

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 28 日現在

機関番号：14603

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02461

研究課題名(和文)概日時計による細胞運命決定制御の普遍性

研究課題名(英文)Universality of regulation of cell fate determination by the circadian clock

研究代表者

遠藤 求 (Endo, Motomu)

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授

研究者番号：80551499

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：植物は分化全能性を示すことが大きな特徴であり、概日リズムが関わっている可能性が示唆されてきた。しかし、植物の未分化細胞を直接単離することは難しく、概日時計が細胞分化に関わっているのか、関わっているとすればどの時計遺伝子がどのように関わっているのかを明らかにすることは困難であった。そこで本研究では、葉肉細胞から維管束細胞への分化誘導系(VISUAL)を活用すると共に、ガラスキャピラリーを用いた時系列1細胞トランスクリプトーム解析を実施した。その結果、細胞分裂の後期には時計遺伝子LUXが特異的に発現誘導され、これが細胞分裂周期や細胞分化関連の遺伝子の発現を直接誘導することを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、概日時計遺伝子が直接、細胞運命決定に関わっていることが明らかとなった。また、細胞運命の決定に先立って概日リズム形成が起こっていることが明らかになったことから、概日リズムはこれまでに考えられている以上に広範な現象に関わっている可能性が示唆された。

植物細胞が分化全能性を示す一方で、動物細胞が示さないことは大きな謎であるが、動物細胞、植物細胞の両方において概日時計の関与が示唆されたことから、概日時計の機能あるいはその制御対象の違いがこうした違いを生み出している可能性が考えられ、分化全能性に対する理解がさらに進むきっかけになると期待される。

研究成果の概要(英文)：The pluripotency of plant cells, an important characteristic, has been suggested to be associated with circadian rhythms. However, isolation of undifferentiated cells from plants has been challenging, making it difficult to determine whether the circadian clock is involved in cell differentiation and how specific clock genes are involved. In this study, we used the Vascular cell induction culture system using Arabidopsis leaves (VISUAL) system together with time-series single-cell transcriptome analysis using glass capillaries. We found that the clock gene LUX is specifically induced at the late stage of cell division and directly regulates the expression of cell cycle and cell differentiation-related genes.

研究分野：時間生物学

キーワード：シロイヌナズナ 概日リズム 分化全能性 1細胞トランスクリプトーム

1. 研究開始当初の背景

概日時計は 24 時間周期の外部環境変化に対応するための仕組みである。概日時計は、原始生命において、光合成によるエネルギー生産の最大化と細胞分裂時における UV による DNA 損傷の最小化を達成するため、それぞれの反応を時間的に分離する目的で発達してきたと考えられている [Johnson et al., 2010]。実際、細菌や動物細胞において細胞分裂は夕方から夜にかけて起こるように概日時計によって制御されており、また、こうした概日リズムと細胞分裂周期のカップリングは細胞運命決定にも関わっていることが知られている [Matsu-ura et al., 2016]。一方で、植物の概日時計は光周性花成やバイオマスに関連して研究されてきた経緯から、概日時計による細胞運命決定の仕組みは、その存在も含めてこれまでほとんど明らかにされていない [McClung, 2011]。

申請者のこれまでの研究を含めいくつかの研究から、シロイヌナズナでは大部分の遺伝子が周期的な発現変動を示しており、その中には細胞運命決定に関わる遺伝子も多く含まれている [Michael et al., 2008, Endo et al., 2014]。こうしたことから、植物の細胞運命決定や細胞分裂制御においても何らかの形で概日時計が関わっているのではないかと考えられた。動物の場合、多能性幹細胞である ES 細胞では時計遺伝子の概日リズムは見られず、分化するにつれ概日リズムが形成され、iPS 化により再び概日リズムが失われることが知られている [Yagita et al., 2010]。シロイヌナズナの幹細胞ニッチである根端分裂組織や側根形成の初期過程においても、概日リズムは見られなかった [Fukuda et al., 2012, Voß et al., 2015]。こうしたことから、動物・植物を問わず、細胞運命決定と概日リズム形成は深く関係していることが示唆される。また、申請者の予備実験からも細胞運命決定における概日時計の関与が明らかとなっている。

2. 研究の目的

そこで本研究では、研究課題の核心をなす学術的「問い」として、「多細胞生物の細胞運命決定制御に共通した制御メカニズムは存在するのか」を設定し、概日時計やシグナル伝達経路の本質的共通性という観点から、植物を材料にして、この問題に取り組み、以下の 2 点の解明を目的とする。

- ・ 植物において幹細胞からの細胞運命決定に概日時計が関わっていることを示すと共に、この仕組みが細胞タイプに依存しない普遍的な制御メカニズムであることを確かめる。
- ・ 動物および植物において、細胞運命決定が本質的に類似したメカニズムを利用していることの必然性を概日リズムによる拘束条件から理解し、普遍的な原理として解明する。

3. 研究の方法

本研究では初期胚発生に比べて経時観察が比較的容易な細胞分化に着目し、根や気孔の分化過程、および、葉肉細胞からの維管束分化誘導系において、概日時計がどのような役割を果たしているかを明らかにする。

本研究では、最近開発された葉肉細胞から維管束細胞への分化誘導系 VISUAL[Kondo et al., 2016]を利用することで、葉肉から維管束への細胞運命決定過程のシグナル伝達経路を解明する。さらに、葉肉細胞や気孔・根などの運命決定についても野生型と時計遺伝子の変異体で概日リズムや細胞分裂周期関連の発現を調べることによって、概日時計による細胞運命決定が細胞タイプの違いを超えた普遍的なものであることを示す。具体的には、維管束幹細胞やメリステモイド・根端分裂組織などの細胞分裂活性が時計遺伝子の変異体において低下することを明らかにし、いずれの細胞運命決定過程においても概日時計が幹細胞の細胞分裂活性に関わっていることを示す。

申請者はすでに時計遺伝子 *ELF4* が（維管束）幹細胞特異的に発現することを見出している（図1）。今後、*ELF4* と複合体を形成する別の時計遺伝子 *LUX*（転写因子）の ChIP-seq を行い、時計遺伝子の制御標的に細胞周期関連遺伝子があることを確認する。



図1
時計遺伝子 *ELF4* は維管束幹細胞で特異的に発現している。

また、申請者は葉肉細胞や維管束細胞・気孔・カルスにおいて時計変異体では細胞分裂頻度の低下に起因すると考えられる細胞サイズの肥大や分化細胞の頻度低下を確認しており（図2）、概日時計による細胞周期制御はかなり確からしいと予想している。

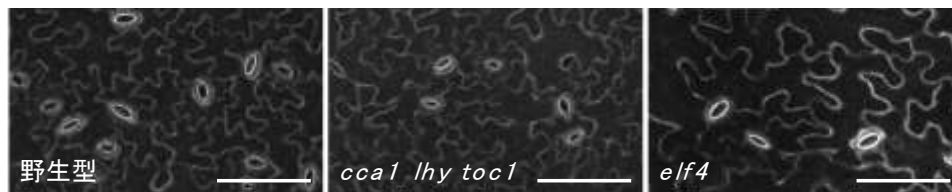


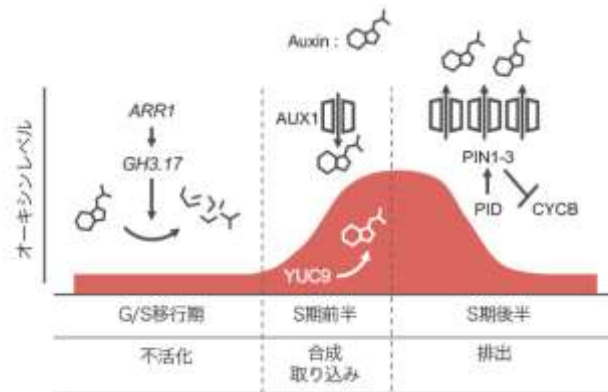
図2 時計変異体(*lhy cca1 toc1*, *elf4*)では、気孔数が野生型より有意に減少している。

シロイヌナズナの概日時計は転写・翻訳によるフィードバックにより成り立っており、細胞タイプごとに位相や振幅・発現量などの特性が異なっている。多くの場合、細胞タイプの違いは細胞分裂に伴って生じることが知られているが、細胞分裂の前後でこうした概日時計の特性がどのように変化するかを解析した例は無い。これは、従来の発光レポーターでは空間分解能が低く、蛍光レポーターでは時間分解能が低いためである。そこで、本研究では、時計遺伝子 *CCA1* のプロモーターに不安定化させた GFP(d2EGFP)を融合させることで、概日リズムを経時的にかつ1細胞レベルの空間分解能で測定する。また、概日時計制御下にある細胞運命決定に関わるマーカー遺伝子の発現を併せて測定することで、分化状態と概日リズムの特性変化との時間的な関係を明らかにする。

仮に、分裂前後で概日リズムの振幅や発現量等に明確な差が見られない場合においても、染色体が凝集している分裂期には新規の転写はほとんど起きていないはずであり、概日時計はリズムを刻めず停止していると考えられる。そのため、概日時計の位相は分裂前後で周囲の細胞とはズレていると考えられる。こうした位相のズレが細胞運命決定にどのように関わっているかを中心に解析する。

4. 研究成果

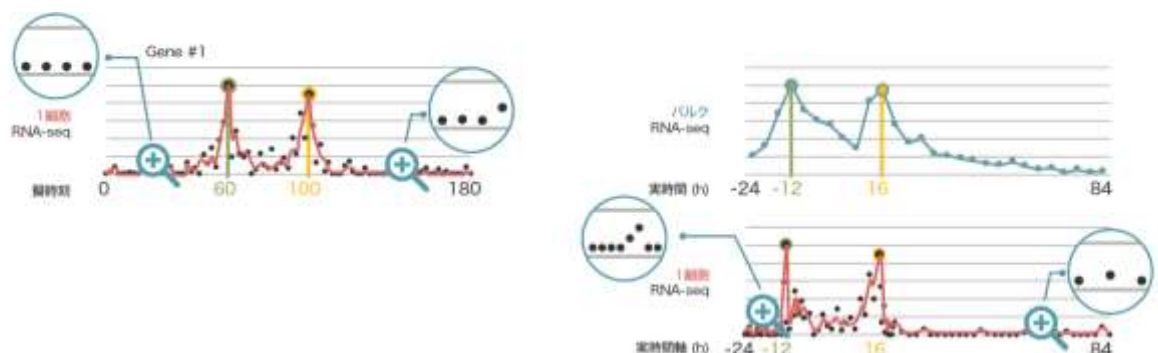
細胞分化の指標である特殊な細胞周期エンドサイクルと植物ホルモンオーキシンの関係に着目した。これまで、エンドサイクルの進行にはオーキシンレベルが低いことが必須であるとされていたが、実際にエンドサイクルが進行する細胞ではオーキシンレベルは高い、という矛盾があった。そこで、既に公開されている1細胞 RNA-seq データを再解析することで、エンドサイクルと有糸分裂サイクルの時系列を再構築し、それぞれにおけるオーキシンレベルを推定した。その結果、オーキシンレベルはエンドサイクル内でのみ変動し、オーキシンの必要なフェーズでのみ細胞内のオーキシンレベルを増大させ、不要なフェーズでは低減させる仕組みの存在が明らかになった。さらに、この細胞自律的なオーキシンレベルの変動こそがエンドサイクルの進行の要であることも示した。



エンドサイクルにおけるオーキシンリズムモデル

本研究で示されたエンドサイクルにおけるオーキシンレベルの変動モデルの模式図を示している。赤の領域はオーキシンレベルを示しており、S期前半に一過的なピークを持つ。このピークはYUC9によるオーキシン合成の促進とAUX1によるオーキシンの取り込みにより生じる。また、G/S移行期にはARR1-GH3.17経路により、オーキシンが不活化されるため、オーキシンレベルが低下しており、S期後期にはPIDとPIN1-3によりオーキシンが排出されオーキシンレベルを低下させる。S期後期のオーキシンレベルの低下は有糸分裂を促進するCYCBの発現を抑制し、エンドサイクルの進行を促進する。

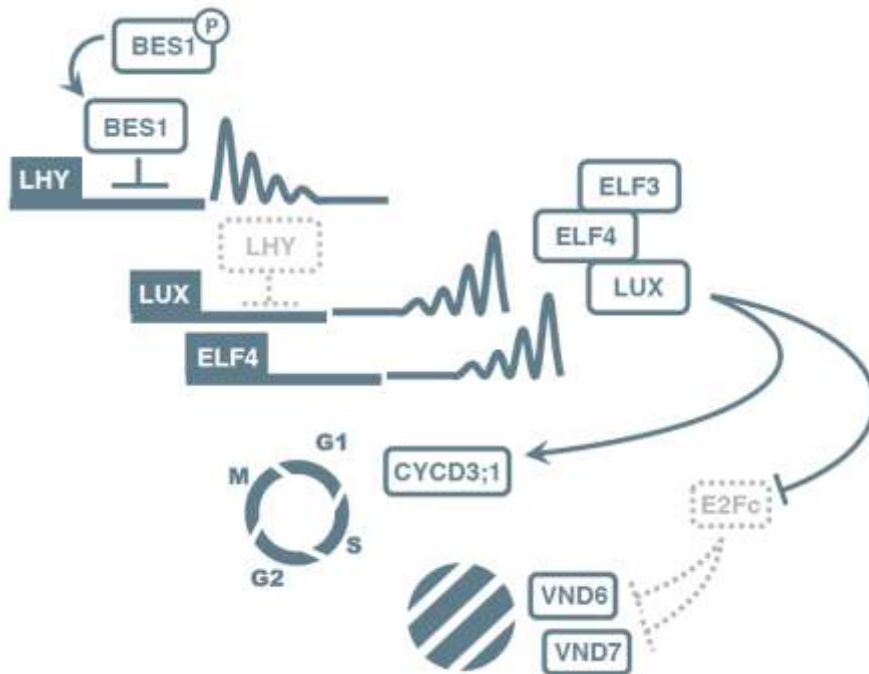
生物リズムで最も有名な概日リズムの変調とそれによる細胞分化制御を解析した。これまで1細胞 RNA-seq データの時系列解析は時間情報を加味しておらず、概日リズムのような時間経過による変動リズムを捉えることは難しかった。そこで、擬似的な時間軸に実時間の情報を付与するアルゴリズムを新たに開発し、分化誘導系を用いることで幹細胞の分化過程における概日リズムの変動を観察した。



PeakMatchの概念図

scRNA-seqとバルクRNA-seqのピーク時刻を各遺伝子で比較し、擬時刻と実時刻を対応づけていく。図ではある遺伝子の擬時刻上の発現パターンとバルクデータの実時間上の発現パターンのピーク時刻を対応づけ、その組み合わせに合わせて擬時刻上の点間の距離を補正している。本研究ではこの擬時刻と実時間の対応づけを2,217遺伝子で行い、その組み合わせの中で最も多くの対応が可能なパターンを選択し、実時間軸を再構築している。

その結果、脱分化により生じた幹細胞では概日リズムの振動が停止し、分化が進行するにつれ概日リズムが現れることが明らかとなった。さらに、分化後の時計遺伝子の発現プロファイルは脱分化前の細胞のものとは大きく異なっていたことから、幹細胞において概日時計システムが再構成されていることを示した。この概日リズムの変調が実際に細胞分化・分裂関連遺伝子の発現を制御していたことから、概日時計の変調により細胞運命が制御されていることが明らかになった。



概日時計の変調による細胞運命制御機構

本研究で示された概日時計の変調による細胞運命の制御機構を示している。植物ではBES1の入力によりLHYとCCA1の発現が低下し、Evening complexを形成するELF4とLUXの発現が上昇する。そして発現が上昇したLUXはCYCD3;1やE2Fcを介して細胞分化・分裂を制御する。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 4件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Hirohata Atsuhiko, Yamatsuta Yuta, Ogawa Kaori, Kubota Akane, Suzuki Takamasa, Shimizu Hanako, Kanesaka Yuki, Takahashi Nozomu, Endo Motomu	4. 巻 -
2. 論文標題 Sulfanilamide Regulates Flowering Time through Expression of the Circadian Clock Gene LUX	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcac027	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 Makino Koki, Susaki Etsuo A., Endo Motomu, Asanuma Hiroyuki, Kashida Hiromu	4. 巻 144
2. 論文標題 Color-Changing Fluorescent Barcode Based on Strand Displacement Reaction Enables Simple Multiplexed Labeling	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of the American Chemical Society	6. 最初と最後の頁 1572 ~ 1579
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1021/jacs.1c09844	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 Kon Naohiro, Wang Hsin-tzu, Kato Yoshiaki S., Uemoto Kyouhei, Kawamoto Naohiro, Kawasaki Koji, Enoki Ryosuke, Kurosawa Gen, Nakane Tatsuto, Sugiyama Yasunori, Tagashira Hideaki, Endo Motomu, Iwasaki Hideo, Iwamoto Takahiro, Kume Kazuhiko, Fukada Yoshitaka	4. 巻 7
2. 論文標題 Na ⁺ /Ca ²⁺ exchanger mediates cold Ca ²⁺ signaling conserved for temperature-compensated circadian rhythms	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1126/sciadv.abe8132	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 Kotaro Torii, Akane Kubota, Takashi Araki, Motomu Endo	4. 巻 61
2. 論文標題 Time-Series Single-Cell RNA-Seq Data Reveal Auxin Fluctuation during Endocycle	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 243-254
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcz228	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Akane Kubota & Motomu Endo	4. 巻 6
2. 論文標題 ELF in the root	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 336-337
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-0636-0	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

[学会発表] 計37件(うち招待講演 6件/うち国際学会 22件)

1. 発表者名 久保田茜、山本いずみ、遠藤求
2. 発表標題 時差バケ実験から植物の外的符合モデルを再考する
3. 学会等名 第28回 日本時間生物学会学術大会(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yu Leng, Akane Kubota, Nozomu Takahashi, Tatsuaki Goh, Motomu Endo
2. 発表標題 Clock genes show different spatiotemporal expression in Arabidopsis thaliana root
3. 学会等名 第28回 日本時間生物学会学術大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 上本恭平、国本有美、荒木崇、遠藤求
2. 発表標題 Shoot-root twoWay communication stabilizes circadian rhythm in Arabidopsis
3. 学会等名 第28回 日本時間生物学会学術大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 池田ひかり、内川大雅、近藤洋平、久保田茜、遠藤求
2. 発表標題 地上部の概日時計による根毛伸長メカニズムの解析
3. 学会等名 日本植物学会 第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 久保田茜、近藤祐雅、遠藤求、今泉貴登
2. 発表標題 野外環境における光と温度によるFT遺伝子の発現制御機構
3. 学会等名 日本植物学会 第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 尾崎友亮、久保田茜、今泉貴登、遠藤求
2. 発表標題 高温による花成制御機構の解析
3. 学会等名 日本植物学会 第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 森本隆弘、Carlo F M Gian 粕谷日向子、久保田茜、高橋望、中道範人、遠藤求
2. 発表標題 時計遺伝子PRR7は光受容体phototropinのシグナル伝達系を制御する
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 上本恭平、国本由美、森史、伊藤浩史、江頭春樹、久保田茜、木下俊則、荒木崇、遠藤求
2. 発表標題 栄養素の輸送を介した器官間でのカップリングが概日時計の安定性を高める
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yu Leng, Akane Kubota, Nozomu Takahashi, Tatsuaki Goh, Motomu Endo
2. 発表標題 Different root expression patterns of circadian clock in <i>Arabidopsis thaliana</i>
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 大畑駿一郎、高橋望、久保田茜、遠藤求
2. 発表標題 組織特異的な時計遺伝子の機能解明
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 近藤祐雅、久保田茜、菅野茂夫、村中智明、高橋望、今泉貴登、遠藤求
2. 発表標題 B-boxファミリーGroupVIは低温下で花成を制御する
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Akane Kubota, Yusuke Ozaki, Yoshinori Kondo, Motomu Endo, Takato Imaizumi
2. 発表標題 Seasonal cues control the daily expression patterns of FT to optimize flowering time in nature
3. 学会等名 第44回分子生物学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Motomu Endo
2. 発表標題 Time to update the external coincidence model in Arabidopsis
3. 学会等名 Sapporo Symposium on Biological Rhythm 2021 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 上本 恭平, 国本 有美, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 根から地上部へ時間情報を伝達する仕組みの解明
3. 学会等名 新学術領域 環境記憶統合 第4回若手の会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Akane Kubota, YoungHun Song, Nayoung Lee, and Takato Imaizumi
2. 発表標題 Regulation of flowering by light and temperature
3. 学会等名 第25回日本時間生物学会学術大会 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 上本 恭平, 国本 有美, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける、組織間で時間情報を共有する仕組みの解明
3. 学会等名 第25回日本時間生物学会学術大会 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 鳥井 孝太郎, 井上 佳祐, 別城 啓太, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 Cell-type specific clock system regulates plant cell fate
3. 学会等名 第25回日本時間生物学会学術大会 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 別城 啓太, 鳥井 孝太郎, 井上 佳祐, 清水 華子, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 概日時計は細胞周期を介して細胞運命決定を制御する
3. 学会等名 第25回日本時間生物学会学術大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 上本 恭平, 国本 有美, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 シロイヌナズナにおいて、組織間で時間情報を共有する仕組みの解明
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Akane Kubota, Nayoung Lee, YoungHun Song, Motomu Endo, and Takato Imaizumi
2. 発表標題 Effect of light and temperature fluctuation on daily FT expression pattern
3. 学会等名 International Symposium on Plant Photobiology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 上本 恭平, 国本 有美, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 器官間での時間情報伝達に栄養素が関わる
3. 学会等名 第26回学術大会日本時間生物学会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鳥井 孝太郎, 井上 圭佑, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 Origination of the circadian clock system in stem cells regulates cell differentiation
3. 学会等名 第26回学術大会日本時間生物学会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 粕谷 日向子, 鳥井 孝太郎, 遠藤 求
2. 発表標題 PRR7は光受容体PHOTのシグナル伝達系を制御する
3. 学会等名 第26回学術大会日本時間生物学会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 廣畑 敦洋, 山蔦 祐太, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 概日時計を介した季節認識機構の制御
3. 学会等名 第26回学術大会日本時間生物学会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 久保田 茜, Nayoung Lee, 遠藤 求, 今泉 貴登
2. 発表標題 野外環境における温度と光によるFT遺伝子の発現制御機構
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 上本 恭平, 国本 有美, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける、組織間で時間情報を共有する仕組みの解明
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鳥井 孝太郎, 井上 佳祐, 別城 啓太, 遠藤 求
2. 発表標題 細胞タイプ特異的な概日時計が細胞の運命を決定する
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 廣畑 敦洋, 山蔦 祐太, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 概日時計の調節による季節認識メカニズムの制御
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 久保田 茜, 今村 慎吾, 遠藤 求, 今泉 貴登
2. 発表標題 野外環境における日長認識機構の解明に向けて
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山中 美和子, 久保田 茜, 遠藤 求
2. 発表標題 慢性的な時差ボケは古い葉の光障害を増加させる
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 上本 恭平, 国本 有美, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 糖と栄養素の輸送による時間情報伝達が概日時計の安定性を生み出す
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鳥井 孝太郎, 井上 圭佑, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 Origination of the circadian clock system in stem cells regulates cell differentiation
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 内川 大雅, 久保田 茜, 遠藤 求
2. 発表標題 植物における 3D single cell トランスクリプトーム技術の開発
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鷺見 駿太, 粕谷 日向子, 鳥井 孝太郎, 久保田 茜, 遠藤 求
2. 発表標題 PRR7 は光受容体 phototropin のシグナル伝達系を制御する
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 廣畑 敦洋, 山蔦 祐太, 荒木 崇, 遠藤 求
2. 発表標題 概日時計を介した季節認識機構の制御
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Motomu Endo
2. 発表標題 Origination of the circadian clock system in stem cells regulates cell differentiation in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 Photobiology world congress 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Motomu Endo
2. 発表標題 Circadian clocks in Arabidopsis regulates cell-fate determination.
3. 学会等名 aporo Symposium on Biological Rhythm in 2018 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018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

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関