

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 29 日現在

機関番号：14301

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2010～2014

課題番号：22120001

研究課題名（和文）植物の環境感覚：刺激受容から細胞応答まで

研究課題名（英文）Environmental sensing of plants: Signal perception, processing and cellular responses

研究代表者

長谷 あきら（Nagatani, Akira）

京都大学・理学（系）研究科（研究院）・教授

研究者番号：40183082

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 135,700,000 円

研究成果の概要（和文）：植物は、様々な環境刺激を感知し柔軟に応答する能力をもつ。本領域では、様々な分野の専門家が集い、新しい「植物環境感覚」システム像の構築を目指した。その結果、環境刺激応答の空間構造やシグナル伝達機構、刺激受容分子の構造やオルガネラによる環境刺激応答、などについて重要な知見が得られ、「植物環境感覚」機構の理解が深まった。また、本研究の目的に資するため、遺伝子発現や代謝物の微細な空間分布を明らかにする新技術や、レーザーを用いた細胞解析技術を開発し、それを実際の生理現象に応用することで様々な新知見を得た。

研究成果の概要（英文）：Plants are able to sense environmental signals, process them and respond to them effectively. In this study, experts from different disciplines were gathered and a novel mechanistic view on the environmental sensing of plants was sought under tight collaboration. Thereby, important discoveries were made about the spatial structures and signaling mechanisms of the environmental responses, structural natures of the sensor molecules, and organelle responses to the environmental stimuli, from which a new view on the environmental sensing of plants is emerging. Furthermore, novel techniques to determine fine spatial structures of gene expression and metabolite accumulation, and those to manipulate plant cells with the aid of laser-based technology were developed. These techniques were successfully applied to explore new aspects of plant environmental sensing.

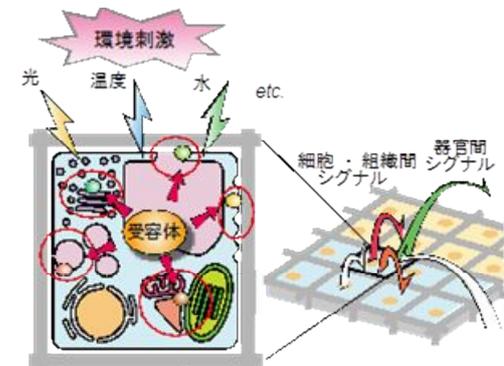
研究分野：植物生理学

キーワード：植物細胞 環境感覚 ポストゲノム 新技術

1. 研究開始当初の背景

光合成という独立栄養能を獲得した植物は、動物とは大きく異なる進化の過程をたどり、固着生活を営むことで現在の繁栄を謳歌している。その分布は地球上のほとんどの地域に及ぶが、これを可能としている重要な要因の一つが、植物独自の環境感覚能である。植物は、移動可能な動物と比較して、より過酷な光、温度、水分などの環境変化にさらされているが、特殊化した感覚器官を発達させることなく、個体全体で全身的に対応している。これを可能としているのが、個々の植物細胞がもつ環境感覚能である。

植物の細胞は、光合成を行う葉緑体、環境適応能を支える液胞、環境変化に防衛的に働く細胞壁などの動物とは異なる多彩なオルガネラを発達させている。近年の研究により、植物細胞が外部刺激に反応する際に、オルガネラの分化やオルガネラ間相互作用を巧みに利用することで対応している可能性が浮上してきた。さらに、個々の細胞内で多様な環境情報が統合的に処理された後、それらの情報は、細胞間相互作用を通じて上位レベルの反応に統合されると考えられる。国内外問わず、環境反応のシグナル伝達機構は、現在、最もホットな分野の一つであるが、このような新しい視点からの研究はまだ少ない。



●. オルガネラ因子 ↑ 情報伝達線
図 植物の環境感覚機構

ポストゲノム時代の到来を迎え、細胞微細解析技術の開発が各所で進められ、細胞内の特定分子の動向を追跡することや、細胞を顕微鏡下で操作することが可能になりつつある。しかしながら、これらの技術が植物細胞に応用された例はまだ少ない。植物の環境感覚研究のフロンティアを切り拓くには、技術の開発の専門家も巻き込んだ技術開発体制の確立が不可欠である。

2. 研究の目的

動かないという選択をして生きている植物は、光、温度、水分などの様々な環境刺激を感知し、生理機能や形態を柔軟に変化させることで自己の生存を図ってきた。これを我々は「植物の環境感覚」と呼ぶことにする。本研究においては、植物の環境感覚の分子基盤を、植物細胞という特定の「場」における

反応と位置づけ、受容体分子による刺激の感知から個体の生理応答に至る過程を、新しい植物細胞生物学の立場から総合的に明らかにすることである(図)。

これを実現するにあたっては、個別の刺激応答を専門とする研究者、植物の分子や細胞の研究を専門とする研究者に加え、技術開発を専門とする研究者を植物分野外から招き入れ、異分野間の緊密な連携のもと、新研究領域創出を目指す。

3. 研究の方法

本研究においては、受容体分子による刺激の感知から個体の生理応答に至る過程を総合的に明らかにすることを目指し、個別の環境刺激応答を専門とする植物生理学者、植物細胞や植物オルガネラを専門とする植物細胞生物学者、タンパク質科学の研究者、などが連携して領域研究を推進する。

さらに、新しい植物細胞の環境感覚像を構築し研究フロンティアを切り拓くには、革新的技術の開発・導入が不可欠である。しかしながら、細胞・オルガネラを対象とする微細技術の植物分野への応用は必ずしも進んでいない。そこで本領域では、技術開発のための研究項目を設定し、植物の研究実績にこだわらず、細胞解析の新しい手法を開発しつつある研究者を招集し、植物細胞解析の新規手法の開発・応用を推進する。

特に総括班においては、上記の活動を支援することを目的に、以下の活動を行った。

班会議など：領域全体の推進に向け、総括班を組織し研究班間の連携を図った。具体的には、年2回の班会議、年1回の合宿形式の若手の会、2回の国際シンポジウムを含む各種シンポジウム、分科会などを開催した。

技術ワークショップ：新技術の内容を領域内に周知させるため、「タンパク質構造解析」「無細胞タンパク質合成」「フェムト秒レーザー」「IR-LEGOを用いた遺伝子発現誘導法」「イメージング質量分析」「微細組織片遺伝子発現解析」に関する実習を含むワークショップを順次開催した。

領域内外への情報発信：領域主催の国際シンポジウムを2回、国内シンポジウムを8回開催した。さらに領域の活動を紹介するニュースレターを年2回刊行し班員を含む関係各所に配布した。さらに、国際専門誌における特集号を企画した。また、研究成果を発信するためのデータベース"The Plant Organelles Database 3"を公開した。

4. 研究成果

本研究の成果について、研究班の構成に従い、(1)個別刺激応答、(2)分子・細胞、(3)新技術開発、の順に記載し、最後に(4)領域内共同研究について述べる。

(1) 個別刺激応答

3つの計画研究に11(後半は10)の公募研究が、他研究項目との緊密な連携のもと研究

を進めた。特に計画研究では、光応答、低温応答、水分応答について、従来の研究手法による研究を進めるとともに、フェムト秒レーザーによる顕微手術、微細領域における網羅的遺伝子発現解析、質量顕微鏡などの開発に関わるとともに、その応用研究を進めた。

具体的には、光応答について、レーザー顕微手術により子葉から未知のシグナルが胚軸へ伝達されることを明らかにするとともに、光応答の空間構造に関する新技術による網羅的解析を進めた。低温応答については、低温馴化過程における細胞膜応答の解析を進めるとともに、レポーター遺伝子を用いた応答モニター系を整備し、応答の個体レベルでの時空間的構造を解析する道を拓いた。水分応答については、水分屈性特異的制御因子 MIZ1 の研究を総合的に進めるとともに、レーザー顕微手術による水分感知機構の研究を行った。

(2) 分子・細胞応答

3つの計画研究に11(後半は10)の公募研究が、他研究項目との緊密な連携のもと研究を進めた。特に計画研究では、従来の研究手法による研究を進めるとともに、質量顕微鏡の開発に全面的に協力するとともに、フェムト秒レーザーによる植物細胞操作技術による環境応答の研究を進めた。

具体的には、生物物理学的手法を用いて主に光受容体の分子構造に関する研究を進め、フォトリポピンの構造変化を明らかにした。また、液胞の環境応答に関する細胞生物学的研究を進め、低温傷害における葉の白化に新規の Ca²⁺チャネル MCAs が関わることを示す結果を得た。また、ペルオキシソームの細胞生物学的研究を、分子遺伝学的にアプローチにより総合的に進めるとともに、フェムト秒レーザーでオルガネラ間の接着力を生きた細胞内で実測する実験系を開発し、光環境によって接着力が大きく変化することを実証した。

(3) 新技術開発

植物分野外の技術開発を専門とする3つの計画研究に6の公募研究が加わり、他研究項目との緊密な連携のもと、技術開発を進めるとともに、領域内外への普及を図った。

具体的には、微細組織片を対象とする網羅的遺伝子発現解析手法を、植物側研究者との緊密な連携のもとに開発した。さらに、共同研究により、この手法を光応答の研究に応用し、興味深い知見を得た。また、植物側研究者と共同で、植物組織を対象とする質量顕微鏡の開発に成功した。また、植物側研究者が様々な材料を提供し、その応用可能性を探った。フェムト秒レーザーについても、植物細胞への応用可能性について、植物体の力学的測定、顕微手術、一細胞遺伝子導入、力学刺激に対する細胞応答、細胞内における力学測定などの技術開発を進めた。

(4) 領域内共同研究

本領域においては、専門を異にする班員間

の共同研究がいかに活発に行われるかが、その成否を握る。総括班の活動も、この点に留意して進め、例えば、領域内への新技術の浸透を図るため、実習を含むワークショップなどを開催した。また、領域外への情報発信にも努めた。

以上の活動の具体的成果としてまず挙げられるのは、植物系研究者と技術系研究者による新技術の共同開発である。上に述べたように、これを緊密に進めることで、領域の期間内に、3つの新技術を確立し、その応用可能性を探ることができた。今後は、これらの技術が領域外へも広がり、新分野創出の一助となると期待される。また、総括班の活動の甲斐もあり、新技術を軸に、領域内共同研究が活発に行われ(合計151件)、そのうちの47件については既に論文発表にまでこぎつけている。この点においても、領域の狙いは十分に達成されたと考えている。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計41件)

1. Nito K, Kajiyama T, Unten-Kobayashi J, Fujii A, Mochizuki N, Kambara H, Nagatani A, (2015) Spatial Regulation of the Gene Expression Response to Shade in Arabidopsis Seedlings., *Plant Cell Physiol.*, in press 査読有
2. Motomura K, Le QT, Hamada T, Kutsuna N, Mano S, Nishimura M, Watanabe Y, (2015) Diffuse decapping enzyme DCP2 accumulates in DCP1 foci under heat stress in Arabidopsis thaliana., *Plant Cell Physiol.*, 査読有, 56:107-15, doi: 10.1093/pcp/pcu151
3. Sharma S, Kharshiing E, Srinivas A, Zikihara K, Tokutomi S, Nagatani A, Fukayama H, Bodanapu R, Behera RK, Sreelakshmi Y, Sharma R, (2014) A dominant mutation in the light-oxygen and voltage2 domain vicinity impairs phototropin1 signaling in tomato. *Plant Physiol.*, 査読有, 164:2030-44, doi: 10.1104/pp.113.232306
4. Van Buskirk EK, Reddy AK, Nagatani A, Chen M, (2014) Photobody Localization of Phytochrome B Is Tightly Correlated with Prolonged and Light-Dependent Inhibition of Hypocotyl Elongation in the Dark., *Plant Physiol.*, 査読有, 165:595-607. doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.114.236661>
5. Takenaka M, Iino T, Nagatani A and Hosokawa Y, (2014) Nanoscale bending movement of biological micro-object induced by femtosecond laser impulse and its detection by atomic force

- microscopy, *Apple. Phys. Express*, 査読有, 7:87002.
6. Goto-Yamada S, Mano S, Nakamori C, Kondo M, Yamawaki R, Kato A, Nishimura M, (2014) Chaperone and protease functions of LON protease 2 modulate the peroxisomal transition and degradation with autophagy., *Plant Cell Physiol.*, 査読有, 55:482-96. doi: 10.1093/pcp/pcu017
 7. Mano S, Nakamura T, Kondo M, Miwa T, Nishikawa S, Mimura T, Nagatani A, Nishimura M (2014) The Plant Organelles Database 3 (PODB3) update 2014: integrating electron micrographs and new options for plant organelle research., *Plant Cell Physiol.*, 査読有, 55:e1, doi: 10.1093/pcp/pct140
 8. Goto-Yamada S, Mano S, Oikawa K, Shibata M, Nishimura M (2014) Interaction between chaperone and protease functions of LON2, and autophagy during the functional transition of peroxisomes., *Plant Signal Behav.*, 査読無, 9:e28838
 9. Satoh M, Tokaji Y, Nagano AJ, Hara-Nishimura I, Hayashi M, Nishimura M, Ohta H, Masuda S (2014) Arabidopsis mutants affecting oxylipin signaling in photo-oxidative stress responses., *Plant Physiol Biochem.*, 査読有, 81:90-5, doi: 10.1016/j.plaphy.2013.11.023
 10. Yoshimoto K, Shibata M, Kondo M, Oikawa K, Sato M, Toyooka K, Shirasu K, Nishimura M, Ohsumi Y (2014) Organ-specific quality control of plant peroxisomes is mediated by autophagy., *J Cell Sci.*, 査読有, 127(Pt6):1161-8, doi: 10.1242/jcs.139709.
 11. Okajima K, Aihara Y, Takayama Y, Nakajima M, Kashojiya S, Hikima T, Oroguchi T, Kobayashi A, Sekiguchi Y, Yamamoto M, Suzuki T, Nagatani A, Nakasako M, Tokutomi S (2014) Light-induced conformational changes of LOV1 (light oxygen voltage-sensing domain 1) and LOV2 relative to the kinase domain and regulation of kinase activity in *Chlamydomonas phototropin*. *J Biol Chem.* 2014 Jan 3;289(1):413-22. doi: 10.1074/jbc.M113.515403.
 12. Yamamoto K, Suzuki T, Aihara Y, Haga K, Sakai T, Nagatani A. (2014) The phototropic response is locally regulated within the topmost light-responsive region of the *Arabidopsis thaliana* seedling. *Plant Cell Physiol.* 2014 Mar;55(3):497-506. doi: 10.1093/pcp/pct184.
 13. Kanai M, Hayashi M, Kondo M, Nishimura M. (2013) The plastidic DEAD-box RNA helicase 22, HS3, is essential for plastid functions both in seed development and in seedling growth., *Plant Cell Physiol.* 査読有 2013 Sep;54(9):1431-40. doi: 10.1093/pcp/pct091
 14. Kunieda T, Shimada T, Kondo M, Nishimura M, Nishitani K, Hara-Nishimura I (2013) Spatiotemporal secretion of PEROXIDASE36 is required for seed coat mucilage extrusion in *Arabidopsis*., *Plant Cell.*, 査読有, 25:1355-67,
 15. Tameshige T, Fujita H, Watanabe K, Toyokura K, Kondo M, Tatematsu K, Matsumoto N, Tsugeki R, Kawaguchi M, Nishimura M, Okada K (2013) Pattern dynamics in adaxial-abaxial specific gene expression are modulated by a plastid retrograde signal during *Arabidopsis thaliana* leaf development., *PLoS Genet.*, 査読有, 9:e1003655, doi: 10.1371/journal.pgen.1003655
 16. Tamura K, Iwabuchi K, Fukao Y, Kondo M, Okamoto K, Ueda H, Nishimura M, Hara-Nishimura I, (2013) Myosin XI-i links the nuclear membrane to the cytoskeleton to control nuclear movement and shape in *Arabidopsis*., *Curr Biol.*, 査読有, 23:1776-81, doi: 10.1016/j.cub.2013.07.035
 17. Li L, Shimada T, Takahashi H, Koumoto Y, Shirakawa M, Takagi J, Zhao X, Tu B, Jin H, Shen Z, Han B, Jia M, Kondo M, Nishimura M, Hara-Nishimura I, (2013) MAG2 and three MAG2-INTERACTING PROTEINS form an ER-localized complex to facilitate storage protein transport in *Arabidopsis thaliana*., *Plant J.*, 査読有, 76:781-91, doi: 10.1111/tpj.12347
 18. Takagi J, Renna L, Takahashi H, Koumoto Y, Tamura K, Stefano G, Fukao Y, Kondo M, Nishimura M, Shimada T, Brandizzi F, Hara-Nishimura I, (2013) MAIG05 functions in protein export from Golgi-associated endoplasmic reticulum exit sites in *Arabidopsis*., *Plant Cell.*, 査読有, 25:4658-75, doi: 10.1105/tpc.113.118158
 19. Shibata M, Oikawa K, Yoshimoto K, Kondo M, Mano S, Yamada K, Hayashi M, Sakamoto W, Ohsumi Y, Nishimura M (2013) Highly oxidized peroxisomes are selectively degraded via autophagy in *Arabidopsis*., *Plant Cell.*, 査読有, 25:4967-83, doi: 10.1105/tpc.113.118158

- 10.1105/tpc.113.116947
20. Endo M, Tanigawa Y, Murakami T, Araki T, Nagatani A (2013) PHYTOCHROME-DEPENDENT LATE-FLOWERING accelerates flowering through physical interactions with phytochrome B and CONSTANS. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 査読有, 110(44):18017-22, doi: 10.1073/pnas.1310631110
 21. Kozuka T, Suetsugu N, Wada M, Nagatani A. (2013) Antagonistic regulation of leaf flattening by phytochrome B and phototropin in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 査読有 2013 Jan;54(1):69-79. doi: 10.1093/pcp/pcs134.
 22. Yamada K, Nagano AJ, Nishina M, Hara-Nishimura I, Nishimura M. (2013) Identification of two novel endoplasmic reticulum body-specific integral membrane proteins. *Plant Physiol.* 査読有 2013 Jan;161(1):108-20. doi: 10.1104/pp.112.207654.
 23. Cui S, Fukao Y, Mano S, Yamada K, Hayashi M, Nishimura M. (2013) Proteomic analysis reveals that the Rab GTPase RabE1c is involved in the degradation of the peroxisomal protein receptor PEX7 (peroxin 7). *J Biol Chem.* 査読有 2013 Feb 22;288(8):6014-23. doi: 10.1074/jbc.M112.438143.
 24. Chen J, Sonobe K, Ogawa N, Masuda S, Nagatani A, Kobayashi Y, Ohta H. Inhibition of *Arabidopsis* hypocotyl elongation by jasmonates is enhanced under red light in phytochrome B dependent manner. (2013) *J Plant Res.* 査読有 2013 Jan;126(1):161-8. doi: 10.1007/s10265-012-0509-3
 25. Kong SG, Kagawa T, Wada M, Nagatani A. (2013) A C-terminal membrane association domain of phototropin 2 is necessary for chloroplast movement. *Plant Cell Physiol.* 査読有 2013 Jan;54(1):57-68. doi: 10.1093/pcp/pcs132
 26. Kong SG, Suetsugu N, Kikuchi S, Nakai M, Nagatani A, Wada M. (2013) Both phototropin 1 and 2 localize on the chloroplast outer membrane with distinct localization activity. *Plant Cell Physiol.* 査読有 2013 Jan;54(1):80-92. doi: 10.1093/pcp/pcs151.
 27. Hayashi M, Nanba C, Saito M, Kondo M, Takeda A, Watanabe Y, Nishimura M. (2012) Loss of XRN4 function can trigger cosuppression in a sequence-dependent manner. *Plant Cell Physiol.* 査読有、2012 Jul;53(7):1310-21. doi: 10.1093/pcp/pcs078.
 28. Negishi T, Oshima K, Hattori M, Kanai M, Mano S, Nishimura M, Yoshida K. (2012) Tonoplast- and plasma membrane-localized aquaporin-family transporters in blue hydrangea sepals of aluminum hyperaccumulating plant. *PLoS One.* 査読有 2012;7(8):e43189. doi: 10.1371/journal.pone.0043189.
 29. Oka Y, Ono Y, Toledo-Ortiz G, Kokaji K, Matsui M, Mochizuki N, Nagatani A. (2012) *Arabidopsis* phytochrome a is modularly structured to integrate the multiple features that are required for a highly sensitized phytochrome. *Plant Cell.* 査読有 2012 Jul;24(7):2949-62. doi: 10.1105/tpc.111.094201.
 30. Park E, Park J, Kim J, Nagatani A, Lagarias JC, Choi G. (2012) Phytochrome B inhibits binding of phytochrome-interacting factors to their target promoters. *Plant J.* 査読有 2012 Nov;72(4):537-46. doi: 10.1111/j.1365-313X.2012.05114.x
 31. Aihara Y, Yamamoto T, Okajima K, Yamamoto K, Suzuki T, Tokutomi S, Tanaka K, Nagatani A. (2012) Mutations in N-terminal flanking region of blue light-sensing light-oxygen and voltage 2 (LOV2) domain disrupt its repressive activity on kinase domain in the *Chlamydomonas* phototropin. *J Biol Chem.* 査読有 2012 Mar 23;287(13):9901-9. doi: 10.1074/jbc.M111.324723
 32. Kozuka T, Kong SG, Doi M, Shimazaki K, Nagatani A. (2011) Tissue-autonomous promotion of palisade cell development by phototropin 2 in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 査読有 2011 Oct;23(10):3684-95. doi: 10.1105/tpc.111
 33. Mano S, Nakamori C, Fukao Y, Araki M, Matsuda A, Kondo M, Nishimura M. (2011) A defect of peroxisomal membrane protein 38 causes enlargement of peroxisomes. *Plant Cell Physiol.* 査読有 2011 Dec;52(12):2157-72. doi: 10.1093/pcp/pcr147.
 34. Goto S, Mano S, Nakamori C, Nishimura M. (2011) *Arabidopsis* ABERRANT PEROXISOME MORPHOLOGY9 is a peroxin that recruits the PEX1-PEX6 complex to peroxisomes. *Plant Cell.* 査読有 2011 Apr;23(4):1573-87. doi: 10.1105/tpc.110.080770.
 35. Mano S, Miwa T, Nishikawa S, Mimura T, Nishimura M (2011) The Plant Organelles Database 2 (PODB2): an updated resource containing movie data of plant organelle dynamics. *Plant Cell Physiol.* 査読有 2011 Feb;52(2):244-53. doi:

- 10.1093/pcp/pcq184.
36. Kudo H1, Kudo K, Ambo H, Uemura M, Kawai S. (2011) Cadmium sorption to plasma membrane isolated from barley roots is impeded by copper association onto membranes. 査読有 Plant Sci. 2011 Feb;180(2):300-5. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.09.008
37. Tanaka K, Nakasone Y, Okajima K, Ikeuchi M, Tokutomi S, Terazima M. (2011) A way to sense light intensity: Multiple-excitation of the BLUF photoreceptor TePixD suppresses conformational change. FEBS Lett. 査読有 2011 Mar 9;585(5):786-90. doi: 10.1016/j.febslet.2011.02.003.
38. Toyooka T, Tanaka K, Okajima K, Ikeuchi M, Tokutomi S, Terazima M. (2011) Macromolecular crowding effects on reactions of TePixD (TII0078). Photochem Photobiol. 査読有 2011 May-Jun;87(3):584-9. doi: 10.1111/j.1751-1097.2010.00849.x.
39. Kozuka T, Kobayashi J, Horiguchi G, Demura T, Sakakibara H, Tsukaya H, Nagatani A. (2010) Involvement of auxin and brassinosteroid in the regulation of petiole elongation under the shade. Plant Physiol. 査読有 2010 Aug;153(4):1608-18. doi: 10.1104/pp.110.156802.
40. Toledo-Ortiz G, Kiryu Y, Kobayashi J, Oka Y, Kim Y, Nam HG, Mochizuki N, Nagatani A (2010) Subcellular sites of the signal transduction and degradation of phytochrome A. Plant Cell Physiol. 査読有 2010 Oct;51(10):1648-60. doi: 10.1093/pcp/pcq121.
41. Nakasone Y, Zikihara K, Tokutomi S, Terazima M. (2010) Kinetics of conformational changes of the FKF1-LOV domain upon photoexcitation. Biophys J. 査読有 2010 Dec 1;99(11):3831-9. doi: 10.1016/j.bpj.2010.10.005.

〔学会発表〕(計 28 件)

1. Akira Nagatani "Inter-organ communications underlying the whole plant response to shade", 16th International Congress of Photobiology, Sep 7-12, Cordoba, Argentina 招待講演 招待講演 他 27 件

〔図書〕(計 4 件)

1. Goto-Yamada, S., Mano, S., and Nishimura, M. (2014). The role of peroxisomes in plant reproductive processes. In Sexual reproduction in animals and plants. - Edited by Sawada,

H., Inoue, N., and Iwano, M. Springer Japan, pp.419-429.

図書 他 3 件

〔産業財産権〕

出願状況 (計 1 件)
 名称: The Method for Producing plant body granted freezing
 発明者: Uemura M
 権利者: Iwate University
 種類: Patent
 番号: PCT/JP2011/060973
 出願年月日: 2010 年 11 月 17 日
 国内外の別: 外国

〔その他〕

領域ホームページ
 「植物の環境感覚: 刺激受容から細胞応答まで」
<http://esplant.net/>
 データベース
 "The Plant Organelles Database 3"
<http://podb3.nibb.ac.jp/Organelle/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

長谷 あきら (NAGATANI, Akira)
 京都大学・理学研究科・教授
 研究者番号: 40183082

(2) 研究分担者

三村 徹郎 (MIMURA, Tetsuro)
 神戸大学・理学研究科・教授
 研究者番号: 20174120

植村 松生 (UEMURA, Matsuo)
 岩手大学・農学部・教授
 研究者番号: 00213398

徳富 哲 (TOKUTOMI, Satoru)
 大阪府立大学・理学系研究科・教授
 研究者番号: 90142009

西村 幹夫 (NISHIMURA, Mikio)
 基礎生物学研究所・教授
 研究者番号: 80093061

(3) 連携研究者

高橋 秀幸 (TAKAHASHI, Hideyuki)
 東北大学・生命科学研究科・教授
 研究者番号: 70179513

高橋 勝利 (TAKAHASHI, Katsutoshi)
 独立行政法人産業技術総合研究所・主任研究員
 研究者番号: 00271792

西村 いくこ (HARA-NISHIMURA, Ikuko)
 京都大学・理学研究科・教授
 研究者番号: 00241232

細川 陽一郎 (HOSOKAWA, Yoichiro)
 奈良先端科学技術大学院大学・物質創成科学研究科・准教授
 研究者番号: 20448088