

「植物の機能と制御」

平成 14 年度採択研究代表者

高木 優

(産業技術総合研究所)

「植物特異的な転写因子機能ネットワーク」

## 1. 研究実施の概要

本研究は、転写活性化因子を強力なリプレッサーに機能変換し、それによって標的遺伝子の発現を抑制する独自の遺伝子サイレンシングシステム (CRES-T 法) を用い、植物特異的な転写因子を対象として、それらが制御する形質およびそれらの標的遺伝子群を同定することによりそれらの機能解析研究を行う。さらに転写因子の機能を網羅的に解析することにより、それらの機能ネットワークの解明を行うことが本研究の最終目標である。これまで、機能重複した遺伝子が存在するため従来の遺伝子破壊や相補的な RNA の導入などの方法では困難であった遺伝子の機能解明を CRES-T 法を用いることで可能とし、十数種類の転写因子遺伝子の機能を明らかとしてきた。本年度は、転写因子ファミリーの網羅的解析、並びにマイクロアレイ解析などによる標的遺伝子同定といった機能ネットワーク構築への統合的研究課題を掲げ、これを実施した。

### シロイヌナズナ転写因子研究グループ

これまでに NAC, ERF および TCP 等の植物特異的な転写因子ファミリーを中心に機能解析を行ってきた。本年度は、さらにファミリーを構成するサブファミリー群に研究対象を広げ、サブファミリーを構成する個々の転写因子の機能について詳細な解析をおこなった。NAC 転写因子ファミリーの NST サブクラスの遺伝子群について、それらの構成メンバーである NST1 と NST2 が葍の二次壁形成を制御すること、また、NST1 および NST3 は茎並びに胚軸の二次木部の形成に関与していることを明らかにした。このことは、これまで不明であった木部形成を制御する律速因子を明らかにしたことを示し、木本と草本植物の違いの原因因子をとらえたことを意味する。また、NST1, NST2, NST3 という同様な分子機能を有する転写因子群が、発現部位の差異によって機能をそれぞれ重複させていることをさらに明らかにすることができた。また、マイクロアレイを用いて転写因子によって制御される下流遺伝子の解析 (理研グループと共同) に力を注ぎ、NST1 のアレイ解析からリグニン生合成に関連する遺伝子がそれらの下流で働いていることを明らかにした。

一方 TCP 転写因子ファミリーについては、機能を重複する TCP 転写因子が器官形成を制

御することを明らかにした。さらに、それらが頂端分裂組織の形成に必要な *CUC* 遺伝子の発現領域を境界領域に限定するために必須であることを明らかにし、植物の、頂端分裂組織分裂が何故子葉の定まった位置にしか形成されないのかという課題を解明した。また網羅的解析からこれら TCP サブファミリーの 8 つの遺伝子が同様の機能を有することを新たに示した。蓄積されたアレイデータや公開データに基づき遺伝子のネットワーク作成に着手した。

#### イネ転写因子研究グループ

イネは単子葉のモデルとしてまた作物として重要であることは言うまでもない。これまでの研究において、イネにおいても CRES-T 法が有効であることを示した。本年度はイネの特性向上に有益であると考えられる乾燥、塩害、低温等に対する耐性の獲得や伸長成長等の器官形成に関与すると推定される転写因子遺伝子を選抜し、CRES-T 法を用いて機能の解析を行った。また、シロイヌナズナにも遺伝子を導入して比較解析することにより、単子葉と双子葉植物間の機能の差異について解析した。本年度は特に、イネにおいてストレス時の耐性獲得に機能すると考えられる *OsNAC6* やストレス時の成長制御に関与していると推定される *OsPIF1* に着目して解析を進めた。

#### 遺伝子発現研究グループ

これまでにインフォマティクス技術により同定したシロイヌナズナ全転写因子のデータベースを作成し、この情報をもとに全転写因子 cDNA クローンの収集や転写因子オリゴアレイを用いた発現解析を行っている。また、マイクロアレイ技術によりストレス応答性の植物特異的転写因子である *NAC*, *WRKY*, *AP2* ファミリー転写因子の標的遺伝子を同定し、これらの転写因子が関わる機能ネットワークを明らかにした。さらに、CRES-T システムを利用した優性不稔植物作製に成功し、現在モデル植物以外への応用を試みている。

#### 有用遺伝子探索グループ

キメラリプレッサー発現形質転換シロイヌナズナ植物体を作製し、形態形成、ストレス、代謝関連など、有用形質に関与する転写因子遺伝子の探索研究を行うために、安定した形質転換実験系の確立を行った。

研究課題である「植物特異的な転写因子機能ネットワーク」の遂行に当たり、本年度はこれまでの成果を基に後半に向けた研究の展開として総括的なミッションを設定しこれに着手した。今後、研究が進むに従って転写因子ネットワークの全貌解明が可能となると考えられる。また、有用形質の同定、農業並びに産業上重要な植物への応用の基礎となる研究成果が期待される。

## 2. 研究実施内容

### シロイヌナズナ転写因子研究グループ

#### A. NAC 転写因子の解析

NAC 転写因子ファミリーである NST1 あるいは NST2 をキメラリプレッサーに機能改変し、シロイヌナズナで発現させると、薬の二次壁肥厚が抑制され薬の開裂が阻害されることを示し、NST1、NST2 は、薬の二次壁肥厚を制御する機能重複した転写因子であることを明らかにした。さらにこれらの転写因子を過剰発現させると、それぞれ単独で異所的な二次壁肥厚を誘導することを示し、また、マイクロアレイを用いた遺伝子発現プロファイリングの解析から NST1 あるいは NST2 の過剰発現体では、セルロースおよびリグニン生合成関連遺伝子の発現が過剰に上昇していることを示し、二次壁肥厚のアクティベーターであることを明らかにした。レポーター遺伝子を利用したプロモーターの活性の解析から NST2 の発現は、薬に特異的であり、NST1 の発現は、薬と花茎において見られることがわかった。そこで NST1 リプレッサーを自己のプロモーターで発現させると、一部の個体で花茎における二次木部の二次壁肥厚が著しく抑制された (図 1)。さらに、NST サブグループに属する NST3 の発現をレポーター遺伝子を利用して調べた結果、茎や胚軸の二次木部で強い活性が検出された。そこで NST3 リプレッサーを NST3 プロモーターで植物に発現させると、NST1 と同様に一部の個

体で花茎における二次木部の二次壁肥厚が著しく抑制された (図 1)。これらのことから *NST1* と *NST3* が機能重複して茎や胚軸における二次木部の形成を制御していることを示すことが出来た。さらに T-DNA タグラインを利用して *NST1* *NST3* の二重遺伝子破壊株を作製したところ、二重遺伝子破壊株は、茎や胚軸における二次木部の形成が全く起こらないことが明らかになった (図 2)。一方、*NST1* あるいは *NST3* 単独の変異体では、このような表現型は、見られなかったことから *NST1* と *NST3* は、機能重複した遺伝子であることが示された。*NST1* *NST3* 二重遺伝子破壊株は、二次壁の形成ができないことから、花茎を直

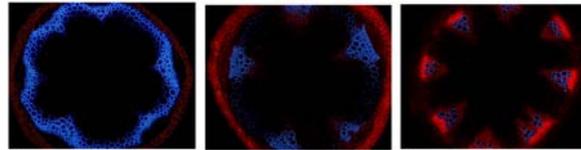


図 1. NST1SRDX または NST3SRDX を NST1 プロモーターまたは NST3 プロモーターで発現させると二次木部の形成が抑制される。一番左は野生株、真ん中は NST1SRDX を NST1 プロモーターで発現させた場合。一番右は NST3SRDX を NST3 プロモーターで発現させた場合。

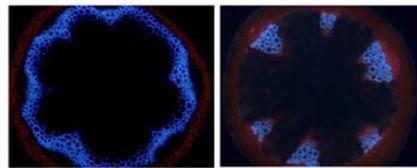


図 2. NST1, NST3 二重遺伝子破壊株は茎や胚軸において二次木部の形成が全く起きない。結果として植物は直立できない。左側が野生株、右側が二重遺伝子破壊である。



立させる強度をもたないことがわかり (図 2)、また、茎の強度をヤング率を指標にして測定してみると野生株に比べて著しく弱いことが明らかになった。この表現形は *NST1* または *NST3* を含むゲノム断片を形質転換することでほぼ完全に回復し、得られた表現型が *NST1 NST3* 遺伝子にあることを証明した。また、*NST1 NST3* 二重遺伝子破壊株ではセルロース、リグニンなどの二次壁構成成分の合成にかかわる酵素類の遺伝子発現が野生株に比べて著しく減少していた。これらのことから機能重複した *NST1*、*NST3* は、茎や胚軸の二次木部形成を制御するきわめて重要な因子であることがわかった。また *NST1*、*NST3* の相同遺伝子は木本植物であるポプラのゲノム中にも見出されることから、今回の所見は木本植物における木質の改変などの応用に道を開くと考えられる。

## B. TCP ファミリーの網羅的解析

TCP 転写因子は、植物特異的な転写因子ファミリーであり、シロイヌナズナには 28 個の遺伝子が存在する。これまでに 5 個の TCP 遺伝子を標的とするマイクロ RNA を過剰発現すると、ロゼット葉がギザギザ状の形態を示すことが報告されているが、それらの機能については、未知であった。そこでファミリーの一つである TCP3 をリプレッサーに機能変換し、シロイヌナズナで発現させると、子葉の形態が著しく変化し、異所的な頂端分裂組織の形成を誘導することがわかった。また、植物体まで生長したものでは、ロゼット葉がギザギザの形態を示すことがわかった (図 3)。この異所的な頂端分裂組織を形成する形態変異は、分裂組織の形成に必要な境界領域特異的な遺伝子である *CUC1* 遺伝子の過剰発現体と似ていることから、*CUC1* の発現を TCP3 リプレッサー発現体で調べた。本来、野生型では、頂端分裂組織は、子葉間の限られた部位に形成され、同時に *CUC1* は、頂端分裂組織の周辺の限定された領域でのみ発現している (図 3)。ところが TCP3 リプレッサー発現体では、



図 3. TCP3 キメラリプレッサーと mTCP3 過剰発現によって誘導される表現型。

左上図：野生型。左から、子葉、ロゼット、*CUC1* 発現部位。頂芽分裂組織が形成される周辺に限定的に発現する。

左下図：TCP3 キメラリプレッサー発現体。左から、異所的な頂芽分裂組織が形成された子葉、ギザギザの形態を持つロゼット葉、*CUC1* の子葉における異所的な発現。発現領域が子葉全体に拡散している。

右図：mTCP3 過剰発現体。子葉が融合している

*CUC1* の発現領域が拡散していることが明らかになった (図3)。この発現領域が広がる現象は、*CUC1* 以外の境界領域特異的な遺伝子においても認められた。そこで、*TCP3* のマイクロRNA の標的配列を改変した *mTCP3* を過剰発現させたところ、*TCP3* リプレッサーとは逆に境界領域特異的な遺伝子の発現が、頂端分裂組織からなくなり *cuc1 cuc2* 遺伝子二重変異体と同様に子葉が融合することがわかった (図3)。これらのことから、*TCP3* は *CUC* 遺伝子の発現を抑え、分裂組織の形成、ならびに器官形成を制御することが明らかになった。

*TCP* ファミリー遺伝子はそのアミノ酸の相同性から図4の系統樹で示される様に、*CYC/TB* サブファミリーと *PCF* サブファミリーから成る。*TCP* ファミリーの機能をさらに解析するため、*CYC/TB* サブファミリーの網羅的解析を行った。*TCP3* を含む8つの *TCP* キメラリプレッサーをそれぞれ植物に導入したところ、8つの *TCP* キメラリプレッサーが子葉に異所的なシュートを持ち、縁が湾曲する表現型を示した。また、*CUC* 遺伝子の異所発現が8つの *TCP* キメラリプレッサーで認められ、これらの結果から8つの *TCP* 転写因子は似た機能を持つと考えられた。

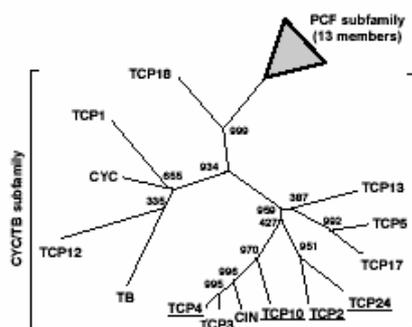


図4. *TCP*ファミリーは*CYC/TB* および *PCF*サブクラスに分類される。数値はブートストラップ値。下線はmicroRNA JAW の標的配列を有することを示す。

これらの *TCP* 遺伝子の発現解析(図5)から、8つの *TCP* 遺伝子は全て子葉、葉、根、蕾および未成熟さやで高発現していた。それぞれの遺伝子のプロモーター解析(図6)を行ったところ、*TCP3*、*TCP10* と *TCP5*は子葉で強い活性を示したが、*TCP24*と *TCP2*は葉と比較して子葉では弱い活性が認められた。一方、*TCP13*と *TCP17*のプロモーターは子葉の特に維管束に特異的に強い発現がみられた。これらの結果から8つの *TCP* 遺伝子が子葉で発現しているが、その発現様式は遺伝子ごとに若干異なり、機能分担が示唆された。今後各遺伝子の生物学的役割について器官形成の観点から詳細に解明したいと考えている。

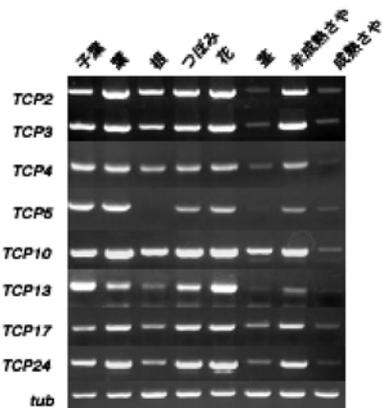


図5. RT-PCRによる*TCP*遺伝子の発現プロファイル。tub:  $\beta$ -tubulin遺伝子で内部コントロール

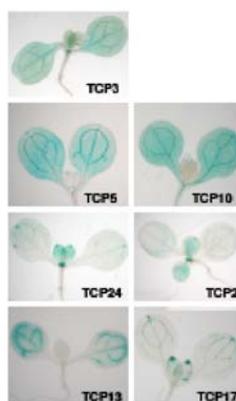


図6. 各*TCP*遺伝子のプロモーターにGUSを融合させ、プロモーター活性部位を解析した。

### C. 遺伝子ネットワークの作成

キメラリプレッサー形質転換植物などのマイクロアレイ解析から、下流遺伝子の同定を行っている。これらのデータに加え公開データを統合し、インフォマティクスを駆使して遺伝子ネットワークの図式化を試みた (図7)。今後、データの蓄積に伴ってさらに詳細な転写因子ネットワークが描けると考えられる。植物遺伝子機能ネットワークの構築によって植物の営みが分子レベルから解明され、学術的ならびに産業応用の点からも意義の高い研究成果が期待される。

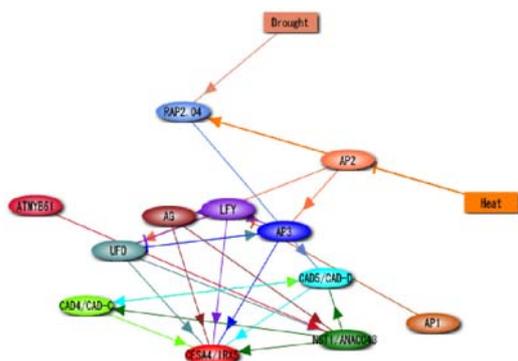


図7. 遺伝子ネットワークを可視化した例：IRX5(セルロース合成酵素)はNST1をはじめとする転写因子、また環境因子に制御されていることを示す。

### イネ転写因子研究グループ

- (a) イネの NAC ドメインを持つ転写因子遺伝子の機能解析：乾燥、高塩、低温誘導性が見られる OsNAC6 と、シロイヌナズナの CUC1 に相同性が高い OsNAC2 について解析した。酵母を用いた実験からいずれの OsNAC にも転写活性化能があること、タマネギ表皮細胞に GFP 融合遺伝子を導入する実験から、これらは核に局在することが示された。OsNAC6 の発現解析から、メチルジャスモン酸に対しても応答が見られることが示され、生物学的ストレスに対しても応答することが示唆された。生育阻害が見られた OsNAC6 過剰発現イネを用いてマイクロアレイ解析すると、多くのストレス誘導性遺伝子および生物学的ストレス誘導性遺伝子発現が上昇していた。イネへの RD 付加キメラ OsNAC6 遺伝子の導入を実施したが、導入遺伝子を強く発現する形質転換体が得られず、致命的な影響が考えられた。
- (b) イネの bHLH ドメインを持つ転写因子遺伝子の機能解析：非ストレス条件下での OsPIF1 遺伝子の発現は、暗期で低く明期で上昇する日周変動が見られた。乾燥ストレス条件下では、明期における発現上昇が抑制された。プロモーター：GUS 解析の結果、節間の特定部位において強い発現が観察された。OsPIF1 機能欠損イネ (RD を用いた OsPIF1 ドミナントネガティブ型イネ) の稈長は野生型と比べ短くなり、過剰発現型イネの稈長は長くなった (図8)。これらの違いは節間の数ではなく上位の節間の長さの違いに因るものであった (図8)。種子の形態について観察したところ、機能欠損イネの種子は有意に短粒化し、逆に過剰発現型イネの種子は長粒となった (図9)。成熟したイネの第1節間の differentiation zone に相当する部位の縦断面を観察したところ、機能欠損イ

ネの柔細胞の大きさは野生型と比べ小さく、過剰発現型イネの柔細胞の多くは大型化していた (図 10)。OsPIF1 機能欠損イネと過剰発現型イネを用いてマイクロアレイ解析を行い、OsPIF1 によって制御されている下流遺伝子について探索したところ、endo-xyloglucan transferase をはじめとする細胞壁の生合成に関与していると予想される遺伝子が多く見出された。



図 8. OsPIF1 過剰発現イネ, OsPIF1 機能欠損イネの稈の形態. 成熟したイネの葉鞘と葉身を取り除き、節の位置を確認した。赤矢印は節を示す。a: 野生型 (非形質転換イネ), b, c: OsPIF1 過剰発現イネ, d, e: OsPIF1 機能欠損イネ。

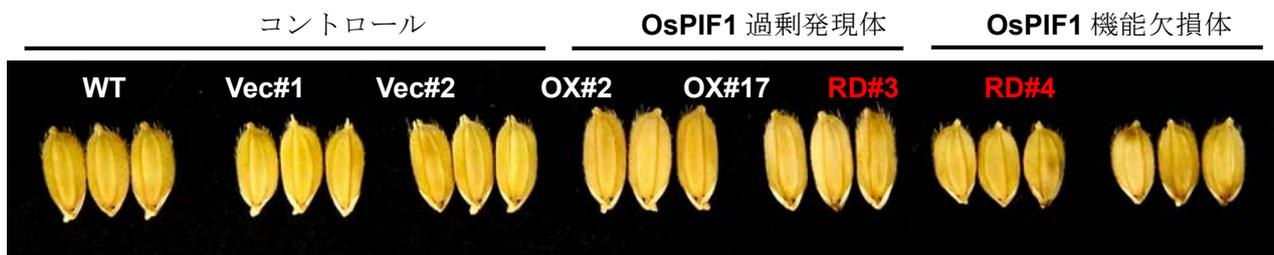


図 9. OsPIF1 過剰発現イネ, OsPIF1 機能欠損イネの種子. コントロールとして野生型 (WT), ベクターコントロール (Vec#1, Vec#2) を、OsPIF1 過剰発現イネとしてライン#2 (OX#2), ライン#17 (OX#17) を、OsPIF1 機能欠損イネとしてライン#3 (RD#3), ライン#4 (RD#4) を比較のために用いた。

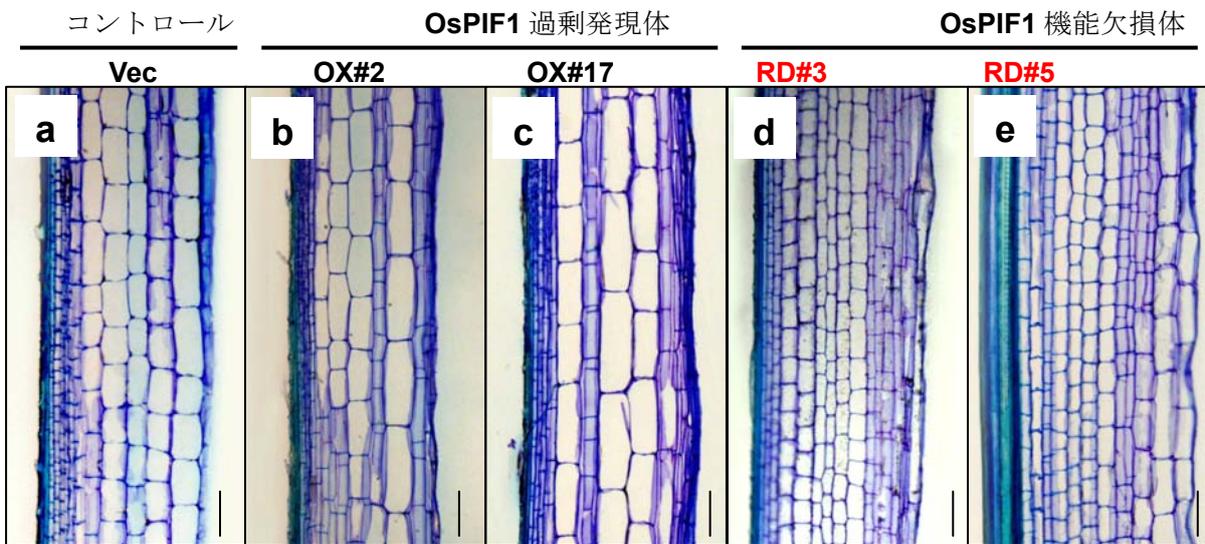


図10. OsPIF1 過剰発現イネ, OsPIF1 機能欠損イネの節間の縦断面. 成熟したイネの第1節間の differentiation zone に相当する部位の縦断面を観察した. 左側が表皮, 右側の余白は髓腔に相当する. a: ベクターコントロール, b, c: OsPIF1 過剰発現イネ, d, e: OsPIF1 機能欠損イネ.

(c) シロイヌナズナの bZIP ドメインを持った転写因子遺伝子の機能解析: アブシジン酸 (ABA) 応答配列 (ABRE) に結合する bZIP 型転写因子 AREB1 の機能を明らかにするために、活性型 AREB1 過剰発現型、および RD を用いたドミナントネガティブ型の形質転換シロイヌナズナを作製し表現型の解析を行った。その結果、コントロール植物と比較して、恒常的発現型では生長が遅延したのに対し、ドミナントネガティブ型では生長の促進が認められた。また、恒常的発現型では ABA の感受性が増し乾燥耐性能の向上がみられたのに対し、ドミナントネガティブ型ではその逆の表現型が認められた (図11)。これらの結果から、AREB1 は ABA シグナル伝達系を介した乾燥ストレス



図11. プレート上で4時間乾燥処理した後、再び水を入れて一晩おいた後の写真。活性型 AREB1 過剰発現植物は、生存しているのに対し、ドミナントネガティブ型植物 (AREB1:RD 過剰発現植物) では、死滅した。

応答において正の制御因子として重要な役割を果たしていることが示された (図 1 2)。

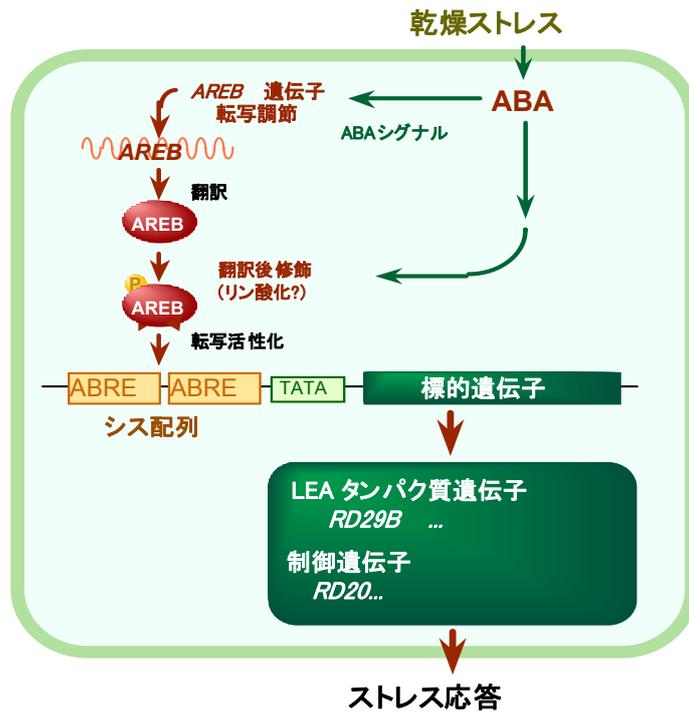


図 1 2. AREB1 を介した乾燥ストレス応答における ABA シグナル伝達系のモデル図。

### 遺伝子発現研究グループ

植物特異的 ERF/AP2/DREB, NAC, WRKY 転写因子およびストレス誘導性転写因子等の標的遺伝子群を、遺伝子抑制植物体 (CRES-T 法)・過剰発現植物体とマイクロアレイ技術を用いて同定し、転写因子機能ネットワークを明らかにする目的で、下記の研究を行った。

a) シロイヌナズナのストレス誘導性転写因子 WRKY40 の機能ネットワーク解析：

これまでのマイクロアレイ解析などにより、WRKY40 遺伝子は、乾燥・塩・低温などのストレスやサリチル酸・メチルジャスモン酸・アブシジン酸などのホルモン、

*Alternaria brassicicola* や *Pseudomonas syringae* などの病原菌の感染などにより発現誘導されることを明らかにしてきた。今回、WRKY40 遺伝子の過剰発現植物を作製し、その表現型解析を行ったところ、過剰発現植物は *Pseudomonas syringae* 病原菌の感染に対して抵抗性を示した (図 1 3)。また、過剰発現植物のマイクロアレイ解析により、パーオキシダーゼ、リポキシナーゼなどの病害

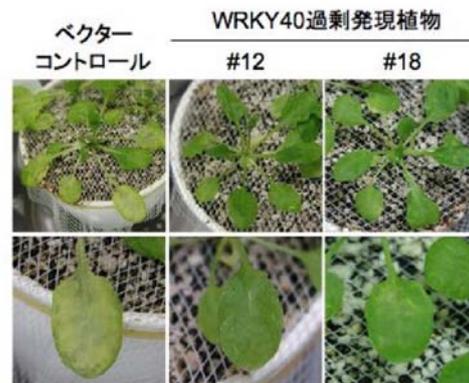


図 1 3. WRKY40 過剰発現トランスジェニック植物 (Line No. 12, No. 18) は、*Pseudomonas syringae* pv. *maculicola* に抵抗性を示した。

応答に関連する遺伝子の発現が上昇していることを示した。これらの結果から、WRKY40は耐病性のシグナル伝達経路において機能する転写因子であることが示唆された。

b) シロイヌナズナ PHD フィンガー遺伝子 *MS1* のターゲット解析：

昨年度、雄性不稔植物作製の試みとして、シロイヌナズナ雄性不稔変異体の一つである *ms1* の原因遺伝子 *MS1* (転写因子) と遺伝子サイレンシング技術(CRES-T 法)を用いて、雄性不稔シロイヌナズナの作製を試み、その結果、*ms1* 変異体と同様な表現型変異を示す形質転換体が多数得られ、CRES-T 法の効果が示されたことを報告した。PHD フィンガーモチーフを有する *MS1* 遺伝子ファミリーはシロイヌナズナゲノムに 4 個存在し、これらは花粉発生機構に関与する植物特異的な遺伝子群と考えられている。そこで今年度は、*MS1* 転写因子のターゲット解析を行った。最初に、公開されているマイクロアレイデータベースを利用して、*ms1* 変異体の花序で発現が抑制されている 60 遺伝子を同定した。次に、*MS1* とグルココルチコイドホルモン結合ドメインとの融合タンパク質発現ベクターを導入した、形質転換 *ms1* 植物体を用い、30 遺伝子についてホルモン特異的な誘導性を調べた。その結果、20 遺伝子がホルモン添加後 24 時間以内に誘導され、直接または間接的なターゲット遺伝子であることが明らかとなった。一方、*ms1* 変異体の顕微鏡解析により、*MS1* は花粉エキシン、花粉サイトゾル、タペータムの発生過程に重要な役割を果たしていることが明らかとなった。以上の結果から、同定された遺伝子群がこれら発生過程に関与することが示された。

c) マイクロアレイ解析による種々の植物特異的転写因子の標的遺伝子の探索：

高木グループの作製した形質転換体を用いて、種々の植物特異的転写因子の標的遺伝子の探索をマイクロアレイ解析により進めた。平成17年度は、RAP2.4遺伝子(AP2/ERF転写因子ファミリーに属する)の過剰発現植物や、SPL10遺伝子(SBP転写因子ファミリーに属する)にリプレッションドメイン(SRDX)を付与したキメラリプレッサーの過剰発現植物を、アジレント22Kマイクロアレイを用いて解析し、標的遺伝子の候補遺伝子を同定した。

d) シロイヌナズナ全転写因子cDNAクローンの収集

シロイヌナズナゲノム中に存在する全ての転写因子の機能の解明を目指して、全転写因子のドミナントネガティブ型トランスジェニックシロイヌナズナを作製するために、現在までにリソースセンターなどから入手できていない約500個の転写因子cDNAの収集を行っている。前年度までに作製した転写因子データベースの配列情報をもとにプライマーを設計し、完全長cDNAライブラリーを鋳型としてcDNAクローンを単離している。平成17年度は200クローンの単離に成功し、うち15遺伝子に関しては、新奇のスプライシング異性体を発見した。

### 有用遺伝子探索グループ

昨年度に引続き産業技術総合研究所で作製されたキメラリプレッサー型転写因子遺伝子を網羅的にシロイヌナズナに導入し第一世代の種子を得、産総研に送付し、検定を行ってもらった。導入遺伝子数の増加を図るため、必要な実験設備の拡張(培養棚の購入)を行

った。週あたりの導入数を昨年度の5から10遺伝子に増加した。本年2月時点で365遺伝子を終えた。ランダムに抽出した系統について導入頻度を調べた結果、種子200 $\mu$ l当たり平均70(10~200)の遺伝子導入種子が得られ、安定した形質転換頻度を得る実験系を確立することが出来た。導入頻度自体も昨年度に比べ10倍程高くなり、予想される頻度となった。得られた形質転換体の発芽試験により、総系統の約40%について地上部に形態変化が現れた。メリステムの発育不全、早期の花芽形成、子葉の形態変化、体制そのものの変化など、多様であった。目には見えないが、おそらく代謝関連の変化やストレス応答などある特定環境条件に曝された時に特異的に変化を起こす系統も多数存在することが予想される。したがって網羅的なライブラリーの作製に向けて安定、確実な実験結果を得ることができた。

### 3. 研究実施体制

シロイヌナズナ転写因子研究グループ

- ①研究分担グループ長：高木 優（産業技術総合研究所、チーム長）
- ②研究項目：シロイヌナズナ転写因子の機能解析

イネ転写因子研究グループ

- ①研究分担グループ長：篠崎 和子（国際農林水産業研究センター、特定研究主査）
- ②研究項目：イネの転写因子の機能解析

遺伝子発現研究グループ

- ①研究分担グループ長：篠崎 一雄（理化学研究所、主任研究員 センター長）
- ②研究項目：マイクロアレイを用いた転写因子および標的遺伝子の解析

有用遺伝子探索グループ

- ①研究分担グループ長：我彦 広悦（秋田県立大学、教授）
- ②研究項目：キメラリプレッサー発現形質転換シロイヌナズナ植物体種子の作製

### 4. 主な研究成果の発表（論文発表および特許出願）

(1) 論文（原著論文）発表

シロイヌナズナ転写因子研究グループ

- Mitsuda N, Seki M, Shinozaki K, Ohme-Takagi M. The NAC transcription factors NST1 and NST2 of Arabidopsis regulate secondary wall thickenings and are required for anther dehiscence. *Plant Cell*. 2005 Nov;17(11):2993-3006
- Iwase A, Ishii H, Aoyagi H, Ohme-Takagi M, Tanaka H. Comparative analyses of the gene expression profiles of Arabidopsis intact plant and cultured cells. *Biotechnol Lett*. 2005

Aug;27(15):1097-103.

- Kyoko Matsui1, Keiichiro Hiratsu, Tomotsugu Koyama, Hideo Tanaka and Masaru Ohme-Takagi1  
A Chimeric AtMYB23 Repressor Induces Hairy Roots, Elongation of Leaves and Stems, and Inhibition of the Deposition of Mucilage on Seed Coats in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 46(1):147-155(2005)

#### イネ転写因子研究グループ

- Sakuma, Y., Maruyama, K., Osakabe, Y., Qin, F., Seki, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006) Functional analysis of an Arabidopsis transcription factor, DREB2A, involved in drought-responsive gene expression. *Plant Cell* in press.
- Furihata, T., Maruyama, K., Fujita, Y., Umezawa, T., Yoshida, R., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006) ABA-dependent multisite phosphorylation regulates the activity of a transcription activator AREB1. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 1988-1993.
- Nakashima, K., Fujita, Y., Katsura, K., Maruyama, K., Narusaka, Y., Seki, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006) Transcriptional regulation of ABI3- and ABA-responsive genes including *RD29B* and *RD29A* in seeds, germinating embryos, and seedlings of *Arabidopsis*. *Plant Mol. Biol.* 60, 51-68.
- Ito, Y., Katsura, K., Maruyama, K., Taji, T., Kobayashi, M., Seki, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006) Functional analysis of rice DREB1/CBF-type transcription factors involved in cold-responsive gene expression in transgenic rice. *Plant Cell Physiol.* 47, 141-153.
- Nakashima, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006) Regulons involved in osmotic- and cold-stress-responsive gene expression in plants. *Physiologia Plantarum* 126, 62-71.
- Fujita, Y., Fujita, M., Satoh, R., Maruyama, K., Parvez, M.M., Seki, M., Hiratsu, K., Ohme-Takagi, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2005) AREB1 is a transcription activator of novel ABRE-dependent ABA-signaling that enhances drought stress tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell* 17, 3470-3488.

#### 遺伝子発現研究グループ

- Oono, Y., Seki, M., Satou, M., Iida, K., Akiyama, K., Sakurai, T., Fujita, M., Yamaguchi-Shinozaki, K. and Shinozaki, K. (2006) Monitoring expression profiles of Arabidopsis genes during cold acclimation and deacclimation using DNA microarrays, *Funct.*

Integr. Genomics, in press.

- Iida, K., Seki, M., Sakurai, T., Satou, M., Akiyama, K., Toyoda, T., Konagaya, A. and Shinozaki, K. (2005) RARTEF: database and tools for complete sets of Arabidopsis transcription factors, DNA Res. 12, 247-256.
- Kamei, A., Seki, M., Umezawa, T., Ishida, J., Satou, M., Akiyama, K., Zhu, J-K. and Shinozaki, K. (2005) Analysis of gene expression profiles in *Arabidopsis salt overly sensitive* mutants *sos2-1* and *sos3-1*, Plant Cell Environ., 28, 1267-1275

(2) 特許出願

H17 年度出願件数 : 1 件 (CREST 研究期間累積件数 : 25 件)