

令和 2 年 6 月 3 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H04804

研究課題名(和文) 転写因子GL2が統御する植物表皮細胞機能分化機構

研究課題名(英文) Mechanism orchestrated by the transcription factor GL2 for functional differentiation of plant epidermal cells

研究代表者

青山 卓史 (Aoyama, Takashi)

京都大学・化学研究所・教授

研究者番号：80202498

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,900,000円

研究成果の概要(和文)：植物表皮細胞の分化には共通の転写制御ネットワークが関与することが分かっており、シロイヌナズナの転写因子GL2はそのネットワークの最下流で働く。本研究では、GL2下流で根毛細胞分化に関わる因子の同定およびそれらの機能の解明を試みた。GL2の直接標的遺伝子の産物である脂質代謝酵素PLD 1は、そのN末領域に依存してトランスゴルジネットワークに局在することを明らかにした。また、GL2の直接標的遺伝子の産物である転写因子LRL1のさらに下流で働く遺伝子群を探索し、RhoGTPase制御因子などの遺伝子が同定された。これらの結果は、GL2下流で様々な細胞内シグナル伝達系が制御されていることを示す。

研究成果の学術的意義や社会的意義

根の表皮の根毛細胞や葉の表皮のライコームなど、植物表皮細胞には形態や機能において他から明確に分化したものが多く見られる。それらは詳細な観察が容易であることなどから、植物細胞分化の研究対象としてこれまで集中的に研究されてきた。それ故、GL2下流で働く制御因子の役割を明らかにすることは植物細胞分化研究の最先端の知見を得ることを意味する。また、根毛は根の固定、水分や栄養素の吸収、土壌微生物との相互作用などにおいて中心的な役割を担うことが知られており、その分化制御機構を明らかにすることは様々な植物における有用品種の開発につながる。

研究成果の概要(英文)：The Arabidopsis transcription factor GL2 acts most downstream in a transcriptional network that is implicated commonly in plant epidermal cell differentiation. We tried to elucidate regulatory roles of further downstream factors from GL2 in root hair cell differentiation. As the result, the lipid metabolizing enzyme PLD 1, the gene of which is a GL2 direct target, localized to trans-Golgi network in a manner dependent of its N-terminal region. In addition, the transcription factor LRL1, the gene of which is also a GL2 direct target, recognizes genes encoding regulatory factors of Rho GTPase. These suggest that various intracellular signaling systems function further downstream from GL2 for root hair cell differentiation.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：植物細胞分化 表皮細胞 転写制御ネットワーク 脂質シグナル 細胞内局在性 根毛

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物細胞の分化は、遺伝的プログラムに支配された細胞系譜や細胞間相互作用で規定されるのみならず、環境刺激などの外界因子によっても大きく影響を受ける。そのような植物特有の細胞分化のモデルケースとして、シロイヌナズナの表皮細胞の発生・分化はこれまで精力的に研究されてきた。

シロイヌナズナの根表皮では、その内側の皮層細胞列との位置関係により、根毛を発生する根毛細胞列と発生しない非根毛細胞列が規定されている。また、葉の表皮には分枝した突起状の巨大細胞であるトライコーム (trichome) が存在するが、それらは表皮における細胞間相互作用により互いに隣り合って発生しないように制御されている。遺伝学および分子生物学的解析の結果、これらを含むは多くの植物表皮組織の細胞分化では保存性の高い転写制御ネットワークが関わっており、その中で転写因子 GRABLA2 (GL2) は最下流に位置する出力装置の役割を果たすことが判っている (図 1)。GL2 は分化・成熟過程の非根毛細胞列およびトライコームで発現する。また、GL2 の機能欠損変異体では根のすべての表皮細胞列から根毛が発生し、葉でのトライコームの発生頻度低下および形態異常が起こる。これらのことから、GL2 は根毛細胞分化に対しては負の、トライコーム分化に対しては正の制御因子であると考えられている。しかし、それぞれの細胞分化の運命決定に関わる GL2 上流の転写制御ネットワークが明らかになった一方で、細胞形態形成を含む細胞機能の分化につながる GL2 下流の制御経路の理解は未だ断片的であり、細胞分化の初動過程においてどのような細胞内現象が起こるのかについても不明なままである。

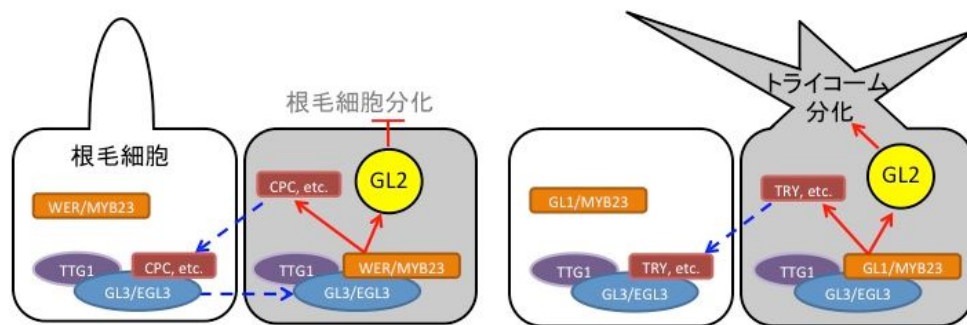


図1 根(左)および葉(右)の表皮の細胞分化において働く、保存性の高い転写制御ネットワークを模式的に示す。実線の矢印は正の制御、T-バーは負の制御、破線の矢印はタンパク質の細胞間移動をそれぞれ示す。GL2は非根毛細胞およびトライコームで発現し、根毛細胞分化の抑制およびトライコーム分化の促進を行なう。

根毛細胞やトライコームの分化は植物ホルモンの作用によっても影響を受ける。サイトカニンおよびジベレリンはトライコーム分化の促進因子として、保存された転写制御ネットワークの上流で働く。一方、オーキシンは根毛細胞分化の促進因子であるが、根毛細胞分化に関してオーキシン関連遺伝子における変異は GL2 遺伝子の変異に対してエピスタティックに働くことから、GL2 より下流で働くと考えられている。しかし、GL2 下流の制御経路に対してオーキシンシグナルがどのように統御されているのかについても未だ不明である。

このような状況において我々のグループでは、構成的に強い転写活性化能をもつ改変転写因子 VP16-GL2ΔN を人為的転写誘導系により発現することで、本葉を含む様々な器官の表皮細胞から根毛様の突起が発生することを見出した。このことは、一群の GL2 標的遺伝子の発現がそのような表皮細胞の形態的变化に十分であることを示唆する。さらに、この誘導系を利用して GL2 の標的遺伝子候補の探索を行った結果、ホスホリパーゼ D (PLD) をコードする *PLDζ1* 遺伝子を GL2 直接標的遺伝子の一つとして同定した (Ohashi et al., 2003, *Science*)。 *PLDζ1* は根毛細胞分化の正の制御因子であり、GL2 依存的に非根毛細胞列で転写抑制されることから、GL2 は非根毛細胞列において根毛形成に関わる遺伝子群の発現を抑制することにより根毛発生を負に制御すると結論付けた。一方、*PLDζ1* 単独の発現誘導では異所的な根毛発生には不十分であった。

その後我々のグループでは上記の系を用いたマイクロアレイ解析を行い、誘導により転写産物量が有意に上昇する約 860 の遺伝子を検出し、GL2 標的候補とした。そして、それら標的候補遺伝子の中で重要な制御的役割をもつと考えられるものに対して、GR ドメイン融合転写因子 GR-VP16-GL2ΔN を発現する植物体用いたタンパク質合成阻害条件下での誘導実験を行い、GL2 に直接認識される標的遺伝子であるかどうかを検定した。その結果、bHLH 転写因子である RHD6、RSL1、RSL2、LRL1、LRL2 をコードする遺伝子が GL2 標的遺伝子と同定された (Lin et al, 2015, *Plant Cell*)。それらはすべて根毛形成の正の制御因子として働くことが報告されていたが、GL2 の直接標的遺伝子と判明したことで、根毛細胞分化における転写制御ネットワークの全体像の解明が大きく進展した。さらに、LRL1 または LRL2 の異所的な発現が非根毛細胞列からの根毛発生を引き起こすのに十分であることを見出した。LRL1 と LRL2 が根毛形成において重複的な正の制御的役割を果たすことを考え併せると、それらの転写制御下流の遺伝子群の発現が異所的な根毛形成に十分であることが予想された。

2. 研究の目的

シロイヌナズナのホメオドメイン型転写因子である GL2 は植物細胞分化の分子生物学的研究の対象として研究されてきた。GL2 上流の転写制御ネットワークは根や葉のみならず胚軸や種子の表皮細胞の分化制御においても保存性が高く、植物細胞分化における基本制御機構の一つと考えられている。GL2 はそれらの転写制御ネットワークの下流へのボトルネックであることから、その直接標的遺伝子を系統的に同定し、それらの細胞分化における機能を調べることは植物表皮細胞の分化制御機構を理解する上で大きな意義がある。また、構成的に強い転写活性化能をもつ VP16-GL2ΔN の発現が様々な表皮細胞から根毛様形態を発生させることが判っており、その現象に必要な GL2 直接標的遺伝子群を特定することは、植物細胞形態形成の制御過程を知る上で非常に興味深い。さらに、様々な植物組織においてオーキシシグナルが細胞分化の引き金となること、および GL2 の制御下流でオーキシシグナルが根毛細胞分化を促進することを考え併せると、植物細胞の分化パターン形成におけるオーキシンが関わる新規の制御機構の発見につながると予想される。

本研究では、以下を具体的な目的とする。(1) これまでにマイクロアレイ解析などにより明らかになった GL2 直接標的遺伝子候補に対する解析を進める。特に、オーキシン輸送体と考えられる P-glycoprotein (PGP) をコードする遺伝子が GL2 直接標的遺伝子であるかを確定し、それらの根毛細胞分化における関わりを解析する。これにより、根毛細胞分化におけるオーキシシグナルの新規制御機構の発見につなげる。(2) リン脂質代謝酵素遺伝子 *PLDζ1* は GL2 直接標的遺伝子であるが、その変異体は形態的な表現型を示さず、*PLDζ1* により産生されるホスファチジン酸 (PA) の根毛形成における役割も不明である。そこで、*PLDζ1* の細胞生物学的機能を解析し、細胞機能分化および細胞形態形成におけるリン脂質シグナルの役割を知る手掛かりとする。(3) GL2 直接標的遺伝子にコードされる転写因子 LRL1 の下流で転写制御を受ける遺伝子を同定し、根毛形成に十分な遺伝子発現について知見を得る。以上の3点により、植物表皮細胞機能分化の初動における制御機構モデルの確立を目指す。

3. 研究の方法

(1) PGP 遺伝子の機能解析

GR-VP16-GL2ΔN を発現する形質転換株に対してグルココルチコイド添加によるタンパク質機能誘導実験を行い、GL2 直接標的遺伝子候補である PGP 遺伝子が GL2 直接標的遺伝子であるかどうかを確定する。さらに、それら遺伝子のプロモーター領域を用いて GUS レポーター解析を行うことにより、それらがどのような発現パターンを示すかを調べ、根毛形成に関わる PGP 遺伝子の候補を得る。

(2) *PLDζ1* の細胞生物学的機能の解析

GL2 直接標的遺伝子にコードされる *PLDζ1* の細胞生物学的な役割を明らかにするため、その細胞内における局在性を蛍光タンパク質との融合タンパク質レポーター系を用いて調べる。また、その局在性の決定に必要なドメイン構造を、様々な部分タンパク質の蛍光融合タンパク質を用いて決定する。さらに、関連タンパク質である *PLDζ2* においても同様の解析を行い、それらを比較することにより、*PLDζ1* が特異的にリン脂質シグナルを制御する細胞内コンパートメントを決定する。

(3) LRL1 下流で転写制御を受ける遺伝子の同定

GL2 直接標的遺伝子にコードされる転写因子 LRL1 に関して、LRL1 と GR ドメインとの融合タンパク質を LRL1 プロモーターにより発現する遺伝子 *LRL1pro-LRL1-GR* を作成し、*lr11lr12/+* ホモヘテロ二重変異体に導入する。導入遺伝子がホモヘテロ二重変異体の根毛における表現型をグルココルチコイド依存的に相補することを確かめた上で、その株を用いて誘導実験を行い、LRL1 の下流で転写活性化される遺伝子群を同定する。

4. 研究成果

(1) PGP 遺伝子の機能解析

これまでのマイクロアレイ解析により明らかになった GL2 直接標的遺伝子候補の中で、オーキシン輸送体と考えられる PGP をコードするものに対して、GR-VP16-GL2ΔN を発現する植物体を用いたタンパク質合成阻害条件下での誘導実験を行い、GL2 に直接認識される標的遺伝子であることの検定を行った。その結果、*PGP4* については約 20 倍、*PGP6*、*PGP9*、*PGP19* については 3~4 倍の転写産物量の上昇がみられた。このことから、それら遺伝子は GL2 の直接標的遺伝子であると結論付けられた。*PGP4*、*PGP19* のプロモーター領域内には GL2 結合配列に含まれる部分配列 5'-TGATTAATAA-3' が、*PGP6*、*PGP9* のプロモーター領域内には同

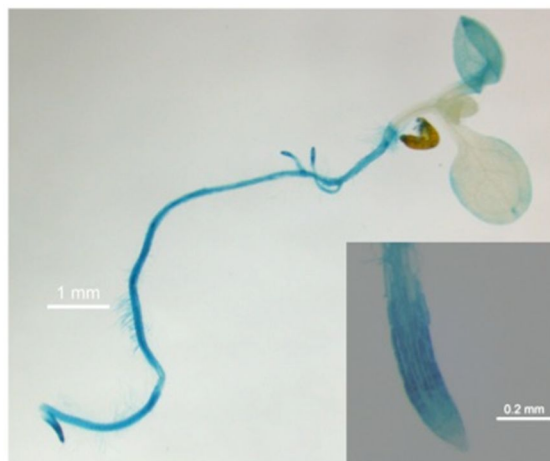


図2 *PGP4pro-GUS* 遺伝子を導入したシロイヌナズナ幼苗を用いた *PGP4* プロモーターの組織化学的解析。

じく部分配列 5'-ATAAATGTT-3'が存在し、これらの配列が GL2 に認識されている可能性が高い。それら遺伝子のプロモーターの活性を GUS レポーター系により組織化学的に解析した結果、*PGP4* プロモーターは主に根の表皮で強い活性を示し(図2)、その他のものでは主に根および葉の維管束において活性が見られた。これらのことを総合して、*PGP4* 遺伝子は根の表皮細胞において GL2 の制御下で根毛パターン形成に関わる可能性が示された。

(2) PLD ζ 1 の細胞生物学的機能の解析

GL2の直接標的遺伝子にコードされる脂質代謝酵素 PLD ζ 1およびその関連タンパク質である PLD ζ 2について、蛍光融合タンパク質を発現する形質転換株を用いて細胞内局在性を調べた。その結果、PLD ζ 1と mCherry との融合タンパク質 PLD ζ 1-mCherry は根表皮の根毛細胞、非根毛細胞、および根冠細胞において、トランスゴルジネットワークのマーカータンパク質である SYP43と GFP との融合タンパク質 GFP-SYP43 と共局在した(図3)。この局在性は PLD ζ 1 の PX-PH ドメインを含む N 末領域に依存することが判った。また、YFP との融合タンパク質 PLD ζ 2-YFP はその PX-PH ドメインを含む N 末領域に依存して液胞膜、後期エンドソーム、およびトランスゴルジネットワークの一部に局在し、トランスゴルジネットワークにおいて部分的に PLD ζ 1-mCherry と共局在した。これらのことから、PLD ζ 1 および PLD ζ 2 は N 末領域に依存してそれぞれ特異的な膜上へとリクルートされ、脂質シグナルとしての PA の生成を介して、PLD ζ 1 はトランスゴルジネットワーク内の膜交通の制御に関わり、PLD ζ 2 は液胞へと向かうポストゴルジ膜交通の制御に関わるのではないかと考えられた。

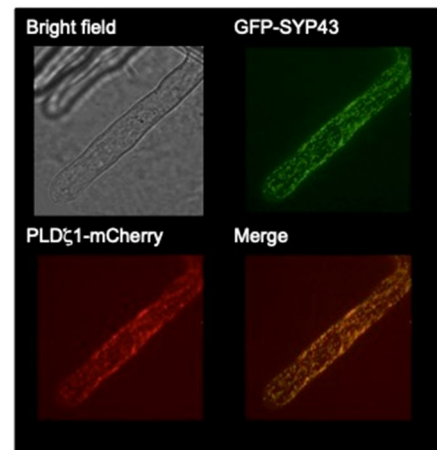


図3 根毛細胞における PLD ζ 1-mCherry とトランスゴルジネットワークマーカーである GFP-SYP43 との共局在。

(3) LRL1 下流で転写制御を受ける遺伝子の同定

GL2の直接標的遺伝子にコードされる転写因子 LRL1 の下流で根毛形成に関与する遺伝子群を同定するために、*LRL1* プロモーターにより LRL1 の GR 融合タンパク質を発現する遺伝子群 *LRL1pro-LRL1-GR* を作成した。*lrl1* 変異体は可視的な表現型がなく、関連遺伝子 *lrl2* との二重変異体は雄性不稔であるため得られないが、*lrl1lrl2/+* および *lrl1/+lrl2* は根毛が短い表現型を示す。*LRL1pro-LRL1-GR* を導入した *lrl1lrl2/+* 植物体では、グルココルチコイド依存的に根毛が短い表現型が回復されたので、融合タンパク質 LRL1-GR の LRL1 としての機能はグルココルチコイドの添加によって誘導されることが確認された(図4)。この植物体の根においてグルココルチコイド誘導的に転写量が上昇する遺伝子を探索したところ、植物の Rho-type GTPase である ROP の制御タンパク質をコードするもの、および R3-myb 転写因子をコードするものなどが同定された。また、それらのいくつかのものは、誘導時のタンパク質合成非依存的に転写量の上昇が見られたので、LRL1 の直接標的遺伝子であると考えられた。これら遺伝子がコードするタンパク質の中で、ROP 制御タンパク質については根毛形成時の細胞内シグナル伝達に直接関わることが、R3-myb 転写因子については上流の転写制御ネットワークに対するフィードバックに関わることを示唆された。

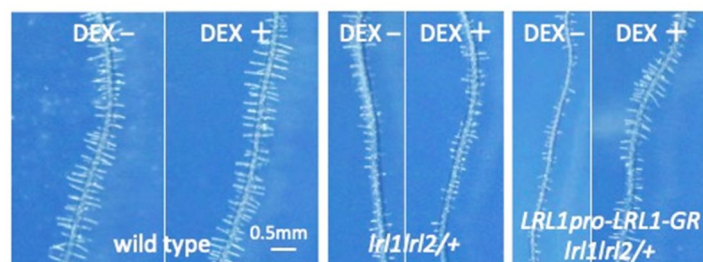


図4 *LRL1pro-LRL1-GR* によるグルココルチコイド(DEX)依存的な *lrl1lrl2/+* 短根毛表現型の相補。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Wu, Z., Zhu, D., Lin, X., Miao, J., Gu, L., Deng, X., Yang, Q., Zhu, D., Cao, X., Tsuge, T., Dean, C., Aoyama, T., Gu, H., and Qu, L.-J.	4. 巻 28
2. 論文標題 RNA binding proteins RZ-1B and RZ-1C play critical roles in regulating pre-mRNA splicing and gene expression during development in Arabidopsis.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Plant Cell	6. 最初と最後の頁 55-73
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1105/tpc.15.00949	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Tanaka, N., Uno, H., Okuda, S., Gunji, S., Ferjani, A., Aoyama, T., and Maeshima, M.	4. 巻 58
2. 論文標題 SRPP, a cell wall protein is involved in development and protection of seeds and root hairs in Arabidopsis thaliana.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 760-769
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcx008	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Hirano, T., Konno, H., Takeda, S., Dolan, L., Kato, M., Aoyama, T., Higaki, T., Takigawa-Imamura, H., and Sato, M.H.	4. 巻 4
2. 論文標題 PtdIns(3,5)P2 mediates root hair shank hardening in Arabidopsis	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 888-897
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41477-018-0277-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Kato, M., Tsuge, T., Maeshima, M., and Aoyama, T.	4. 巻 99
2. 論文標題 Arabidopsis PCaP2 modulates the phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate signal on the plasma membrane and attenuates root hair elongation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Journal	6. 最初と最後の頁 610-625
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/tpj.14226	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計22件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 島村亮太、谷口（山本）幸美、加藤真理子、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナの クラスPLDの細胞内局在性
3. 学会等名 第29回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Takashi Aoyama, Mariko Kato, Yukika Wada, Machiko Watari, Tomohiko Tsuge, Blanc-Mathieu Romain, Hiroyuki Ogata, Hiroaki Kusano
2. 発表標題 Biological function of type-B phosphatidylinositol phosphate 5-kinase genes of Arabidopsis thaliana.
3. 学会等名 日本植物生理学会・2017年度年会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tomoko Hirano, Mariko Kato, Seiji Takeda, Takashi Aoyama, Yalovsky Shaul, Masa H. Sato
2. 発表標題 Distinct localization of phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate and phosphatidylinositol 3,5-bisphosphate controls root hair morphogenesis in Arabidopsis
3. 学会等名 日本植物生理学会・2017年度年会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 田中奈月、鶴野裕、奥田祥平、郡司玄、Ali Ferjani、青山卓史、前島正義
2. 発表標題 細胞壁タンパク質SRPPIは種子形成と根毛伸長に重要な機能を果たしている
3. 学会等名 日本植物生理学会・2017年度年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 島村亮太、安齋尚子、加藤真理子、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナPLD 1のT-DNA挿入変異体の新規な表現型
3. 学会等名 日本植物生理学会・2017年度年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 巨真智子、和田悠貴香、柘植知彦、加藤真理子、青山卓史
2. 発表標題 配偶子形成と胚発生におけるPIP5K2とPIP5K4の機能解析
3. 学会等名 日本植物生理学会・2017年度年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 加藤真理子、柘植知彦、前島正義、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナPCaP2はPI(4,5)P2シグナルを調節することにより根毛の伸長を減衰する
3. 学会等名 日本植物生理学会・2018年度年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 黒田凌、加藤真理子、柘植知彦、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるPIP5K7とPIP5K8の機能解析
3. 学会等名 日本植物生理学会・2018年度年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 巨真智子、加藤真理子、柘植知彦、青山卓史
2. 発表標題 BタイプPIP5Kの遺伝学的解析
3. 学会等名 日本植物生理学会・2018年度年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 島村亮太、谷口(山本)幸美、加藤真理子、柘植知彦、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナPLD 1およびPLD 2の細胞内局在
3. 学会等名 日本植物生理学会・2018年度年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Machiko Watari, Mariko Kato, Tomohiko Tsuge, Takashi Aoyama
2. 発表標題 Genetic analysis of type B PIP5Ks in plant cell morphogenesis
3. 学会等名 The 29th International Conference of Arabidopsis Research (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Mariko Kato, Machiko Watari, Ryo Kuroda, Taichi Kishimoto, Hiroaki Kusano, Tomohiko Tsuge, Blanc-Mathieu Romain, Hiroyuki Ogata, Takashi Aoyama
2. 発表標題 Function of Arabidopsis type-B phosphatidylinositol phosphate 5-kinase genes in plant growth and development
3. 学会等名 The 23rd International Symposium on Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 黒田凌、加藤真理子、柘植知彦、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナPIP5K7およびPIP5K8の機能解析
3. 学会等名 第31回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 加藤真理子、亘真知子、藤原崇志、青山卓史
2. 発表標題 PtdIns(4,5)P ₂ 産生酵素をコードするPIP5K遺伝子は花粉の発達過程において機能する
3. 学会等名 日本植物生理学会・2019年度年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岸本太地、加藤真理子、柘植知彦、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナの根毛形成における平面内極性確立機構の解明
3. 学会等名 日本植物生理学会・2019年度年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 黒田凌、加藤真理子、柘植知彦、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるPIP5K7とPIP5K8の機能解析
3. 学会等名 日本植物生理学会・2019年度年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ryota Shimamura, Yukimi Y. Taniguchi, Yohei Ohashi, Mariko Kato, Tomohiko Tsuge, Takashi Aoyama
2. 発表標題 Arabidopsis phospholipase D 1 and 2 target different intracellular via their N-terminal domains
3. 学会等名 The 18th International Workshop on Plant Membrane Biology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ryo Kuroda, Mariko Kato, Tomohiko Tsuge, Takashi Aoyama
2. 発表標題 Functional analysis of PIP5K7, PIP5K8, PIP5K9 in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 The 8th Asian-Oceanian Symposium of Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤原崇志、矢崎一史、青山卓史
2. 発表標題 トマト (<i>Solanum lycopersicum</i>) の TRYPTICHON ホモログの機能解析
3. 学会等名 日本植物生理学会・2020年度年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山田鴻、加藤真理子、柘植知彦、和田拓治、富永み、Li-Jia Qu、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナの根毛形成に関わる転写因子 LRL1の機能解析
3. 学会等名 日本植物生理学会・2020年度年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 巨真智子、Romain Blanc-Mathieu、緒方博之、加藤真理子、柘植知彦、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナ PIP5K 遺伝子間の機能分化について
3. 学会等名 日本植物生理学会・2020年度年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 黒田凌、加藤真理子、柘植知彦、青山卓史
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける PIP5K7と PIP5K8と PIP5K9の機能解析
3. 学会等名 日本植物生理学会・2020年度年会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	安田 啓子 (Yasuda Keiko)	京都大学・化学研究所・技術職員 (14301)	
研究協力者	島村 亮太 (Shimamura Ryota)	京都大学・化学研究所・大学院生 (14301)	
研究協力者	山田 鴻 (Yamada Koh)	京都大学・化学研究所・大学院生 (14301)	