

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 14 日現在

機関番号：15201

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24380186

研究課題名(和文) ソース・シンク器官におけるアスコルビン酸プールサイズ制御機構の解明

研究課題名(英文) Molecular mechanism of ascorbate biosynthesis and its pool size in plant source and sink tissues

研究代表者

石川 孝博 (ISHIKAWA, Takahiro)

島根大学・生物資源科学部・教授

研究者番号：60285385

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、植物がどのようにビタミンCとして知られるアスコルビン酸を合成し蓄えているのが明らかにするため、アスコルビン酸が豊富に含まれる葉および果実を対象に生合成に関わる酵素遺伝子を解析した。その結果から、植物アスコルビン酸合成の制御には、主に光合成電子伝達系を介して、VTC2と呼ばれる酵素遺伝子の発現やタンパク質レベルでの制御およびリン酸化/脱リン酸化を介した調節機構が存在していることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：The aim of this study is to clarify regulation mechanism of plant vitamin C biosynthesis in response to light. We have done molecular physiological analyses using Arabidopsis, tomato, and moss plants, and concluded that photosynthesis electron transport system is working as a trigger for light dependent vitamin C synthesis. In addition, we obtained some experimental evidences that the key regulatory factors contribution downstream of this trigger is VTC2 and VTC3, encoding GDP-L-galactose phosphorylase and a novel protein kinase/phosphatase, respectively.

研究分野：植物分子生理学

キーワード：アスコルビン酸生合成 光合成生物 光調節

1. 研究開始当初の背景

アスコルビン酸 (AsA) は植物細胞内に mM オーダーの高濃度に存在し(細胞壁やデンプンを除く可溶性糖質の約 10%に相当)、レドックスバッファーとして抗酸化のみならず電子伝達、環境応答、細胞周期制御、細胞伸張、細胞壁合成、気孔開閉などさまざまな生理作用に関与する多機能性分子である。このように AsA は植物にとって重要な物質であるが、長らく不明であった生合成経路が最近ようやく明らかになった。申請者の研究グループでは、これまでにシロイヌナズナの AsA 欠乏変異体(*vtc* 変異体)を用いた研究から、D-マンノース(D-Man)と L-ガラクトース(L-Gal)の誘導体を代謝中間体とする D-Man/L-Gal 経路が AsA 合成の主要経路として機能していること (Plant J.,2007; JBC,2008a; BBB,2011) また D-Man/L-Gal 経路以外にも、ユーグレナなどの藻類やトマト成熟果実では、D-ガラクトツロン酸を代謝中間体とするガラクトツロン酸経路が機能していることを報告してきた (JBC,2008b; J.Exp.Bot.,2011) これらの事実は、植物 AsA 生合成経路は多様性を有し、組織や生育段階の違いにより異なる生合成経路を使っている可能性を示唆している。AsA 生合成経路が明らかになった今、次に解決すべき重要な課題は、'なぜ葉や果実には AsA が豊富に含まれているのか?' そのプールサイズ制御機構の解明である。AsA プールサイズ制御に関して、これまでに申請者のグループでは以下の知見を得ている。1) 葉の AsA 含量は光に依存して増加し、この時 D-Man/L-Gal 経路の中で GDP-L-Gal ホスホリラーゼをコードする *VTC2* 遺伝子の発現レベルが顕著に光応答性を示すこと (PlantJ.,2007; BBB, 2011)、2) *VTC2* タンパク質は細胞質と核に局在し、光依存的に核から細胞質に移行すること、3) AsA の光制御には特定タンパク質のリン酸化/脱リン酸化も関与していること、から光依存的な葉での AsA プールサイズの制御には、*VTC2* タンパク質の動態とリン酸化修飾を介した光情報伝達系の関与が示唆されるが、その分子機構は不明である。

2. 研究の目的

上述の研究背景より、本研究ではシロイヌナズナとトマト (MicroTom) 果実を対象に、ソース器官の葉およびシンク器官の果実における AsA プールサイズに関して、1) *VTC2* を介したシロイヌナズナ葉 AsA プールサイズの光制御機構、2) AsA プールサイズ制御に関わるリン酸化シグナル経路、3) トマト果実におけるガラクトツロン酸経路の同定と AsA プールサイズ制御機構、について解明することを目的としている。

3. 研究の方法

1) *VTC2* を介したシロイヌナズナ葉 AsA プールサイズの光制御機構の解明: シロイヌ

ナズナ野生株および各光受容体変異体 (hy2-101, phyA/B, cry1/2, phot1/2) を 60 時間暗適応させた後、 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光強度の白色光、赤色光および青色光を照射し、経時的に葉中の AsA 量を測定するとともに、D-Man/L-Gal 経路構成酵素遺伝子の中で最も顕著に光応答性を示す *VTC2* 遺伝子の発現レベルを定量的 PCR により評価した。CaMV35S プロモーターの制御下、*VTC2* および *VTC2* タンパク質配列上に存在する推定核移行シグナルを Ala 残基に置換した変異 *VTC2* (*mutNLS*) と GFP との融合タンパク質発現用コンストラクトを作製し、シロイヌナズナおよびシロイヌナズナ懸濁培養細胞に形質転換した。また pCold GST ベクターにシロイヌナズナ由来の *VTC2* cDNA をサブクローニングし、大腸菌 BL21 star で組換え体 GDP-L-Gal ホスホリラーゼを発現させた。組換え体酵素は、最終的に HRV 3C protease により GST タグを切断し、アフィニティークラムによりほぼ均一な精製標品を調整した。GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性は、ピルビン酸キナーゼと乳酸脱水素酵素とのカップリング系により GDP-D-グルコースを代替基質として用い、単位時間あたりの NADH の減少量を 340 nm の吸光度変化で測定した。

2) AsA プールサイズ制御に関わるリン酸化シグナル経路の解明: 最近シロイヌナズナ *vtc3* 変異体の原因遺伝子として同定された *VTC3* タンパク質について、酵母ツーハイブリッド法を用いて *VTC3* 相互作用タンパク質の探索・同定を試みるため、pGBKT7 ベクターに *VTC3* のコード領域全長を導入し、酵母 Y2HGOLD 株に形質転換後、HA 抗体により組換え体 *VTC3* の発現を確認した。Matchmaker Gold Yeast Two-Hybrid System の標準化シロイヌナズナユニバーサルリブラリーを用いスクリーニングを行った。またヒメツリガネゴケにも着目し、相同組換えにより *VTC3* 遺伝子破壊株を作製し、遺伝子破壊株の AsA 量など各種パラメーターを測定した。

3) トマト果実におけるガラクトツロン酸経路の同定と AsA プールサイズ制御機構の解明: トマト成熟果実より粗抽出液を調整し、AsA 生合成関連酵素活性を評価するとともに、ヒメツリガネゴケで同定したアルドノラクトナーゼ (ALase) 遺伝子のトマトパラログについて、定法により大腸菌組換え体酵素を作製し、機能評価を行った。

4. 研究成果

1) *VTC2* を介したシロイヌナズナ葉 AsA プールサイズの光制御機構の解明: 光による AsA 生合成およびプールサイズに関わる因子を明らかにするため、シロイヌナズナの光受容体フィトクロム、クリプトクロム、フォトトロピンの各種変異体に対し、光照射後の AsA レベルおよび代謝調節の鍵酵素で光により発現変動を示す *VTC2* 遺伝子の発現レベ

ルについて検討した。その結果、いずれの光受容体変異体において照射後の AsA レベルに野生株との有意な差は観察されなかった。また VTC2 遺伝子の発現レベルにも有意な影響は認められなかった。一方、光合成電子伝達系阻害剤の DCMU 処理をした結果、白色、青・赤光いずれの波長の光に対しても AsA の増加が顕著に抑制された（図 1）。以上の結果より、AsA の光調節には光受容体ではなく葉緑体の電子伝達系の関与が重要であることが示された。

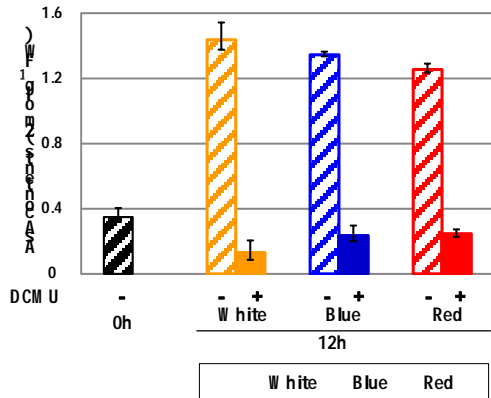


図 1 . 光合成電子伝達系阻害剤 DCMU は光による AsA 合成を抑制する。

次に植物 AsA 生合成の鍵酵素 GDP-L-ガラクトースホスホリラーゼ (VTC2) の機能解析を行った。GFP との融合タンパク質をシロイヌナズナ葉および長ネギ表皮細胞に発現させた結果、VTC2 タンパク質は細胞質以外に核にも局在することが確認された。局在の光応答性を検討したところ明暗条件のいずれでも細胞質と核に局在が観察された。形質転換植物を破碎し、得られた粗酵素で VTC2 活性を測定したところ、VTC2 過剰発現植物は野生株と比べて、顕著な活性の増加がみられた。VTC2mutNLS では活性が増加しなかった。また、GFP 抗体を用いて免疫沈降した VTC2::GFP タンパク質は、Pro-Q ダイアモンドにより蛍光染色されることから、VTC2 はリン酸化修飾を受けることが示唆された。VTC2 の核局在の解明を目的に相互作用タンパク質の同定を試みた。酵母ツーハイブリッド法を用いたスクリーニングの結果、相互作用候補タンパク質を得られなかった。一方 VTC2::GFP を発現させたシロイヌナズナより、免疫沈降により得られたタンパク質について nanoLC-ToF/MS による同定を進めた。その結果、相互作用候補として JAZ6 タンパク質が挙げられた。jaz6 変異体は野生株と比べ、アスコルビン酸量が高い傾向が観察され、ジャスモン酸と AsA 生合成調節の関連が示唆された。

また、組換え体 GDP-L-Gal ホスホリラーゼを大腸菌で作製し、その酵素の特性を調べた結果、VTC2 は非常に不安定であり、酵素調整後 24 時間までに約 70%失活した。GDP-L-Gal ホスホリラーゼの不安定性の要因を探り安定性を改善するために、種々の酸化剤および

還元剤の影響について検討し結果、1 mM ジチオスレイトール(DTT)および 1 mM EDTA を添加した場合に安定性が改善した。一方、AsA に対しては反対に高い感受性を示し、特に 1 mM 酸化型 AsA (DHA)を添加した場合、4 時間までに約 70%と未添加のコントロールあるいは同濃度の AsA の場合と比較しても、失活が著しかった。AsA と AsA 酸化酵素を同時処理した場合でも同じ効果が認められた。また、DHA 処理 2 時間後に過剰量の DTT を添加することで、GDP-L-Gal ホスホリラーゼの失活は抑制された。以上の結果より、GDP-L-Gal ホスホリラーゼは DHA 特異的に活性調節を受けることが示された。

2)AsA プールサイズ制御に関わるリン酸化シグナル経路の解明：シロイヌナズナ VTC3 は最近シロイヌナズナのアスコルビン酸欠乏 *vtc3* 変異体から同定され、Protein Kinase と Protein Phosphatase 2 C がキメラになったタンパク質をコードしており、リン酸化/脱リン酸化を介した AsA 生合成調節の鍵を担っている可能性が示唆される。そこで、VTC3 が関与するリン酸化シグナル経路の解明を目指し、VTC3 との相互作用タンパク質を Y2H により探索した。その結果、疑似クローン等を除き最終的に 77 個の陽性クローンを得た。これらのうち、複数ヒットしたタンパク質が 15 個、葉緑体局在が 28 個、リン酸化が示唆されるものが 13 個確認できたため、これらを優先して相互作用の検証を行った。pGADT7-T ベクターに VTC3 を、pGBKT7 ベクターに得られた陽性クローンのコード領域全長もしくは葉緑体移行シグナルを切除したコード領域を導入し、相互作用性を検証した結果、これまでに 16 個のタンパク質で相互作用が確認できた。これらの中にはアスコルビン酸生合成関連酵素は含まれていなかったことから、VTC3 は間接的に D-Man/L-Gal 経路構成酵素に作用していることが示唆された。

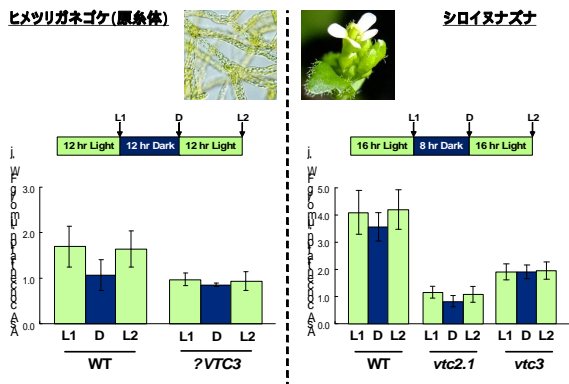


図 2 . ヒメツリガネゴケ VTC3 遺伝子破壊株 (左)およびシロイヌナズナ *vtc3* 変異体における AsA の光応答性。

最近我々は蕨類のヒメツリガネゴケにも VTC3 タンパク質が機能していることを明らかにしている。そこで、ヒメツリガネゴケの VTC3 遺伝子破壊株を作製し、光条件下での AsA 生合成におよぼす影響を調べた。VTC3 遺伝子破壊株では、シロイヌナズナの vtc3 変異体同様、定常状態での AsA レベルの低下とともに AsA の光応答性が消失しており、光条件下における AsA 生合成およびプールサイズ調節の鍵因子であることが示された (図 2)。

3) トマト果実におけるガラクトン酸経路の同定と AsA プールサイズ制御機構の解明: Micro-Tom 果実の AsA 含量は、Immature Green (IMG) から Red (RD) までの成熟過程で約 2 倍に増加し、既報のトマト果実に匹敵することが示された。Q-PCR により果実成熟過程における 7 つの D-マンノース/L-ガラクトース経路構成酵素遺伝子の発現レベルを検討したところ、すべての遺伝子発現量は AsA 量の増加に反して抑制される傾向が認められた。[6-¹⁴C] AsA によるトレーサー実験より、RD における AsA 量の増加は葉からの転流の結果ではないことが示された。切取った IMG と RD 果実に対して、AsA 生合成の前駆体となる L-ガラクトースおよび D-ガラクトン酸を各 5 mM 濃度で添加したところ、IMG では L-ガラクトースに対してのみ AsA 量の有意な増加が観察されたのに対し、RD では D-ガラクトン酸に対して最も顕著な AsA の増加が認められた (図 3)。

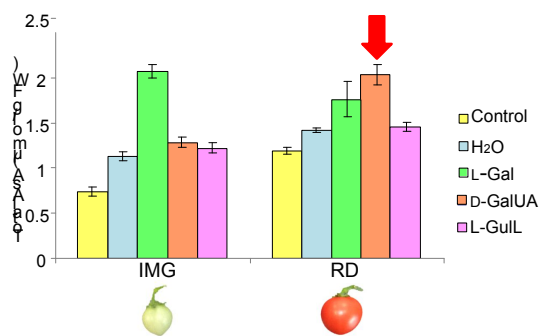


図 3 .IMG および RD 果実における各前駆体の AsA 生合成量におよぼす影響。

また IMG と RD 果実について、D-ガラクトン酸経路の構成酵素アルドノラクトナーゼ (ALase) 活性を測定した結果、RD 段階では IMG の約 2 倍に活性の増加が認められた (図 4)。以上の結果から、成熟後期の RD 果実では D-ガラクトン酸経路が機能することで AsA レベルの増加に貢献していることが示唆された (図 4)。

基質	IMG	RD
D-ガラクトン酸還元酵素 $\text{nmol min}^{-1} \text{mg protein}^{-1}$		
D-Galacturonic acid	22.02 ± 0.86	26.18 ± 0.88
D-Glucuronic acid	29.90 ± 0.62	33.91 ± 0.55
アルドノラクトナーゼ		
L-Galactono- lactone	5.55 ± 0.51	12.38 ± 1.38
L-Galactonic acid	10.76 ± 1.96	21.39 ± 2.97

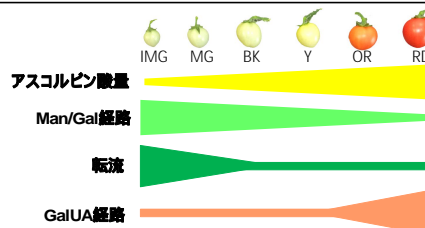


図 4 .IMG および RD におけるガラクトン酸還元酵素およびアルドノラクトナーゼ活性の変動 (上) および、果実の各成熟段階における AsA レベルと合成経路の関連 (下)。

Micro-Tom の ALase 相同遺伝子は、全長 1233 塩基、410 アミノ酸からなる推定分子量 47kDa のタンパク質をコードしており、既知のユウグレナおよびヒメツリガネゴケ ALase とそれぞれ 58% および 46% の類似性を示した。Micro-Tom ALase 推定アミノ酸配列には、既知 ALase 触媒中心における二価カチオン配位に必須のアミノ酸残基がすべて保存されていた。既知の ALase とは異なる特徴として Micro-Tom ALase 相同タンパク質の N 末端側に一箇所疎水性ドメインが存在しており、膜局在が予測された。現在トマト ALase の酵素学的特性を調べるとともに、サイレンシングの影響について検証を進めている。

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 8 件)

Maruta T, Sawa Y, Shigeoka S, Ishikawa, T. Diversity and evolution of ascorbate peroxidase functions in chloroplasts: More than just a classical antioxidant enzyme? *Plant Cell Physiol.*, in press, 2016 DOI 10.1093/pcp/pcv203

Wheeler G, Ishikawa T, Pornsaksit V, Smirnoff, N. Evolution of alternative biosynthetic pathways for vitamin C following plastid acquisition in photosynthetic eukaryotes. *eLife*, 4: e06369, 2015

Tanaka H, Maruta T, Tamoi M, Yabuta, Y, Yoshimura K, Ishikawa T, Shigeoka S. Transcriptional control of vitamin C

defective 2 and tocopherol cyclase genes by light and plastid-derived signals: The partial involvement of GENOMES UNCOUPLED 1. Plant Sci., 231: 20-29, 2015

Yoshimura K, Nakane T, Kume S, Shiomi Y, Maruta T, Ishikawa T, Shigeoka, S. Transient expression analysis revealed the importance of VTC2 expression level in light/dark regulation of ascorbate biosynthesis in Arabidopsis. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 78: 60-66, 2014

Maruta T, Ojiri M, Noshi M, Tamoi M, Ishikawa T, Shigeoka S. Activation of γ -aminobutyrate production by chloroplastic H₂O₂ is associated with the oxidative stress response. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 77: 422-425, 2013

Maruta T, Inoue T, Noshi M, Tamoi M, Yabuta Y, Yoshimura K, Ishikawa T, Shigeoka, S. Cytosolic ascorbate peroxidase 1 protects organelles against oxidative stress by wounding- and jasmonate-induced H₂O₂ in Arabidopsis plants. *Biochim. Biophys. Acta*, 1820: 1901-1907, 2012

Maruta T, Noshi M, Tanouchi A, Tamoi M, Yabuta Y, Yoshimura K, Ishikawa T, Shigeoka, S. H₂O₂-triggered retrograde signaling from chloroplasts to nucleus plays specific role in response to stress. *J. Biol. Chem.*, 287: 11717-11729, 2012.

Gao Y, Badejo AA, Sawa Y, Ishikawa T. Analysis of two L-galactono-1,4-lactone-responsive genes with complementary expression during the development of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.*, 53: 592-601, 2012.

[学会発表](計20件)

袖山翼、丸田隆典、澤嘉弘、石川孝博 ヒメツリガネゴケに存在する2つのアスコルビン酸合成経路の機能検証. 日本農芸化学会 2016年度大会 札幌コンベンションセンター(札幌市)2016年3月30日

城間咲希、丸田隆典、吉村和也、澤嘉弘、石川孝博 HY5 依存的な葉緑体発達は光照射下のアスコルビン酸合成酵素 VTC2 の発現に必要である. 第57回日本植物生理学会 岩手大学上田キャンパス(盛岡市)2016年3月20日

袖山翼、丸田隆典、澤嘉弘、石川孝博 ヒメツリガネゴケに存在する2つのアスコルビン酸合成経路の機能評価. 第57回日本植物生理学会 岩手大学上田キャンパス(盛岡市)2016年3月19日

袖山翼、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 アスコルビン酸合成の光制御に関

与する VTC3 の機能解析. 第38回 日本分子生物学会年会 神戸ポートアイランド(神戸市)2015年12月2日

袖山翼、丸田隆典、吉村和也、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 アスコルビン酸合成調節に關与するシロイヌナズナ VTC3 遺伝子の機能解析. 日本ビタミン学会第67回大会 奈良県新公会堂(奈良市)2015年6月6日

種子田隼人、安本彩花、丸田隆典、吉村和也、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 植物アスコルビン酸合成光調節の鍵酵素 GDP-L-ガラクトースホスホリラーゼの機能解析. 日本ビタミン学会第67回大会 奈良県新公会堂(奈良市)2015年6月6日

城間咲希、丸田隆典、吉村和也、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 HY5 転写因子を介した葉緑体発達はアスコルビン酸合成系遺伝子発現に重要である. 日本ビタミン学会第67回大会 奈良県新公会堂(奈良市)2015年6月6日

袖山翼、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 ヒメツリガネゴケにおけるアスコルビン酸合成主要経路の検証. 日本農芸化学会 2015年度大会 岡山大学(岡山)2015年3月29日

種子田隼人、丸田隆典、吉村和也、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 シロイヌナズナのアスコルビン酸合成調節因子 VTC2 の機能解析. 日本農芸化学会 2015年度大会 岡山大学(岡山)2015年3月29日

竹内崇、丸田隆典、吉村和也、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 シロイヌナズナ VTC2 遺伝子破壊株の機能解析. 日本農芸化学会 2015年度大会 岡山大学(岡山)2015年3月29日

種子田隼人、安本彩花、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 植物アスコルビン酸合成光調節の鍵タンパク質 VTC2 の機能解析. 第37回 日本分子生物学会年会 パシフィコ横浜(横浜市)2014年11月27日

袖山翼、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 蕨類ヒメツリガネゴケにおけるアスコルビン酸合成経路の機能解析. 第37回 日本分子生物学会年会 パシフィコ横浜(横浜市)2014年11月27日

石川孝博 植物のアスコルビン酸合成経路と光調節機構. 園芸学会平成26年度秋季大会(招待講演)佐賀大学(佐賀市)2014年9月27日

種子田隼人、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 アスコルビン酸合成光調節に關与するシロイヌナズナ VTC2 タンパク質の機能解析. 日本ビタミン学会第66回大会 姫路商工会議所(姫路市)2014年6月13日

袖山翼、原井健司、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 植物アスコルビン酸の光調節に關与する vtc3 遺伝子の機能解析. 日本ビタミン学会第66回大会 姫路商工会議所(姫路市)2014年6月13日

袖山翼、原井健司、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 ヒメツリガネゴケのアスコルビン酸生合成調節に関わる VTC3 遺伝子の発現解析 . 日本農芸化学会 明治大学生田キャンパス (川崎市) 2014 年 3 月 27 日

種子田隼人、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 アスコルビン酸生合成光調節機構に関わるシロイヌナズナ VTC2 タンパク質の細胞内局在性とインタラクトーム解析 . 日本分子生物学会 神戸国際会議場 (神戸市) 2013 年 12 月 5 日

種子田隼人、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 シロイヌナズナ VTC2 タンパク質の細胞内局在性の検討 . 日本農芸化学会 関西・中四国・西日本支部合同大会 県立広島大学広島キャンパス (広島) 2013 年 9 月 6 日

袖山翼、原井健司、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 ヒメツリガネゴケのアスコルビン酸生合成調節に関わる VTC3 遺伝子の発現解析 . 日本農芸化学会 関西・中四国・西日本支部合同大会 県立広島大学広島キャンパス (広島) 2013 年 9 月 6 日

種子田隼人、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 シロイヌナズナ培養細胞を用いた VTC2 タンパク質の機能解析 . 日本農芸化学会中四国支部 島根大学松江キャンパス (松江) 2013 年 6 月 8 日

21. 山口由貴、丸田隆典、澤嘉弘、重岡成、石川孝博 *Euglena gracilis* におけるアスコルビン酸生合成の光調節機構 . 日本ビタミン学会 一橋大学一橋講堂 (東京) 2013 年 5 月 18 日

22. 志村 智美, Badejo A. Adebajo 他 5 名 トマト果実成熟時におけるアスコルビン酸量の増加には D-ガラクトン酸経路が機能する . 日本農芸化学会 2013 年度大会 東北大学川内北キャンパス (仙台市) 2013 年 3 月 25 日

23. 志村 智美, Badejo A. Adebajo 他 4 名 トマト果実におけるアスコルビン酸蓄積機構の解明 . 日本農芸化学会中四国支部第 34 回講演会 山口大学宇部キャンパス (宇部市) 2012 年 9 月 22 日

24. T.Ishikawa *Euglena gracilis* is a fascinating resource for isolating useful genes . The 9th Asia-Pacific Marine Biotechnology Conference (招待講演) 高知市文化プラザカルポート (高知市) 2012 年 7 月 15 日

25. 西川 仁, 丸田隆典他 3 名 シロイヌナズナのアスコルビン酸生合成におよぼす光受容体の影響 . 第 64 回日本ビタミン学会長良川国際会議場 (岐阜市) 2012 年 6 月 22 日

26. 三澤明日香, 竹内崇他 4 名 シロイヌナズナのアスコルビン酸生合成におよぼす光受容体の影響 . 第 64 回日本ビタミン学会長良川国際会議場 (岐阜市) 2012 年 6 月

22 日

[図書] (計 1 件)

石川孝博, 重岡成: 1-2-1-14. ビタミン. 藻類ハンドブック (渡邊 信 監修, ISBN978-4-86469-002-7) . NTS, 東京, pp218-222 (2012 年 7 月)

[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

<http://shimane-univ-biochemistry.jp/>

6 . 研究組織

(1) 研究代表者

石川 孝博 (ISHIKAWA, Takahiro)
島根大学・生物資源科学部・教授
研究者番号 : 60285385

(2) 研究分担者

丸田 隆典 (MARUTA, Takanori)
島根大学・生物資源科学部・准教授
研究者番号 : 50607439

(3) 連携研究者

該当なし ()

研究者番号 :

(4) 研究者協力者

種子田隼人 (TANEDA, Hayato)
袖山 翼 (SODEYAMA, Tsubasa)
Nicholas Smirnoff