

「植物の機能と制御」

平成 14 年度採択研究代表者

高木 優

((独) 産業技術総合研究所 ゲノムファクトリー研究部門 研究グループ長)

「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

発生、形態形成、環境応答、物質代謝を含め、植物の多様な機能は、個々の遺伝子の発現調節によって制御されていることは言うまでもない。これら遺伝子発現調節に対し、植物では転写レベルの制御が、植物の機能制御に中心的な役割を果たしていることが示されており、それ故個々の転写因子の機能、すなわち、転写因子が制御する形質と標的遺伝子群を解明することは、植物の機能制御と遺伝子発現制御との関係を明確にしていく上で有効な方法である。転写因子を含め遺伝子の機能解析を行うには、対象とする遺伝子の欠損株を解析することが端的な方法であるが、植物の転写因子遺伝子は、大きなファミリーを形成し重複遺伝子が数多く存在することから、遺伝破壊や相補的な RNA 導入等の従来の方法では、植物の転写因子の機能解析が容易ではない。そこで、我々は転写抑制因子を用いた遺伝子サイレンシングシステム (CRES-T 法) 開発し、これまで困難であった重複した転写因子の機能解明を可能にした。本課題では、シロイヌナズナ、イネをモデルとして、CRES-T 法を中心に用いて個々の転写因子の機能解明を行い、同時にマイクロアレイ等を用いそれぞれの転写因子が制御する遺伝子のプロファイリング解析をおこなう。これら転写因子が制御する形質と遺伝子を明らかにすることにより、転写因子間の機能ネットワークを解明することが本プロジェクトの目的である。また、応用的展開を見据えた木本植物における転写因子の操作についても研究を進める。

シロイヌナズナ転写因子研究グループ

当該研究グループで開発した遺伝子サイレンシング技術 (CRES-T 法) を用いて、双子葉のモデル植物であるシロイヌナズナにおいて植物特異的な転写因子を中心にそれらが制御する形質と遺伝子について解析し、個々の転写因子の機能解明を行う。これらの情報を蓄積し、転写因子の機能ネットワークの解明をおこなう。また、本研究で中心的な役割を果たすリプレッションドメインを介した転写抑制機能を解明する。

イネ転写因子研究グループ

単子葉のモデル実験植物であるイネについて、植物特異的な転写因子の機能解析をおこなう。イネの特性向上に有益であると考えられるストレス応答、形態形成などに関わる転写因子についてマイクロアレイ等を用いて調査し、完全長 cDNA を用いて作製したキメラ

遺伝子を用いてドミナントネガティブ型と過剰発現型植物を作出する。また、個々の形質転換植物体の表現型を調査し、これらの植物体で発現様式に変化が見られる遺伝子群の解析をマクロアレイを用いて行なう。また、シロイヌナズナの転写因子で得られている結果と比較して、双子葉植物と単子葉植物との違いや類似点を明らかにする。イネは我が国にとって重要な作物であると同時に単子葉植物のモデル植物であり、得られた成果はさらに世界の食糧を支えるコムギやオオムギ、トウモロコシなどの穀物の分子育種に応用できる。特に、乾燥、塩害、低温、高温などのストレスに対する耐性の獲得や、伸長成長などの器官形成に関与すると推定される転写因子は、イネの特性向上に有益な遺伝子であると考えられる。それらの完全長 cDNA を用いて、CREST-T システムによりドミナントネガティブ型植物と過剰発現型植物を作製し、得られた形質転換体の解析を行っている。

遺伝子発現研究グループ

この研究では、転写リプレッサー (SRDX) を用いた遺伝子サイレンシング技術 (CRES-T システム) に加え、ゲノム情報やインフォマティクス、マイクロアレイ技術などを利用して、植物特異的な転写因子が制御する形質およびそれらの標的遺伝子群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を目的としている。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 bZIP ファミリー転写因子や花粉発生機構に関与する PHD フィンガー遺伝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推定した。今後、本グループの網羅的解析により、さらに多くの転写因子制御経路を明らかになり、複雑な転写ネットワークの全貌解明に迫ることができると期待される。

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網羅的に作製する。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。これまでの個別遺伝子導入に加え、有用作物としてイネの転写因子遺伝子 NAC の研究を行う。

木質制御研究グループ

植物の木質形成に関わる転写因子である NST の機能について、木本植物であるポプラを用いて解析する。木質形成に関与する転写因子の機能研究を行うため、木本植物ポプラを用いて木質形成に関与すると予想される転写因子の機能解析を行う。ポプラ等樹木は実用化植物として極めて重要であり、本グループでの研究は今後の応用展開のために必要性が高い。

2. 研究実施内容

シロイヌナズナ転写因子研究グループ

①NST ファミリーの解析

18年度は、植物特異的な NAC、TCP、SPL ファミリーの転写因子を中心に、それぞれの転写因子に対するキメラリプレッサーを発現するシロイヌナズナ形質転換体を作成し、それらの表現型の解析と表現型に変異が現れたものに関して、マイクロアレイ等を利用して下流で制御されている遺伝子群の解析を行った。NAC 転写因子ファミリーの NAC SECONDARY WALL THICKENING PROMOTING FACTOR(NST)遺伝子群である NST1, NST2, NST3 の解析を進め、NST1 と NST3 が、鞘の開裂に必要な鞘のバルブ内皮層の二次壁形成を制御していることを明らかにした(図1)。これらの遺伝子の欠損株、あるいはキメラリプレッサー発現体においても、導管の二次壁形成に対しては影響が無いことから、NST 群は導管以外の二次壁形成を制御していると考えられる。これまでに、NST1 と NST2 が葯の二次木部形成、NST1 と NST3 が茎と胚軸(木本では幹に相当する領域)の二次壁形成を制御する因子であることを示しており、今回の結果から、NST 転写因子群は、複雑に機能する組織を重複させながら維管束を除く植物の組織の二次壁の形成を制御するマスターレギュレーターであることが明らかになった(図2)。

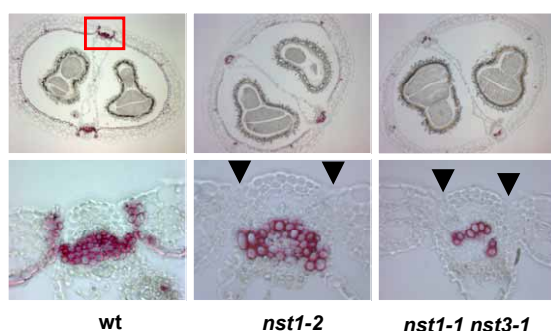


図1 NST 破壊株における果実鞘での二次壁形成の抑制。

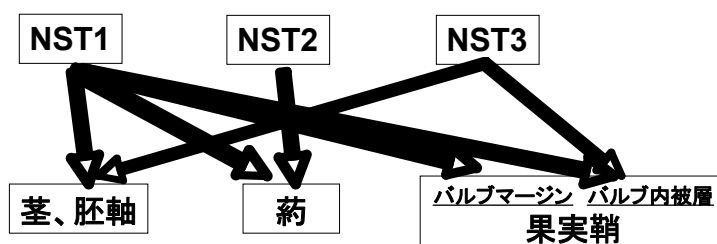


図2 NST 転写因子群は植物の様々な部位での二次壁(木質)形成を制御する

②TCP ファミリーの解析

TCP 転写因子ファミリーについては、これまでに機能を重複する TCP 転写因子が頂端分裂組織の形成に必要な *CUC* 遺伝子の発現を負に制御し、植物の形態形成に重要な役割を担う転写因子であることを明らかにした。さらに、これら TCP 遺伝子の転写領域をプロモーター・リポーター遺伝子を用いて、また、mRNA の存在を *in situ* hybridization 法を用

いて調べたところ、TCP3 遺伝子は、胚の維管束領域で発現し、胚の子葉部分に mRNA が特に蓄積することが判った。いずれにおいても、茎頂分裂組織の領域では、発現が見られずこの領域で CUC を含む茎頂分裂組織の形成に関与する遺伝子が発現することと一致している。すなわち、TCP 遺伝子は、茎頂分裂組織では、転写レベルと転写後のレベルで負の制御を受けていることが明らかになった。これは、TCP3 に mRNA の制御に関与する miRJAW の発現領域と相関があると示唆される。一方、TCP 転写因子は、CUC 遺伝子の発現を負に制御していることから、CUC 遺伝子の制御に関与している miR164 の発現を調べた。その結果、TCP3 のキメラリプレッサーを発現している植物体では、miR164 の発現レベルが顕著に減少していることが認められ、TCP3 が miR164 の発現を介して CUC 遺伝子の発現抑制を行っていることが示された（図 2）。しかし、TCP 遺伝子は、CUC 遺伝子の転写レベルも制御していることから今後さらなる解析が必要である。

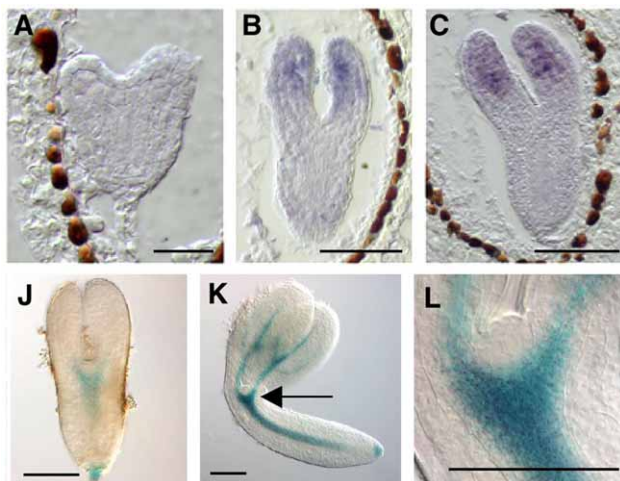


図 1 In situ hybridization 法による TCP3 遺伝子の発現様式(A-C)
TCP3 プロモーター：GUS 遺伝子用いた、TCP3 の転写様式の解析

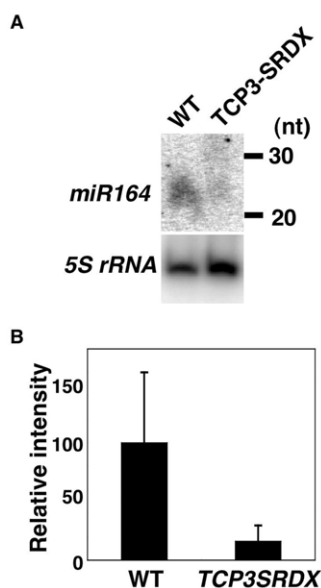
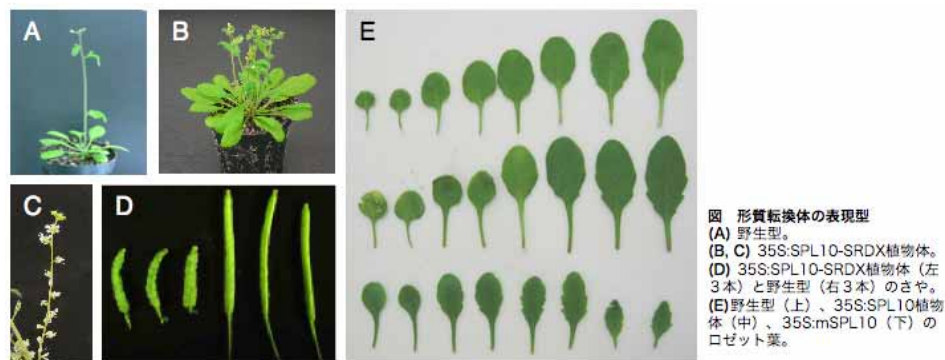


図 2 TCP3 転写因子による miR164 の発現制御。
TCP3SRDX を発現する植物体では、miR164 の RNA レベルが減少している (A:RNA blot, B:定量化グラフ)。

③SBP-box 遺伝子の機能解析

SBP-box ファミリーは SBP ドメインを DNA 結合領域として持つ植物特異的な転写因子群である。シロイヌナズナでは 16 遺伝子 (SPL1~SPL16) がこのファミリーに属する。そのうちいくつかは花成・花器官形成に働く *APETALA1* (*API*) プロモーターへの結合が示されており、SBP-box 遺伝子の花における役割が示唆されている。また、16 遺伝子のうち 10 遺伝子が miR156 および miR157 の標的配列を持ち、これらの microRNA により制御を受けることが知られている。しかしながら、SBP-box 遺伝子の生物学的な役割はほとんど明らかにされていない。

野生型におけるシロイヌナズナ SBP-box 遺伝子の組織別発現解析を行ったところ、*SPL10*、*SPL11*、*SPL2* の発現パターンが、*API* ホモログであり一部重複した機能を持つ *FRUITFULL* (*FUL*) の発現パターンと似ていることが明らかになった。*FUL* は花成後の茎頂や心皮などで発現し、鞘や茎生葉の形成に働くことが知られている。*SPL10*、*SPL11*、*SPL2* はアミノ酸配列の相同性が高く、また各遺伝子に T-DNA が挿入した遺伝子破壊株では表現型が表れなかったことから、これらの遺伝子が重複した機能を持つことが示唆された。そこで、CRES-T 法を用いた解析を行った。*SPL10* に転写抑制ドメインを付加したキメラリプレッサー (*SPL10-SRDX*) を植物体内で過剰発現させると、頂芽優勢の欠失、矮小化、花序形態の異常、花器官および鞘の縮小化が見られた (図 A-D) 。鞘は *ful* 変異体と同様な表現型を示した。*35S:SPL10-SRDX* 植物体では *FUL* の発現が低下していたが、*API* の発現は野生型と差がなかった。次に、*SPL10* 過剰発現体を作成したが、形態に変化は見られなかった。しかし、*SPL10* は microRNA の標的となる配列を持つことから、その配列に変異を導入した *SPL10* (*mSPL10*) を過剰発現させた植物体を作成したところ、ロゼット葉の形態変化が見られた (図 E) 。ロゼット葉は幼若期と成熟期で形態などの性質が異なるが、*35S:mSPL10* 植物体では成熟期が早期化するという表現型を示したことから、*SPL10* は栄養生長期での生長相の促進に働くと考えられた。幼若期では miR156 の発現量が高いことが知られており、miR156 は *SPL10* を制御することにより生長相を制御していることが示唆された。また、*35S:mSPL10* 植物体では *FUL* 過剰発現体様の鞘の形態を示し、*FUL* の発現が上昇していることが明らかになった。さらに、トランジェントアッセイの結果から、*SPL10* は *FUL* プロモーターに結合することが示唆された。以上の結果から、*SPL10* は *FUL* プロモーターに結合してその発現を直接制御すること、また *SPL10* は microRNA によりその機能を制限されていることが示唆された。



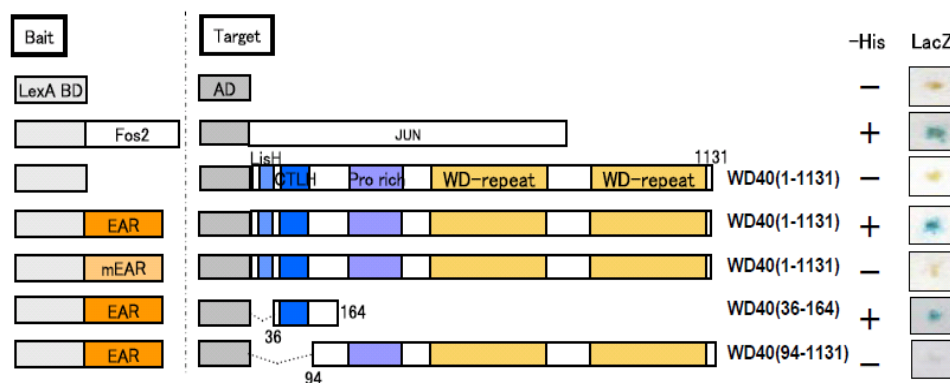
④転写抑制メカニズムの解明

CRES-T 法は、EAR-モチーフと呼ばれる植物特異的な転写抑制ドメインを利用して標的遺伝子の発現を抑制する遺伝子サイレンシングシステムである。しかし、この EAR-モチーフを介した転写抑制メカニズムについては未だ不明であり、EAR-モチーフがどのようにして下流の標的遺伝子の発現を抑制しているのか、その具体的なメカニズムの解明は、CRES-T 法を利用する上で重要な課題となっている。

これまでの知見により、EAR-モチーフは 6 残基のみで強力な転写抑制活性を持つことが示されているが、この 6 残基のみの短いペプチド鎖が、酵素活性等を有し直接転写抑制に作用しているとは考え難いことから、EAR-モチーフは、他の因子、つまりコリプレッサーと相互作用して転写抑制を担っていると推測された。そこで本年度は、このコリプレッサーを単離するために、酵母 two-hybrid システムを用いて、EAR-モチーフと相互作用するタンパク質のスクリーニングを行った。

播種後一週間のシロイヌナズナの芽生えから作製した cDNA ライブラリを用いて酵母 two-hybrid スクリーニングを行った結果、EAR-モチーフと結合する因子として、21 種類の候補タンパク質を単離した(図 1)。これらの候補タンパク質の中で、スクリーニングの際に最も多く陽性コロニーが得られた因子である WD40 タンパク質についてさらに詳細に解析を行った。その結果、単離された WD40 タンパク質には、そのアミノ酸配列中に、LisH ドメイン、CTLH ドメイン、プロリンリッチ領域、WD リピートと呼ばれる機能ドメインが保存されているが、これらの機能ドメインのうち、N 末側に存在する CTLH ドメインが EAR-モチーフとの結合に必要であることを明らかにした(図 2)。これまでに発表されている論文によると、今回得られた WD40 タンパク質は転写調節に関わる可能性が示唆されており、今後、EAR-モチーフを介した転写抑制への関係を明らかにしたいと考えている。また、今回のスクリーニングで得られた WD40 タンパク質以外の候補タンパク質についても詳細な解析を行う予定である。

anotations	number	
Heat Shock Protein	2	
WD40 protein	3	
LEA family protein	2	
diacylglycerol kinase	1	
protein kinase	1	
kinesin motor family protein	1	
aldose 1-epimerase family protein	1	
aminopeptidase M	1	
C2 domain protein	1	
alpha-hydroxy acid oxidase	1	
transcription elongation factor	1	
carbohydrate kinase	1	
Has single homolog	1	
glucosyl transferase family protein	1	(図 1)
ZCW7	1	酵母 two-hybrid スクリーニングにより単離された EAR-モチーフと相互作用する因子の種類と単離された数。
unknown protein	2	
	21	



(図 2)

酵母 two-hybrid システムを用い、WD40 タンパク質が EAR-モチーフに特異的に結合すること、および、その結合には WD40 タンパク質中の CTLH ドメインが重要であることを明らかにした。(mEAR は、EAR モチーフの配列に変異を入れて転写抑制活性を示さなくなった配列。)

イネ転写因子研究グループ

これまでに、OsNAC6 が様々なストレス誘導性遺伝子を制御していることや、OsNAC2 が CUC タイプの表現系に関与していることを明らかにした。また、OsDREB1F の制御下にある遺伝子群が OsDREB1A のそれらと異なっていることを示した。さらに、OsPIF1 がイネの節間伸長の制御に関与していることを示した。本年度は、この OsPIF1 に着目して解析を進め、以下の成果を得た。

- (1) OsPIF1 の乾燥、低温、高温、塩ストレス処理、ABA、GA、2,4D、ethephone 処理に対する発現の影響をリアルタイム RT-PCR によって解析した結果、乾燥と低温ストレス処理によって明期における発現上昇が阻害された (図 1 A)。GA による発現の影響は見られなかったことから、OsPIF1 の発現は GA 非依存的に制御されていると判断された (図 1 B)。
- (2) プロモーターGUS を導入した形質転換イネを作製し GUS 染色を行ったところ、幼植物体においては葉身と茎の内部の基部に近い部分にシグナルが検出された (図 2 A)。出穂期では、節において非常に強いシグナルが検出された (図 2 B)。

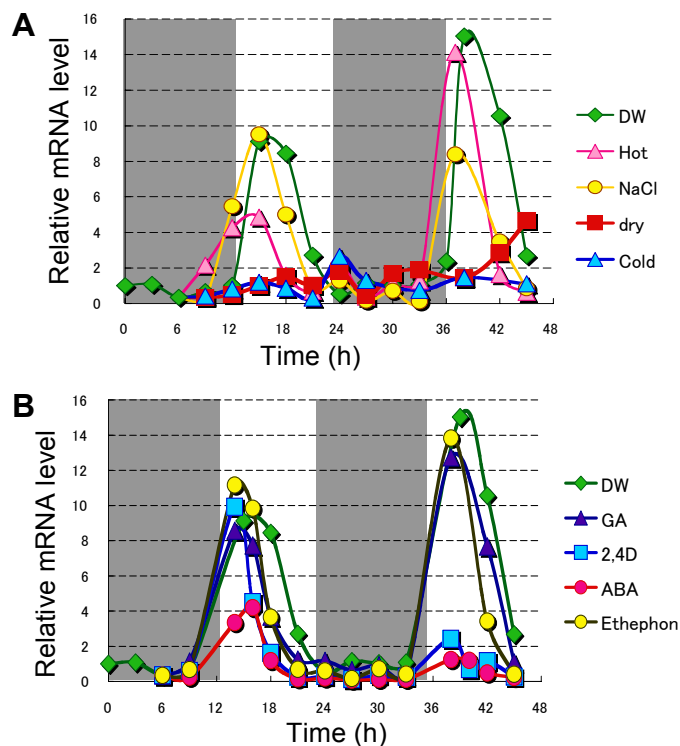


図 1. OsPIF1 遺伝子発現の(A)乾燥、低温、高温、塩ストレス処理、(B)ABA、GA、2,4D、ethephon 処理による影響：12 時間明暗サイクル下で発芽後 2 週間育てたイネ幼植物体を用いた。発現レベルはリアルタイム RT-PCR によって解析した。乾燥と低温ストレス処理によって明期における発現上昇が阻害された。GA による発現の影響は見られなかった。

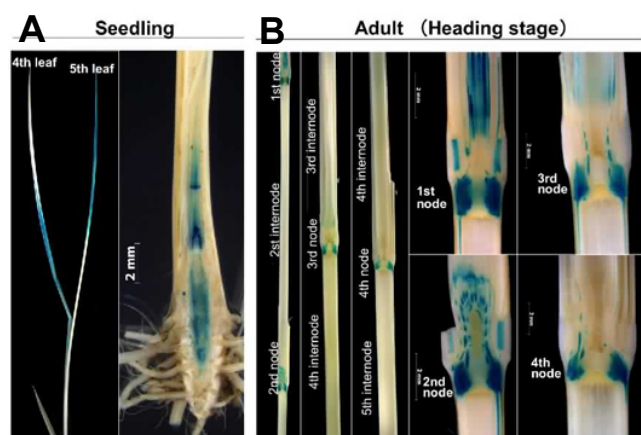


図 2. プロモーターGUS を導入した形質転換イネによる解析
幼植物体においては葉身と茎の内部の基部に近い部分にシグナルが検出された (A)。出穂期では、節において非常に強いシグナルが検出された (B)。

(3) マイクロアレイやリアルタイム RT-PCR による発現解析によって見出された OsPIF1 の標的候補遺伝子のイネプロトプラストを用いたトランジェント解析により、1-ACC 遺伝子が OsPIF1 の標的遺伝子として同定された (図 3 A)。さらに、OsPIF1 は光応答を正に制御している転写活性因子であることが明らかとなった (図 3 B)。

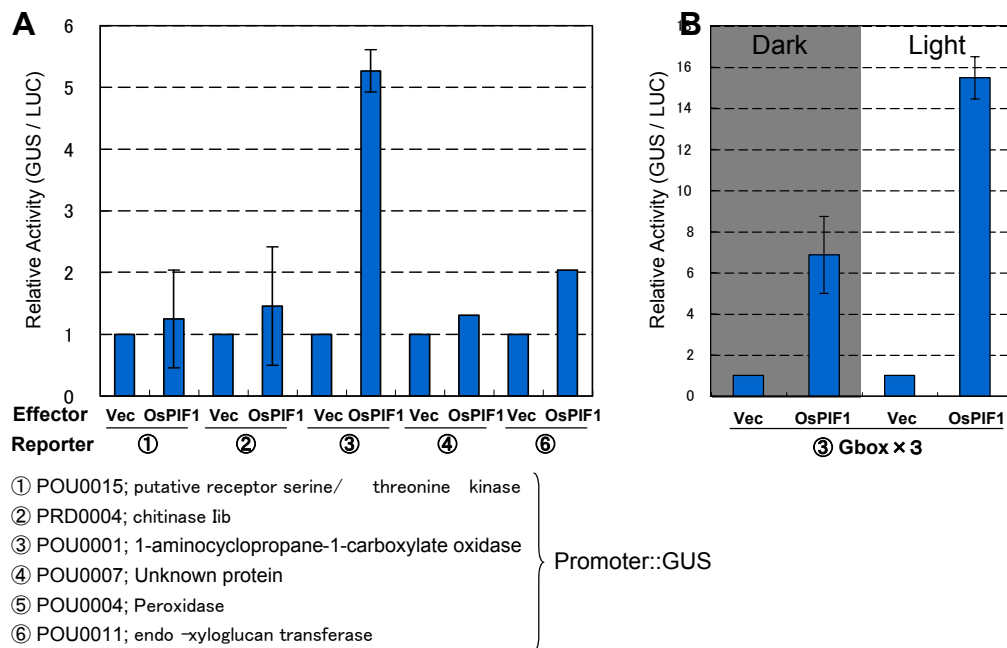


図3. イネプロトプラストを用いたトランスアクティベーション解析

A. OsPIF1 標的候補遺伝子のプロモーターを GUS に繋いでイネプロトプラスト中で OsPIF1 と共発現させ、培養後の GUS 活性を測定した。1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase のプロモーターを用いた際に GUS 活性の上昇が見られた。

B. OsPIF1 の転写活性化能の光による影響を調べた。光によって OsPIF1 の転写活性化能は増大した。

これら結果から、

(A) OsPIF1 の明期における発現上昇の抑制は、乾燥ストレス処理時だけでなく、低温ストレス処理時にも同様に認められた。また、OsPIF1 の発現は GA 非依存的に制御されていると判断された。

(B) プロモーターGUS による解析の結果、OsPIF1 は節において非常に強く発現していることが示された。

(C) イネプロトプラストを用いたトランジェント解析により、OsPIF1 は光応答を正に制御している転写活性因子であることが明らかとなった。

今後は OsPIF1 の標的遺伝子の同定を進め、この転写因子遺伝子の機能を明らかにする。また、イネの特性向上に有益であると考えられる転写因子遺伝子群に関して、得られた形質転換体の形質の解析やマイクロアレイ解析等によりそれらの機能を解明する。

遺伝子発現研究グループ

植物特異的 ERF/AP2/DREB、NAC、bZIP 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 PHD フィンガー遺伝子 *MS1* のターゲット解析：

PHD フィンガーモチーフを有する植物特異的な転写因子である“*MS1* 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と考えられている。

昨年度に、“*MS1* ファミリー”の一つである *MS1* 遺伝子のターゲット解析を報告した。今年度は、マイクロアレイ解析により同定した *MS1* 下流の 60 遺伝子について、DEX 誘導系を用いて詳細な解析を行った（図 1）。

MS1 とラットの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 DEX 処理し、60 遺伝子の発現プロファイルをリアルタイム PCR 法を用いて解析した。その結果、長鎖脂肪酸合成・代謝系遺伝子群、フェニルプロパノイド合成系遺伝子群、オルガネラ輸送関連遺伝子群、転写因子群などが、花粉エキシン形成ステージで発現していることが明らかとなった。昨年度の *ms1* 突然変異体の顕微鏡解析で、*MS1* は花粉エキシン形成（エキシンは脂質とフェニルプロパノイドから成るポリマーであることが推定されている）、タペート層形成（*ms1* ではタペート層特異的な脂質オルガネラが欠失していた）、花粉サイトゾル形成の過程に重要な役割を果たしていることを報告した。これら結果を合わせて、*MS1* 転写因子が制御する下流の機能未知遺伝子群の実際の機能を推定することができた。

b) シロイヌナズナのストレス誘導性 bZIP 型転写因子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同定したストレス応答性転写因子の過剰発現体を作製し、塩ストレス耐性を示すラインをスクリーニングし、耐性を獲得した bZIP 型転写因子を高発現する植物を得た。マイクロアレイ解析の結果この植物中では、乾燥や塩などに応答する遺伝子群の発現が上昇していることが明らかになった。また、この bZIP 型転写因子の機能抑制体を作製し、表現型解析を行っている。

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18年度は、AtMBL2遺伝子（MYB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 700 個の転写因子 cDNA の収集を行っている。これ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 18 年度は 250 クローンの単離に成功し、うち 34 遺伝子に関しては、データベースとは異なる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

昨年度に引き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、検定を行った。ランダムに抽出した 20 系統について導入頻度を調べた結果、種子 200 μ l 当たり平均 70 (6~171) の遺伝子導入種子が得られ、昨年同様安定した形質転換頻度が得られた。このうち 12 系統に形態変化が見られた。及んだ形質は子葉の形態、胚軸の有無や長さ、根毛の形態など、多様であった。このように高頻度に変異型表現型が得られたことは有用形質全般に渡り変化が起きている可能性が高く、網羅的なライブラリーとして信頼性が高いことが示唆される。

一方、本研究の目的の一つとして研究成果を有用作物に広げることが考えられる。NAC 転写因子ファミリーは老化、ストレス応答、分化など多様な生理作用に関与する。そこで、イネ葉の老化に伴って発現する NAC 遺伝子を分離し、*Osy37* と名付けた。*Osy37* 遺伝子にリプレッサードメインを付加し CaMV35S あるいはアクチン (Act) プロモーター制御下にクローニングした。これをイネに導入したところ、CaMV35S::*Osy37* 導入系統は正常に分化し、種子が得られた。老化にも目立った影響はなかった。しかし、Act::*Osy37* 導入系統では遺伝子導入過程においてカルスの段階から再分化が成功していない。内生 *Osy37* は老化葉のみならずカルスでも発現されていることが分かっており、分化能との関連があることが示唆された。

木質制御研究グループ

シロイヌナズナで同定した植物の木質形成を制御する NST 転写因子に対するポプラのホモログを単離し、その RNAi コンストラクトおよびキメラリプレッサーを作成し、それぞれでポプラの形質転換を進めている。

3. 研究実施体制

(1)「シロイヌナズナ転写因子研究」グループ

①研究者名

高木 優 ((独) 産業技術総合研究所 研究グループ長・主幹研究員)

(2)「イネ転写因子研究」グループ

①研究者名

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

(3)「遺伝子発現研究」グループ

①研究者名

篠崎 一雄 ((独) 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

(4)「有用遺伝子探索」グループ

①研究者名

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の作製

(5)「木質制御研究」グループ

①研究者名

出村 拓((独) 理化学研究所 チームリーダー)

②研究項目

- ・木質形成に関する転写因子の機能研究

4. 研究成果の発表等

(1) 論文発表(原著論文)

シロイヌナズナ転写因子研究グループ

- Mitsuda N., Hiratsu K., Todaka D., Nakashima K., Yamaguchi-Shinozaki K., Ohme-Takagi M., Efficient production of male and female sterile plants by expression of a chimeric repressor in *Arabidopsis* and rice. *Plant Biotechnol J.* 2006 May;4(3):325-332. PMID: 17147638 [PubMed - indexed for MEDLINE]
- Mitsuda N., Iwase A., Yamamoto H., Yoshida M., Seki M., Shinozaki K., Ohme-Takagi M., NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 2007 Jan;19(1):270-280. Epub 2007 Jan 19. PMID: 17237351 [PubMed - in process]
- Koyama T., Furutani M., Tasaka M., Ohme-Takagi M., TCP transcription factors control the morphology of shoot lateral organs via negative regulation of the expression of boundary-specific genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 2007 Feb;19(2):473-484. Epub 2007 Feb 16.

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* 18, 1292-1309.
- Sakuma, Y., Maruyama, K., Qin, F., Osakabe, Y., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006) Dual function of an *Arabidopsis* transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression. *Proc. Natl.*

Acad. Sci. USA. 103, 18822-18827.

- Tran, L.-S. P., Nakashima, K., Sakuma, Y., Osakabe, Y., Qin, F., Simpson, S.D., Maruyama, K., Fujita, Y., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2007) Co-expression of the stress-inducible zinc finger homeodomain ZFHD1 and NAC transcription factors enhances expression of the *ERD1* gene in *Arabidopsis*. *Plant J.* 49, 46-63.
- Qin, F., Kakimoto, M., Sakuma, Y., Maruyama, K., Osakabe, Y., Tran, L.-S. P., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2007) Regulation and functional analysis of *ZmDREB2A* in response to drought and heat stresses in *Zea mays* L. *Plant J.* in press.

遺伝子発現研究グループ

- Takahashi F., Yoshida R., Ichimura K., Mizoguchi T., Seo S., Yonezawa M., Maruyama K., Yamaguchi-Shinozaki K. and Shinozaki K.: Dissecting the jasmonate signaling pathway by a novel MAP kinase cascade, MKK3-MPK6, in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, in press (2007).
- Oono Y., Seki M., Satou M., Iida K., Akiyama K., Sakurai T., Fujita M., Yamaguchi-Shinozaki K. and Shinozaki K.: Monitoring expression profiles of *Arabidopsis* genes during cold acclimation and deacclimation using DNA microarrays, *Funct. Integr. Genomics*, 6, 212-234 (2006)

(2) 特許出願

平成 18 年度特許出願: 2 件 (CREST 研究期間累積件数: 28 件)