toshihisa Kotake, Daisuke Takahashi
2. 発表標題 The function of FLA8 in cold acclimation and freezing tolerance acquisition mechanism
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 沼尾悠太, 円谷陽一, 小竹敬久, 高橋大輔
2. 発表標題 膜結合型及び遊離型AGP の構造と低温応答性
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 梅澤輝, 中澤小夏, 伏信進矢, 西垣南歩, 円谷陽一, 高橋大輔, 小竹敬久
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける二つ目のUDP-L-アラビノース合成経路
3. 学会等名 日本植物生理学会2020年度年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Takahashi D, Numao Y, Shibasaki Y, Tsumuraya Y, Kotake T
2. 発表標題 Pleiotropic changes of arabinogalactan proteins during cold acclimation treatment.
3. 学会等名 日本植物生理学会2020年度年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高橋大輔
2. 発表標題 植物の低温応答と凍結耐性獲得機構－細胞壁の観点から－
3. 学会等名 令和2年度 日本応用糖質科学会 東日本支部ミニシンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高橋大輔
2. 発表標題 植物の凍結適応過程で起こる細胞壁変化
3. 学会等名 埼玉大学・岡山大学若手合同シンポジウム
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高橋大輔, Kim Johnson, Antony Bacic, 曾我康一, Arun Sampathkumar, Ellen Zuther, 小竹敬久, Dirk K. Hincha
2. 発表標題 植物の低温・氷点下温度馴化過程で起こる細胞壁成分変化の解析
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 九鬼寛明, 曾我康一, 西垣南歩, 竹中悠人, 山口雅利, 石水毅, 高橋大輔, 小竹敬久
2. 発表標題 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
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 阿部桃太, 宮川萌, 西垣南歩, 山梨優貴子, 空屋公介, 円谷陽一, 高橋大輔, 小竹 敬久
2. 発表標題 KONJAC タンパク質がビタミンC合成に与える影響
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 西垣南歩, 吉見圭永, 國枝正, 高橋大輔, 円谷陽一, 小竹敬久
2. 発表標題 KONJACタンパク質のグルコマンナン合成における役割.
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 梅澤輝, 曳田優, 松村理奈, 西垣南歩, 高橋大輔, 円谷陽一, 小竹 敬久
2. 発表標題 UDP-L-アラビノース合成系の起源と生理的意義の解明.
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 高橋大輔, 柴崎由季乃, 小竹敬久
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるファシクリン様アラビノガラクトナンタンパク質遺伝子の低温応答性
3. 学会等名 第65回 低温生物工学会年会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Daisuke Takahashi, Ellen Zuther, Dirk K. Hincha	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer Science+Business Media, LLC	5. 総ページ数 336
3. 書名 Plant Cold Acclimation. Methods in Molecular Biology	

〔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
研究協力者	沼尾 悠太 (Numao Yuta)	埼玉大学・大学院理工学研究科・大学院生 (12401)	
研究協力者	柴崎 由季乃 (Shibasaki Yukino)	埼玉大学・大学院理工学研究科・大学院生 (12401)	
研究協力者	小竹 敬久 (Kotake Toshihisa) (20334146)	埼玉大学・大学院理工学研究科・教授 (12401)	

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			
オーストラリア	La Trobe University			
米国	United States Department of Agriculture			