

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 13 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23370022

研究課題名(和文) 苔類植物を用いた陸上植物の生活環制御遺伝子の祖先的機能の研究

研究課題名(英文) Exploration of ancestral roles life-cycle regulator genes in land plants using a model liverwort

研究代表者

荒木 崇 (Araki, Takashi)

京都大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：00273433

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,200,000円、(間接経費) 4,260,000円

研究成果の概要(和文)：基部陸上植物のモデル系として苔類ゼニゴケの利点と将来性に着目し、被子植物の生活環制御遺伝子の祖先的機能の探索を目的とした。被子植物でよく研究されている四つのグループの遺伝子(LFY, MADS, PEBP, SPL)に焦点を絞り、発生や環境応答における役割を研究した。

ノックアウト株の解析等により、SPLとLFYが配偶体世代における生殖枝の誘導・発生に関わること、LFYが受精卵の第一分裂に必須であること、またPEBPが無性芽の休眠制御に関わる可能性あることが示された。

研究成果の概要(英文)：Ancestral roles of four class of life-cycle regulators in angiosperms (LFY, MADS, PEBP, SPL) were explored using an emerging model liverwort plant, *Marchantia polymorpha*, as a representative of basal land plants. In *Marchantia polymorpha* genome, 1 gene for LFY, 2 genes for MADS, 3 genes for PEBP, and 4 genes for SPL were found. Through phenotype analysis of knock-out plants and expression profile analysis, it is suggested that (1) LFY and two SPLs are involved in gametangiophore induction and/or subsequent development in gametophyte (haploid) generation, (2) LFY is indispensable for the first zygotic division after fertilization, and (3) all three PEBPs are likely involved in regulation of dormancy of asexual propagules called gemmae in gametophyte (haploid) generation.

研究分野：基礎生物学

科研費の分科・細目：植物分子生物・生理学

キーワード：苔類植物 ゼニゴケ 基部陸上植物 生活環制御 発生 生殖成長 環境応答 トランスクリプトーム

1. 研究開始当初の背景

苔類 (Marchantiophyta) は、陸上植物の基部で分岐したと考えられ、基部陸上植物とされる。その発生生物学・生理学を明らかにし、他の陸上植物と比較することは、陸上植物全体の理解に資するところが大きいと期待される。しかし、蘚類 (Bryophyta) の発生生物学・生理学研究が、ヒメツリガネゴケ (*Physcomitrella patens patens*) を中心に発展しつつあるのに対して、苔類では、ヒメツリガネゴケに匹敵するようなモデル植物の確立が遅れており、発生生物学・生理学はあまり進んでいない。

ゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*) は苔類に属し、葉緑体ゲノムの塩基配列決定や性染色体 (Y 染色体) の塩基配列決定 (に見られるように、植物ゲノム科学における先導的なモデル生物の役割を果たしてきた。申請者が所属する京都大学大学院生命科学研究科の河内孝之教授の研究室を中心に、標準的な実験室系統が選定され、分子遺伝学・分子生物学・細胞生物学の実験技術の開発と基盤整備が進められている。また、米国エネルギー省の DOE Joint Genome Institute によるゲノムプロジェクトの対象に選ばれており、2010 年度内に核ゲノムの塩基配列決定が完了する予定である (注: 実際には、2014 年 6 月の時点でもまだ公表されていない)。2010 年 3 月には申請者もオーガナイザーの一人となって、最初の国際ワークショップが京都で開催され、2011 年 9 月の国際植物学会議 (メルボルン) では、2 件のシンポジウムが予定されているなど、国際的な研究コミュニティーも形成されつつある。

これらに加え、配偶体世代や胞子体世代の初期発生などの形態学的記載の蓄積もあり、古いものではあるが、形態や遺伝を扱ったモノグラフも出版されている (H. Burgeff: *Genetische Studien an Marchantia*, 1943 年)。発芽後の配偶体は、原糸体を経て、シート状の葉状体を形成するが、葉状体上には、気室や無性芽を含む杯状体といった興味深い構造の分化が見られ、細胞分化研究などのよい素材となる。また、性染色体によって決定される配偶体の性に応じて雄器托あるいは雌器托 (総称して生殖器托と呼ぶ) が分化するが、河内教授らにより、生殖器托分化の効率的な誘導条件 (遠赤色光の補光) が発見されており、光環境や水環境といった環境条件への応答・適応機構の研究のよい素材として期待される。これらの特質は、過去の研究の蓄積や近年における新しい研究技術の進展などとともに、ゼニゴケを魅力あるものになっている。

2. 研究の目的

本研究は、ゼニゴケの持つ研究材料として

の利点と将来性に着目し、陸上植物全体の理解に必須である苔類のモデル系として、被子植物の生活環制御遺伝子の祖先的な機能を探索しようとするものである。

本研究では、申請者が大きな研究実績を持つものを含む、被子植物でよく研究されている 4 つのグループ (LFY, MADS, PEBP, SPL) の生活環調節遺伝子に焦点を絞り、それらの解析を進める。これら四つのグループは、被子植物における重要性という観点に加え、進化過程における遺伝子ファミリー増幅の程度において大きく異なる点からも興味深い。それぞれのグループの遺伝子数 (ゼニゴケ対シロイヌナズナ) は、

LFY: 1 個 対 1 個

PEBP: 3 個 対 7 個

SPL: 3 個 対 17 個

MADS: 2 個 対 82 個

であり (注: 研究の過程で、SPL は 1 個が新たに見つかり、4 個となった)、比較進化学的な見地からユニークな研究となりうる。

以下の 3 つのテーマを柱に、四つのグループ遺伝子に関して、生殖器官と配偶子形成、胚発生・胞子体形成、耐乾燥適応などに着目しつつ、祖先的な機能を探索する。

(1) 転写因子 LFY を要とする転写制御ネットワークとその制御下にある発生・生理過程の解明

MpLFY を要とする転写制御ネットワークの概要を、MpLFY が関わる発生・生理過程との関連と組み合わせて明らかにする。制御標的遺伝子を網羅的に同定し、被子植物シロイヌナズナとの比較をおこなう。

シロイヌナズナで最近 LFY の制御因子として同定された SPL 転写因子ファミリーに着目し、それらとの制御関係を最初の手がかりとして、上位の制御因子の探索を進める。

(2) 2 つの MADS ボックス転写因子が関わる発生・生理過程の解明

2 つの MADS ボックス転写因子が関わる発生過程を明らかにする。MpMADS1 は被子植物では配偶体特異的発現をもつ MIKC* に属し、MpMADS2 はシロイヌナズナでは LFY の上位制御因子や制御標的遺伝子が含まれる MIKC^C に属する。後者は (1) との関連で興味深い。Osnabruck 大学 (ドイツ) の研究グループと共同で研究を進める。

(3) 3 つの PEBP が関わる生理過程の解明

2 つの真核生物型と 1 つの原核生物型の PEBP が関わる生理過程、特に乾燥環境への適応過程における役割を明らかにする。

3. 研究の方法

3 つのテーマのそれぞれに対して、以下のアプローチで研究を進める。

(1) 発現パターンの解析

切り分けた器官・組織ごとの定量的な RT-PCR 解析に加え、*in situ* RNA ハイブリダ

イゼーション、適切な長さ (5~6 kb) のプロモーター断片に GUS 遺伝子あるいは蛍光タンパク質 (citrine など) 遺伝子を連結したレポーター遺伝子を用いる。

さらに、タンパク質の組織・細胞内における分布を可視化するために、蛍光タンパク質との融合タンパク質を自身のプロモーターの制御下で発現させる株を作出する。

(2) 遺伝子機能抑制株を用いた生理機能の解析

RNA 干渉 (RNAi) および人工マイクロ RNA (amiR) を用いて、遺伝子機能を抑制した株を作出し、表現型や遺伝子発現に対する影響を解析する。

(3) 遺伝子機能昂進株を用いた生理機能の解析

器官や細胞によらず高い活性を持つ 35S プロモーターとゼニゴケ EF プロモーターを用いて、恒常的な高発現株を作出し、表現型や遺伝子発現に対する影響を解析する。

(4) 制御標的遺伝子の探索

MpLFY 転写因子に関しておこなう。作出済みの活性誘導株 (35S:MpLFY-GR) を用いて、タンパク質活性を誘導した際におこる遺伝子発現の変化を、共同研究により自作したゼニゴケ・マイクロアレイを用いて調べる。得られている標的遺伝子候補について検証を進める。必要に応じて、第二世代のゼニゴケ・マイクロアレイの作製もおこない、探索を進める。

4. 研究成果

研究の過程で生じた技術的な進展により、生理機能の解析に遺伝子破壊株 (以下、KO 株) を用いることが可能になった。そのため、より明快な結果が期待できる KO 株を用いたアプローチに切り換えた。また、制御標的遺伝子の探索に、RNAseq 解析が可能になり、マイクロアレイ解析に代わるより強力な方法として、そちらを採用した。

4つのグループのうち、MADS 転写因子に関しては、共同研究を主導する予定であった先方 (ドイツの研究グループ) の研究者が転出 (転職) したため、注力するテーマからは外し、研究を進める過程で独自の展開が期待できるという見通しを得た SPL 転写因子 (テーマ (1) の一部) を独立させ、これに代わる柱とした。

以下に、(1)LFY 転写因子、(2)SPL 転写因子、(3)PEBP のそれぞれにおける主要な成果をまとめる。

(1) LFY 転写因子

① 発現パターンの解析

in situ RNA ハイブリダイゼーションと約 6 kb のプロモーターを用いた GUS 発現レポーターを用いた解析から、発生途中の造精器の精原組織で強い発現がみとめられた。その後の解析によって、被子植物の茎頂分裂組織に対応する頂端細胞を含む葉状体の湾入部や、

造卵器内の卵、受精卵、発生途中の胞子体でも発現を確認した。精原組織における発現が極めて明瞭であったことから、後述する、発生過程における役割の解析 (③~⑤) においては、まず造精器の発生と精原組織の分化に注目することになった。

② ほかの苔類植物における相同遺伝子の単離と発現パターンの確認

MpLFY では、DNA 結合ドメインである C ドメインの機能上重要な位置のアミノ酸が蘚類のヒメツリガネゴケの PpLFY は異なり、シロイヌナズナの LFY と一致していた。また、ヒメツリガネゴケでは発現が検出されない造精器と造卵器で顕著な発現がみとめられた。これらが、苔類全般においても当てはまるかを確認するために、野外から採取し同定した種々の苔類と蘚類、ツノゴケ類から DNA を抽出し、C ドメインと N 末側の N ドメインを含む部分断片を増幅し、配列解析をおこなった。その結果、MpLFY の配列上の特徴は、ほかの苔類でも保存されていることが明らかになった。また、苔類内の主要な系統の代表として、コマチゴケとフルノゴケで確認したところ、どちらにおいても造精器を含む茎葉体の一部で明瞭な発現が検出された。したがって、造精器 (精原組織) における発現は、ゼニゴケに限られるものではないと推察された。

③ 発現抑制株の作出と表現型解析

研究開始後すぐに RNAi と amiR を用いた発現抑制株の作出に着手した。葉状体における発現レベルに基づくスクリーニングはうまくいかず、造精器における発現が顕著に低下したものを選ぶことで、RNAi と amiR からそれぞれ 1 系統の発現抑制株が得られた。どちらにおいても、雄器床の成長が抑制されていると考えられたため、野生型株における雄器床の成長過程を 5 つのステージに分け、これをもとに発現抑制株における成長抑制の記述を試みた。また、より明快な結論を得るために、KO 株の作出をおこなった (次項)。

④ KO 株の作出

相同組換えにより、予想翻訳開始点を含む約 300 bp の領域を選択マーカーに置換するコンストラクトを用いて KO 株の作出を試み、1 株 (雄) を得た。しかし、発現抑制株で見られた雄器床の成長抑制はみとめられず、検証の結果、mRNA の蓄積が確認された。そこで、C ドメインを選択マーカーに置換するコンストラクトを用いて KO 株の作出を再度試み、mRNA の蓄積がみとめられない 2 株 (どちらも雄) を得た。しかし、どちらの株においても雄器床の成長抑制はみとめられなかった。また、最終的に受精能がある精子の形成を確認し、野生型雌株との交配による子孫を得た。このことから、発現抑制株で見られた雄器床の成長抑制は、MpLFY 機能の抑制によるものではないことが推察された。

⑤ KO 株の表現型解析 (配偶体世代)

2 株の KO 株では、雄器床を生じる雄器托

の誘導が、野生型雄株に比べて遅れることが観察されたが、2つの株で遅れの程度が大きく異なった。複数の KO 株においても遺伝子破壊の様態は同一のはずであることから、この表現型は *MpLFY* 遺伝子の欠損によるものではない可能性が危惧された。そこで、注意深く解析を進めたところ、(A) KO 株作出のために用いる野生型雄株と野生型雌株の F1 胞子集団における遺伝的な背景の不均一（雄株と雌株の遺伝的な背景が同一ではない）によりさまざまな表現型に影響が現れること、(B) 遺伝的な背景の不均一による影響を排除して比較すると、雌雄の KO 株においていずれも生殖器托の誘導が遅れ、野生型遺伝子の再導入により表現型が回復することがわかった。これをもとに葉状体における発現を改めて解析したところ、生殖器托の形成がおこる湾入部の頂端細胞を含む領域における発現が確認された (①)。雌株の卵にも受精能があることが確認された。

⑥ KO 株の表現型解析 (胞子体世代)

KO 株では、造精器と造卵器、精子と卵は正常に形成されることがわかったため、KO 株同士の交配により、KO 株の胞子体が形成されるかを検討した。その結果、受精は成立していると考えられるが、受精卵の第一分裂がおきないことが推察された。受精過程と初期発生過程に関しては、これまでほとんど記載的な研究がなされて来なかったため、基盤の整備も含めた研究に着手し、継続している。

⑦ 制御標的遺伝子の探索

本研究開始の時点で着手していた葉状体を用いたマイクロアレイによる探索が検証の結果あまり思わしくなく、① の発現パターンの解析の結果を受けて、造精器における制御標的遺伝子の探索に着手した。冒頭に述べたように、RNAseq 解析に切り換えた。また、雄器床から造精器を無傷で迅速に摘出する方法を確立し、これを材料とすることにした。比較としては、(A) 野生型と活性誘導株の比較、(B) 野生型、KO 株、相補 KO 株の三者比較の2組をおこなうことにした。すでに RNAseq 解析のデータが得られており、現在、解析を進めている。さらに、⑥の知見を受けて、受精卵 (接合子) における制御標的遺伝子探索のための予備的な研究に着手した。

得られた成果・知見の要点：

LFY 転写因子は、ゼニゴケにおいては、配偶体世代では造精器と造卵器においても発現し、造精器と造卵器が形成される生殖器托の誘導ないしは成長初期に関わる可能性がある。発現パターンから予想された造精器の発生と精原組織分化における役割は、KO 株の表現型によっては確認できなかった。これは、ほかの遺伝子との機能的な冗長性に起因するかもしれない。胞子体世代では受精卵 (接合子) の第一分裂に必須であると考えられる。表現型解析においては、遺伝的背景の違いに

よる影響を考慮する必要があることがわかり、対応策を案出した。これはほかの遺伝子の解析にも活かされる。発生過程における予想される役割に対応した制御標的遺伝子の探索に着手した。

(2) SPL 転写因子

① ゼニゴケ・ゲノム中の遺伝子数の確認

研究開始の時点で少なくとも3つあることを確認していたが、4つ目を見だし、被子植物等で見つかっているクレードとの対応関係を調べた。それにもとづき、*MpSPL1*、*MpSPL2* と名づけた2つに焦点を絞った。

② 発現パターンの解析

in situ RNA ハイブリダイゼーションと約 6 kb のプロモーターを用いた GUS 発現レポーターを用いた解析を進めている。造精器と造卵器における発現を確認し、生殖器托の形成がおこる湾入部の頂端細胞を含む領域における発現の有無を検討している。

③ KO 株の作出と表現型解析

MpLFY における経験を踏まえ、機能上重要な SPB ドメインを破壊するコンストラクトを用いて、*MpSPL1*、*MpSPL2* の KO 株を得た。KO 株は野生型遺伝子の再導入による表現型の回復の確認や野生型株との戻し交配等をおこなった。

これまでにおこなった観察から、*MpSPL1* の KO 株では、遠赤色光の補光処理による生殖器托の誘導がおこらず、同遺伝子が生殖器托の誘導過程に必須である可能性が考えられる。*MpSPL2* の KO 株では、これまでのところ明瞭な表現型異常は観察されておらず、解析を継続している。

(3) PEBP

原核生物型 *MpCOR18* と真核生物型 *MpPEBP*、植物型 *MpMFT* の3つに関して、葉状体上の杯状体内に形成される無性芽で強い発現が認められること、杯状体から脱離し、成長を開始するとともに発現が急速に低下することが明らかになった。また、成長を開始した無性芽に高浸透圧処理をおこなうと発現が誘導されることを見いだした。これらの知見と、発現抑制株・恒常的な高発現株を用いた予備的な解析から、これらの PEBP が無性芽の休眠維持に関わる可能性が推察された。

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 12 件)

1. Endo, M.*, Kudo, D., Koto, T., Shimizu, H., and Araki, T.* (2014) Light-dependent destabilization of PHL in Arabidopsis.

Plant Signaling & Behavior 9: e28118.

DOI: 10.4161/psb.28118

査読有

2. 遠藤 求, 久保田 茜, 河内孝之*, 荒木 崇* (2014) シロイヌナズナとゼニゴケにおける概日時計と光周性. **植物の生長調節** **49**: 49-58.
DOI: なし
URL (掲載号の目次) :
<http://www.jscrp.jp/book/49-01.html>
査読有
3. 上田貴志, 澤進一郎, 荒木 崇 (2012) 「古くて新しいモデル植物ゼニゴケ 陸上植物の多様性・普遍性の分子基盤を探る」 (シンポジウム実施の経緯とねらい). **植物科学最前線 (BSJ Review)** **3**: 56-57.
DOI: なし
URL (全文にアクセス可能) :
<http://bsj.or.jp/frontier/BSJreview2012B1.pdf>
査読無
4. 荒木 崇 (2012) 植物固有の転写因子 LEAFY とゼニゴケの有性生殖. **植物科学最前線 (BSJ Review)** **3**: 134-158.
DOI: なし
URL (全文にアクセス可能) :
<http://bsj.or.jp/frontier/BSJreview2012B8.pdf>
査読無
5. Niwa, M., M., Endo, M., and Araki, T.* (2013) Florigen is involved in axillary bud development at multiple stages in Arabidopsis. **Plant Signaling & Behavior** **8**: e27167.
DOI: 10.4161/psb.27167
査読有
6. Endo, M.*, Tanigawa, Y., Murakami, T., Araki, T.*, and Nagatani, A.* (2013) PHYTOCHROME-DEPENDENT LATE-FLOWERING accelerates flowering through physical interactions with phytochrome B and CONSTANS. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **110**, 18017-18022.
DOI: 10.1073/pnas.1310631110
査読有
7. Yoo, S.-C., Chen, C., Rojas, M., Daimon, Y., Ham, B.-K., Araki, T.*, and Lucas, W.* (2013) Phloem long-distance delivery of FLOWERING LOCUS T (FT) to the apex. **Plant Journal** **75**: 456-468.
DOI: 10.1111/tpj.12213
査読有
8. Niwa, M., Daimon, Y., Kurotani, K., Higo, A., Pruneda-Paz, J.L., Breton, G., Mitsuda, N., Kay, S.A., Ohme-Takagi, M., Endo, M., and Araki, T.* (2013) BRANCHED1 interacts with FLOWERING LOCUS T to repress the floral transition of the axillary meristems in Arabidopsis. **Plant Cell** **25**: 1228-1242.
DOI: 10.1105/tpc.112.109090
査読有
9. Hiraoka, K., Yamaguchi, A., Abe, M., and Araki, T.* (2013) The florigen genes *FT* and *TSF* modulate lateral shoot outgrowth in *Arabidopsis thaliana*. **Plant & Cell Physiology** **54**: 352-368.
DOI: 10.1093/pcp/pcs168
査読有
10. Machida, Y., Fukaki, H., and Araki, T. (2013) Plant meristems and organogenesis: the new era of plant developmental research. (Editorial) **Plant & Cell Physiology** **54**: 295-301.
DOI: 10.1093/pcp/pct034
査読無
11. Imura, Y., Kobayashi, Y., Yamamoto, S., Furutani, M., Tasaka, M., Abe, M., and Araki, T.* (2012) CRYPTIC PRECOCIOUS/MED12 is a novel flowering regulator with multiple target steps in Arabidopsis. **Plant & Cell Physiology** **53**: 287-303.
DOI: 10.1093/pcp/pcs002
査読有
12. Iwata, H., Gaston, A., Remay, A., Thouroude, T., Jeauffre, J., Kawamura, K., Oyant, L.H., Araki, T., Denoyes, B., and Foucher, F.* (2012) The *TFL1* homologue *KSN* is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry. **Plant Journal** **69**: 116-125.
DOI: 10.1111/j.1365-313X.2011.04776.x
査読有
(* 責任著者)
- [学会発表] (計 39 件)
- 荒木 崇 Exploring the plant reproductive processes using Arabidopsis and Marchantia. 第47回日本発生物学会年会, シンポジウム New Era of Developmental Biology on Plants, 2014年5月30日, 名古屋市.
 - 丹羽優喜ほか9名 ゼニゴケ MplFY ノックアウト株の表現型解析. 日本植物生理学会 2014年度年会, 2014年3月19日, 富山市.
 - 荒木 崇 Struggling with LEAFY. International Marchantia Workshop 2013, 2013年12月9日, Yanakie, VIC (オーストラリア).
 - 森花小百合ほか11名 原核生物型 PEBP ファミリータンパク質 COR のシロイヌナズナとゼニゴケにおける機能解析. 日本植物生理学会 2013年度年会, 2013年3月21日, 岡山市.
 - 山口礼子ほか5名 苔類ゼニゴケにおける miR156 および SBP 型転写因子の解析. 日本植物生理学会 2013年度年会, 2013年3月23日, 岡山市.
 - 荒木 崇 シロイヌナズナ FT および TSF フロリゲンの側枝形成・伸長における役割. 第85回日本生化学会年会 シンポジウム「フロリゲン研究の新展開: その分子構造と新規な機能」, 2012年12月13日, 福岡市.

7. 酒井友希, 荒木 崇 転写因子の機能から迫る陸上植物の有性生殖メカニズムの進化-安定して次世代を残すために-. 第 35 回日本分子生物学会年会 ワークショップ「単純から複雑へ 進化発生学のいま」, 2012 年 12 月 13 日, 福岡市.
8. 荒木 崇ほか 5 名 Role of LEAFY in gametophyte development and function. International Marchantia Workshop 2012, 2012 年 11 月 15 日, 熊本県阿蘇郡.
9. 荒木 崇 Flagella and related genes. International Marchantia Workshop 2012, 2012 年 11 月 15 日, 熊本県阿蘇郡.
10. 荒木 崇 花成と有性生殖を支える成長システムの統合的理解に向けて. 日本植物学会 第 76 回大会 シンポジウム「植物個体成長システムの統合的理解に向けて: 発生・代謝・数理モデル研究からのアプローチ」, 2012 年 9 月 15 日, 姫路市.
11. 山口礼子ほか 5 名 苔類ゼニゴケにおける miR156 および SBP 型転写因子の解析. 日本植物学会 第 76 回大会, 2013 年 9 月 15~16 日, 姫路市.
12. 荒木 崇 Arabidopsis FT florigen in floral transition and beyond. 日本植物生理学会 2012 年度年会 シンポジウム「Open questions on rhythmic response systems in plants」, 2012 年 3 月 18 日, 京都市.
13. 酒井友希, 荒木 崇 植物の成長相転換における制御因子の祖先的機能の探索. 日本植物生理学会 2012 年度年会 シンポジウム「モデル植物ゼニゴケで探る陸上植物の普遍原理と多様性」, 2012 年 3 月 16 日, 京都市.
14. 酒井友希ほか 5 名 花芽形成のマスター制御因子 LEAFY の祖先的機能の探索. 日本植物生理学会 2012 年度年会, 2012 年 3 月 16 日, 京都市.
15. 酒井友希ほか 8 名 苔類ゼニゴケにおける LEAFY 相同遺伝子 MpLFY の機能解析. 日本植物学会 第 75 回大会, 2011 年 9 月 17 日, 東京都目黒区.
16. 川本麻美ほか 8 名 苔類ゼニゴケにおける LEAFY 相同遺伝子 MpLFY の直接制御標的の探索. 日本植物学会 第 75 回大会, 2011 年 9 月 17 日, 東京都目黒区.
17. 酒井友希ほか 8 名 Functional analysis of MpLFY, the homolog of LEAFY in Marchantia polymorpha, 18th International Botanical Congress, SYM042 "Developmental genetics and cell biology of Marchantia polymorpha", 2011 年 7 月 25 日, メルボルン市 (オーストラリア).

ほか 2 2 件.

〔図書〕 (計 1 件)

1. 塚谷裕一, 荒木 崇『植物の科学』放送大学教育振興会, 2015 年刊行予定 (印刷中).

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

名称 :
 発明者 :
 権利者 :
 種類 :
 番号 :
 出願年月日 :
 国内外の別 :

○取得状況 (計 0 件)

名称 :
 発明者 :
 権利者 :
 種類 :
 番号 :
 取得年月日 :
 国内外の別 :

〔その他〕

ホームページ等
 研究代表者の研究室ホームページ :
<http://www.lif.kyoto-u.ac.jp/labs/plantdevbio/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者
 荒木 崇 (ARAKI, Takashi)

研究者番号 : 0 0 2 7 3 4 3 3

(2) 研究分担者
 なし

(3) 連携研究者
 なし