

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 14 日現在

機関番号：12102

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2012～2016

課題番号：24114006

研究課題名(和文)植物の細胞機能や発生・分化における細胞壁多糖・糖タンパク質の機能の解明

研究課題名(英文)Functions of cell wall polysaccharides and glycoproteins in the cell functions, development and differentiation in plant

研究代表者

佐藤 忍(SATOH, Shinobu)

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号：70196236

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 69,300,000円

研究成果の概要(和文)：1, イネのペクチンアラビノース側鎖が花粉細胞壁の形成発達に、雌しべにおけるペクチンのメチル化度調節が花粉管メカニカルガイダンスに重要であること及び器官脱離時の離層において特徴的な細胞壁の再編が生じることが示された。
2, シロイヌナズナ切断花茎の組織癒合ではオーキシンや転写制御因子等の下流でXTH20等が髓の細胞分裂に関わり、根で地上部ジベレリンや短日/低温に应答する鉄輸送体やCLE6ペプチド、導管液タンパク質や糖質に関連する遺伝子が地上部の生育に関わることが示された。
3, 細胞表層プロテオグリカンであるアラビノガラクトサン-プロテインの糖鎖が細胞形態や分化に不可欠であることが示された。

研究成果の概要(英文)：1, In rice, arabinose side chain and adjustment of methylation of pectin are important for the formation of pollen cell wall and mechanical guidance of pollen tube in pistil. In abscission zone at the time of organ detachment, characteristic cell wall rearrangement occurs.
2, In tissue reunion of cut flowering stem of Arabidopsis, XTH 20 etc. is involved in pith cell division downstream of auxin and transcription factors. Iron transporter, CLE6 peptide, xylem sap proteins and sugars regulated by shoot gibberellin, short day and low temperature are involved in shoot development.
3, The sugar chain of arabinogalactan protein is essential for cell morphology and differentiation.

研究分野：植物生理学

キーワード：細胞壁 アポプラスト 導管液 タンパク質 多糖 生理機能

1. 研究開始当初の背景

超分子としての細胞壁はセルロースとそれを架橋する グルカン、およびそれらの間にある様々な生理応答にかかわる多様な多糖や糖タンパク質を主成分とするマトリックスから成っている。このマトリックスを構成する様々な多糖や糖タンパク質は、細胞の形態/接着や組織の形態形成の制御に加え、栄養器官や生殖器官の発生・分化の制御においても重要な機能を果たしているが、その分子機構は未だ殆ど不明である。本課題では、主に以下の(1)~(3)のアスペクトから、植物の生活史全体に着目した。

(1) 生殖過程における細胞接着と細胞壁マトリックス多糖の機能(研究分担者:岩井):

高等植物の生殖過程には、細胞壁マトリックス多糖を介した細胞接着が様々な場面で要求される。しかし、それらの機能に関する知見は極めて乏しいのが現状である。申請者はこれまで、ホウ素-ペクチン分子間架橋に必須の遺伝子 *NpGUT1* を同定し(PNAS 2002)、それが生殖組織の発達にも必須であることを明らかにしてきた(PNAS 2006)。また、各種細胞壁マトリックス多糖を改変したイネを多系統作出し、生殖過程に関与する遺伝子を7種、栄養成長に関与する遺伝子を3種同定している。

(2) 組織癒合における細胞壁マトリックスの機能(研究代表者:佐藤):

植物は環境応答の一つとして、茎が傷害を受けた際に細胞分裂を開始して失われた組織を分化させ、再生した組織の細胞同士が接着することで機能の回復を図ることが知られている。この様な後生的な細胞接着のメカニズムの研究は、世界的にもほとんど行われていなかった。そこで、シロイヌナズナの部分的に切断された花茎の組織癒合過程を解析した所、髄組織の細胞が切断3日後から細胞分裂を開始して約7日間で癒合していた。癒合部における遺伝子発現を網羅的に解析すると、癒合過程前半期では、転写因子・細胞分裂及び植物ホルモンの合成・情報伝達に関連する遺伝子が、癒合過程中~後半期では、細胞壁マトリックスの代謝に関連する遺伝子群が発現上昇することが明らかとなった(PNAS 2011)。また、NAC型転写因子 *ANAC071* と ERF/AP2型転写因子 *RAP2.6L* が傷の上下で細胞分裂を制御していることも判明した。

(3) 細胞間情報分子としてのプロテオグリカンの機能(研究分担者:円谷,小竹):

アラビノガラクトタンパク質(AGP)は高等植物の細胞膜や細胞壁(一次細胞壁)、細胞間マトリックスに普遍的に存在する植物特有の細胞外プロテオグリカンであり、成長や分化、ストレス応答など様々な現象に関与する。AGPの糖鎖はAGP重量の90%以上を占め、分岐の多い複雑かつヘテロな構造をとる。AGPの情報分子としての機能には糖鎖が特に重要であり、植物にはAGPの糖

鎖構造の違い・変化を知覚し、細胞外インテリジェントとして伝達する未知の機構が存在すると考えられる。しかしながら、糖鎖構造が複雑で人為的な改変が難しいことが、分子機能の解明の大きな妨げとなっている。申請者らはこれらの問題を克服するために、AGPに特異的に作用する糖鎖分解酵素を多数単離してきた(JBC 2011, JBC 2005)。また、糖鎖の原料物質である糖ヌクレオチドの代謝・合成の研究を行ってきた(JBC 2004, JBC 2008)。

以上のように、これまで本研究グループは細胞壁マトリックスの機能解明において世界をリードしてきた。この実績を生かすことで、生殖成長から栄養成長さらには傷の修復まで生活史全体における細胞壁マトリックスの役割を明らかにすることが期待された。

2. 研究の目的

細胞壁マトリックスや細胞外空間を含むアポプラストを構成する多糖や糖タンパク質等の機能に着目し、それらが栄養成長や生殖成長、生殖過程、切断傷害を受けた組織の癒合過程を含む植物の生活史全体において、以下の(1)~(3)のアスペクトから情報処理システムとして果たす役割を明らかにする。

(1) 発生・発達過程における細胞壁マトリックス多糖の機能: 植物の発生過程および環境応答反応において重要な細胞壁マトリックス多糖類の新規同定と、その生理学的機能について解明する。

(2) 組織癒合と器官間相互作用におけるアポプラストの機能: 傷ついた茎の癒合過程で発現する細胞壁多糖の合成・修飾・分解に関わる酵素、細胞壁構造タンパク質やその修飾酵素等の機能、およびアポプラストとしての導管液の構成要素の環境適応における機能を解明する。

(3) 細胞間情報分子としてのプロテオグリカンの機能: 植物特有の細胞外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)の糖鎖の働きを明らかにする。特に、情報分子としての機能に必要な糖鎖構造とAGP糖鎖が関与する情報伝達機構に焦点を当てる。

3. 研究の方法

(1) 発生・発達過程における細胞壁マトリックス多糖の機能:

植物の細胞壁マトリックス多糖は発生過程で重要な働きを担っている。現在までに変異が生じると生殖過程に異常や変化が生じる遺伝子を同定しており、これらの機能解析を行うとともに、未解析の多糖成分について、さらに同様の調査を進め新規遺伝子を同定する。また、生殖組織発達に着目した研究を進める中で、栄養成長過程や環境応答にも変化が見られたことから、研究の視野を生殖過程から、発生・発達過程に広げ、更に、環境

応答についてもテーマに加えた。

生殖過程に重要な細胞壁関連遺伝子の解析: タペータム組織形成や小孢子形成, 受粉過程そして花粉管メカニカルガイダンス機構に注目して, これらの遺伝子の発現を改変した形質転換体の表現型の詳細な調査を行うとともに, 細胞壁構成糖の変化を解析する。

発生・発達過程に必須な新規細胞壁マトリックス多糖関連因子の同定: 未調査の細胞壁関連遺伝子発現改変イネの表現型の調査をすることで発生に関わる新規細胞壁遺伝子を選抜する。

環境ストレス応答に重要な細胞壁マトリックス多糖の解析: 種々の細胞壁改変イネを用いて, 塩, 病害, 金属欠乏ストレスにおける表現型と各細胞壁遺伝子の動態を調査する。

(2) 組織癒合と器官間相互作用におけるアポプラストの機能:

茎は傷害を受けると細胞分裂を開始して失われた組織を再生する。シロイヌナズナの部分的に切断された花茎の組織癒合過程では, 髄組織の細胞が切断3日後から分裂を開始して約7日間で癒合し, 癒合過程前半では, ホルモンや NAC 型転写因子(ANAC071) と ERF/AP2 型転写因子(RAP2.6L) が傷の上下で細胞分裂等を制御しており, 癒合過程前半～後半では, 細胞壁マトリックスの代謝に関連する遺伝子群の発現が上昇することを見いだしていた。そこで, 本領域研究では, 癒合過程で発現する細胞壁関連遺伝子として, オキシシンやジャスモン酸等の植物ホルモンおよび転写制御因子によって発現が制御される細胞壁多糖の合成・修飾・分解に関わる酵素, 細胞壁構造タンパク質やその修飾酵素, 細胞壁内の情報を細胞内に伝達するリセプターキナーゼなどの機能を遺伝学・分子生物学的に解析し, 細胞壁マトリックスが組織癒合時の細胞壁を介した組織・細胞間相互作用に果たす役割を解明する。

また, 今までの研究で, 組織癒合反応は他器官からの遠距離シグナルによっても制御を受けることが明らかとなったので, 細胞壁の延長としての細胞外空間(アポプラスト)である導管内を流れる導管液に含まれる糖タンパク質等の器官間相互作用における機能の解明を新たに研究テーマに加えた。

(3) 細胞間情報分子としてのプロテオグリカンの機能

プロテオグリカンは巨大な糖鎖を持つ糖タンパク質であり, 小さい糖鎖を持つ糖タンパク質とは, 構造上も, 生理機能上もまったく異なる生体成分である。植物のプロテオグリカンであるアラビノガラクトサン-タンパク質(AGP)は, -1,3-ガラクトサン主鎖と -1,6-ガラクトサン側鎖の糖鎖を持ち, 末端糖残基としてL-アラビノースやグルクロン酸, L-フコースなども含まれている。このヘテロで複雑な構造が, 細胞間情報分子としての機能に関わることが以前から提案されている。

AGP の糖鎖機能を解明する上での最大の障壁は, (i)分子種が多く, (ii)糖鎖がヘテロで複雑であることであった。これを解析するために, 私たちは, 分子種を問わずに AGP の糖鎖を自在にトリミング・分解できる AGP 糖鎖特異的な分解酵素を多数単離してきた。本研究では, これら分解酵素遺伝子を植物に導入し, AGP 糖鎖を欠損した植物(AGP レス植物)や, 特定構造を欠損した植物(AGP トリミング植物)を作成し, コケ植物以上の陸上植物で高度に保存された AGP の役割の解明を目指す。AGP の糖鎖は, 一部が分解・遊離することで, 情報分子として働くことが予想されるので, 上記の分解酵素を駆使して AGP 糖鎖由来オリゴ糖を多数調製し, これらの生理活性も検証する。

4. 研究成果

(1) 発生・発達過程における細胞壁マトリックス多糖の機能:

生殖過程に重要な細胞壁関連遺伝子: アラビノース側鎖重合関連遺伝子(OsARAD1, OsUAM3)の解析により, ペクチンアラビノース側鎖が花粉細胞壁の形成発達に重要であることが示された。また, ペクチンメチル化関連酵素遺伝子の解析により, 雌しべにおけるペクチンのメチル化度調節が, 雌しべの発達と花柱伝達組織における花粉管メカニカルガイダンスに重要であることが示された。

発生・発達過程の細胞接着過程に必須な新規細胞壁マトリックス多糖関連因子の同定: ラミナジョイント発達など, 新規機能をもつ細胞壁タンパク質 THRGP を同定した。ARAF, AFT: アラビノフラノシダーゼ(ARAF)過剰発現イネ(OsARAF-FOX)の解析を行ったところ, キシランの減少とセルロースの増加など細胞壁多糖類の変化が生じ, 力学的強度の上昇が見られた。またアラビノキシラン間架橋の形成に重要なフェルロイルトランスフェラーゼ(AFT) RNAi イネでは, フェルラ酸含量が50~70%低下していたが, 形態や細胞壁成分に顕著な違いはなかった。また木部分化誘導した BY-2 細胞を用いて, メチル化分析やオリゴ糖の構造解析などによる木部分化過程におけるキシランの構造変化について明らかとした。トマト果実で組織ごとに細胞壁調査したところ, 軟化過程においてもペクチン合成がおり, 外果皮では Ca 架橋や側鎖を持つペクチンが高密度に存在していた。また, キシランとキシログルカンも同様に, 軟化過程においても合成遺伝子が働き, 外・内果皮の輪郭部分で果実の形状を保つための再構築が行われていることが示唆された。また, 器官脱離時の離層においてエクспанシン, XTH による特徴的な細胞壁の再編が生じること, そして花と果実とでは脱離するときのシステムが異なることが示された。

環境ストレス応答に重要な細胞壁マトリ

ックス多糖の解析病害ストレス応答：種々の細胞壁改変イネを用いて、イネの主要な病原菌であるいもち病菌(*Magnaporthe oryzae*)に対する抵抗性を調査した結果、キシロシダーゼ過剰発現イネ等では抵抗性が低下し、セルロース量の増加がみられた *OsARAF-FOX* では抵抗性が向上していた。Ca 欠乏下のトマト果実では、果皮の側鎖を持つペクチン量の減少に伴い硬度が上昇するなどの変化が観察された。

(2) 組織癒合と器官間相互作用におけるアポプラストの機能：

シロイヌナズナ花茎の組織癒合過程の解析：

a. オーキシンによって発現が誘導される細胞壁関連遺伝子：傷の上側に溜まったオーキシシンによってオーキシシン情報伝達因子 (ARF6 と ARF8) を介して ANAC071 が誘導され、エンド型キシログルカン転移酵素/加水分解酵素 (XTH20/XTH19) の遺伝子発現が誘導されることで髄の細胞分裂が起こることを明らかにした。

b. 初期に発現が誘導される細胞壁関連遺伝子：エクспанシン (EXP10) の発現はジャスモン酸によって誘導され、ジャスモン酸合成酵素 (DAD) の発現には ARF6 /ARF8 を介したオーキシシン情報伝達が必要であることが判明した。また、傷ついたシロイヌナズナ花茎の組織癒合過程の初期に発現する Plasmodesmata callose binding protein (PDCB) も癒合の細胞分裂に関与することが判明した。

c. 後期に発現が誘導される細胞壁関連遺伝子：マトリクスメタロプロテアーゼ (MMP) の欠損変異体では癒合部の細胞分裂が促進されることから、このプロテアーゼが細胞分裂の負の制御因子として働いていることが判明し、MMP のターゲット候補として複数の細胞膜タンパク質 (RLK 等) が培地タンパク質のプロテオミクス解析により同定された。

器官間相互作用の解析：

a. シロイヌナズナにおいて地上部のジベレリンに応答して根で発現する遺伝子として鉄輸送関連遺伝子 (IRT1, FRO2) およびペプチドホルモン遺伝子 (CLE6) を同定し、その発現制御機構を明らかにした。さらに、根の中心柱で生産された CLE6 ペプチドが道管液を介して地上部に輸送され、ジベレリンに応答した地上部の成長促進に寄与している可能性が示された。また、胚軸からの不定根形成が促進される変異体の解析から、膜交通因子 AtREP が細胞壁物質の組成と分泌に影響を与えることで根端優勢に関与することが明らかとなった。

b. ポプラの根では冬季に増加する導管液タンパク質 (XSP25, XSP24) やグルコースの産生に関与するショ糖排出輸送体 (SWEET) や細胞壁インペルターゼ (CIN) の遺伝子発現が

短日や低温および ABA によって誘導され、根におけるショ糖やブドウ糖、果糖の含量も短日や低温で増加することが判明した。

(3) 細胞間情報分子としてのプロテオグリカンの機能：

AGP 糖鎖の *in vitro* の特異的刈り込み技術の確立：植物に普遍的に存在する細胞表層プロテオグリカンである AGP の機能解析には、フェニルアゾ化合物の一種であるヤリブ試薬が広く使われてきた。しかしながら、その開発以来 50 年間、AGP におけるヤリブ試薬の標的構造が不明であった。そこで、化学処理や酵素分解により AGP の糖鎖を *in vitro* で特異的かつ段階的に刈り込む技術を確立し、ヤリブ試薬の標的構造が AGP 糖鎖の -1,3-ガラクトンであることを明らかにした。またこの技術を利用して、AGP 糖鎖における L-アラビノースや L-フコースの結合様式を明らかにした。

情報分子としての AGP の機能の解明：ヤリブ試薬を利用した研究から、AGP が植物の様々な生理現象に関与することが示されてきたが、AGP は分子種が多く、逆遺伝学的な機能解析が困難であった。そこで、AGP 糖鎖主鎖である -1,3-ガラクトンの破壊をデキサメタゾン制御下で特異的に起こすシロイヌナズナを作成した。この植物は胚軸や子葉の表皮細胞が丸く膨れ、組織形態が異常になっていた。また、表層微小管を観察したところ、配向が著しく乱れていた。これらの結果から、外界や細胞壁の状況・情報に応じた細胞形態・成長の制御において、細胞表層 (細胞膜外側) の AGP と細胞内部の表層微小管との間に何らかの連絡があり、特に AGP の糖鎖がこの制御で重要な働きをすることが示唆された。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 37 件)

- 1, Hirano, K., Matsuda, R., Takase, W., Morinaka, Y., Kawamura, M., Takeuchi, Y., Takagi, H., Yaegashi, H., Natsume, S., Terauchi, R., Kotake, T., Matsuoka, M., Sazuka, T. (2017) Screening of rice mutants with improved saccharification efficiency results in the identification of CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1 and GOLD HULL AND INTERNODE 1. *Planta*, in press. 査読有 10.1007/s00425-017-2685-9
- 2, Yoshimi, Y., Sugawara, Y., Hori, C., Igarashi, K., Kaneko, S., Tsumuraya, Y., Kotake, T. (2017) A protease/peptidase from culture medium of *Flammulina velutipes* that acts on arabinogalactan-protein. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 81, 475-481. 査読有 10.1080/09168451.2016.1258985
- 3, Yokoyama R., Kido N., Yamamoto T.,

- Furukawa J., Iwai H., Satoh S. and Nishitani K. (2016) Immunogold labeling analysis of cell wall polysaccharides with special reference to (1;3, 1;4)- β -D-glucan in rice cell walls. *Bio-protocol* 6, 5. 査読有 <http://www.bio-protocol.org/e1748>
- 4, Aohara, T., Mizuno, H., Kiyomichi, D., Abe, Y., Matsuki, K., Sagawa, K., Mori, H., Iwai H., Furukawa, J., Satoh S. (2016) Identification of a xylem sap germin-like protein and its expression under short-day and non-freezing low-temperature conditions in poplar root. *Plant Biotechnology* 33, 123-127. 査読有 [10.5511/plantbiotechnology.16.0411a](http://dx.doi.org/10.5511/plantbiotechnology.16.0411a)
- 5, Kotake T., Yamanashi Y., Imaizumi C., Tsumuraya Y. (2016) Metabolism of L-arabinose in plants. *J. Plant Res.* 129, 781-792. 査読有 [10.1007/s10265-016-0834-z](http://dx.doi.org/10.1007/s10265-016-0834-z)
- 6, Murakami, M., Soga, K., Kotake T., Kato, T., Hashimoto, T., Wakabayashi, K., Hoson, T. (2016) Roles of MAP65-1 and BPP1 in gravity resistance of Arabidopsis hypocotyls. *Biol. Sci. Space*, 30, 1-7. 査読有 [10.2187/bss.30.1](http://dx.doi.org/10.2187/bss.30.1)
- 7, Ookawa, T., Aoba, R., Yamamoto, T., Ueda, T., Takai, T., Fukuoka, S., Ando, T., Adachi, S., Matsuoka, S., Ebitani, T., Kato, Y., Mulsanti, I.W., Kishii, M., Reynolds, M., Piñera, F., Kotake T., Kawasaki, S., Motobayashi, T., Hirasawa, T. (2016) Precise estimation of genome regions controlling lodging resistance using a set of reciprocal chromosome segment substitution lines in rice. *Sci. Rep.* 6, 30572. 査読有 [10.1038/srep30572](http://dx.doi.org/10.1038/srep30572)
- 8, Mizukami, A.G., Inatsugi, R., Jiao, J., Kotake T., Kuwata, K., Ootani, K., Okuda, S., Sankaranarayanan, S., Satoo, Y., Maruyama, D., Iwai H., Garénaux, E., Sato, C., Kitajima, K., Tsumuraya Y., Mori, H., Yamaguchi, J., Itami, K., Sasaki, N., Higashiyama, T. (2016) The AMOR arabinogalactan sugar chain induces pollen-tube competency to respond to ovular guidance. *Curr. Biol.* 26, 1091-1097. 査読有 [10.1016/j.cub.2016.02.040](http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.02.040)
- 9, Kido N., Yokoyama R., Yamamoto T., Furukawa J., Iwai H., Satoh S. and Nishitani K (2015) Histochemical Staining of Silica Body in Rice Leaf Blades. *Bio-protocol* 5, 19. 査読有 [10.21769/BioProtoc.1609](http://www.bio-protocol.org/e1769)
- 10, Tsuchiya M., Satoh S. and Iwai H. (2015) Distribution of XTH, expansin, and secondary-wall-related Cesa in floral and fruit abscission zones during fruit development in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Front. Plant Sci.* 6, 323. 査読有 [10.3389/fpls.2015.00323](http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2015.00323)
- 11, Kido N., Yokoyama R., Yamamoto T., Furukawa J., Iwai H., Satoh S. Nishitani K. (2015) The matrix polysaccharide (1;3,1;4)- β -D-glucan is involved in silicon-dependent strengthening of rice cell wall. *Plant Cell Physiol.* 56, 268-276. 査読有 [10.1093/pcp/pcu162](http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcu162)
- 12, Sumiyoshi M., Inamura T., Nakamura A., Aohara T., Ishii T., Satoh S. and Iwai H. (2015) UDP-arabinopyranose mutase 3 is required for pollen wall morphogenesis in rice (*Oryza sativa*). *Plant Cell Physiol.* 56, 232-241. 査読有 [10.1093/pcp/pcu132](http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcu132)
- 13, Asahina, M., Satoh S. (2015) Molecular and physiological mechanisms regulating tissue reunion in incised plant tissues. *J. Plant Research* 128, 381-388. 査読有 [10.1007/s10265-015-0705-z](http://dx.doi.org/10.1007/s10265-015-0705-z)
- 14, Sawake, S., Tajima, N., Mortimer, J.C., Ishikawa, T., Yu, X., Yamanashi, Y., Yoshimi, Y., Kawai-Yamada, M., Dupree, P., Tsumuraya Y., Kotake T. (2015) KONJAC1 and 2 are key factors for GDP-mannose generation and affect L-ascorbic acid and glucomannan biosynthesis in Arabidopsis. *Plant Cell* 27, 3397-3409. 査読有 [10.1105/tpc.15.00379](http://dx.doi.org/10.1105/tpc.15.00379)
- 15, Kuge T., Nagoya H., Tryfona T., Kurokawa T., Yoshimi Y., Dohmae N., Tsubaki K., Dupree P., Tsumuraya Y., Kotake T. (2015) Action of an endo- β -1,3(4)-glucanase on cellobiosyl unit structure in barley β -1,3:1,4-glucan. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 79, 1810-1817. 査読有 [10.1080/09168451.2015.1046365](http://dx.doi.org/10.1080/09168451.2015.1046365)
- 16, Wakabayashi, K., Soga, K., Hoson, T., Kotake T., Yamazaki, T., Higashibata, A., Ishioka, N., Shimazu, T., Fukui, K., Osada, I., Kasahara, H., Kamada, M. (2015) Suppression of Hydroxycinnamate network formation in cell walls of rice shoots grown under microgravity conditions in space. *PLoS One* 10, e0137992. 査読有 [10.1371/journal.pone.0137992](http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0137992)
- 17, Inaba, M., Maruyama, T., Yoshimi, Y., Kotake T., Matsuoka, K., Koyama, T., Tryfona, T., Dupree, P., Tsumuraya Y. (2015) L-Fucose-containing arabinogalactan-protein in radish leaves. *Carbohydr. Res.* 415, 1-11. 査読有 [10.1016/j.carres.2015.07.002](http://dx.doi.org/10.1016/j.carres.2015.07.002)
- 18, Takizawa A., Hyodo H., Wada K., Ishii T., Satoh S. and Iwai H. (2014) Regulatory specialization of xyloglucan and glucuronoarabinoxylan in pericarp cell walls during fruit ripening in tomato (*Solanum lycopersicum*). *PLoS One*, 9, e89871. 査読有 [10.1371/journal.pone.0089871](http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0089871)

19, Pitaksaringkarn, W., Matsuoka, K., Asahina, M., Miura, K., Sage-Ono, K., Ono, M., Yokoyama, R., Nishitani, K., Ishii, T., Iwai, H., Satoh, S. (2014) XTH20 and XTH19 regulated by ANAC071 under auxin flow are involved in cell proliferation in incised Arabidopsis inflorescence stems. *Plant Journal* 80, 604-614. 査読有 10.1111/tpj.12654

20, Bidadi, H., Matsuoka, K., Sage-Ono, K., Fukushima, J., Pitaksaringkarn, W., Asahina, M., Yamaguchi, S., Sawa, S., Fukuda, H., Matsubayashi, Y., Ono, M., Satoh, S. (2014) CLE6 expression recovers gibberellin deficiency to promote shoot growth in Arabidopsis. *Plant Journal* 78, 241-252. 査読有 10.1111/tpj.12475

21, Matsuoka, K., Furukawa, J., Bidadi, H., Asahina, M., Yamaguchi, S., Satoh, S. (2014) Gibberellin-induced expression of Fe-uptake-related genes in Arabidopsis. *Plant and Cell Physiology* 55, 87-98. 査読有 10.1093/pcp/pct160

22, Pitaksaringkarn, W., Ishiguro, S., Asahina, M., Satoh, S. (2014) ARF6 and ARF8 contribute to tissue reunion in incised Arabidopsis inflorescence stems. *Plant Biotechnology* 31, 49-53. 査読有 10.5511/plantbiotechnology.13.1028b

23, Miyamoto, K., Kotake, T., Jarecka, A.B., Saniewski, M., Ueda, J. (2014) Hormonal regulation of gummosis and composition of gums from bulbs of hyacinth (*Hyacinthus orientalis*). *J. Plant Physiol.* 174, 1-4. 査読有 10.1016/j.jplph.2014.10.007

24, Eda, M., Ishimaru, M., Tada, T., Sakamoto, T., Kotake, T., Tsumuraya, Y., Mort, A.J., Gross, K.C. (2014) Enzymatic activity and substrate specificity of the recombinant tomato β -galactosidase 1. *J. Plant Physiol.* 171, 1454-1460. 査読有 10.1016/j.jplph.2014.06.010

25, Shimoda, R., Okabe, K., Kotake, T., Matsuoka, K., Koyama, T., Tryfona, T., Liang, H.-C., Dupree, P., Tsumuraya, Y. (2014) Enzymatic fragmentation of carbohydrate moieties of radish arabinogalactan-protein and elucidation of the structures. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 78, 418-431. 査読有 10.1080/09168451.2014.910100

26, Sumiyoshi M., Nakamura A., Nakamura H., Hakata M., Ichikawa H., Hirochika H., Ishii T., Satoh S. and Iwai H. (2013) Increase in cellulose accumulation and improvement of saccharification by overexpression of arabinofuranosidase in rice. *PLoS One*, 8, e78269. 査読有 10.1371/journal.pone.0078269

27, Hyodo H., Terao A., Furukawa J.,

Sakamoto N., Yurimoto H., Satoh S. and Iwai H. (2013) Tissue specific localization of pectin-Ca²⁺ cross-linkages and pectin methyl-esterification during fruit ripening in tomato (*Solanum lycopersicum*). *PLoS One*, 8, e78949. 査読有 10.1371/journal.pone.0078949

28, Terao A., Hyodo H., Satoh S and Iwai H. (2013) Changes in the distribution of cell wall polysaccharides in early fruit pericarp and ovule, from fruit set to early fruit development, in tomato (*Solanum lycopersicum*). *J Plant Res*, 126, 719-728. 査読有 10.1007/s10265-013-0555-5 他

[学会発表](計 73 件)

1, 佐藤忍、Pitaksaringkarn Weerasak、朝比奈雅志 茎の組織癒合における細胞壁の機能、日本植物学会大 76 回大会、2012 年 9 月 15 日、兵庫県立大学(兵庫県・姫路市) 他

[図書](計 15 件)

1, 岩井宏暁、古川純、石井忠、佐藤忍 成長制御装置として働く細胞壁 遺伝 66 (1) : 53-58、エヌ・ディー・エス (2012) 他

[その他]

ホームページ等

<https://www.plantcellwall.jp/#/basic>(新学術領域研究・植物細胞壁の情報処理システム)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

佐藤 忍 (SATO, Shinobu)
筑波大学・生命環境系・教授
研究者番号 : 70196236

(2) 研究分担者

岩井 宏暁 (IWAI, Hiroaki)
筑波大学・生命環境系・准教授
研究者番号 : 30375430

小竹 敬久 (KOTAKE, Takahisa)
埼玉大学・理工学研究科・教授
研究者番号 : 20334146

円谷 陽一 (TSUMURAYA, Yohichi)
埼玉大学・理工学研究科・名誉教授
研究者番号 : 10142233

(3) 研究協力者

古川 純 (FURUKAWA, Jun)
筑波大学・生命環境系・准教授
研究者番号 : 40451687