

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 5 月 28 日現在

機関番号：63904

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H05488

研究課題名(和文)重力情報の変換・出力機構を介した植物の力学的最適化戦略の統合的理解

研究課題名(英文)Strategy for mechanical optimization via conversion and output system of gravity information

研究代表者

森田 美代(Morita, Miyo T.)

基礎生物学研究所・植物環境応答研究部門・教授

研究者番号：10314535

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 48,600,000円

研究成果の概要(和文)：一般に、植物の主根は重力の方向に、主茎は重力とは逆の方向に鉛直線に沿って成長する。一方、側根や側枝は多くの場合、重力方向に対して一定の角度を保って成長する。このような植物器官が示す重力を指標とした成長方向の制御は、植物の根の張り方や枝振りなど全体の構造(アーキテクチャ)に大きく影響し、力学的に安定した最適化構造に貢献するとともに、地上及び地下部において資源取得を最適化する機構の一つと考えられている。本研究では、重力屈性における重力感知・情報伝達機構を明らかにした。また、側枝伸長角度制御に関わる遺伝子の機能解析を行い、プラントアーキテクチャの最適化に関連する仕組みの基盤情報を得た。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究成果の一つとして、シロイヌナズナ根の重力屈性の分子機構研究から、平衡石の位置情報をタンパク質の移動という形で細胞内情報に変換するという、新奇の重力感知機構モデルを提示した。当該論文は、様々な新聞・Webニュースサイトに取り上げられた(国内58件、海外14件)。純粋な基礎植物科学研究であったが、大きな社会的インパクトを与えた。さらに長期的には、重力屈性の仕組みを理解しその操作を可能にすることは、今後生活圏を月や火星へと広げることが必要となった際、地球とは異なる重力環境におけるテラフォーミングにも活用可能な極めて重要な基盤情報の提供につながる。

研究成果の概要(英文)：In general, the primary roots of plants grow in the direction of gravity, while the main stem grows in the opposite direction of gravity. Both growth directions are along the vertical line. On the other hand, lateral roots and lateral branches often grow at a certain angle relative to the direction of gravity. This gravity-guided growth direction control exhibited by plant organs significantly influences the overall structure (plant architecture), such as root spreading and branch spreading. This may contribute to a mechanically stable optimized structure and is also considered one of the mechanisms that optimize resource acquisition both above and below ground. In this study, we provided a novel model for the gravity sensing and signaling mechanism in gravitropism. Additionally, we conducted a functional analysis of genes involved in controlling lateral branch angles, obtaining fundamental information related to the mechanisms that optimize plant architecture.

研究分野：植物分子遺伝学

キーワード：重力屈性 重力応答 シロイヌナズナ 平衡石 プラントアーキテクチャ

1. 研究開始当初の背景

植物の示す様々な力学的刺激応答のうち、重力方向を認識して成長方向を調節する重力屈性や、自重に抗して体の支持構造を発達させる反応は、特に陸上植物にとっては進化の過程で獲得してきた重要な重力応答である。一般に、植物の主根は重力の方向に、主茎は重力とは逆の方向に成長する。このような主軸に見られる反応を正常重力屈性又は単に重力屈性という。一方、側根や側枝など側生器官は多くの場合、重力方向に対して一定の角度を保って成長するが、これは傾斜重力屈性と呼ばれている。このような植物器官が示す重力を指標とした成長方向の制御は、植物の根の張り方や枝振りなど全体の構造(アーキテクチャ)に大きく影響し、力学的に安定した最適化構造に貢献するとともに、地上及び地下部において資源取得を最適化する機構の一つと考えられている。これまで主軸の重力屈性と側枝等の角度制御は深い関連性があると認識されながら、これらを統一的に説明できる分子情報は極めて少なかった。近年、モデル植物であるシロイヌナズナを用いた研究から、オーキシン輸送やオーキシンスグナリングが主軸の重力屈性だけでなく側枝等の角度制御にも大きく影響することが示された(Roychoudhry et al., 2013, Rosquete et al., 2013)。そして我々は、主軸の重力屈性に必要な重力感受細胞とそこで起こる重力シグナリング過程が、側枝等の斜め方向の伸長角度制御にも重要な役割を果たすことを見出した(Taniguchi et al., 2017)。

2. 研究の目的

本研究では、重力屈性が個体構造の力学的最適化にどのように貢献するのかを読み解き、重力刺激に応答したサステナブルな構造システムを理解することを目指した。地上において重力方向は不変であるので、鉛直方向へ伸長する主軸と、傾斜して伸長する側枝はいずれも入力される重力の方向は同じであると考えられる。出力において側枝では一定の角度補正が行われる必要があると考えられる。重力感受細胞における分単位で起こる重力入力の仕事量を明らかにすることを目指す(A: 重力感受細胞における情報変換機構の解明)。さらに、側枝においてその情報をどのように変換して日単位で起こる角度補正につなげ、曲げモーメントに抗して傾斜した枝を維持しているのか、その制御機構を明らかにする(B: 重力情報の出力としての側枝伸長角度補正機構と構造維持システムの解析)。

3. 研究の方法

A: 重力感受細胞における情報変換機構の解明では、“tensegrity-based model”の検証を行うため、平衡石であるアミロプラストの移動を情報変換するメカニズムとして、細胞に張り巡らされたアクチン繊維が細胞膜に張力を伝えることが可能かどうか、垂直ステージ共焦点顕微鏡を用いたイメージングと動態解析を行う。アミロプラスト動態に変化を生じる変異体を用いた解析や、分子遺伝学的手法によって感受細胞特異的にアクチン重合を阻害し、感受細胞並びに器官の応答を解析することにより、“tensegrity-based model”の妥当性について検証する。さらに、感受細胞において、アミロプラスト沈降の情報をオーキシン輸送制御へとつなげる重力シグナリング因子LZYが重力刺激に応じて局在を変える挙動や、オーキシン輸送体の動態が、アミロプラスト移動とアクチン繊維からなる“tensegrity-based model”とどのように結び付けられるかを解析することにより、より洗練された重力情報変換モデルの提案に繋げる。

B: 重力情報の出力としての側枝伸長角度補正機構と構造維持システムの解析では、シロイヌナズナ側枝の成長を伴う4次元構造変化を、物理量により記述することを試みる。野生型側枝において、いつ、どこで、どのような変化が起こっているかを把握した上で、側枝の角度に異常を示す変異体等との比較を行い、各遺伝子や植物ホルモンとの関係を明らかにする。これにより側枝の角度補正機構と構造維持システムの理解を目指す。

4. 研究成果

A: 重力感受細胞における情報変換機構の解明

“tensegrity-based model”の検証

アクチン繊維の観察は、野生型背景に35S::ABD2-GFP-ABD2を導入した形質転換体を用いて行った(図1)。花茎重力感受細胞である内皮細胞では、アミロプラストの自家蛍光を利用して、アクチン繊維と同時観察が可能であった。一方、根の重力感受細胞であるコルメラ細胞では、明瞭なアクチン繊維が観察できなかった。これは、過去に報告された、ファロイジン染色や免疫抗体法による染色結果とも一致しており、コルメラ細胞のアクチン繊維の状態は内皮細胞とは大きく異なることが改めて示された。また、コルメラ細胞のアミロプラストは自家蛍光を持たないため、プラスチド蛍光マーカーを新たに導入する必要があったことから、内皮細胞を中心に解析を進めた。

内皮細胞において、アミロプラストの動きがアクチン繊維に及ぼす影響を調べる目的で、重力刺激前後のアミロプラスト動態を Particle tracking 解析プログラムで、アクチン繊維の画像解析を粒子画像流速測定法 (PIV with template matching method) で行った。野生型では、アミロプラストの移動方向に沿ってアクチンシグナル強度の変位 (おそらくアクチン繊維の変形を示唆する) が観察された。さまざまな変異体背景での同様の解析を計画していたが、この研究を共に進めていたフランスの研究グループの研究員の退職に伴い、研究の継続が困難になった。また、以下に述べるように、根の重力感受細胞における重力情報変換機構の解析が予想外に進展したことから、この後根を主軸に研究を展開した。結果的に根において、“tensegrity-based model”を想定しなくても説明が可能な、新規重力感知モデルを提唱するに至った (次項参照)。

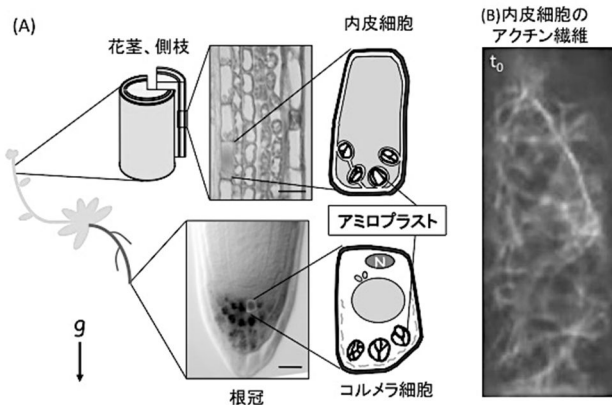


図 1.シロイヌナズナの重力感受細胞
 (A) 花茎・側枝の内皮細胞、主根・側根のコルメラ細胞は沈降性のアミロプラストを含み、重力感受細胞として機能する。
 (B) 内皮細胞内のアクチン繊維は網状に広がる。

重力情報変換機構の解析

重力感受細胞においてアミロプラスト沈降の情報をオーキシン輸送制御へとつなげる重力シグナリング因子 LZY の解析を進めた。地上部の重力感受細胞で働く LZY1 は、これまで自身のプロモーター制御下に cDNA を連結する方法では、理由は不明だが植物内で機能を持たなかった。連結方法を変えることでこの問題を克服した。さらに蛍光タンパク質を融合させる、内皮細胞特異的に過剰発現を誘導する等の分子遺伝学的操作を行ったが、地上部で LZY1 を検出することはできなかった。代謝回転が極めて早いか、タンパク質レベルが極めて低いことが推測される。

これまでに、根の重力感受細胞で働く LZY3 は重力側の細胞膜に極性局在し、重力方向変化に応答して新たな重力方向に再極性化することを明らかにしていた。本研究では、LZY タンパク質の極性化機構を探ることにより重力感知・情報伝達機構の理解に繋げることを目指した。まず、LZY3 の細胞膜局在化機構の解析を行った。LZY3 には膜貫通ドメインが予測されないため、タンパク質中の塩基性及び疎水性アミノ酸クラスターを検出する予測プログラムを用いて、膜結合領域を推測した。予測された部位に変異を導入し、細胞内局在と重力屈性に与える影響を調べた。その結果、LZY は細胞膜と静電的相互作用により結合すると推測された。

LZY3 の細胞膜局在機構の解析過程で、アミロプラストの位置に微弱なリング状の LZY3p:LZY3-mCherry 蛍光シグナルが見られた。LZY がアミロプラストにも局在するならば、重力感知とシグナル伝達を結びつける重要なプロセスに関与していると期待された。LZY3p:LZY3-mCherry の蛍光強度が弱いため、冗長的に機能する LZY4 を用いて重力刺激前後の生細胞イメージングを成功させた。側根および主根の重力感受細胞において、LZY4p:LZY4-mScarlet のリング状の蛍光シグナルが見られ、プラスチックドマーカとの共発現によりアミロプラスト外包膜に局在する可能性が高いことを示した。加えて、アミロプラスト近傍の細胞膜上に LZY4-mScarlet 蛍光が観察され、重力方向への明らかな極性を示した。LZY3 および LZY4 に変異を導入し、その細胞内局在を解析したところ、LZY4 もまた静電的相互作用により細胞膜に結合すること、N 末端に保存されているドメイン I を含む領域がアミロプラスト局在を担うことを明らかにした。また、細胞膜局在、アミロプラスト局在は共に重力屈性に必要であることを示した。

垂直ステージ共焦点顕微鏡を用いて、側根重力感受細胞における LZY4-mScarlet の生細胞イメージングにより、重力刺激後の再極性化過程を定量解析した (桧垣班との共同研究)。重力刺激後、アミロプラストの移動とほぼ同時 (5 分以内) に LZY4-mScarlet が新たな重力側の細胞膜に現れ、シグナルは徐々に強くなった (図 2A, B)。同時に、元の重力側の細胞膜上のシグナルが消失し、LZY4 の新たな極性が生成された。

脂質との静電的相互作用により LZY が細胞膜局在することから、負に帯電する脂質が極性

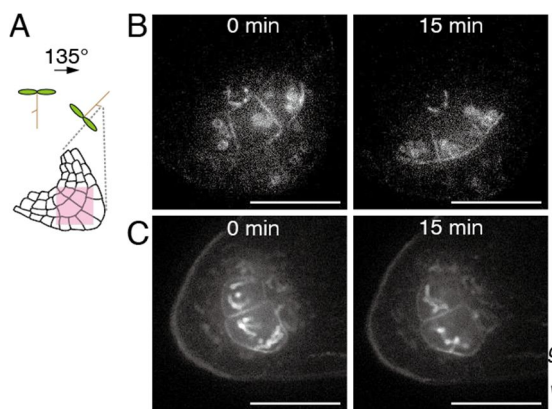


図 2. (A)重力刺激と観察部位。 *lzy4* (B) 及び *lzy4 pgm-1* (C) 背景の LZY4-mScarlet の重力刺激直前 (0 min) または 15 min 後を示す。 g は重力方向。

分布し LZY の極性局在に寄与している可能性が考えられた。そこで、脂質の蛍光バイオセンサーを用いて、重力感受細胞内での分布を調べたところ、重力刺激に应答して変化する極性を示すものは見つからなかったことから、これら脂質による LZY の極性制御は考えにくいという結論に至った。

そこで、アミロプラストが細胞膜上での LZY4 集積部位を決定するという可能性を検討した。デンブク欠損変異体 *pgm* では、アミロプラストがほとんど沈降せず、重力屈性の低下を示す。*pgm* 変異体では、LZY4-mScarlet は小さなアミロプラストと PM に局在していたが、アミロプラストは沈降せず動き回るため明瞭な細胞膜上の極性は観察できなかった (図 2C)。このことは、LZY4 の細胞膜上での極性化にアミロプラスト沈降が必要であることを示唆している。次に、共焦点レーザー顕微鏡による観察中に、アミロプラストを光ピンセットで操作した。重力方向とは関係なく、アミロプラストを近接させた細胞膜領域で蛍光強度が有意に増加したことから、アミロプラストの位置が LZY4 極性の決定因子として働くことが強く示唆された (豊田班との共同研究)。

アミロプラスト上の LZY4 と細胞膜上の LZY の関係性を調べる目的で、LZY4p:LZY4-mEos2 を用いて挙動を解析した。垂直ステージ共焦点顕微鏡上で 405nm のレーザーを照射することにより、アミロプラスト上の LZY4-mEos2 を緑から赤に変換し追跡した。赤色蛍光シグナルは照射直後にはアミロプラスト上のみ観察された。照射 1 分後には、アミロプラストに近接した細胞膜上の蛍光強度が有意に増加した。この結果は LZY4 がアミロプラストから細胞膜に速やかに移動することを示唆している。

長らく重力感知は平衡石の沈降が細胞内構造に力を与えるメカノセンシング機構と考えられてきたが、最近の研究から重力感知機構はクリノメーターとしての性質を有するが、メカノセンサーとしての性質は持たないことが示された (Chauvet et al., 2016)。これは、平衡石と膜の近接または接触が局所的なオーキシン輸送を誘導し、クリノメーターとして機能するとする position sensor hypothesis (Pouliquen et al., 2017) を支持するものであるが、この仮説を支持する分子は知られていなかった。今回、我々は LZY が position sensor hypothesis によく合致する挙動を示すことを明らかにした。本研究により、LZY が平衡石の位置情報を細胞膜に伝達するシグナル分子として細胞膜へ移動し、重力感知とその後のシグナル伝達過程を直接結びつけているとする、新たな重力感知・情報伝達の分子機構を提示した (Nishimura et al., 2023)。

B: 重力情報の出力としての側枝伸長角度補正機構と構造維持システムの解析

シロイヌナズナ側枝は、主茎から水平方向に伸長を開始し、成長とともに上方に向き、数日かけて一定角度で維持されるようになる。先端部の角度はやや水平方向を向いており、全体としては S 字のような形状になる。このような 4 次元の構造変化を捉えるために、桧垣班と協力し、視体積交差法による 3 次元形状復元を用いてシロイヌナズナ側枝の成長を伴う伸長角度変化を捉える系の作成を行った (Kunita et al., 2021)。

植物の主茎や主根が鉛直方向に沿って伸長するのに対し、そこから発生する側枝や側根は鉛直から一定の角度を保って、斜めもしくは水平に伸長する。このように、根や茎など各器官は重力に対して一定の角度を保ちながら成長する傾向があり、重力に依存した器官の成長角度全般を Gravitropic setpoint angle (GSA) と呼ぶ。側枝や側根は主茎や主根と基本的に同様の組織構造を持ち、重力感受細胞も同位置に配置している。傾斜して成長する器官の重力感受細胞において重力刺激が入力され続けるとすれば、オーキシンの濃度勾配を維持し続け、側枝等は屈曲し続けることになるはずだが、現実には屈曲することなく一定角度で真っ直ぐに伸長していく。この矛盾は、de Vries (1872) によって以下のように説明された。重力屈性とは相反する成長成分 Anti-gravitropic offset (AGO) を想定することで、重力屈性と AGO とのバランスによって傾斜成長を維持するという考え方である (Roychoudhry et al., 2013)。しかし、重力屈性の分子機構については理解が進んでいる一方で、AGO というものが本当に存在するのか、またその性質については不明なままであり、この仮説は未だ概念的なものにとどまっていた。シロイヌナズナの LZY 機能欠損変異体が、側枝は下方へ根は上方へと、通常とは逆方向に伸長するという奇妙な表現型を示すことに着目し、この表現型は重力屈性を喪失した結果 AGO が顕在化したという仮説を着想した (図 3)。



図 3. *lzy* 多重変異体の表現型
左: 発芽後 12 日目の芽生え。右: 発芽後 6 週目の地上部。*lzy* 多重変異体の根は上方に、側枝は下方へと伸長した。g は重力方向。

本研究において、*lzy* を含む重力屈性変異体を用いた遺伝学的な解析から、AGO とみられる現象に重力感受細胞が必要であること、重力感受細胞におけるアミロプラストの沈降を介した重力

方向の認識という、重力屈性と共通した重力方向の認識機構を利用している可能性があることを明らかにした (Kawamoto et al., 2020)。AGO に関しては、その存在も含め、大部分が謎のまま残されていたが、本研究で AGO の一端を明らかにした。

側枝において AGO に関与する可能性がある遺伝子 *TAC1* が報告されている (Dardick et al., 2013)。TAC1 は LZY1 と相同性を示すが、LZY 機能に重要であることが示されているドメイン V を持たないという特徴を持つ。機能欠損変異体の表現型解析から、LZY1 が枝を上方に向ける機能を持つものに対して、TAC1 は枝を下方に向ける機能を持つと考えられている。つまり LZY1 による重力屈性に拮抗する機能 AGO に関与する可能性が考えられた。そこで、側枝の伸長角度制御に関わる LZY1 及び TAC1 の分子遺伝学的解析を進めた。発現を時空間的に解析するためのプロモーター：レポーター、タンパク質の細胞内局在を解析するための蛍光タンパク質融合遺伝子等々様々なコンストラクトについて形質転換体の作出を進めた。しかし開始コドン直上制限酵素部位を付加すると機能的でなくなる、機能的な発現には第 1 イントロンを付加する必要がある、末端に蛍光タンパク質を融合させると機能を持たない、など予期しなかった問題が判明した。これらの問題の多くは、試行錯誤しつつ克服できたが、LZY1 及び TAC1 のタンパク質の可視化は成功していない。おそらく発現量の低さや代謝回転の速さに起因すると考えられる。

TAC1 には splicing variant が存在しており、興味深いことに 3' 端の variation によりドメイン V 様の配列を持つ転写産物 (*TAC1-3*) を生じる。実際に、側枝においてドメイン V を持たない *TAC1-1* transcript と *TAC1-3* transcript を検出した。これら variant の側枝伸長角度制御における機能解析を進めている。

側根および側枝の伸長角度制御に関わる新規因子を見いだすことを目的として、*lzy* 多重変異の抑圧変異体の単離を進めてきた。側根角度を指標として、*lzy2 lzy3 lzy4* 三重変異体の抑圧変異体のスクリーニングを行い、複数の候補株を得ていたが、戻し交配後の表現型観察が極めて困難であることが判明したため、原因遺伝子の特定は困難であることが予想された。さらに、*lzy1 lzy2 lzy3* 三重変異体の側枝表現型を指標としたスクリーニングを進めた。側枝の表現型は播種後 6 週程の植物体観察が必要となるため、一度に多くの個体を処理できないが徐々にスクリーニングを進め、候補株は得られている。また、伸長角度制御に関わる新規因子を見いだすことを目的として、*lzy1* との二重変異体が生じないエンハンサー変異の原因遺伝子の単離を目指していたが、染色体のリアレンジメントが生じている可能性が浮上した。先進ゲノム支援の協力のもと、ロングリードシーケンスを試み、現在解析を進めている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計18件（うち査読付論文 15件／うち国際共著 1件／うちオープンアクセス 13件）

1. 著者名 Nishimura Takeshi, Makigawa Saki, Sun Jun, Kodama Kozue, Sugiyama Hiromi, Matsumoto Kenji, Iwata Takayuki, Wasano Naoya, Kano Arihiro, Morita Miyo Terao, Fujii Yoshiharu, Shindo Mitsuru	4. 巻 13
2. 論文標題 Design and synthesis of strong root gravitropism inhibitors with no concomitant growth inhibition	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 5173
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-023-32063-z	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, Miyake Yuzuki, Okamoto Keishi, Toyota Masatsugu, Yagi Hiroki, Terao Morita Miyo, Hara-Nishimura Ikuko, Demura Taku, Ueda Haruko	4. 巻 13
2. 論文標題 Shoot gravitropism and organ straightening cooperate to arrive at a mechanically favorable shape in Arabidopsis	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 11165
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-023-38069-x	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 Nishimura Takeshi, Mori Shogo, Shikata Hiromasa, Nakamura Moritaka, Hashiguchi Yasuko, Abe Yoshinori, Hagihara Takuma, Yoshikawa Hiroshi Y., Toyota Masatsugu, Higaki Takumi, Morita Miyo Terao	4. 巻 381
2. 論文標題 Cell polarity linked to gravity sensing is generated by LZY translocation from statoliths to the plasma membrane	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 1006 ~ 1010
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.adh9978	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 Kawamoto Nozomi, Morita Miyo Terao	4. 巻 236
2. 論文標題 Gravity sensing and responses in the coordination of the shoot gravitropic setpoint angle	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 1637 ~ 1654
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.18474	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 森田(寺尾)美代	4. 巻 54
2. 論文標題 植物の重力屈性における重力感知のしくみ	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 細胞	6. 最初と最後の頁 9-12
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	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 西村岳志、四方明格、森田(寺尾)美代	4. 巻 94
2. 論文標題 植物はどのように重力方向を感知するのか?-デンブ平衡石による植物の重力感知の仕組み	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 科学	6. 最初と最後の頁 152-157
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Kunita, I., Morita M.T., Toda, M., Higaki, T.	4. 巻 62
2. 論文標題 A three-dimensional scanning system for digital archiving and quantitative evaluation of Arabidopsis plant architectures.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1975-1982
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcab068	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 Wang, L., Li, D., Yang, K., Guo, X., Bian, C., Nishimura, T., Le, J., Morita, M.T., Bergmann, D., Dong, J.	4. 巻 13
2. 論文標題 Connected function of PRAF/RLD and GNOM in membrane trafficking controls intrinsic cell polarity in plants.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 7
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-021-27748-w	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 Shindo Mitsuru, Makigawa Saki, Matsumoto Kenji, Iwata Takayuki, Wasano Naoya, Kano Arihiro, Morita Miyo Terao, Fujii Yoshiharu	4. 巻 172
2. 論文標題 Essential structural features of (2Z,4E)-5-phenylpenta-2,4-dienoic acid for inhibition of root gravitropism	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Phytochemistry	6. 最初と最後の頁 112287 ~ 112287
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.phytochem.2020.112287	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 Kawamoto Nozomi, Kanbe Yuta, Nakamura Moritaka, Mori Akiko, Terao Morita Miyo	4. 巻 9
2. 論文標題 Gravity-Sensing Tissues for Gravitropism Are Required for "Anti-Gravitropic" Phenotypes of Izy Multiple Mutants in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 615 ~ 615
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9050615	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 Shindo Mitsuru, Makigawa Saki, Kodama Kozue, Sugiyama Hiromi, Matsumoto Kenji, Iwata Takayuki, Wasano Naoya, Kano Arihiro, Morita Miyo Terao, Fujii Yoshiharu	4. 巻 179
2. 論文標題 Design and chemical synthesis of root gravitropism inhibitors: Bridged analogues of ku-76 have more potent activity	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Phytochemistry	6. 最初と最後の頁 112508 ~ 112508
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.phytochem.2020.112508	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 Tsugawa Satoru, Sano Tomohiko G., Shima Hiroyuki, Morita Miyo Terao, Demura Taku	4. 巻 1
2. 論文標題 A mathematical model explores the contributions of bending and stretching forces to shoot gravitropism in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Quantitative Plant Biology	6. 最初と最後の頁 e4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1017/qpb.2020.5	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 Abe Yoshinori, Meguriya Keisuke, Matsuzaki Takahisa, Sugiyama Teruki, Yoshikawa Hiroshi Y., Morita Miyo Terao, Toyota Masatsugu	4. 巻 37
2. 論文標題 Micromanipulation of amyloplasts with optical tweezers in Arabidopsis stems	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 405 ~ 415
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1201a	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 西村岳志、中村守貴、森田 (寺尾) 美代	4. 巻 54
2. 論文標題 重力屈性における重力感受とシグナリングのメカニズム	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 植物の成長調節	6. 最初と最後の頁 102-107
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Nakamura, M., Nishimura, T., Morita, M.T.	4. 巻 70
2. 論文標題 Gravity sensing and signal conversion in plant gravitropism.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 J. Exp. Bot.	6. 最初と最後の頁 3495-3506
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erz158	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 Nakamura, M., Nishimura, T., Morita, M.T.	4. 巻 52
2. 論文標題 Bridging the gap between amyloplasts and directional auxin transport in plant gravitropism.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Curr. Opin. Plant Biol.	6. 最初と最後の頁 54-60
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2019.07.005	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 Ohbayashi, I., Huang, S., Fukaki, H., Song, X., Sun, S., Morita, M., Tasaka, M., Millar, H., Furutani, M.	4. 巻 180
2. 論文標題 Mitochondrial pyruvate dehydrogenase contributes to auxin-regulated organ development	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Physiol.	6. 最初と最後の頁 896-909
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.01460	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 Furutani, M., Hirano, Y., Nishimura, T., Nakamura, M., Taniguchi, M., Suzuki, K., Oshida, R., Kondo, C., Sun, S., Kato, K., Fukao, Y., Hakoshima, T., Morita, M.T.	4. 巻 76
2. 論文標題 Polar recruitment of RLD by LAZY1-like protein during gravity signaling in root branch angle control.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nat. Commun.	6. 最初と最後の頁 76
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-019-13729-7	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41件 (うち招待講演 11件 / うち国際学会 10件)

1. 発表者名 西村岳志、川本望、古谷将彦、平野良憲、森田 (寺尾) 美代
2. 発表標題 シロイヌナズナの重力シグナル伝達: LZY-RLD相互作用が重力シグナルを伝達する分子メカニズム
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 大谷美沙都、神田哲大、津川暁、徳元拓哉、中村守貴、森田美代、出村拓
2. 発表標題 細胞壁特性が制御する植物の重力応答
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 川本望、西村岳志、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 TILLER ANGLE CONTROL1による側枝伸長角度制御の遺伝的制御機構
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 川本望、西村岳志、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 側枝の伸長角度制御に関わるTILLER ANGLE CONTROL1の解析
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 西村岳志、古谷将彦、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 RLDのBRXドメイン依存的・非依存的なシグナル伝達機構
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita
2. 発表標題 Mechanisms of gravity sensing and signaling in Arabidopsis gravitropism.
3. 学会等名 Nara International Symposium 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita, Takeshi Nishimura, Yoshinori Hirano, Moritaka Nakamura, Masahiko Furutani, Toshio Hakoshima
2. 発表標題 Gravity signaling mechanism modulating auxin flow in gravitropism.
3. 学会等名 AUXIN 2022 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Morita, M.T., Mori, S., Nishimura, T., Shikata, H., Toyota, M., Higaki, T., Abe, Y., Hagihara, T., Yoshikawa, H.
2. 発表標題 Directional gravity sensing in plant gravitropism.
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会ワークショップ
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Takeshi Nishimura, Yoshinori Hirano, Masahiko Furutani, Moritaka Nakamura, Toshio Hakoshima, and Miyo Terao Morita
2. 発表標題 Gravity signaling mechanism in Arabidopsis gravitropism.
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会シンポジウム
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 森田(寺尾)美代, 西村岳志, 森祥伍, 四方明格, 阿部純明, 萩原拓真, 豊田正嗣, 吉川洋史, 檜垣匠
2. 発表標題 植物の重力感知における分子情報フロー
3. 学会等名 第46回日本分子生物学会年会ワークショップ
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 森田（寺尾）美代、西村岳志、森祥伍、四方明格、阿部純明、萩原拓真、豊田正嗣、吉川洋史、檜垣匠
2. 発表標題 植物の重力屈性における重力感受機構
3. 学会等名 第75回日本細胞生物学会年会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita, Takeshi Nishimura, Shogo Mori, Hiromasa Shikata, Moritaka Nakamura, Yasuko Hashiguchi, Yoshinori Abe, Takuma Hagihara, Hiroshi Y. Yoshikawa, Masatsugu Toyota, Takumi Higaki
2. 発表標題 Cell polarity linked to gravity sensing in plant gravitropism
3. 学会等名 第61回日本生物物理学会年会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 森田（寺尾）美代
2. 発表標題 重力屈性における重力感知機構
3. 学会等名 第39回資源植物科学シンポジウム及び第15回植物ストレス科学研究シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita, Takeshi Nishimura, Shogo Mori, Hiromasa Shikata, Moritaka Nakamura, Yasuko Hashiguchi, Yoshinori Abe, Takuma Hagihara, Hiroshi Y. Yoshikawa, Masatsugu Toyota, Takumi Higaki
2. 発表標題 The role of LAZY1-LIKE 4 in the signaling process in the gravity sensing cells in root gravitropism.
3. 学会等名 ICAR2023（国際学会）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita
2. 発表標題 Gravity sensing mechanism in plant gravitropism
3. 学会等名 30th Anniversary, Research Forum; Successful past, envisioning the future: Thubingen-Japanese collaboration in innovative scientific research (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita
2. 発表標題 Polar localization of LZ1 linked to gravity sensing.
3. 学会等名 IRN-FJFPB (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Morita, M.T.
2. 発表標題 LAZY1-LIKE mediated gravity signaling pathway in root gravitropic set-point angle control.
3. 学会等名 Plantae Webinar Series (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西村岳志、古谷将彦、森田(寺尾)美代
2. 発表標題 オーキシン輸送制御に関わるRLDの形態形成と重力屈性における作用機構
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 橋本（杉本）美海、法月拓也、瀬上紹嗣、太田祐作、上田貴志、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 ゼニゴケの重力応答とアミロプラストの沈降
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 四方明格、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 LZY3の細胞膜局在は根における重力シグナル伝達に不可欠である
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Nishimura Takeshi, Furutani Masahiko, Hirano Yoshinori, Nakamura Moritaka, Masatoshi Taniguchi, Fukao Yoichiro, Hakoshima Toshio, Morita Terao Miyo
2. 発表標題 RLD, a regulator of auxin transport, interacts with LZY protein during gravity signaling in root.
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 國田樹、上田晴子、森田（寺尾）美代、戸田真志、檜垣匠
2. 発表標題 視体積交差法による植物形態の立体再構成と計測
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 津川暁、佐野友彦、島弘幸、森田（寺尾）美代、出村拓
2. 発表標題 シロイヌナズナ花茎重力屈性の数理モデル解析
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 永光旭、宮城敦子、石川寿樹、川合真紀、曾我康一、森田（寺尾）美代、山口雅利
2. 発表標題 植物の力学的強度の低下がもたらす影響とその原因
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 川本望、神戸優汰、中村守貴、森明子、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 重力感受細胞は重力屈性とAnti-gravitropic offsetに必要である
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 森祥伍、中村守貴、押田龍一郎、四方明格、西村岳志、古谷将彦、檜垣匠、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 重力感受細胞におけるLZYタンパク質のライブイメージング
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西村岳志、古谷将彦、谷口雅俊、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 オーキシン輸送の制御に関わるRLD遺伝子ファミリーの分子生物学的解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita
2. 発表標題 Polar recruitment of RLD by LAZY1-like protein during gravity signaling in root.
3. 学会等名 43rd COSPAR Scientific Assembly (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita
2. 発表標題 Molecular mechanism of gravity signaling in gravitropism.
3. 学会等名 Tohoku Forum for Creativity Thematic Program 2010 Plant Stem Cells: Source of Plant Vitality; Workshop2 ' Auxin and plant stem cells ' (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita
2. 発表標題 Live imaging of gravity sensing cells.
3. 学会等名 EMBO Practical Course "Functional live imaging of plants" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 森田(寺尾)美代
2. 発表標題 重力屈性～なぜ茎は上を、根は下を向くのか?～分子メカニズムを遺伝子、タンパク質の機能から読み解く
3. 学会等名 第59回澱粉研究懇談会(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miyo Terao Morita
2. 発表標題 Molecular mechanism of gravity signaling in gravitropism.
3. 学会等名 The 2nd NIBB-Princeton Joint Symposium "Imaging and Quantitative Biology" (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 川本 望, 森田(寺尾) 美代, Simon Rudiger
2. 発表標題 胚珠原基の発生パターンを規定するペプチド・受容体ペア
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会 シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 神戸 優汰, 中村 守貴, 森田(寺尾)美 代
2. 発表標題 lzy2 lzy3 lzy4 三重変異体の抑圧 変異体の単離
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 西村 岳志, 古谷 将彦, 中村 守貴, 森田(寺尾)美代
2. 発表標題 シロイヌナズナを用いた LZY の相互作用因子 RLD の機能解析
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 西村 岳志, 古谷 将彦, 平野良憲, 谷口雅敏, 深尾陽一郎, 箱嶋敏雄, 森田(寺尾)美代
2. 発表標題 RLD1, a key regulator of polar auxin transport, interacts with LZY3 during gravity signaling in root branch angle control in Arabidopsis
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中村 守貴, 古谷 将彦, 近藤智恵美, 西村 岳志, 谷口雅敏, 森田(寺尾)美代
2. 発表標題 Polarly localized LZY3 recruits RLD1 in gravity-sensing cells
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 川本 望, 神戸優汰, 山川明子, 森田(寺尾) 美代
2. 発表標題 Genetic analysis of anti-gravitropic offset in Arabidopsis
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 森祥伍、中村 守貴、押田龍一郎、西村 岳志、古谷 将彦、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 LZY3発現レベルに依存した側根伸長角度制御
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 橋本美海、法月拓也、上田貴志、森田（寺尾）美代
2. 発表標題 ゼニゴケの局所的な部位で見られる重力応答性
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 森田（寺尾）美代、古谷 将彦、西村 岳志、中村 守貴、谷口 雅俊、橋本（杉本）美海
2. 発表標題 重力屈性における重力シグナリング機構
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会シンポジウム
4. 発表年 2018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
研究 分担者	杉本 美海 (橋本美海) (Sugimoto Mimi) (70437755)	名古屋大学・生命農学研究科・講師 (13901)	2018-2019

6. 研究組織（つづき）

	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	西村 岳志 (Nishimura Takeshi) (50599983)	基礎生物学研究所・植物環境応答研究部門・助教 (63904)	
研究協力者	古谷 将彦 (Furutani Masahiko) (10432593)	福岡大学・理学部・教授 (37111)	
研究協力者	四方 明格 (Shikata Hiromasa) (10813272)	基礎生物学研究所・植物環境応答研究部門・助教 (63904)	
研究協力者	川本 望 (Kawamoto Nozomi) (20846414)	基礎生物学研究所・植物環境応答研究部門・特任助教 (63904)	

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			
米国	The State University of New Jersey			
フランス	INRA			
フランス	ENS Lyon			