

令和 4 年 6 月 5 日現在

機関番号：32660

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03255

研究課題名（和文）移動性ペプチドによる葉の維管束組織を介した乾燥ストレス感知の分子制御の解明

研究課題名（英文）Elucidation of molecular mechanisms of dehydration stress sensing via mobile peptides in leaf vasculature

研究代表者

高橋 史憲（Takahashi, Fuminori）

東京理科大学・先進工学部生命システム工学科・准教授

研究者番号：00462698

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,000,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では、乾燥ストレス情報を根から葉に伝えるペプチド-受容体の下流で機能する分子メカニズムの解明を行った。その結果、受容体の下流では、乾燥ストレス依存的に複数の代表的なリン酸化タンパク質が活性化していることを明らかにした。さらに下流で機能する候補転写因子の同定も行った。これらの成果から、ペプチド受容体の下流でタンパク質リン酸化酵素および転写因子を介したリン酸化シグナル伝達経路が重要な役割を担っていることを示す成果となった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物にとって乾燥ストレスを感じた後、乾燥耐性付与に関わるアブシジン酸（ABA）の合成を促すシグナル伝達は重要である。本研究では、乾燥ストレス応答において、根から葉に移動するペプチドが葉の維管束で受容され、ABA合成酵素遺伝子の発現を誘導するにいたるまでのリン酸化シグナル伝達を制御する分子メカニズムを解析した。これら基礎的研究知見を活用することで、ストレス耐性農作物の開発などの応用利用にも貢献できる研究成果となった。

研究成果の概要（英文）：In this study, we elucidated molecular mechanism that functions downstream of peptide-receptors that transmit drought stress information from roots to leaves. As a result, we clarified that a plurality of representative protein kinases were activated in a drought stress-dependent manner in the downstream of the receptor. We also identified candidate transcription factors that function in the downstream of the receptor. These results indicate that protein kinases and transcription factor-mediated phosphorylation signaling pathways play an important role in the peptide-receptor signaling.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：ペプチド 植物ホルモン 環境応答

1. 研究開始当初の背景

水分ストレス応答は、乾燥ストレスなどで働く初期応答であり、根で感受した水分減少情報を、素早く地上部に伝達するストレス感受シグナルとして働く。このシグナルは、葉の維管束柔組織で作られる植物ホルモン「アブシジン酸 (A B A)」の合成を引き起こす。A B A は、植物が乾燥ストレス耐性を獲得するための重要な物質として機能し、気孔の閉鎖や、ストレス耐性遺伝子の発現制御など、様々な生理応答を導く要である (図 1)。

我々は、これまでに A B A によるシグナル伝達機構を解析し、乾燥ストレスでの A B A 合成に重要な役割を果たす A B A 合成酵素遺伝子の同定と機能解析を行ってきた (引用文献) 。この A B A 合成酵素遺伝子は、乾燥ストレスで発現量が増加し、タンパク質レベルで維管束柔組織に蓄積する。A B A 合成酵素変異体は乾燥ストレスに弱く、A B A 合成酵素過剰発現体は乾燥に耐性を示すことから、A B A 合成酵素の発現制御は、植物が乾燥耐性を獲得するために、非常に重要なメカニズムであることがわかる。また申請者は、水分ストレス初期に細胞外へ放出される新規ペプチドを発見し、このペプチドが、水分ストレスを認識するトリガーとして働き、根から地上部へ移動し、葉で受容体と会合した後、A B A 合成酵素遺伝子の発現を上昇させ、A B A の蓄積や、気孔の閉鎖、乾燥ストレス耐性の獲得を制御することを明らかにした (引用文献) 。

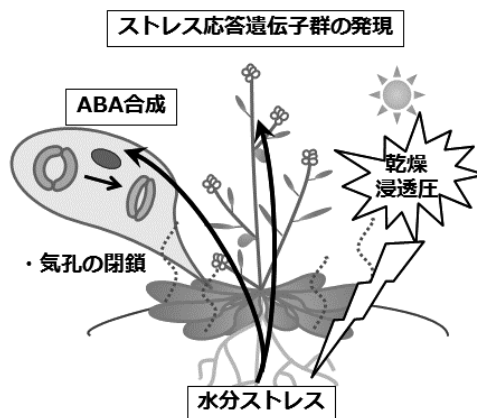


図1. 植物の乾燥ストレス感知シグナルの伝播

2. 研究の目的

A B A 応答および乾燥ストレス耐性獲得に関わるタンパク質群は、茎や葉の維管束、および維管束柔組織で発現しているものが多いことから、乾燥ストレス初期で働く水分ストレスシグナルは、葉の維管束柔組織で集約・統合され、その後、組織内・細胞内シグナル伝達に変換されて、A B A の蓄積や耐性遺伝子の発現を介した、乾燥ストレス耐性獲得をひきおこすと考えられる。しかし、根で感受した水分ストレスシグナルが、葉の維管束組織に集約され、ペプチド - 受容体の下流で A B A 合成酵素遺伝子の発現を介した A B A 蓄積が開始されるまでの、水分ストレス応答初期に関わるシグナル伝達経路は未だ明らかになっていない (図 2) 。本研究では、根から葉に移動するペプチドが葉の維管束で受容され、A B A 合成酵素遺伝子の発現を誘導するにいたるまでの細胞内シグナル伝達、特にリン酸化シグナル伝達およびその下流で機能する転写因子の同定およびその分子メカニズムを詳細に解析する。

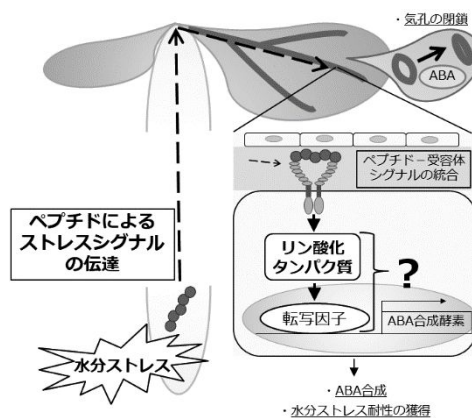


図2. リン酸化タンパク質-転写因子による A B A 合成酵素遺伝子発現の分子制御

3. 研究の方法

(1) 受容体の下流で機能するリン酸化シグナル伝達因子群の同定

ペプチドや受容体の変異体を用いてペプチド - 受容体が制御する下流因子群を、次世代シーケンサーを使って大規模に解析する。着目している水分ストレスシグナルの制御は新規性が高いことと、次世代シーケンスデータを使う利点を活かし、水分ストレスに関わる small Open Reading Frames (sORF) などへの制御にも着目し、新規な微細転写産物などへの発現制御など、特徴的な分子制御メカニズムを見つけ出す。また着目しているロイシンリッチリピート型受容体は、細胞外の刺激を細胞内に伝達するうえで、タンパク質リン酸化酵素群を制御することが知られている。乾燥ストレス応答では、MAP キナーゼや SnRK2 キナーゼなどのタンパク質リン酸化酵素群が関わることが知られている。様々な変異体や *in vivo* アッセイ系を用いて、受容体の下流で機能するリン酸化タンパク質を探索する。

(2) 受容体の下流で働く転写因子群の同定およびリン酸化シグナル伝達経路による制御解明

網羅的な遺伝子発現解析を用いて、乾燥ストレス応答およびペプチド - 受容体の下流で機能する転写因子の探索を行う。同定した候補転写因子群は、野生型および受容体変異体の遺伝背景を利用した過剰発現植物体を作成し、A B A 合成酵素遺伝子の発現を指標に詳細な機能を解析する。これらの解析を用いて、乾燥ストレス依存的および受容体依存的な下流シグナル伝達経路の詳

細を明らかにしていく。また受容体の下流で ABA 合成酵素遺伝子の発現を制御する転写因子のリン酸化修飾活性をより詳細に解析するために、標的転写因子群が与えるストレス依存的なリン酸化修飾部位を、高感度質量分析計を使って同定する。

4. 研究成果

はじめにペプチド - 受容体の下流で機能する遺伝子群の網羅的な同定解析を行った (図3)。乾燥ストレスまたはペプチド処理を3時間行った後の遺伝子発現解析を比較した結果、両ストレス処理により、多くの共通遺伝子群が上昇および抑制されていることを明らかにした。この結果は、ペプチド処理が乾燥ストレス処理を模倣する刺激であることを示す。従って、次にペプチドシグナルの下流で機能する遺伝子群の網羅的な同定解析を行った。ペプチド3時間処理、乾燥ストレス3時間処理、ABA1時間処理を行った後、発現が上昇した遺伝子群の比較解析を行った結果、52 遺伝子をペプチド - 受容体シグナルの下流因子群として同定した。これらの候補遺伝子の中には、ストレス応答に関わるタンパク質リン酸化酵素や転写因子群が含まれていた。これらの結果は、本遺伝子発現解析により、ペプチド - 受容体シグナルに関わる下流因子群を探索・同定する上で軸となる解析結果を得たことを示す。

次に、乾燥ストレス応答を制御するペプチド - 受容体の下流で機能するリン酸化タンパク質を同定する目的で、リン酸化タンパク質群の活性を指標にしてゲル内リン酸化活性反応法を行った (図4)。野生型植物体およびペプチド変異体に乾燥ストレス処理を0分から30分間行い、タンパク質を抽出し、in-gel kinase アッセイに供した。その結果、乾燥ストレス依存的に複数の代表的なリン酸化タンパク質の活性が上昇すること、またこれらタンパク質リン酸化酵素の活性は、ペプチド変異体においては低下していることを明らかにした。この結果から、ペプチドを受容するロイシンリッチリピート型受容体の下流でリン酸化シグナル伝達経路が機能していることを明らかにした。

受容体の下流で機能する転写因子群の同定を行う目的で、網羅的な遺伝子発現解析から絞り込んだ候補転写因子群の過剰発現植物体の作成を行った。各候補転写因子群は、野生型および受容体変異体への形質転換導入を行い、その後、植物体レベルでの表現型解析を行った。野生型植物体に候補転写因子を過剰発現させると、歯の形態形成に異常をおこすことが示された。一方、受容体変異体を遺伝背景に転写因子を過剰発現させた植物では、そのような形態形成の異常が回復することを明らかにした。このことは、受容体の下流で標的転写因子が機能していることを示す。そこで、これら転写因子過剰発現植物体を用いて、ABA 合成酵素遺伝子の発現変動を解析した (図5)。野生型の遺伝形質に転写因子を過剰発現させた植物では、乾燥ストレス依存的に ABA 合成酵素遺伝子の発現が上昇したのに対して、受容体変異体の遺伝形質に転写因子を過剰発現させた植物では、その発現量が低下していることを明らかにした。これらの結果は、ペプチド受容体の下流でタンパク質リン酸化酵素および転写因子を介したリン酸化シグナル伝達経路が重要な役割を担っていることを示す重要な成果となった。

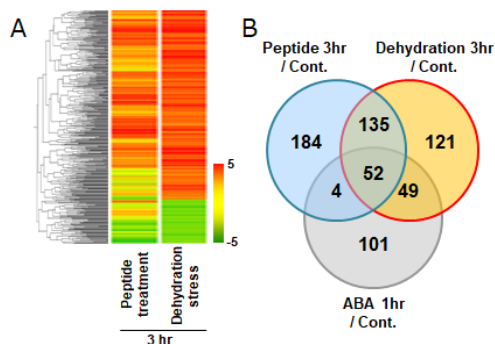


図3.ペプチド-受容体が制御する下流因子群の同定

A. 乾燥ストレスまたはペプチド処理を3時間行った後の遺伝子発現解析。両ストレス処理により多くの共通遺伝子群が上昇および抑制されていることを明らかにした。B. ペプチド処理3時間、乾燥ストレス処理3時間、ABA処理1時間を行い、発現が上昇している遺伝子群の相違について比較解析を行った。ペプチド-受容体シグナルの下流因子群として、52遺伝子を候補遺伝子として同定した。

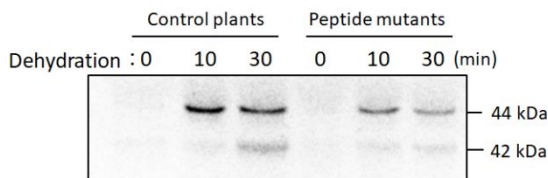


図4. 乾燥ストレス応答に関わるペプチドが制御するリン酸化タンパク質。コントロール植物体では、乾燥ストレス依存的にリン酸化タンパク質の活性が増加しているのに対し、ペプチド変異体では、これらタンパク質の活性が低下していることを明らかにした。

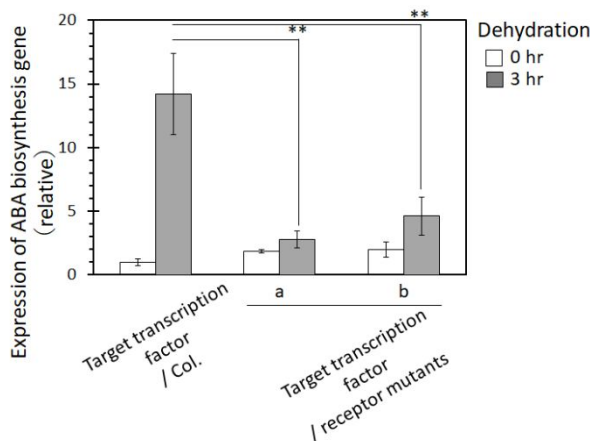


図5. 受容体-目的転写因子に関わるABA合成酵素の遺伝子発現制御。

目的転写因子の過剰発現植物体は、乾燥ストレス依存的に ABA 合成酵素の遺伝子発現を増加させた。一方、受容体変異体を遺伝背景に持つ目的転写因子の過剰発現植物体では、ABA 合成酵素の発現を抑制した。

(Student t-test, $**p < 0.01$)

<引用文献>

Iuchi S, et al., *Plant J.*, 27:325-333, 2001.

Behnam B, et al., *DNA Res.*, 20(4):315-324, 2013.

Takahashi F, et al., *Nature*, 556(7700):235-238, 2018.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Takagi M, Iwamoto N, Kubo Y, Morimoto T, Takagi H, Takahashi F, Nishiuchi T, Tanaka K, Taji T, Kaminaka H, Shinozaki K, Akimitsu K, Terauchi R, Shirasu K, Ichimura K.	4. 巻 61
2. 論文標題 Arabidopsis SMN2/HEN2, Encoding DEAD-Box RNA Helicase, Governs Proper Expression of the Resistance Gene SMN1/RPS6 and Is Involved in Dwarf, Autoimmune Phenotypes of mekk1 and mpk4 Mutants.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1507-1516
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcaa071	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 Takahashi F, Kuromori T, Urano K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K.	4. 巻 11
2. 論文標題 Drought Stress Responses and Resistance in Plants: From Cellular Responses to Long-Distance Intercellular Communication.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 556972
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fpls.2020.556972. eCollection 2020	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 Kamal MM, Ishikawa S, Takahashi F, Suzuki K, Kamo M, Umezawa T, Shinozaki K, Kawamura Y, Uemura M.	4. 巻 21
2. 論文標題 Large-Scale Phosphoproteomic Study of Arabidopsis Membrane Proteins Reveals Early Signaling Events in Response to Cold.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 8631
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/ijms21228631	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 Ishikawa Shinnosuke, Barrero Jose M, Takahashi Fuminori, Nakagami Hirofumi, Peck Scott C, Gubler Frank, Shinozaki Kazuo, Umezawa Taishi	4. 巻 60
2. 論文標題 Comparative Phosphoproteomic Analysis Reveals a Decay of ABA Signaling in Barley Embryos during After-Ripening	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 2758-2768
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcz163	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 Soma Fumiyuki, Takahashi Fuminori, Suzuki Takamasa, Shinozaki Kazuo, Yamaguchi-Shinozaki Kazuko	4. 巻 11
2. 論文標題 Plant Raf-like kinases regulate the mRNA population upstream of ABA-unresponsive SnRK2 kinases under drought stress	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-15239-3	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 Wu Q, Schmidt W, Aalen RB, Xu C, Takahashi F.	4. 巻 13
2. 論文標題 Peptide Signaling in Plants.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 843918
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2022.843918. eCollection 2022.	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 該当する

1. 著者名 Kim JS, Sakamoto Y, Takahashi F, Shibata M, Urano K, Matsunaga S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K.	4. 巻 119
2. 論文標題 Arabidopsis TBP-ASSOCIATED FACTOR 12 ortholog NOBIR06 controls root elongation with unfolded protein response cofactor activity.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Proc Natl Acad Sci USA	6. 最初と最後の頁 e2120219119
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2120219119.	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 該当する

1. 著者名 Kuromori T, Fujita M, Takahashi F, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K.	4. 巻 109
2. 論文標題 Inter-tissue and inter-organ signaling in drought stress response and phenotyping of drought tolerance.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Journal	6. 最初と最後の頁 342-358
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tbj.15619. Epub 2021 Dec 16.	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 Kaniyama Y, Hirotsu M, Ishikawa S, Minegishi F, Katagiri S, Rogan CJ, Takahashi F, Nomoto M, Ishikawa K, Kodama Y, Tada Y, Takezawa D, Anderson JC, Peck SC, Shinozaki K, Umezawa T.	4. 巻 118
2. 論文標題 Arabidopsis group C Raf-like protein kinases negatively regulate abscisic acid signaling and are direct substrates of SnRK2.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proc Natl Acad Sci USA	6. 最初と最後の頁 e2100073118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2100073118.	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 該当する

〔学会発表〕 計18件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 15件)

1. 発表者名 高橋史憲, 鈴木健裕, 堂前直, 篠崎一雄
2. 発表標題 アブシジン酸合成を制御する長距離シグナル伝達の解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 神山佳明, 廣谷美咲, 石川慎之祐, 峰岸英有子, 片桐壮太郎, Conner J. Rogan, 高橋史憲, 野本美佳, 石川一也, 児玉豊, 多田安臣, 竹澤大輔, Jeffrey C. Anderson, Scott C. Peck, 篠崎一雄, 梅澤泰史
2. 発表標題 シロイヌナズナのABA応答を負に制御するグループC Raf型タンパク質リン酸化酵素の機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高橋史憲
2. 発表標題 ペプチドの長距離シグナルによる植物の乾燥ストレス応答
3. 学会等名 第36回資源植物科学シンポジウム及び第12回植物ストレス科学研究シンポジウム (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西田えり佳, 舟橋汰樹, 斉藤優歩, 中野正貴, 北畑信隆, 中澤裕, 並木健太郎, 中島麻希, 倉持幸司, 安部洋, 高橋史憲, 橋本研志, 朽津和幸
2. 発表標題 ジャスモン酸の蓄積を亢進する新規植物免疫活性化候補化合物の効果の解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高橋史憲, 鈴木健裕, 堂前直, 篠崎一雄
2. 発表標題 乾燥ストレス応答を制御する長距離シグナル伝達の解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 相馬史幸, 高橋史憲, 鈴木孝征, 篠崎一雄, 篠崎和子
2. 発表標題 RAF-SnRK2 キナーゼカスケードを介した乾燥ストレス応答機構の解明
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Takahashi Fuminori
2. 発表標題 乾燥に強くなるペプチドの発見と接ぎ木による機能解析
3. 学会等名 理研パイオリソースセンターシンポジウム (筑波, 日本) (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takahashi Fuminori
2. 発表標題 A secreted mobile peptide mediates distant organ communications in drought stress response
3. 学会等名 The all RIKEN workshop (和光, 日本) (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takahashi Fuminori, Suzuki Takehiro, Dohmae Naoshi, Shinozaki Kazuo
2. 発表標題 Stress-mediated secreted protein modulates distant organ communications under dehydration stress
3. 学会等名 The 60th Annual Meeting of the Japanese Society of Plant Physiologists (Suita, Japan) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川慎之祐, Jose Barrero, 高橋史憲, 中神弘史, Scott Peck C, Frank Gubler, 篠崎一雄, 梅澤泰史
2. 発表標題 後熟期におけるオオムギ種子胚の比較リン酸化プロテオーム解析
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (吹田, 日本) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 相馬史幸, 高橋史憲, 鈴木孝征, 篠崎一雄, 篠崎和子
2. 発表標題 乾燥ストレス条件下においてサブクラス I SnRK2 の活性化を担うタンパク質キナーゼの同定
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (吹田, 日本) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 金俊植, 坂本勇貴, 高橋史憲, 小嶋美紀子, 浦野薫, 榊原均, 松永幸大, 篠崎和子, 篠崎一雄
2. 発表標題 小胞体ストレス応答の欠如による根の伸長阻害を回復するサプレッサー変異の機能解析
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会(吹田, 日本)(国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 永井鈴奈, 久保佑太, 樋尾隼平, 小林孝博, 溝口剛, 高橋史憲, 篠崎一雄, 白須賢, 市村和也
2. 発表標題 シロイヌナズナPUB25及びPUB26はMEKK1-MKK1/MKK2-MPK4経路と病害抵抗性を正に制御する
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会(国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 河端晋太郎, Bolortuya Byambajav, 山上あゆみ, Davaapurev Bekh-Ochir, 高橋史憲, 井上小楨, 金谷麻加, 持田恵一, 熊沢穰, 伊福健太郎, 篠崎一雄, 浅見忠男, Batkhuu Javzan, 中野雄司
2. 発表標題 モンゴル草原植物 <i>Chloris virgata</i> の迅速成長性に関するRNA-Seq解析
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会(国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松本史織, 並木健太郎, 遠矢龍平, 菊地宏樹, 前田健太郎, 西田えり佳, 北畑信隆, 斉藤優歩, 中野正貴, 舟橋汰樹, 中澤裕, 橋本研志, 倉持幸司, 安部洋, 高橋史憲, 浅見忠男, 木村成介, 朽津和幸
2. 発表標題 シロイヌナズナにジャスモン酸・サリチル酸双方の蓄積を誘導する新規化合物の作用機構の解析
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会(国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 船守晴帆, 高橋史憲, 城所聡, 亀井葉子, 篠崎一雄, 篠崎和子, 溝井順哉
2. 発表標題 ストレス応答性転写因子DREB2Aの条件的な相互作用因子の探索と解析
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 K. Bashir, S. Rasheed, D. Todaka, A. Matsui, Z. Ahmad, Y. Utsumi, V.A. Thu, S. Takahashi, M. Tanaka, J. Ishida, Y. Tsuboi, S. Watanabe, E. Ando, M. Seito, H. Motegi, S. Kikuchi, M. Kobayashi, M. Fujita, F. Takahashi, M. Kusano, Y. Habu, K. Kawaura, J. Kikuchi, M. Hirai, M. Seo, K. Shinozaki, T. Kinoshita, M. Seki.
2. 発表標題 Ethanol treatment enhances drought stress tolerance in plants
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 神山佳明, 廣谷美咲, 石川慎之祐, 峯岸英有子, 片桐壮太郎, Conner Rogan, 高橋史憲, 野元美佳, 石川一也, 児玉豊, 多田安臣, 竹澤大輔, Jeffrey Anderson, Scott Peck, 篠崎一雄, 梅澤泰史
2. 発表標題 シロイヌナズナのABA応答におけるグループC Raf型タンパク質リン酸化酵素Raf36の機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 高橋史憲	4. 発行年 2020年
2. 出版社 一般財団法人バイオインダストリー協会	5. 総ページ数 2
3. 書名 バイオサイエンスとインダストリー	

1. 著者名 高橋 史憲, 篠崎 一雄	4. 発行年 2021年
2. 出版社 北隆館	5. 総ページ数 104
3. 書名 アグリバイオ	

〔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
---------	---------