

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 28 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23370019

研究課題名(和文) オーキシンによる細胞膜プロトンポンプの活性化機構の解明

研究課題名(英文) Analysis of auxin-induced activation of the plasma membrane H⁺-ATPase

研究代表者

木下 俊則 (Kinoshita, Toshinori)

名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所(理)・教授

研究者番号：50271101

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,600,000円、(間接経費) 3,780,000円

研究成果の概要(和文)：植物ホルモン・オーキシンによる細胞膜プロトンポンプ活性化機構についてシロイヌナズナの黄化胚軸を用いた解析を行い、オーキシンは既知のオーキシン受容体TIR1/AFB等を介さずにプロトンポンプのリン酸化を引き起こして活性化し、この活性化がオーキシン誘導性の細胞伸長の初期過程に必須であることを明らかにした。現在、この反応に関わる未知の受容体同定を逆遺伝学的手法や生化学的手法により進めるとともに、オーキシンによるプロトンポンプ活性化のシグナル伝達の詳細を明らかにするため、オーキシンによる胚軸伸長やプロトンポンプ活性化の損なわれた突然変異体の単離を進め、原因遺伝子の機能解析を行っている。

研究成果の概要(英文)：In this study, we showed that auxin induces phosphorylation of the penultimate Thr in the plasma membrane H⁺-ATPase without involvement of the identified auxin receptors, TIR1/AFB, in Arabidopsis etiolated seedlings, and that auxin-induced phosphorylation is required for the early phase of auxin-induced hypocotyl elongation. Now, we are trying to identify the unidentified auxin receptor by reverse genetic and biochemical approaches. In addition, we have started to screen the mutants, which show reduced auxin-induced hypocotyl elongation and phosphorylation of the plasma membrane H⁺-ATPase in EMS-treated Arabidopsis etiolated seedlings.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・植物分子生物・生理学

キーワード：オーキシン 細胞膜プロトンポンプ オーキシン受容体 胚軸伸長

1. 研究開始当初の背景

植物ホルモン・オーキシンは細胞の伸長や分裂、光や重力に応答した偏差生長、頂芽優性、側根形成、維管束分化など植物の成長や分化を調節する植物ホルモンであり、近年、オーキシンによる遺伝子の発現調節の分子機構が明らかとなってきた。遺伝子の発現調節では、オーキシンは SCF 複合体を構成する受容体 TIR1/ABF と結合し、転写リプレッサーである Aux/IAA 蛋白質をユビキチン-プロテアソーム経路を介して分解することにより、遺伝子発現の調節を行い、様々な生理応答を引き起こしていると考えられている (Dharmasiri et al., Nature 2005; Kepinski and Leyser, Nature 2005)。オーキシン誘導性伸長促進の分子機構としては、1970 年代初頭に Hager らによって「酸成長説」が提唱され、オーキシンは P 型 ATPase である細胞膜プロトンポンプ (H^+ -ATPase) を活性化、または、発現誘導することにより、 H^+ -ATPase による H^+ の輸送を増大させる。これによって、細胞膜の過分極を引き起こし、 K^+ の取り込みと水の吸収を促進し、細胞体積を増加させ、同時にアポプラストの酸性化によって細胞壁の伸展性を増大させ、細胞の伸長を促進すると考えられている (Hager, J. Plant Res. 2003) (図 1)。このようにオーキシンによる H^+ -ATPase の活性化は、「酸成長説」の根源をなしているが、その分子機構はほとんど明らかとなっていない。



図 1、シロイヌナズナ黄化胚軸における伸長

2. 研究の目的

オーキシンは植物の成長や分化を制御し、植物の生活環のほとんど全ての局面で重要な役割を果たしているが、その代表的な生理作用の一つである植物細胞の伸長促進（酸成長）の分子機構については不明な点が多い。本研究では、オーキシンによる H^+ -ATPase 活性化の分子機構を解明し、「酸成長説」におけるオーキシンによる細胞膜 H^+ -ATPase の活性化を介した伸長生長のシグナル伝達機構を解明する。

3. 研究の方法

本研究では、シロイヌナズナの黄色胚軸を用い、オーキシン応答性の胚軸の伸長促進や細胞膜 H^+ -ATPase リン酸化レベルの変動を調べた。黄化胚軸には内生のオーキシンが存在するため、オーキシンの主な生合成部位である黄化胚軸の子葉を切り取った胚軸切片を試料として用いることで、外部から与えたオーキシンの効果をより検出しやすくした。また、オーキシンに応答した胚軸の伸長促進が見られない突然変異体のスクリーニングでは、変異原であるエチルメタンスルホン酸 (EMS) 処理したシロイヌナズナを用いて行った。

4. 研究成果

(1) これまでの申請者らの研究により、細胞膜 H^+ -ATPase は、C 末端のスレオニン (Thr_{947}) のリン酸化とリン酸化部位への 14-3-3 蛋白質の特異的結合により活性化されることを、気孔孔辺細胞を用いた研究により明らかにした (Kinoshita and Shimazaki, EMBO J. 1999; PCP 2002)。また近年、この活性化機構は、植物細胞を通じた共通の活性化機構であることが明らかとなりつつある (Palmgren, Annu. Rev. Plant Biol. 2001; Kanczewska et al. PNAS 2006)。そこで私たちは、オーキシンによる活性化も同様の機構で行われていると考え、シロイヌナズナ黄化胚軸切片を用いて解析を行った。その結果、オーキシンは、添加後少なくとも 60 分以内においては、遺伝子発現の増加を伴わずに、 H^+ -ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化と活性上昇を引き起こしていることが明らかとなった (図 2)。リン酸化レベルの上昇はオーキシンによって促進される胚軸伸長の 10-60 分にかけての急速な伸長促進の時間変化とよく一致している。また、オーキシンによる胚軸伸長は H^+ -ATPase の阻害剤であるバナジン酸 (IAA+バナジン酸) により阻害された (図 2)。以上の結果より、オーキシンは細胞膜 H^+ -ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化を引き起こすことにより、胚軸の伸長を引き起こしていることが明らかとなった。

次に、オーキシンによる細胞膜 H^+ -ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化のシグナル伝達を明らかにするために、既知のオーキシン受容体 TIR1、AFB2 の変異体を用いた解析を行った。オーキシン受容体 TIR1、AFB2 は、オーキシンを介した遺伝子発現に関与することが明らかとなっている。その結果、*tir1-1 afb2-3* 二重変異体においても正常なオーキシン誘導性の細胞膜 H^+ -ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化と胚軸切片の伸長が観察された。また、オーキシン受容体 TIR1、AFB2 と共にオーキシンシグナル伝達に関与することが知られている AXR1 の変異体においても正常な H^+ -ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化が観察された。さらに、オーキシン受容体 TIR1、AFB2 のアンタゴニストと作用す

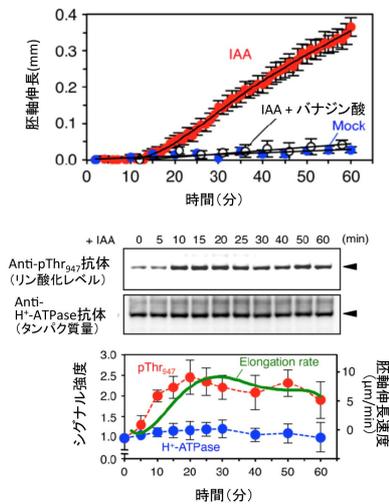


図2、胚軸切片におけるオーキシンの依存した伸長と H⁺-ATPase のリン酸化

ることが知られている PEO-IAA やオーキシン受容体 TIR1、AFB2 の下流で働くユビキチン-プロテアソーム経路の阻害剤である MG132 存在下においても正常な H⁺-ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化が観察された。以上の結果は、オーキシンによる細胞膜 H⁺-ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化のシグナル伝達においては、オーキシン受容体 TIR1、AFB2 を含む既知のシグナル伝達系が関与していないことを示している。今後、どのようなオーキシン受容体が細胞膜 H⁺-ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化に関与しているのか、その解明が待たれる。

一方、実験に用いた胚軸切片におけるオーキシン応答性遺伝子である内向き整流性カリウムチャネル (KAT1) や IAA1 の発現は、*tir1-1 afb2-3* 二重変異体や PEO-IAA、MG132 存在下で抑制された。KAT1 は細胞膜 H⁺-ATPase により形成された細胞膜を介したプロトンの電気化学的勾配と共役して、カリウムを細胞内に取り込み、細胞体積の増大に関与する重要な因子であることから、オーキシンは、オーキシン受容体 TIR1、AFB2 を介さずに細胞膜 H⁺-ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化・活性化を引き起こすと同時に、オーキシン受容体 TIR1、AFB2 を介して KAT1 の発現誘導を行い、これらの両方を促進することで、効果的な胚軸伸長を促進していることが明らかとなった。実際、*tir1-1 afb2-3* 二重変異体や PEO-IAA、MG132 存在下では、胚軸の伸長促進が部分的に阻害されることがわかり、オーキシンによる KAT1 の発現促進も長期的な胚軸伸長には、重要であることが示唆された。これらの結果は、国際誌 *Plant Physiology* に掲載された (Takahashi et al., 2012)。

(2) 胚軸の伸長促進はオーキシンにより促進されるが、植物が乾燥ストレスに晒されると胚軸伸長が抑制されることが知られている (Wakabayashi et al., *Physiol. Plant*, 1989)。そこで、この分子機構を明らかにするために、

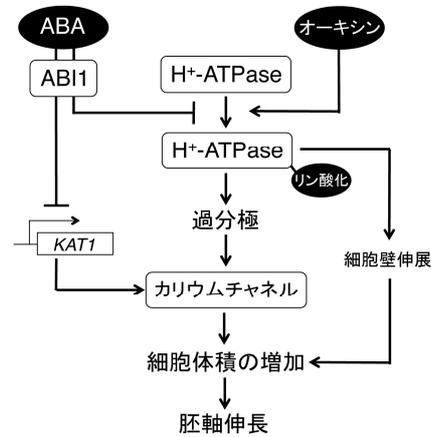


図3、オーキシンと ABA による胚軸伸長の調節

乾燥ストレスにตอบสนองして産出される植物ホルモン・アブシジン酸 (ABA) の胚軸伸長への影響と細胞膜 H⁺-ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化状態を調べた。その結果、ABA は、細胞膜 H⁺-ATPase C 末端のスレオニンのリン酸化を阻害し、胚軸の伸長を抑制することが明らかとなった。また、ABA による阻害効果は、ABA シグナル伝達の初期因子である ABI1 の変異体では見られないことがわかり、ABA 受容体である PYR/PYL/RCARs を介したシグナル伝達により制御されていることが示唆された。また、ABA は KAT1 の発現を抑制することも明らかとなった。

以上の結果より、胚軸伸長において ABA はオーキシンと拮抗的な作用を持ち、細胞の伸長生長を抑制することで、乾燥ストレス下での植物の生存を可能にする働きを担っていることが明らかとなった (図3)。これらの結果は、国際誌 *Plant & Cell Physiology* に掲載された (Hayashi et al., 2014)。

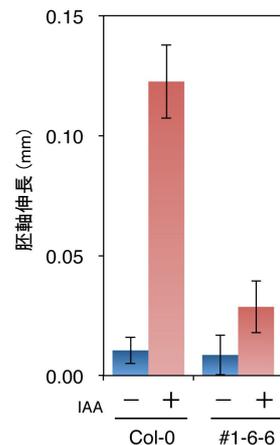


図3、スクリーニングにより単離したオーキシンによる胚軸伸長が損なわれた突然変異体 (#1-6-6)

(3) オーキシンによる胚軸伸長のシグナル伝達を解明することを目的として、オーキシンによる胚軸伸長が損なわれた突然変異体のスクリーニングを開始した。突然変異体のスクリーニングにおいては、選抜個体から種

子を得る必要があるため、胚軸切片を用いることができない。そこで、スクリーニングにおいては、内生オーキシンを枯渇させるため、オーキシン生合成阻害剤で胚軸を予め処理し、その後オーキシンを添加することで伸長促進の定量を行った。これまでに 5,000 個体以上のスクリーニングを行い、候補となる変異体をいくつか得ている (図 4)。今後は、これら突然変異体の原因遺伝子を同定することで、オーキシンによる胚軸伸長のシグナル伝達の分子機構を明らかにしていきたい。

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 17 件)

Hayashi Y, Takahashi K, Inoue S, Kinoshita T (2014) Abscisic acid suppresses hypocotyl elongation by dephosphorylating plasma membrane H⁺-ATPase in *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Cell Physiology**, 55, 845-853. 10.1093/pcp/pcu02、査読有

Wang Y, Noguchi K, Ono N, Inoue S, Terashima I, Kinoshita T (2014) Overexpression of plasma membrane H⁺-ATPase in guard cells promotes light-induced stomatal opening and enhances plant growth. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 111, 533-538. 10.1073/pnas.1305438111、査読有

Kinoshita T (2013) Flow-limiting valve for ABA signalling in stomatal guard cells. **New Phytologist** 200, 943-945. 10.1111/nph.12579、査読有

Tsuzuki T, Takahashi K, Tomiyama M, Inoue S, Kinoshita T (2013) Overexpression of the Mg-chelatase H subunit in guard cells confers drought tolerance via promotion of stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. **Frontiers in Plant Science**, 4, 440、査読有

Ye Y, Adachi Y, Ye W, Hayashi M, Nakamura Y, Kinoshita T, Mori IC, Murata Y (2013) Difference in abscisic acid perception mechanisms between closure induction and opening inhibition of stomata. **Plant Physiology** 163, 600-610. 10.1104/pp.113.223826、査読有

Takahashi Y, Ebisu Y, Kinoshita T, Doi M, Okuma E, Murata Y, Shimazaki K-i (2013) bHLH Transcription factors that facilitate K⁺ uptake during stomatal opening are repressed by abscisic acid through phosphorylation. **Science Signaling** 6, ra48. 10.1126/scisignal.2003760、査読有

Ando E, Ohnishi M, Wang Y, Matsushita T, Watanabe A, Hayashi Y, Fujii M, Ma JF, Inoue S, Kinoshita T (2013) *TWIN SISTER OF FT*, *GIGANTEA*, and *CONSTANS* have a positive but indirect effect on blue light-induced

stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiology** 162(3), 1529-1538. 10.1104/pp.113.217984、査読有

Okumura M, Takahashi K, Inoue S, Kinoshita T (2012) Evolutionary appearance of the plasma membrane H⁺-ATPase containing a penultimate threonine in the bryophyte. **Plant Signaling & Behavior** 7(8), 979-982. 10.4161/psb.20936、査読有

Okumura M, Inoue S, Takahashi K, Ishizaki K, Kohchi T, Kinoshita T (2012) Characterization of the plasma membrane H⁺-ATPase in the liverwort *Marchantia polymorpha*. **Plant Physiology** 159(2), 826-834. 10.1104/pp.112.195537、査読有

Takahashi K, Hayashi K, Kinoshita T (2012) Auxin activates the plasma membrane H⁺-ATPase by phosphorylation during hypocotyl elongation in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiology** 159, 632-641. 10.1104/pp.112.196428、査読有

Hayashi M, Kinoshita T (2011) Crosstalk between blue-light- and ABA-signaling pathways in stomatal guard cells. **Plant Signaling & Behavior** 6, 1662-1664. 10.4161/psb.6.11.17800、査読有

Kinoshita T, Ono N, Hayashi Y, Morimoto S, Nakamura S, Soda M, Kato Y, Ohnishi M, Nakano T, Inoue S, Shimazaki K. (2011) *FLOWERING LOCUS T* regulates stomatal opening. **Current Biology** 21, 1232-1238. 10.1016/j.cub.2011.06.025、査読有

Hayashi M, Inoue S, Takahashi K, Kinoshita T (2011) Immunohistochemical Detection of Blue Light-induced Phosphorylation of the Plasma Membrane H⁺-ATPase in Stomatal Guard Cells. **Plant & Cell Physiology** 52, 1238-1248. 10.1093/pcp/pcr072、査読有

Tsuzuki T, Takahashi K, Inoue S, Okigaki Y, Tomiyama M, Hossain M.A, Shimazaki K, Murata Y, Kinoshita T (2011) Mg-chelatase H subunit affects ABA signaling in stomatal guard cells, but is not an ABA receptor in *Arabidopsis thaliana*. **J. Plant Research** 124, 527-538. 10.1007/s10265-011-0426-x、査読有

Kinoshita T, Hayashi Y. (2011) New insights into the regulation of stomatal opening by blue light and the plasma membrane H⁺-ATPase. **International Review of Cell and Molecular Biology** 289, 89-115. 10.1016/B978-0-12-386039-2.00003-1、査読有

他 2 件

[学会発表] (計 84 件)

吉村 柁彦、Nils Schroder、Hua Zhang、萩原 伸也、高橋 宏二、木下 俊則、伊丹 健一郎、
「植物の成長を制御する機能性分子開発 (2) 新奇オーキシン類緑体の SAR」

日本化学会 第 94 回春季年会、名古屋大学、2014 年 3 月 27 日
吉村 柁彦、萩原伸也、高橋宏二、木下俊則、伊丹健一郎、「植物の成長を制御する機能性分子の開発 (1) 受容体選択的な作用分子の設計」日本化学会 第 94 回春季年会、名古屋大学、2014 年 3 月 27 日
奥村 将樹、井上晋一郎、高橋宏二、木下俊則、「光合成に依存した細胞膜プロトンポンプのリン酸化の解析」第 55 回日本植物生理学会、富山大学・五福キャンパス、2014 年 3 月 18 日
林 真紀、井上晋一郎、上野宜久、高橋宏二、木下俊則、「孔辺細胞における青色光に依存した細胞膜 H⁺-ATPase のリン酸化に關与するプロテインキナーゼの探索」第 55 回日本植物生理学会、富山大学・五福キャンパス、2014 年 3 月 18 日
林 優紀、高橋宏二、井上晋一郎、木下俊則、「アブシジン酸によるシロイヌナズナ黄化芽生えの伸長抑制の分子機構」第 55 回日本植物生理学会、富山大学・五福キャンパス、2014 年 3 月 18 日
南 杏鶴、中村英、高橋大輔、井上晋一郎、高橋宏二、上村松生、木下俊則、「細胞膜プロトンポンプの活性化に關わるプロテインキナーゼの解析」第 55 回日本植物生理学会、富山大学・五福キャンパス、2014 年 3 月 18 日
Yin Wang, Ko Noguchi, Natsuko Ono, Shin-Ichiro Inoue, Ichiro Terashima, Toshinori Kinoshita, 「Manipulation of stomatal opening increases photosynthesis and productivity」第 55 回日本植物生理学会、富山大学・五福キャンパス、2014 年 3 月 18 日
木下俊則「気孔開度制御による植物の成長促進と乾燥耐性の付与」第 30 回資源植物科学シンポジウム・第 6 回植物ストレス科学研究シンポジウム、2014 年 3 月 6 日、倉敷市芸文館アイシアター
Yin Wang, 小野 奈津子、井上 晋一郎、木下 俊則「細胞膜 H⁺-ATPase を孔辺細胞に過剰発現させた形質転換体の表現型解析」日本植物学会第 77 回大会、北海道大学・高等教育推進機構、2013 年 9 月 14 日
Eigo Ando, Masato Ohnishi, Yin Wang, Tomonao Matsushita, Aiko Watanabe, Yuki Hayashi, Shin-ichiro Inoue, Toshinori Kinoshita 「Photoperiodic flowering regulators indirectly affect light-induced stomatal opening」24th International Conference on Arabidopsis Research (ICAR), Sydney Convention and Exhibition Centre, Sydney Australia, 2013 年 6 月 25 日
Takahashi K, Hayashi K, Kinoshita T 「Auxin activates the plasma membrane H⁺-ATPase through phosphorylation of the penultimate threonine without the involvement of TIR1/AFBs auxin receptors」International Workshop on Plant Membrane Biology XVI

(IWPMB2013), Kurashiki Geibunkan, Kurashiki, Japan, 2013 年 3 月 27 日
Wang Y, Ono N, Inoue S, Kinoshita T 「Manipulation of stomatal opening increases photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*」International Workshop on Plant Membrane Biology XVI (IWPMB2013), Kurashiki Geibunkan, Kurashiki, Japan, 2013 年 3 月 27 日
Hayashi Y, Kinoshita T 「Analysis of dephosphorylation of the plasma membrane H⁺-ATPase by type 2C protein phosphatase」International Workshop on Plant Membrane Biology XVI (IWPMB2013), Kurashiki Geibunkan, Kurashiki, Japan, 2013 年 3 月 27 日
Tomiyama M, Kinoshita T 「Mg-chelataase is involved in ABA signaling in stomatal guard cells」International Workshop on Plant Membrane Biology XVI (IWPMB2013), Kurashiki Geibunkan, Kurashiki, Japan, 2013 年 3 月 27 日
Hayashi M, Inoue S, Takahashi K, Kinoshita T 「Analysis of blue light signaling pathway in stomata by immunohistochemical method」International Workshop on Plant Membrane Biology XVI (IWPMB2013), Kurashiki Geibunkan, Kurashiki, Japan, 2013 年 3 月 27 日
Okumura M, Inoue S, Takahashi K, Ishizaki K, Kohchi T, Kinoshita T 「Analysis of the plasma membrane H⁺-ATPase in the liverwort *Marchantia polymorpha*」International Workshop on Plant Membrane Biology XVI (IWPMB2013), Kurashiki Geibunkan, Kurashiki, Japan, 2013 年 3 月 27 日
Ando E, Ohnishi M, Inoue S, Kinoshita T 「FT homolog, *TWIN SISTER OF FT* positively regulates stomatal opening」International Workshop on Plant Membrane Biology XVI (IWPMB2013), Kurashiki Geibunkan, Kurashiki, Japan, 2013 年 3 月 27 日
林優紀、木下俊則「細胞膜プロトンポンプの脱リン酸化に關わるプロテインホスファターゼ同定の試み」第 54 回日本植物生理学会、2013 年 3 月 23 日
Toshinori Kinoshita 「Molecular mechanisms of light-induced stomatal opening and auxin-induced cell elongation」The 1st International Symposium on Transformative Bio-Molecules 2013, Noyori Conference Hall, Nagoya University, 2013 年 4 月 18 日
Toshinori Kinoshita, 「Regulation of stomatal opening by photoperiodic components」International Workshop on Plant Membrane Biology XVI (IWPMB2013), Kurashiki Geibunkan, Kurashiki, Japan, 2013 年 3 月 26-31 日
21 木下俊則、林 優紀、安藤英伍、渡辺藍子、「FT による気孔開口促進と細胞膜プロト

- ンポンプの活性調節」第 85 回日本生化学会大会、2012 年 12 月 15 日
- 22 Masaki Okumura, Shin-ichiro Inoue, Koji Takahashi, Toshinori Kinoshita 「Molecular characterization of the plasma membrane H⁺-ATPase in *Marchantia polymorpha*」 Marchantia Workshop 2012、2012 年 11 月 15 日、熊本県・ホテルグリーンピア南阿蘇
- 23 Toshinori Kinoshita*, Eigo Ando, Aiko Watanabe, Shin-ichiro Inoue 「FLOWERING LOCUS T AND PHOTOPERIODIC PATHWAY REGULATE STOMATAL OPENING」 The 23rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR), Hofburg Imperial Palace in Vienna, Austria, 2012 年 7 月 3 日
- 24 Koji Takahashi, Ken-ichiro Hayashi, Toshinori Kinoshita 「Auxin activates the plasma membrane H⁺-ATPase by phosphorylation of the penultimate threonine during hypocotyl elongation in *Arabidopsis thaliana*」, The 23rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR), Hofburg Imperial Palace in Vienna, Austria, 2012 年 7 月 3 日
- 25 Hayashi M, Inoue S, Takahashi K, Kinoshita T 「Immunohistochemical analysis of activation status of the guard-cell plasma membrane H⁺-ATPase in response to blue light」 The 29th New Phytologist Symposium Stomata 2012, Manchester Conference Centre (MCC), 2012 年 7 月 3 日
- 26 Kinoshita T, Ando E, Watanabe A, Inoue S 「Regulation of stomatal opening by FT and photoperiodic pathway」 The 29th New Phytologist Symposium Stomata 2012, Manchester Conference Centre (MCC), 2012 年 7 月 2 日
- 27 高橋宏二、林謙一郎、木下俊則「オーキシン誘導性伸長生長における細胞膜プロトンポンプの活性制御」第 53 回日本植物生理学会、2012 年 3 月 18 日、京都産業大学
- 28 林真妃、井上晋一郎、高橋宏二、木下俊則「免疫組織学的手法による孔辺細胞細胞膜 H⁺-ATPase の青色光に依存したリン酸化の検出」第 53 回日本植物生理学会、2012 年 3 月 17 日、京都産業大学
- 29 木下俊則「環境刺激に応答した開度制御のシグナル伝達」第 53 回日本植物生理学会、2012 年 3 月 16 日、京都産業大学
- 30 Toshinori Kinoshita 「Regulation of stomatal opening by FT」 International Symposium “Strategies of Plants against Global Environmental Change”, Dec. 8, 2011, Kurashiki, Japan
- 31 木下俊則「気孔開度の概日リズムによる制御とシグナル伝達」時間生物学会 2011 年度年会シンポジウム、2011 年 11 月 25 日、名古屋

- 32 木下俊則「概日時計による気孔開度制御とシグナル伝達」第 84 回日本生化学会シンポジウム、2011 年 9 月 22 日、京都
- 33 木下俊則、都築朋「気孔孔辺細胞における Mg キラターゼ H サブユニットの ABA シグナル伝達への関与」日本植物学会第 75 回大会シンポジウム、2011 年 9 月 18 日、東京
- 34 高橋宏二、木下俊則「オーキシン誘導性伸長生長への細胞膜プロトンポンプの関与」日本植物学会第 75 回大会、2011 年 9 月 17 日、東京
- 他 50 件

〔図書〕(計 2 件)

木下俊則、ワン イン「植物の成長を促す気孔に日の光を」理
philosophia, No. 26, 14-15 頁、2014 年
木下俊則「気孔の開閉」高校生物解説書
50-51 頁 (講談社) 2014 年

〔産業財産権〕

出願状況 (計 1 件)

名称: 植物の光合成および生産量を増加させる方法
発明者: 木下俊則、Wang Yin、井上晋一郎、小野奈津子
権利者: 名古屋大学
種類: PCT
番号: 米国仮出願 61/777,655 に基づく新規 PCT
出願年月日: 2014 年 3 月 11 日
国内外の別: 国際

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等
<http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/%7epplant4/plant4.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

木下 俊則 (KINOSHITA TOSHINORI)
名古屋大学・トランスフォーマティブ生命分子研究所・教授
研究者番号: 50271101

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

高橋 宏二 (TAKAHASHI KOJI)
名古屋大学・大学院理学研究科・助教
研究者番号: 40283379