

様 式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19（共通）

科学研究費助成事業 研究成果報告書



平成 30 年 5 月 10 日現在

機関番号：14603

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2013～2017

課題番号：25113007

研究課題名（和文）細胞運命の決定と機能発現を支えるパターン形成の制御ロジック

研究課題名（英文）Logics of pattern formation that supports cell fate determination and functional differentiation

研究代表者

中島 敬二（Nakajima, Keiji）

奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・教授

研究者番号：80273853

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 75,000,000 円

研究成果の概要（和文）：植物の体づくりの様々な局面において、特定の細胞群がつくる小分子RNAが周囲の細胞へと移行し、これが細胞間の「位置情報シグナル」として働くことで、正確な細胞パターンを形成していることを明らかにした。また根の先端に存在する根冠組織の働きが、細胞壁の修飾やプログラム細胞死、感染防御物質の産生、膜輸送、脂質の代謝等の様々な細胞機能によって成り立っていることを明らかにした。さらにゼニゴケを用いた研究により、陸上植物の卵細胞形成や性分化において、進化的に保存された転写制御因子が働いていることを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：In this project, following three mechanisms were identified. First, in many aspects of plant morphogenesis, small RNA molecules produced at a certain group of cells traffic to the surrounding cells, and thereby act as positional cues to form precise cellular patterns. Second, functions of the plant root cap were found to be implemented by a diverse cellular functions, such as cell wall modification, programmed cell death, production of anti-pathogenic compounds, membrane traffic, and lipid biosynthesis. Third, by using a newly established liverwort system, evolutionarily conserved master regulators for egg cell formation and sexual differentiation were identified.

研究分野：植物発生生物学

キーワード：植物 マイクロRNA 細胞分化 パターン形成 根冠 生殖細胞 性分化 ゼニゴケ

1. 研究開始当初の背景

植物の個体発生は、他の多細胞生物と同様に受精卵という単一細胞から開始される。たった1つの細胞が遺伝的プログラムに従って複雑な組織や器官を形成するパターン形成機構の解明は、生物学上の主要な研究課題の1つである。植物細胞は細胞壁を介して相互に連結されており、その位置や配向を後から変えることが出来ない。したがって植物のパターン形成においては、細胞の分裂方向や分化を器官原基内の「位置情報」に応じて適切に制御することが非常に重要である。

研究代表者はシロイヌナズナの根の内皮細胞の分化において、SHR 転写因子の細胞間移行が位置情報の伝達に機能することを明らかにした。その後の研究から植物パターン形成の様々な場面で転写因子の細胞間移行が位置情報の伝達に機能していることが明らかとなっている。

さらに内皮細胞で産生されるマイクロRNA165/166 (miRNA165/6)が、標的遺伝子の発現を細胞非自律的に制御することで、維管束の分化パターンを制御することを明らかにした。miR165/6の細胞非自律的な機能は胚の頂端 - 基部軸形成にも機能しており、転写因子のみならず、miRNAの細胞間移行も植物パターン形成の様々な局面で位置情報の伝達に機能していることが示唆される。

また、植物におけるパターン形成の制御因子が明らかにされる一方で、運命決定された細胞が特有の機能を発揮する過程で働く「実働遺伝子」の同定や解析は、転写因子に比べて遅れている。シロイヌナズナで同定された制御因子やその機能が、異なる分類群の植物においても保存されているかについての知見も十分に蓄積されているとは言えない。これは分子遺伝学で多用されるモデル植物が種子植物に偏っており、進化の基部にある植物種での解析が困難であることに起因している。

2. 研究の目的

上記の背景を受け、本研究課題では miRNA の細胞非自律性や標的遺伝子の空間的発現制御が、植物のパターン形成において普遍的に機能しているかを検証する。また分化を制御する鍵転写因子から、下流の実働遺伝子の制御を経て細胞機能が発現する過程を、根冠細胞をモデルにして解析する。この解析においては、根端部を長時間にわたって自動追尾できる顕微鏡システムを開発し、根冠細胞の動態を加味した解析を行う。また制御因子の進化的保存性については、近年確立された基部陸上植物のゼニゴケの系を用い、進化的保存性が予測されながら、未解明の課題が多い生殖細胞の分化と性分化の発現機構を対象として解析を行う。

3. 研究の方法

(1) マイクロ RNA の空間的発現制御を介した

パターン形成の統御

マイクロ RNA の空間的発現制御によるパターン形成の普遍性を明らかにするために、シロイヌナズナの根冠分化、胚珠形成、胚発生の3つを対象に研究を行った。

シロイヌナズナの根冠分化においては、miR160 によるオーキシン応答性転写因子 AUXIN RESPONSE FACTOR10 (ARF10) および ARF16 の発現抑制が報告されているが、その空間的制御の詳細は不明であった。また miR160 は *MIR160A*, *MIR160B*, *MIR160C* の3つの遺伝子から産生されるが、これらが根のどの組織で発現し、これらから産生された miR160 が、*ARF10* や *ARF16* の発現をどのように制御しているかは不明であった。そこでまず *MIR160* 遺伝子の転写レポーターライン、miR160 活性のセンサーライン、および GFP タグを付加した野生型または miR160 耐性型の *ARF10* 遺伝子を導入した植物を作製し、miR160 による *ARF10* の発現抑制の詳細と、それが根冠の分化に果たす役割を解析した。

シロイヌナズナの胚珠発生においては、HD-ZIP III 転写因子である PHB の発現が時空間的に適切に制御されることが重要である。しかし、その制御の詳細は不明であった。そこで胚珠発生段階における9つの *MIR165/6* 遺伝子の発現と、miR165/6 活性の分布、および GFP タグされた野生型または miR165/6 耐性型 *PHB* 遺伝子を発現する植物の表現型解析を通じ、胚珠発生のいつ、どこで、どの *MIR165/6* 遺伝子が発現し、そこから産生された miR165/6 が、*PHB* の発現をどのように制御しているかを解析した。

シロイヌナズナの胚発生においては、球状胚の基部側周縁部で産生された miR165/6 が HD-ZIP III 転写因子群の発現を胚の頂端中央部に限定化し、これが頂端 - 基部軸の安定化や茎頂分裂組織の形成に重要な機能を果たす。しかし miR165/6 を産生する *MIR165/6* 遺伝子が胚の基部側周縁部で特異的に発現する機構は明らかでなかった。そこで *MIR165/6* 遺伝子プロモーターのデリーション解析により特異的発現に必要な領域を絞り込むとともに、それに結合する転写因子の変異体を用いて、*MIR165/6* 遺伝子の胚における空間的発現制御機構を解析した。

(2) 根冠細胞の分化と機能発現の制御

根冠は分裂組織の保護や土壌環境との相互作用を担う重要な組織であり、細胞運命の決定から最外層の細胞剥離に至る一連の過程を比較的容易に観察できる優れた実験系である。根冠の分化には、*SMB*, *BRN1*, *BRN2* の3つの NAC 転写因子が重要であることが知られているが、これらの転写因子の制御下で根冠の分化や機能発現を担う遺伝子は不明であった。そこで *SMB* と *BRN1/2* の変異体や

過剰発現体、またエピトープタグされた SMB や BRN1 を発現する植物のクロマチン免疫沈降解析を行い、標的遺伝子の同定とそれらの機能解析を行った。また成長中の根の先端を自動追尾する顕微鏡システムを開発し、根冠細胞の剥離や細胞内構造の動態を解析した。

(3)陸上植物に保存された性分化と生殖細胞形成の制御

植物において生殖細胞の分化を制御する遺伝子や、その作働機序はほとんど知られていない。これはモデル植物として汎用される種子植物においては生殖細胞が花器官の奥深くで、ごく短時間のうちに形成され、かつ生殖細胞が形成されない変異体を維持して解析することが難しいことによる。近年モデル植物として確立されたゼニゴケにおいては、わずか一細胞層に包まれた造卵器の内側で比較的大きな卵細胞が形成される上、卵細胞を形成できない変異体を無性的に維持することができる。またゲノム編集や形質転換が容易であり、生殖細胞形成の研究に適している。シロイヌナズナにおいては複数の *RKD* 遺伝子が卵細胞の形成に機能していることが提唱されているが、実験的な証明はなされていなかった。そこでゼニゴケゲノムに存在する唯一の *RKD* 遺伝子(*MpRKD*)の変異体を詳細に解析し、その実験的証明を試みた。また進化的に相同なゼニゴケの造卵器とシロイヌナズナ胚嚢の比較トランスクリプトーム解析から、進化的に保存された雌性分化の制御因子を同定し機能解析を行った。

4. 研究成果

(1)マイクロ RNA の空間的発現制御を介したパターン形成の統御

シロイヌナズナの根冠分化における miR160 を介した *ARF10/16* の発現制御とその意義

miR160 を産生する 3 つの *MIR160* 遺伝子について転写レポーターラインを作製し、発現解析を行ったところ、*MIR160A* は根の内皮と維管束全体で、*MIR160B* は木部以外の維管束全体で、*MIR160C* は篩部周辺で特異的に発現することが明らかとなった。すなわち根においては、miR160 が内皮とその内側の細胞層で特異的に産生されることが明らかとなった。一方で miR160 のセンサー植物を作製して解析したところ、miR160 の抑制活性は内皮よりも外側の細胞層にまで広がっていた。すなわち miR160 が細胞非自律的に機能することが明らかとなった。その発生学的意義を解析するため、GFP タグされた野生型または miR160 耐性型 *ARF10* を自身のプロモーター下で発現させたところ、野生型 *ARF10*-GFP が根冠の外層において特異的に発現していたのに対し、miR160 耐性型 *ARF10*-GFP の発現は根の全細胞層に拡大していた。また後者の植物においては、根冠分化の指標であるアミロプラストが

通常の根冠分化領域の外側にまで拡張していた。以上の結果から、シロイヌナズナの根端において miR160 が細胞非自律的に *ARF10* の空間的発現パターンを規定し、これにより根冠の分化領域あるいは分裂組織の位置を調節している可能性が示唆された。

シロイヌナズナの胚珠発生における *MIR165/6* 遺伝子の機能

転写レポーターラインを用いて、胚珠発生段階における 9 つの *MIR165/6* 遺伝子の発現パターンを包括的に調べた結果、*MIR165A*、*MIR166A*、*MIR166D*、*MIR166G* の 4 遺伝子が胚珠において発現し、なかでも *MIR166D* と *MIR166G* の 2 遺伝子が胚珠発生の初期から珠皮が分化する段階において強く発現することが明らかとなった(図 1)。また miR165/6 センサー植物の解析により、miR166 が胚珠原基の基部側で局所的に産生され、かつ頂端側に向かって数細胞層の距離に渡って細胞非自律的に機能し得ることを見出した。また GFP でタグされた *PHB* 発現ラインを解析した結果、野生型 *PHB*-GFP の発現が内珠皮の内層に限定されていたのに対し、miR165/6 耐性型の *PHB*-GFP (*PHBmu*-GFP) は胚珠原基の広範な領域で発現していた(図 1)。

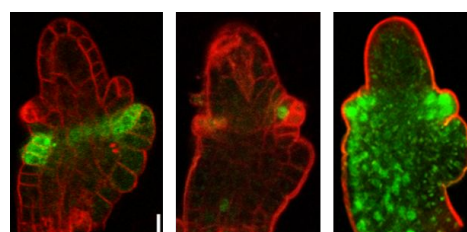


図 1 *MIR166D/G* の発現 野生型 *PHB*-GFP *miR165/6*耐性型 *PHBmu*-GFP

PHBmu-GFP を抑制し得る変異型の *MIR166Dmu* または *MIR166Gmu* を共導入したところ、いずれにおいても胚珠の形成異常が有意に解消されたことから、胚珠においては *MIR166D* と *MIR166G* に由来する miR166 が、*PHB* の発現制御を介して胚珠の正常な発生に機能していることが明らかとなった。

さらにアブラナ科に属する近縁種も含めた *MIR165/6* 遺伝子の分子系統解析を行った結果、*MIR166D* および *MIR166G* が、根、葉、胚において主に機能する *MIR165/6* 遺伝子群とは異なる系統に属することが明らかとなった。以上の結果から、miR166 を介した HD-ZIP III の空間的発現制御が胚珠の発生においても重要な機能を果たすことが明らかとなった。また複数の *MIR165/6* 遺伝子が機能分担している可能性が示唆された。

シロイヌナズナの胚発生における *MIR165/6* 遺伝子の空間的発現制御

MIR165A と *MIR166B* のプロモーターについてデリーション解析を行い、配列モチーフを同定した。このモチーフに結合しうる既知の 2 つの転写因子について二重変異体を作成し、

この背景における *MIR165A* レポーターの発現を解析した結果、球状胚の基部周縁部における発現が欠損することが明らかとなった。また胚の頂端側における *MIR165A* の発現抑制に関与すると推定される配列を予測し、この配列に結合し得る転写因子の多重変異体における *MIR165A* レポーターの発現を解析したところ、球状胚の頂端側にまで発現が拡大していた。以上の結果から、球状胚の基部周縁部における *MIR165/6* 遺伝子の発現パターンが、胚の特定の領域で発現する複数の転写因子による協奏的な活性化と抑制作用により制御され、次のステージの胚パターン形成へと継承されていく機構の存在が示唆された。

(2) 根冠細胞の分化と機能発現の制御

変異体と過剰発現体を用いたトランスクリプトーム解析とクロマチン免疫沈降解析により、SMB と *BRN1/2* が直接転写制御する遺伝子を 60 個同定した。これらがコードするタンパク質は、細胞壁の修飾やプログラム細胞死、感染防御物質の産生、膜輸送、脂質の代謝等への関与が推定され、根冠の機能発現に多様な細胞機能が関係していることが示唆された。これらの中から、まず細胞壁の主成分の 1 つであるペクチンを分解するポリガラクトツロナーゼをコードする遺伝子に着目し、これを *RCPG* (*ROOT CAP POLYGALACTURONASE*) と名付けて詳細な機能解析を行った。野生型あるいは上記の *NAC* 転写因子の変異体背景におけるレポーター解析の結果、*RCPG* が *BRN1/2* に依存して根冠最外層で特異的に発現することが明らかとなった (図 2)。また野生型植物の根冠最外層が大きく反り返って剥離するのに対し、*rcpg* 機能欠損変異体の根冠最外層は、カップ状の外形を維持したまま根端に付着していた (図 2)。 *RCPG* の過剰発現体の根冠の最外層は、層構造を保持せずに細胞が個別に剥離していた。以上の観察結果から *RCPG* が *BRN1/2* により直接転写制御され、細胞の剥離を促進していることが明らかとなった。

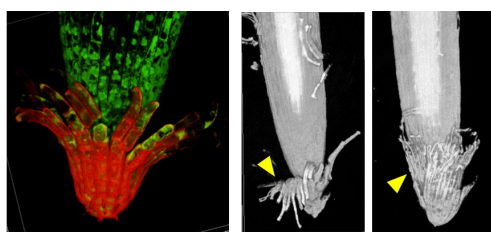


図 2 RCPG-RFP融合タンパク質の発現 (赤色) 野生型 *rcpg*変異体

さらに伸長する根の先端を自動的に追尾する水平光軸型動体トラッキング顕微鏡を構築し、これを用いて根冠剥離の動態を解析した。野生型植物の根冠剥離においては、側部根冠最外層上部の断裂と湾曲により開始され、その後、最外層が徐々に剥離して根から脱離する周期を繰返すことが明らかとなった。 *BRN1/2* の二重機能欠損変異体では、最

後の脱離段階が起こらないにもかかわらず、剥離の開始は野生型と同等の周期で繰返された。以上の観察結果から、根冠剥離の開始が細胞層の脱離とは無関係に内性のタイミングに応じて周期的に活性化されることが明らかとなった。

(3) 陸上植物に保存された性分化と生殖細胞形成の制御

in situ ハイブリダイゼーションおよびレポーター解析の結果より、*MpRKD* 遺伝子が成熟途上の卵細胞や精原細胞で強く発現することが明らかとなった。また *MpRKD* を相同組換えにより破壊したところ、メスの破壊株では卵前駆細胞までは正常に形成されるものの、その後の成熟がおこらずに液胞化した。またオスの破壊株では精原細胞の分裂が同調せず、一部の精原細胞は液胞化を経て崩壊した。以上の結果から *MpRKD* がゼニゴケの生殖細胞分化の鍵制御因子であることが明らかとなった。シロイヌナズナやコムギの卵細胞において、複数の *RKD* 遺伝子が高発現していることがわかっており、*RKD* 遺伝子が陸上植物に保存された生殖細胞の形成の制御因子であることが示唆された。

上記の研究の過程で、ゼニゴケ造卵器とシロイヌナズナ雌性配偶子の比較トランスクリプトーム解析から、両者で共通して発現する相同な転写因子 *FGMYB* を同定した。シロイヌナズナの *FGMYB* は雌性配偶体の形成に関与していることが報告されている。ゼニゴケにおいて、*FGMYB* 遺伝子はメスの造卵器で特異的に発現していた (図 3)。ゼニゴケにおいて *FGMYB* 遺伝子をノックアウトしたところ、染色体構成上はメスである個体に、野生型のオスと見分けがつかない造精器が形成された (図 3)。やや不完全ながらも精子が形成された。以上の結果から、*FGMYB* が陸上植物の進化において保存された配偶体世代の雌性分化促進因子であることが明らかとなった。

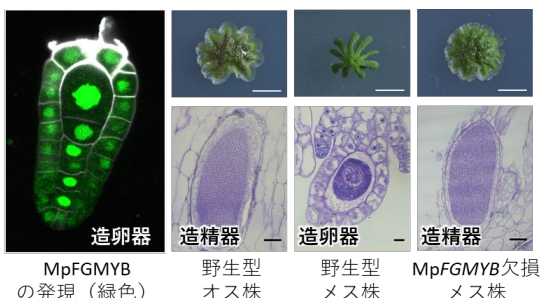


図 3

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 12 件)

Nakamura, K., Hisanaga, T., Fujimoto, K., Nakajima, K., and Wada, H., Plant-inspired pipettes. *J R Soc Interface*, 2018, 15, 20170868, DOI: 10.1098/rsif.2017.0868. (査読有)

Nakajima, K., Be my baby: patterning toward plant germ cells. *Curr Opin Plant Biol*, 2018, 4, 110-115, DOI: 10.1016/j.pbi.2017.11.002. (査読有)

Hashimoto, K., Miyashima, S., Sato-Nara, K., Yamada, T., and Nakajima, K., Functionally diversified members of the *MIR165/6* gene family regulate ovule morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2018, 59, 1017-1026, DOI: 10.1093/pcp/pcy042. (査読有)

Durr, J., Papareddy, R., Nakajima, K., and Gutierrez-Marcos, J., Highly efficient heritable targeted deletions of gene clusters and non-coding regulatory regions in *Arabidopsis* using CRISPR/Cas9. *Sci Rep*, 2018, 8, 4443, DOI: 10.1038/s41598-018-22667-1. (査読有)

Yamada, T., Sasaki, Y., Hashimoto, K., Nakajima, K., and Gasser, C.S., CORONA, PHABULOSA and PHAVOLUTA collaborate with BELL1 to confine WUSCHEL expression to the nucellus in *Arabidopsis* ovules. *Development*, 2016, 143, 422-426, DOI: 10.1242/dev.129833. (査読有)

Koi, S., Hisanaga, T., Sato, K., Shimamura, M., Yamato, K.T., Ishizaki, K., Kohchi, T., and Nakajima, K., An Evolutionarily Conserved Plant RKD Factor Controls Germ Cell Differentiation. *Curr Biol*, 2016, 26, 1775-1781, DOI: 10.1016/j.cub.2016.05.013. (査読有)

<http://library.naist.jp/dspace/handle/10061/10652>

Kamiya, M., Higashio, S.Y., Isomoto, A., Kim, J.M., Seki, M., Miyashima, S., and Nakajima, K., Control of root cap maturation and cell detachment by BEARSKIN transcription factors in *Arabidopsis*. *Development*, 2016, 143, 4063-4072, DOI: 10.1242/dev.142331. (査読有)

<http://library.naist.jp/dspace/handle/10061/11095>

Bowman, J.L., Araki, T., Arteaga-Vazquez, M.A., Berger, F., Dolan, L., Haseloff, J., Ishizaki, K., Kyozuka, J., Lin, S.S., Nagasaki, H., Nakagami, H., Nakajima, K., Nakamura, Y., Ohashi-Ito, K., Sawa, S., Shimamura, M., Solano, R., Tsukaya, H., Ueda, T., Watanabe, Y., Yamato, K.T., Zachgo, S., and Kohchi, T., The Naming of Names: Guidelines for Gene Nomenclature in *Marchantia*. *Plant*

Cell Physiol, 2016, 5, 257-261 DOI: 10.1093/pcp/pcv193. (査読有)

Zhou, Y., Honda, M., Zhu, H., Zhang, Z., Guo, X., Li, T., Li, Z., Peng, X., Nakajima, K., Duan, L., and Zhang, X., Spatiotemporal sequestration of miR165/166 by *Arabidopsis* Argonaute10 promotes shoot apical meristem maintenance. *Cell Rep*, 2015, 10, 1819-27 DOI: 10.1016/j.celrep.2015.02.047. (査読有)

Tatematsu, K., Toyokura, K., Miyashima, S., Nakajima, K., and Okada, K., A molecular mechanism that confines the activity pattern of miR165 in *Arabidopsis* leaf primordia. *Plant J*, 2015, 82, 596-608, DOI: 10.1111/tpj.12834. (査読有)

Ursache, R., Miyashima, S., Chen, Q., Vaten, A., Nakajima, K., Carlsbecker, A., Zhao, Y., Helariutta, Y., and Dettmer, J., Tryptophan-dependent auxin biosynthesis is required for HD-ZIP III-mediated xylem patterning. *Development*, 2014, 141, 1250-1259, DOI: 10.1242/dev.103473. (査読有)

Hisanaga, T., Miyashima, S., and Nakajima, K., Small RNAs as positional signal for pattern formation. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 21, 37-42, DOI: 10.1016/j.pbi.2014.06.005. (査読有)

[学会発表](計 20 件)

Shunsuke Miyashima A regulatory mechanism triggering localized cell proliferation in *Arabidopsis* root vascular tissue. 第 59 回日本植物生理学会年会 (2018)

郷達明 長時間連続観察によるシロイヌナズナ根冠細胞の周期的な剥離様式の解析 第 59 回日本植物生理学会年会 (2018)

久永哲也 Maternally expressed MpKNOX1 is required for sporophyte development in *Marchantia polymorpha* 第 59 回日本植物生理学会年会 (2018)

Tetsuya Hisanaga A MYB Transcription Factor Controls Female Sexual Differentiation in *Marchantia polymorpha*. 65th NIBB Conference "Renaissance of *Marchantia polymorpha* - the genome and beyond-" (2017)

久永哲也 MpFGMYB はゼニゴケの雌性分化を制御する 日本植物学会第 81 回大会 (2017)

郷達明 長時間連続観察による根冠細胞の剥離様式の解析 日本植物学会第 81 回大会 (2017)

Keiji Nakajima Interplay between

transcriptional and post-transcriptional regulatory modules in the pattern formation of *Arabidopsis* embryos. Annual Meeting of the Japanese Society of Developmental Biologists (2017)

久永哲也 MpFGMYB はゼニゴケにおいて生殖器官の雌性化に機能する 第58回日本植物生理学会年会 (2017)

郷達明 シロイヌナズナ根冠細胞の分化と剥離の動態解析 第58回日本植物生理学会年会 (2017)

宮島俊介 Analysis on a novel transcription factor controlling the hormonal response during the vascular development in *Arabidopsis* root. 第58回日本植物生理学会年会 (2017)

Keiji Nakajima Mechanisms regulating root cap differentiation and functions. Japan-Taiwan bilateral minisymposium (2016)

Tetsuya Hisanaga A MYB type transcription factor controls female reproductive organ development in *Marchantia polymorpha*. EMBO work shop "New model systems for early land plant evolution" (2016)

Keiji Nakajima Conservation and diversification of reprogramming factors in land plant evolution. International Symposium on Plant Sciences & Annual Conference of the Korean Society of Plant Biologists (2015)

Keiji Nakajima Control of germ cell differentiation and pluripotency by evolutionarily conserved factors in land plants. International ERATO Higashiyama Live-Holonics Symposium and Technical Workshop 2015 "Organogenesis from Eggs to Mature Plants" (2015)

Keiji Nakajima Dissecting the maturation and detachment process of *Arabidopsis* root cap cells. Front Lines of Plant Cell Wall Research (2015)

厚井聡 ゼニゴケの生殖における RWP-RK ファミリー遺伝子 MpRKD の機能 第56回日本植物生理学会年会 (2015)

Tetsuya Hisanaga An enhancer trap screening to identify genes regulating egg cell specification and differentiation in *Marchantia polymorpha*. 第56回日本植物生理学会年会 (2015)

Keiji Nakajima Comparative studies of female gametogenesis in land plants. *Marchantia* Workshop 2014 (2014)

Keiji Nakajima Developmental

Signaling in the *Arabidopsis* Root Pattern Formation. 47th Annual Meeting for the Japanese Society of Developmental Biologists (2014)

Keiji Nakajima Genetic pathways regulating cell fate specification and functional specialization in the *Arabidopsis* root. 第55回日本植物生理学会年会 (2014)

〔図書〕(計1件)

中島敬二「細胞間移行性転写因子とマイクロ RNA」 浅見 忠男、柿本 辰男編
「新しい植物ホルモンの科学 第3版」
pp171-176, 講談社 2016

6. 研究組織

(1)研究代表者

中島 敬二 (NAKAJIMA, Keiji)
奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・教授
研究者番号: 80273853

(2)連携研究者

橋本 隆 (HASHIMOTO, Takashi)
奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・教授
研究者番号: 80180826

厚井 聡 (KOI, Satoshi)
大阪市立大学・理学部附属植物園・講師
研究者番号: 60470019

宮島 俊介 (MIYASHIMA, Shunsuke)
奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・助教
研究者番号: 20727169

郷 達明 (GOH, Tatsuaki)
奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・助教
研究者番号: 80511419

久永 哲也 (HISANAGA, Tetsuya)
奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・研究員
研究者番号: 20748355

古田 (宮島) かおり (FURUTA-MIYASHIMA, Kaori)
奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・研究員
研究者番号: 10746655