

令和 5 年 5 月 31 日現在

機関番号：24405

研究種目：基盤研究(A)（一般）

研究期間：2019～2022

課題番号：19H00944

研究課題名（和文）比較ゲノム解析とインビトロ吸器培養系を活用した寄生植物組織接続機構の解明

研究課題名（英文）Exploration of tissue connection mechanism utilizing comparative genomics and in vitro haustorium culture

研究代表者

青木 考 (Aoki, Koh)

大阪公立大学・大学院農学研究科・教授

研究者番号：30344021

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 35,000,000円

研究成果の概要（和文）：寄生植物アメリカネナシカズラが、相手の植物に寄生する時に付着し相手植物と接続するためのいくつかのメカニズムが明らかになった。第一に、寄生の初期過程に粘着性細胞壁多糖の生成と、相手の細胞壁の分解に関わるCcERF52A/B転写因子を同定した。第二に、寄生に必要な吸器という器官の発生を制御する接触刺激の感受に必要なイオンチャネル遺伝子を同定した。第三に、吸器の成長と通導要素になることがサリチル酸で抑制された。第四に相手植物と細胞同士で繋がる事を制御している転写因子を候補化できた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

寄生は細菌から動植物に至る様々な生物に見られる現象であるが、すべての場合において寄生する生物と寄生される生物、すなわち宿主、は物理的な接触をもつ。「植物に寄生する植物」である寄生植物も例外ではなく、寄生植物はまず宿主植物と物理的に接触し、組織や細胞のレベルで相手と接続をつくることで水や養分を奪う。本研究の成果は、この付着や接続に関わる遺伝子、ホルモン等の要因を明らかにしたもので、これらの成果は寄生植物による農作物への被害を持続的な方法で制御するために役立つ期待される。

研究成果の概要（英文）：Several mechanisms of a parasitic plant involved in the attachment and connection to the host plant has been elucidated. First, we identified transcription factor gene, CcERF52A/B, which is responsible for the production of adhesive polysaccharide by the parasitic plant and degradation of cell wall of the host plant. Second, we identified a gene encoding mechano-sensitive ion channel, which is responsible for the perception of touch stimuli and initiation of pre-haustorium organ. Third, salicylic acid was shown to repress the differentiation of searching hyphae into xylem conductive cells. Forth, several transcription factor genes were prioritized as a key regulator of the formation of plasmodesmata between neighboring host plant cell and parasitic plant cell. These results will be valuable in developing sustainable methods to control the damage caused by parasitic plants.

研究分野：生産環境農学およびその関連分野

キーワード：寄生植物 ネナシカズラ 探索系 比較ゲノム インビトロ吸器培養系

### 1. 研究開始当初の背景

寄生は細菌から動植物に至る様々な生物に見られる現象であるが、すべての場合において寄生する生物と寄生される生物(宿主)は物理的な接触をもつ。「植物に寄生する植物」である寄生植物も例外ではなく、寄生植物はまず宿主植物と物理的に接触する。しかしながら接触すれば寄生関係が成立するわけではなく、例えば蔓植物は他の植物個体に積極的に巻付いてもそこから寄生には進まない。いっぽう、寄生植物の場合は接触が引き金となって(Tada et al. 1996, *Plant Cell Physiol* 37:1049-53)、宿主表面へ付着し養水分の授受に必要な組織分化を行なって寄生関係を構築する(Ekawa and Aoki 2017, *Plants(Basel)*6:60; Shimizu et al. 2018, *Plant Cell Physiol* 59:715-23)。非寄生性の植物と比べて、なぜ寄生植物は接触後に付着や吸収にかかわる組織を分化できるようになったのか? また養水分吸収を行なうにあたって、吸器細胞はいかにして宿主の道管や篩管を認識して水と養分を輸送する管系を混線させずにつながることができるのか? 総合すると「なぜ寄生植物は自律的に適切に宿主とつながることができるのか?」ということが本研究の核心となる「問い」である。

### 2. 研究の目的

本研究では研究モデルとして、寄生植物アメリカネナシカズラ *Cuscuta campestris*、宿主植物シロイヌナズナ *Arabidopsis thaliana* からなる寄生系を用いる。この系は人工寄生系が確立しており、両植物の全ゲノムが解読されているため遺伝子発現解析が容易である。またアメリカネナシカズラによる作物への被害も大きいため(Lanini and Kogan, 2005, *CienInv Agr* 32:127-41)防除法開発への展開できる。比較ゲノミクス解析には寄生植物と同じヒルガオ科に属するアサガオ *Ipomoea nil* を用いる。*I. nil* も全ゲノムが解読されているため、アメリカネナシカズラとの全ゲノムレベルでの比較が可能である。これらの利点を活用し、本研究では「I. 吸器挿入のための宿主表面への付着」と「II. 吸器細胞による宿主維管束細胞への接続」に関わる機構を解析する。

### 3. 研究の方法

アメリカネナシカズラ *C. campestris* の吸器が宿主維管束細胞へつながる現象を理解するため、「吸器挿入のための宿主表面への付着過程」、「探索系の伸長と分化の誘導過程」、「吸器細胞の通導分化および宿主とつながる過程」の三つの過程について解析を試みる。

まず包括的な解析として、「吸器挿入のための宿主表面への付着過程」、「探索系の伸長と分化の誘導過程」、「吸器細胞の通導分化および宿主とつながる過程」のトランスクリプトーム解析を行なった。三つの過程で機能する遺伝子を多角的に捉えるため、以下の3つの実験系の RNA-seq による遺伝子発現の情報を利用した(図1)。

**実験系 1.** レーザーマイクロダイセクション法によって回収された宿主の接触から維管束連結までの過程の吸器(および吸器原基)組織の遺伝子発現の解析。

**実験系 2.** インビトロ吸器培養系で宿主によって分化誘導される吸器の遺伝子発現の解析。

**実験系 3.** 人工物を利用した宿主組織に依存した吸器の遺伝子発現の解析。

各実験系の遺伝子発現プロファイルのクラスター解析と実験系間の比較解析によって、各寄生過程で協調的に機能する遺伝子を探索するとともに、宿主により発現制御される遺伝子グループの同定を試みた。また同じナス目のトマト *Solanum lycopersicum* L. の転写因子の遺伝子データベース(PlantTFDB, <http://plantfdb.gao-lab.org>)を利用してアメリカネナシカズラの転写因子オーソログを同定し、各過程で遺伝子発現を制御していると推測される転写因子の同定・分類を試みた。

「吸器挿入のための宿主表面への付着」の過程に関して、基生研グループの協力を得て、アメリカネナシカズラの近縁種アサガオで、アメリカネナシカズラの *CcJKD* と *CcGL2* を過剰発現

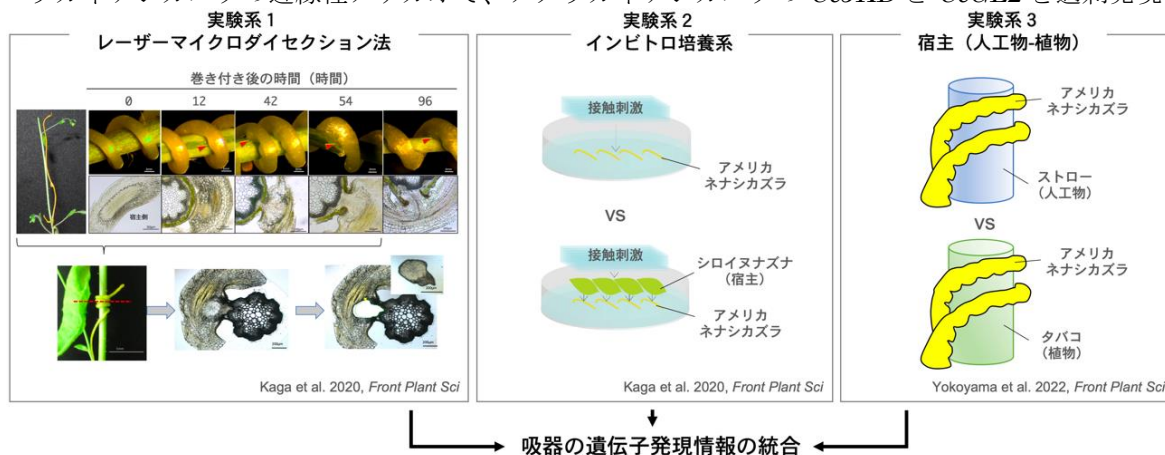


図1 遺伝子発現解析のための実験系

するアサガオ (*I. nil*) を作製するため、まず CRISPR-Cas9 によるゲノム編集でアサガオが 1 コピーずつコードする *InJKD* と *InGL2* 遺伝子のノックアウト変異体を作製し、そのバックグラウンドにアメリカネナシカズラの *CcJKD* と *CcGL2* を導入することを計画した。また寄生植物付着器形成に関与する遺伝子を候補化し、トランスサイレンシング法で発現抑制することにより付着器形質の変化を評価する。

「探索系の伸長と分化の誘導過程」を解析するために、申請者が独自に開発した「インビトロ吸器培養系」を用いて、吸器の伸長と分化に関わる宿主因子の探索を行なう。人工的にアメリカネナシカズラを接触させ青色光による寄生誘導を行なった宿主シロイヌナズナとの寄生複合体を培地上で培養する。この培養系を用いて既知植物ホルモンを培地に添加し、吸器の伸長と、吸器での道管篩管要素の形成に既知植物ホルモンが影響を与えるかどうかを評価する。

「宿主とつながる過程」を解析するために、シロイヌナズナの維管束形態形成変異体を用いて、探索系の伸長と分化率を計測する。また、探索系が宿主細胞との間に原形質連絡を新たに作る時に、その過程を制御している遺伝子の探索を行なう。

#### 4. 研究成果

「吸器挿入のための宿主表面への付着過程」、「探索系の伸長と分化の誘導過程」、「吸器細胞の通導分化および宿主とつながる過程」の包括的なトランスクリプトーム解析から、寄生の初期過程に重要な役割を果たす転写因子遺伝子が同定された。アメリカネナシカズラには少なくとも 55 の遺伝子ファミリーに分類される 1283 個の転写因子が存在すること、また近縁の非寄生植物種と比較して遺伝子数や構成に大きな違いがないことを明らかにした。本研究プロジェクトで着目した *JKD* や *GL2*, *WOX11-LBD16* 遺伝子ネットワークに関連した転写因子なども高度に保存されていた。本研究結果は、アメリカネナシカズラが一般的な植物に共通の転写制御ネットワーク（またはその一部）を吸器分化の制御に利用していることを示唆している。また吸器分化の過程においては 96 個の転写因子が宿主によって特異的に発現量を増加させていることが明らかになった。これらの転写因子の多くは「細胞分化制御」や「葉的器官の発生」で機能すると推定されるものであった。一方、「障害誘導・防御反応」や「細胞壁肥厚の制御」に関連する転写因子は宿主による発現誘導はなく、吸器の宿主体内への侵入時には自身の防御機構を抑制している可能性を示した。

遺伝子発現プロファイルの分析から、各過程において異なる細胞壁関連遺伝子セットが特異的に発現することを明らかにした (図 2a)。各細胞壁関連遺伝子セットの推定機能から、アメリカネナシカズラは粘着性の細胞壁多糖によって付着器を宿主に接着した後、宿主の細胞間を接着する細胞壁多糖を特異的に分解する細胞壁酵素群を分泌し、吸器を宿主に侵入させていると考えられた。吸器は物理的な力だけではなく、細胞壁分解によって宿主内への侵入を促進するという説が提唱されていたが、本研究でははじめて宿主侵入のための細胞壁分解酵素群の実体に迫ることに成功した。また同様に、吸器が維管束分化のための細胞壁関連遺伝子セットの発現モードへの切替によって「宿主維管束細胞へつながる」過程に進んでいることを示すことができた。

吸器の宿主侵入のための細胞壁関連遺伝子グループを制御する転写因子として *CcERF52A/B* を同定した (図 2b)。以前より吸器の道管要素分化はエチレンによって促進すると報告されていたが、エチレン応答遺伝子である *CcERF52A/B* が吸器の宿主侵入時には発現していることから、エチレンがより早い寄生段階から多面的に吸器の機能分化に関与していることが示唆された (図 2c)。また吸器においても植物に共通した *VND7*, *MYB46* などによる道管要素分化のための転写制御ネットワークが機能することを共発現解析によって明らかにした。*VND7*, *MYB46* などの発現が宿主組織（維管束）によって誘導されることから、吸器は宿主維管束を認識することで自身の維管束分化を誘導し、「宿主維管束細胞へつながる」ものと考えられた。

「吸器挿入のための宿主表面への付着」の過程の解析のため、CRISPR-Cas9 によるゲノム編

集でアサガオが 1 コピーずつコードする *InJKD* と *InGL2* 遺伝子のノックアウト変異体を作製した。*InJKD* と *InGL2* 遺伝子のエキソン内 2ヶ所にガイド RNA を設計し、これら 4つのガイド RNA を同時に発現するバイナリーベクターを作製し、野生型アサガオに導入することでゲノム編集を行なった。*InGL2* 遺伝子については変異導入の効率が低かったため、*InGL2* 遺伝子のガイド RNA のみを発現するバイナリーベ

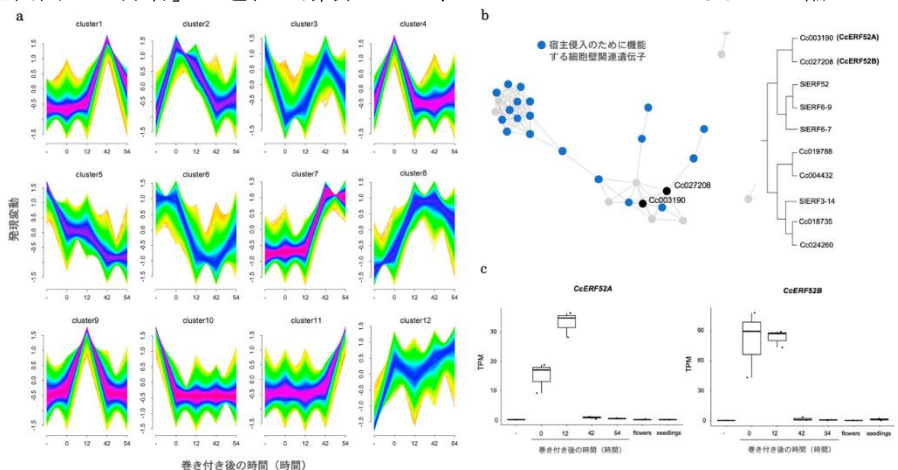


図2 遺伝子発現解析と制御因子の同定 (a) 吸器の発生・宿主侵入における遺伝子発現のクラスタリング解析 (b) 宿主侵入のための細胞壁分解に寄与する細胞壁関連遺伝子群と共発現する *CcERF52A/B* の同定 (c) *CcERF52A/B* の発現プロファイル

クターも作製してゲノム編集を行なった。得られたゲノム編集個体を自家受粉あるいは交配することで、バイナリーベクターを保持しない *InJKD* 変異体、*InGL2* 変異体、*InJKD* と *InGL2* の二重変異体を、それぞれ 1、3、4 個体ずつ作出できた。これらの変異体ではトライコームや根毛に発生異常が期待されたが、いずれの変異体においてもトライコームと根毛の発生異常は認められなかった。*InJKD* 変異体については雄性不稔であったので、その再現性を確認するために、さらに複数の *InJKD* 変異体を作製中である。*InGL2* 変異体については、シュートにおける RNA-seq 解析を行なった。その結果、変異体では 98 遺伝子の発現が上昇し、298 遺伝子の発現が低下していた。今後、これらのゲノム編集アサガオをベースに *CcJKD* および *CcGL2* の導入を行なっていく。

寄生植物付着器形成に関与する遺伝子としては、付着器形成に接触刺激が関与することから、アメリカネナシカズラの機械刺激感受性イオンチャネル遺伝子を四遺伝子候補化した。Host-Induce Gene Silencing 法によって、四つの候補遺伝子のサイレンシングを行なったところ、このうち一つの遺伝子のサイレンシングによって、寄生部位における付着器ならびに吸器原基の形成が著しく阻害されることが明らかとなり、この機械刺激感受性イオンチャネルが宿主への接触に応じて吸器原基発生への初発シグナルを生じるものと推定した。現在、このサイレンシングした遺伝子の下流で機能すると思われるオーキシシグナル伝達関連の遺伝子や内皮組織の形態形成に関与する遺伝子の発現を解析中である。

「探索系の伸長と分化の誘導過程」に関して、インビトロ吸器培養系を用いて植物ホルモンの吸器伸長と、吸器道管要素分化への影響を評価した。植物ホルモンとしてオーキシシン (IAA)、サリチル酸 (SA (PCBA))、メチルジャスモン酸 (MeJA)、アミノシクロプロパンカルボン酸 (ACC)、ブラシノライド (BL)、ジベレリン (GA3)、サイトカイニン (イソペンテニルアデニン iP) を投与した。吸器先端の探索系細胞の伸長に対しては、MeJA、BL、GA3、iP が 5% 水準で有意な促進効果を、10 $\mu$ M IAA が 5% 水準で有意な抑制効果を示した。いっぽう探索系細胞の道管要素への分化率に対しては、GA3 が有意な促進効果を 10 $\mu$ M IAA、10 $\mu$ M と 50 $\mu$ M の SA が抑制効果を示した。これらを総合すると GA3 は探索系細胞の伸長・分化を促進していることが示唆された。また SA は、有意ではないものの探索系細胞伸長の抑制傾向が見られ、道管要素への分化は抑制したため、寄生成立過程を抑制的に制御することが示唆された。

「宿主とつながる過程」を解析するために、宿主シロイヌナズナにおいて維管束形成層の発達を阻害し、ひいては維管束全体が未発達なものとなる *wox4* ならびに *tdr* 変異体を宿主にした寄生実験を行った。*wox4* ならびに *tdr* 変異体いずれにおいても探索系の道管への分化率は、野生株への寄生時と比べて有意な差はなかった (図 3)。

また隣り合った宿主と寄生植物の細胞間での「宿主とつながる過程」において形成される原形質連絡の形成制御機構を明らかにするために、まず原形質連絡を構成するタンパク質をコードしているアメリカネナシカズラ遺伝子の中で、寄生時に発現が亢進するものを選定した。この結果、CcPDGLP2、CcPDLP3、CcPDLP7 が寄生時に、探索系を含む吸器先端部分で発現が有意に亢進していることが明らかとなった (図 4)。そこで、これらの遺伝子のプロモーター領域に結合して、転写制御する転写因子を、酵母ツーハイブリッド法で探索したところ CcPDGLP2 プロモーターに結合する 19 遺伝子が、CcPDLP3 プロモーターに結合する 15 遺伝子が候補化された。現在これらの機能検証を順次進めており、宿主・寄生植物間にまたがる原形質連絡の形成を制御する遺伝子の同定が期待される。

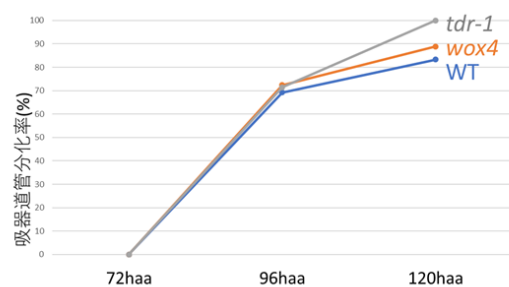


図 3. *wox4* ならびに *tdr* 変異体を宿主にした寄生実験における探索系の道管要素への分化率。

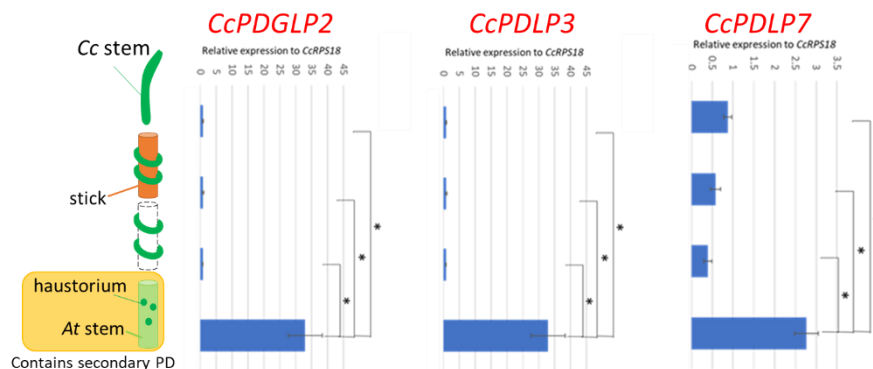


図 4. 寄生部位の探索系を含む部分で寄生開始後 96 時間後で発現が有意に更新している原形質連絡構成タンパク質遺伝子のスクリーニング。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計25件（うち査読付論文 19件／うち国際共著 4件／うちオープンアクセス 19件）

1. 著者名 Inden T, Hoshino A, Otagaki S, Matsumoto S, Shiratake K	4. 巻 12
2. 論文標題 Genome-wide analysis of aquaporins in Japanese morning glory ( <i>Ipomoea nil</i> )	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plants (Basel)	6. 最初と最後の頁 1511
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants12071511	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 Komatsuzaki A, Hoshino A, Otagaki S, Matsumoto S, Shiratake K	4. 巻 17
2. 論文標題 Genome-wide analysis of R2R3-MYB transcription factors in Japanese morning glory.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PLoS One	6. 最初と最後の頁 e0271012
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0271012	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 横山隆亮	4. 巻 81
2. 論文標題 茎寄生植物ネナシカズラの宿主への侵入メカニズム	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 22-23
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 Yokoyama R, Yokoyama T, Kuroha T, Park J, Aoki K, Nishitani K.	4. 巻 13
2. 論文標題 Regulatory Modules Involved in the Degradation and Modification of Host Cell Walls During <i>Cuscuta campestris</i> Invasion.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Front. Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 904313
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2022.904313	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 Soyon Park, Kohki Shimizu, Jocelyn Brown, Koh Aoki, James Westwood	4. 巻 11
2. 論文標題 Mobile host mRNAs are translated to protein in the associated parasitic plant <i>Cuscuta campestris</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plants (Basel)	6. 最初と最後の頁 93
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants11010093	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 Bera Subhankar, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Koh Aoki	4. 巻 38
2. 論文標題 Trans-species small RNAs move long distances in a parasitic plant complex	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Biotechnol (Tokyo)	6. 最初と最後の頁 187-196
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.21.0121a	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 Ishida, K., Yokoyama, R.	4. 巻 135
2. 論文標題 Reconsidering the function of the xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase family.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 145-156
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-021-01361-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 Yokoyama, R., Yokoyama, T., Kaga, Y., Oono, Y., Nishitani, K.	4. 巻 32
2. 論文標題 Characterization of <i>Cuscuta campestris</i> cell wall genes responsible for the haustorial invasion of host plants.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 神奈川大学紀要	6. 最初と最後の頁 21-26
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 Nagaki, K., Furuta, T., Yamaji, N., Kuniyoshi, D., Ishihara, M., Kishima, Y., Murata, M., Hoshino, A., Takatsuka, H.	4. 巻 29
2. 論文標題 Effectiveness of Create ML in microscopy image classifications: a simple and inexpensive deep learning pipeline for non-data scientists	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Chromosome Research	6. 最初と最後の頁 361-371
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10577-021-09676-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 該当する

1. 著者名 Okayasu K, Aoki K, Kurotani K, Notaguchi M	4. 巻 14
2. 論文標題 Tissue adhesion between distant plant species in parasitism and grafting	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Communicative & Integrative Biology	6. 最初と最後の頁 21-23
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/19420889.2021.1877016	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 Sultana S, Fujiwara D, Aoki K	4. 巻 38
2. 論文標題 Epidermal cell-patterning genes of the stem parasitic plant <i>Cuscuta campestris</i> are involved in the development of holdfasts	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 47-56
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1116a	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 Kuki H, Yokoyama R, Kuroha T, Nishitani K	4. 巻 9
2. 論文標題 Xyloglucan is not essential for the formation and integrity of the cellulose network in the primary cell wall regenerated from <i>Arabidopsis</i> protoplasts.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 629
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9050629	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 Wachananawat B, Kuroha T, Takenaka Y, Kajiura H, Naramoto S, Yokoyama R, Ishizaki K, Nishitani K, Ishimizu T	4. 巻 11
2. 論文標題 Gene diversity of pectin rhamnogalacturonan I rhamnosyltransferases in glycosyltransferase family	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 997
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.00997	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 Yokoyama R	4. 巻 9
2. 論文標題 A genomic perspective on the evolutionary diversity of the plant cell wall	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 1195
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9091195	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 Takahashi D, Johnson K, Hao P, Tuong T, Erban A, Sampathkumar A, Bacic A, Livingston III.D, Kopka J, Kuroha T, Yokoyama R, Nishitani K, Zuther E, Hincha D	4. 巻 44
2. 論文標題 Cell wall modification by XTH19 influences Arabidopsis freezing tolerance after cold and sub-zero acclimation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant, Cell and 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 該当する

1. 著者名 Narukawa H, Yokoyama R, Kuroha T, Nishitani K	4. 巻 185
2. 論文標題 Host-produced ethylene is required for marked cell expansion and endoreduplication in dodder search hyphae	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 491-502
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiaa010	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 青木考、藤原大輝、清水皇稀	4. 巻 69
2. 論文標題 つながる「つる」 - 茎寄生植物ネナシカズラがつくる植物-植物コネクション	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本生態学会誌	6. 最初と最後の頁 99-107
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18960/seitai.69.2_99	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 Kohki Shimizu, Koh Aoki	4. 巻 10
2. 論文標題 Development of Parasitic Organs of a Stem Holoparasitic Plant in Genus Cuscuta.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1435
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01435	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 Atsushi Hoshino, Takayuki Mizuno, Keiichi Shimizu, Shoko Mori, Sachiko Fukada-Tanaka, Kazuhiko Furukawa, Kanako Ishiguro, Yoshikazu Tanaka, Shigeru Iida	4. 巻 60
2. 論文標題 Generation of yellow flowers of the Japanese morning glory by engineering its flavonoid biosynthetic pathway toward aurones.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1871-1879
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz101	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 Toshiyuki Waki, Ryo Mameda, Takuya Nakano, Sayumi Yamada, Miho Terashita, Keisuke Ito, Natsuki Tenma, Yanbing Li, Naoto Fujino, Kaichi Uno et al.	4. 巻 11
2. 論文標題 A conserved strategy of chalcone isomerase-like protein to rectify promiscuous chalcone synthase specificity.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 870
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-14558-9	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 星野敦	4. 巻 77
2. 論文標題 バイオテクノロジーで幻の黄色いアサガオを再現する	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 464-465
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 仁田坂英二, 星野敦	4. 巻 10
2. 論文標題 アサガオの多様な変異体リソースと高精度ゲノム情報	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BSJ-Review (植物科学の最前線)	6. 最初と最後の頁 169-178
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.24480/bsj-review.10c8.00168	査読の有無 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 -

1. 著者名 Takashi Ishida, Reira Suzuki, Satoru Nakagami, Takeshi Kuroha, Shingo Sakamoto, Miyuki T. Nakata, Ryusuke Yokoyama, Seisuke Kimura, Nobutaka Mitsuda, Kazuhiko Nishitani & Shinichiro Sawa	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 <i>Cuscuta campestris</i> .	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 横山隆亮	4. 巻 3
2. 論文標題 植物細胞壁の機能的構造とダイナミクス	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 アグリバイオ	6. 最初と最後の頁 476-480
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 横山隆亮	4. 巻 3
2. 論文標題 茎寄生植物ネナシカズラの寄生分子機構	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 アグリバイオ	6. 最初と最後の頁 963-966
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 -

〔学会発表〕 計60件 (うち招待講演 8件 / うち国際学会 4件)

1. 発表者名 Koh Aoki
2. 発表標題 Trans-species symplastic communication in the complex of parasitic and host plants
3. 学会等名 Sixth international conference on Plant Vascular Biology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Jihwan Park, Koh Aoki
2. 発表標題 Up-regulation of cell division and vascular development-related genes of host plants is not caused by the mechanisms similar to tissue reunion in the parasitic interface
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・シンポジウム
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 青木考
2. 発表標題 寄生植物と宿主植物の出会い是对話への道を開くのか
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小倉瑞季, 青木考
2. 発表標題 Cuscuta campestrisとArabidopsis thaliana の寄生境界面に形成される原形質連絡の形成制御因子の探索
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 藪さこ アーニャ妙子, 青木考
2. 発表標題 寄生植物Cuscuta campestrisと宿主植物間のmRNA 輸送システム制御機構の解析
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 仁田坂英二, 星野敦, 白澤健太, 山田哲也
2. 発表標題 大規模リシーケンスによるアサガオの遺伝子変異の解析II
3. 学会等名 第11回アサガオ研究集会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 星野敦, 仁田坂英二, 白澤健太, 山田哲也
2. 発表標題 大規模リシーケンスによるアサガオの遺伝子変異の解析I
3. 学会等名 第11回アサガオ研究集会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 白澤健太, 星野敦, 仁田坂英二
2. 発表標題 高品質ロングリード技術を利用したアサガオ系統の全ゲノム解読
3. 学会等名 第11回アサガオ研究集会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 位田瑞実、星野敦、太田垣駿吾、松本省吾、白武勝裕
2. 発表標題 アサガオにおけるアクアポリンのゲノムワイド解析
3. 学会等名 第11回アサガオ研究集会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中川颯也, 朴慶一, 森田裕将, 飯田滋, 星野敦
2. 発表標題 アサガオの覆輪に関わる重複変異とRNAサイレンシング
3. 学会等名 日本遺伝学会第94回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 越水静, 星野敦
2. 発表標題 アサガオにおいてD機能を担うMADS-box遺伝子PEONYは心皮の融合に機能する
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 山村龍, 岡野凌平, 勝山弘章, 高橋悠愛佳, 水野貴行, 星野敦, 仁田坂英二, 久保山勉
2. 発表標題 線照射によって得られたアサガオ新規白花変異体
3. 学会等名 第142回日本育種学会講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 水成友紀, 星野敦, 白澤健太, 山田哲也, 仁田坂英二
2. 発表標題 日本のアサガオ系統におけるTpnトランスポゾンの転移活性化
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 星野敦, 白澤健太, 山田哲也, 豊田敦, 仁田坂英二
2. 発表標題 NBRPアサガオの変異体リソースのゲノム情報整備
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 荷見円, 岡野凌平, 勝山弘章, 高橋悠愛佳, 水野貴行, 星野敦, 仁田坂英二, 久保山勉
2. 発表標題 線照射により作出されたアサガオ新規白花突然変異体
3. 学会等名 第143回日本育種学会講演
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 長尾幸紀、横山隆亮、高橋卓
2. 発表標題 ネナシカズラにおけるサーモスペルミン応答の解析
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 横山隆亮, 横山俊哉, 黒羽剛, Park Jihwan, 青木考, 西谷和彦
2. 発表標題 寄生植物アメリカネナシカズラの寄生機能の分子進化プロセスの解明
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 青木 考
2. 発表標題 植物における異種間連絡構造
3. 学会等名 超分野植物科学研究会の第1回研究集会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Subhankar Bera, 青木 考
2. 発表標題 移行性RNAによる寄生植物と宿主植物の相互作用
3. 学会等名 第38回日本植物バイオテクノロジー学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Subhankar Bera, 青木 考
2. 発表標題 移行性低分子RNAを介した 寄生植物と宿主植物の相互作用
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西木理沙, 青木考
2. 発表標題 寄生植物と宿主植物の相互作用における細胞内膜輸送の関与
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 Jihwan Park, Koh Aoki
2. 発表標題 Involvement of mechanosensitive channels of a stem parasitic plant, <i>Cuscuta campestris</i> , in the initiation of pre-haustorium
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 青木考, 光田篤矢
2. 発表標題 染色体外線形DNA の機能に関する構成論的アプローチに向けたin vivo DNA 合成系の構築
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 横山隆亮, 横山俊哉, 西谷和彦
2. 発表標題 寄生植物アメリカネナシカズラの吸器形成と寄生機能の分子機構の解明
3. 学会等名 東北植物学会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 星野敦, 白澤健太, 仁田坂英二
2. 発表標題 アサガオ: ゲノム情報でキラリと光りはじめた日本独自のバイオリソース
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中川颯也, 朴慶一, 森田裕将, 飯田滋, 星野敦
2. 発表標題 アサガオの花弁周縁部に特異的な三重化した遺伝子のRNAサイレンシング
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 水成友紀, 白澤健太, 星野敦, 仁田坂英二
2. 発表標題 アサガオの主要な変異原Tpnトランスポゾンの転移及び転移抑制機構
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 星野敦, 白澤健太, 仁田坂英二
2. 発表標題 リシーケンスによるアサガオ100系統の多型と遺伝子変異の解析
3. 学会等名 日本遺伝学会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 水成友紀, 白澤健太, 星野敦, 仁田坂英二
2. 発表標題 アサガオにおける安定化自律性因子が制御するTpnトランスポゾンの転移
3. 学会等名 日本遺伝学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Koh Aoki, Kohki Shimizu, Rika Takada, Subhankar Bera
2. 発表標題 Cellular connection and molecular traffic between a stem parasitic plant, <i>Cuscuta campestris</i> , and host plants
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 高垣友祐, 青木考
2. 発表標題 植物ホルモンの茎寄生植物アメリカ ネナシカズラ ( <i>Cuscuta campestris</i> ) 探索系の維管束分化への影響
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 Koh Aoki
2. 発表標題 Interaction between parasitic and host plants via interspecifically mobile RNAs
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高田 理香、青木 考
2. 発表標題 寄生植物 - 宿主植物間における二次原形質連絡形成の転写レベル制御
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 横山 隆亮、佐藤 勝也、大野 豊
2. 発表標題 寄生植物アメリカネナシカズラの吸器形成の分子制御機構の解明を目指した突然変異体スクリーニング法の開発
3. 学会等名 QST高崎サイエンスフェスタ2020
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 位田瑞実、星野敦、太田垣駿吾、松本省吾、白武勝裕
2. 発表標題 アサガオにおけるアクアポリンのゲノムワイド解析
3. 学会等名 園芸学会令和3年度春季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 小松崎彩音、星野敦、太田垣駿吾、松本省吾、白武勝裕
2. 発表標題 アサガオにおける R2R3-MYB 転写因子ファミリーのゲノムワイド解析
3. 学会等名 園芸学会令和3年度春季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 星野敦、白澤健太、豊田敦、仁田坂英二
2. 発表標題 大規模リシーケンスによるアサガオの変異データベース作成
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 池田善久、大館慶季、宮本聡一郎、木戸祐吾、佐藤晋、星野敦、神野雅文
2. 発表標題 マイクロプラズマ処理によるアサガオ未熟杯への遺伝子導入
3. 学会等名 プラズマ・核融合学会第37回年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 星野敦、白澤健太、豊田敦、仁田坂英二
2. 発表標題 アサガオの珍花奇葉の理解に向けた100系統のゲノム情報整備
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 Koh Aoki
2. 発表標題 Differentiation of vascular conducting cells in haustoria of parasitic plants
3. 学会等名 Plant Vascular Biology 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Subhankar Bera, Kohki Shimizu, Keisuke Tanaka, Shunsuke Yajima, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Koh Aoki
2. 発表標題 Implication of mobile small RNAs to control the common physiology of different host-parasitic plant complexes
3. 学会等名 Plant Vascular Biology 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Subhankar Bera, Kohki Shimizu, Keisuke Tanaka, Shunsuke Yajima, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Koh Aoki
2. 発表標題 Interspecific long-distance movement of Cuscuta small RNAs control biological processes in host-parasitic plant complex
3. 学会等名 15th World Congress on Parasitic Plants (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Koh Aoki, Subhankar Bera, Kohki Shimizu
2. 発表標題 Differential regulation of RNA unloading from phloem
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Jihwan Park, Koh Aoki
2. 発表標題 Mechanosensitive channel genes of a stem parasitic plant, <i>Cuscuta campestris</i> , and their expression during haustorium initiation
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山本祥太, 青木考
2. 発表標題 寄生時に起こる寄生部位での宿主植物の細胞分裂関連と維管束関連遺伝子の発現増加は宿主の組織癒合に起因しない
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 斉藤純奈, 青木考
2. 発表標題 トマト野生近縁種 <i>Solanum pennellii</i> を用いた根寄生植物 <i>Phelipanche aegyptiaca</i> への発芽後抵抗性を示す遺伝子の候補化
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 清水皇稀, 青木考
2. 発表標題 茎寄生植物ネナシカズラにおける宿主由来 GUS:tRNA-like sequences mRNA の長距離移行と翻訳
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Sabrina Sultana, Daiki Fujiwara, Koh Aoki
2. 発表標題 Epidermal cell-patterning genes are involved in the holdfast formation of a stem parasitic plant, <i>Cuscuta campestris</i>
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高垣友祐, 青木考
2. 発表標題 茎寄生植物アメリカネナシカズラ探索系のsemi-in vitro生育方法の確立
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Subhankar Bera, Kohki Shimizu, Keisuke Tanaka, Shunsuke Yajima, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Koh Aoki
2. 発表標題 Bi-directional movement of mobile small RNA influence common physiological changes in different host-parasitic plant complexes
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 星野敦
2. 発表標題 アサガオのエピジェネティクスによる模様形成と経世代伝達
3. 学会等名 日本進化学会第21回大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 横山隆亮, 加賀悠樹, 篠原直貴, 西谷和彦, 佐藤勝也, 大野 豊
2. 発表標題 炭素イオンビームによる寄生植物アメリカネナシカズラの変異体ライブラリ作製と吸器形成に関連する変異体スクリーニング法の開発
3. 学会等名 QST高崎サイエンスフェスタ2019 (招待講演)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

機能ゲノム科学研究グループ <a href="https://www.kohaakilab.com/">https://www.kohaakilab.com/</a> 農学研究科応用生物科学専攻 機能ゲノム科学研究グループ <a href="https://www.omu.ac.jp/agri/functionalgenomics/">https://www.omu.ac.jp/agri/functionalgenomics/</a> 東北大学大学院生命科学研究科 進化ゲノミクス分野 <a href="https://www.lifesci.tohoku.ac.jp/evolgenomics/">https://www.lifesci.tohoku.ac.jp/evolgenomics/</a> 基礎生物学研究所多様性生物学研究室 星野グループ <a href="https://www.nibb.ac.jp/hoshino/">https://www.nibb.ac.jp/hoshino/</a> 大阪府立大学生命環境科学研究科応用生命科学専攻 機能ゲノム科学研究グループ <a href="https://www.kohaakilab.com/">https://www.kohaakilab.com/</a> 基礎生物学研究所多様性生物学研究室 星野グループ <a href="https://www.nibb.ac.jp/hoshino/">https://www.nibb.ac.jp/hoshino/</a> 東北大学大学院生命科学研究科 進化ゲノミクス分野 <a href="https://www.lifesci.tohoku.ac.jp/evolgenomics/">https://www.lifesci.tohoku.ac.jp/evolgenomics/</a> 大阪府立大学機能ゲノム科学研究グループ <a href="https://www.kohaakilab.com/">https://www.kohaakilab.com/</a> 基礎生物学研究所多様性生物学研究室星野グループ <a href="http://www.nibb.ac.jp/hoshino/">http://www.nibb.ac.jp/hoshino/</a> 進化ゲノミクス分野牧野研究室 <a href="https://www.lifesci.tohoku.ac.jp/evolgenomics/">https://www.lifesci.tohoku.ac.jp/evolgenomics/</a>
---

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	星野 敦  (Hoshino Atsushi)  (80312205)	基礎生物学研究所・分野横断研究ユニット・助教   (63904)	
研究 分 担 者	横山 隆亮  (Yokoyama Ryusuke)  (90302083)	東北大学・生命科学研究科・講師   (11301)	

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			
ドイツ	Friedrich-Alexander Universitat			