

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 10 月 7 日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2012～2014

課題番号：24657031

研究課題名(和文) 基部陸上植物のモデル植物としての苔類ゼニゴケの高度利用化のためのアトラス作成

研究課題名(英文) Toward compilation of an atlas of Marchantia polymorpha, a model basal land plants

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) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：生殖器官の発生に関しては、網羅的な解析により、造精器特異的に発現する遺伝子を同定し、遺伝子発現という観点から造精器分化・精細胞分化過程の全体像を描くことが可能になった。また、異なるステージの精原組織を識別する有用なマーカー系統を確立できた。生殖器官の誘導過程に関わることが期待される遺伝子も見いだされており、雄生殖器官の発生過程の研究進展への寄与が期待できる。他に、頂端細胞領域のマーカー系統、受精前と後の卵で発現する遺伝子リストの作成などの成果があった。また、日本植物生理学会のPlant & Cell Physiology誌に、国際誌としては最初のゼニゴケ特集号を企画し、刊行準備を進めている。

研究成果の概要(英文)：Through RNA seq analysis of isolated antheridia, a comprehensive list of genes specifically expressed during antheridial development was obtained, which enables us to draw a framework for gene expression program of the process. The list contains genes expressed in spermatogenous tissue at specific stage of development, which will serve as useful markers. A gene likely to be involved in early stages of sexual organ development was also identified through analysis of knock-out plants of selected transcription factor genes. These will be useful resources for us to contribute to our understanding sexual organ development. Other outputs from this project of a notable value include establishment of lines which mark apical notch region of thallus and catalogues of genes expressed in archegonia before and after fertilization.

In association to this project, I am serving as one of editors for the specially focused issue on Marchantia polymorpha as a model plant in Plant & Cell Physiology.

研究分野：植物生理・分子生物学

キーワード：ゼニゴケ 発生 生殖器官 精子形成 精子機能 胞子体 組織特異的遺伝子 エンハンサートラップ

## 1. 研究開始当初の背景

苔類 (Marchantiophyta) は、最初の陸上植物 (有胚植物) と考えられ、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*) 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かった。

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。本研究開始当時、申請者が所属する京都大学大学院生命科学研究所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おり、手順が容易で高効率の形質転換法も確立され、相同組換えによる遺伝子破壊の成功例も複数得られ始めていた。また、米国エネルギー省の DOE Joint Genome Institute による核ゲノムの塩基配列決定が進行中であった (現時点でまだ完了していない)。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では、日・豪・独・英・米の講演者によるシンポジウムが 2 件おこなわれるなど、国際的な研究者コミュニティも形成されつつあった。

分子生物学を中心とした実験技術の着実な発展に対して、ゼニゴケの生物学を理解し記述するための基盤となる、発生過程や形態に関する知見は、主に二十世紀前半までのドイツ語圏の古い文献 (L. Kny: *Bau und Entwicklung von Marchantia polymorpha L.*, 1890 年; H. Burgeff: *Genetische Studien an Marchantia*, 1943 年など) に限られていた。そのため、モデル植物としてのシロイヌナズナの発展に大きな貢献をした、J. L. Bowman: *Arabidopsis, an atlas of morphology and development* (1994 年) のような、新しい視点と技術を取り入れた「アトラス」の必要性が痛感される状況にあった。また、申請者は、ゼニゴケを用いた生活環制御遺伝子の研究過程で、まったく異なるいくつかの遺伝子の過剰発現あるいは機能抑制が一見したところよく似た成育不全表現型をもたらすことに気づくとともに、表現型の本質を理解し記述するための組織・細胞マーカーの必要性を痛感していた。

## 2. 研究の目的

期待される「アトラス」には、組織・細胞・オルガネラマーカーなどの情報が必須であり、また、それらを発現する株 (あるいはコンス

トラクト) が研究者コミュニティに利用可能な形で存在する必要がある。本申請の研究では、発生過程や形態の記述、組織・細胞マーカーに基づく細胞タイプの識別、遺伝子発現パターンの記載などを含む「ゼニゴケ・アトラス」の作成に向けた研究基盤を築く。特に、特定の組織や形態的に識別可能な細胞タイプ、特定の位置の細胞などを標識するプロモーターあるいはエンハンサー・トラップ系統の大量作出・解析を進め、細胞タイプの識別に基づく発生過程や形態の記述の基礎とする。作出・解析した系統の保存、当該制御配列の回収・再解析によるプロモーター・コレクションの充実も図る。これらを研究者コミュニティに公開することで、コミュニティ・エフォートを通して充実した「アトラス」の完成を促進することを目指す。

## 3. 研究の方法

本研究では、「ゼニゴケ・アトラス」の作成に向け、(1) 生殖器および胞子体において組織・細胞を識別するためのマーカー系統の確立、(2) 生殖器および胞子体において組織・細胞特異的な発現を示す遺伝子の探索、(3) 頂端細胞あるいは気室特異的なマーカー系統の確立、(4) 組織・細胞特異的な活性をもつプロモーター・コレクションの構築、(5) miRNA 活性のレポーター系統の確立、(6) オルガネラや細胞区画を識別するためのマーカー系統の確立、(7) 生殖器托を中心とした発生過程の形態学的な観察と記載、の 7 つを柱として研究を進める。

(1) 生殖器および胞子体において組織・細胞を識別するためのマーカー系統の確立

GUS やシトリンを染色・蛍光レポーターとしてプロモーターおよびエンハンサー・トラップ株を大量作出し、特定の組織や形態的に識別できる各種の細胞タイプ、あるいは、特徴的な位置にある細胞において選択的な発現を示す系統を選抜する。配偶体世代の生殖器托とその内部に形成される生殖器、および胞子体世代を重点的な対象とする。

(2) 生殖器および胞子体において組織・細胞特異的な発現を示す遺伝子の探索

申請者の研究室では、生殖器托・生殖器の組織切片に対する RNA *in situ* ハイブリダイゼーション法を確立し、胞子体世代についても確立途上にある。これを用いて、すでに、造精器内の精細胞に特異的、あるいは、造卵器および造精器において生殖細胞を包む一層の細胞層に特異的な発現を示すいくつかの転写因子遺伝子を見いだしている。そこで、生殖器および胞子体において組織・細胞特異的な発現を示す遺伝子の体系的な探索をおこなう。雄器托および造精器についてまず優先的に探索を進める。

(3) 頂端細胞あるいは気室特異的なマーカー系統の確立

(1) を進める過程で、選抜が容易な若い葉状体に関しては、頂端細胞と気室および気室

孔を形成する各種の細胞タイプに着目して、それらで特異的な発現を示すマーカー系統の選抜を進める。

(4) 組織・細胞特異的な活性をもつプロモーター・コレクションの構築

(1)～(3)で得られた結果に基づいて、組織・細胞特異的な活性をもつプロモーター・コレクションの構築を進める。ゲノム・プロジェクト完了により利用可能になるゲノム情報を活用する。

(5) miRNA 活性のレポーター系統の確立

(4)で得たプロモーターを用いて、各種 miRNA の認識配列を含む GUS あるいはシトリン・レポーターを構築し、miRNA 活性のレポーター系統を確立する。

(6) オルガネラや細胞区画を識別するためのマーカー系統の確立

すでに存在する種類との重複を避けつつ作成・確立を進める。精細胞・精子については、(2)と並行して別途に優先して進める。

(7) 生殖器托を中心にした発生過程の形態学的な観察と記載

走査型電子顕微鏡および光学顕微鏡を用いて、発生過程の観察と記載を進める。走査型電子顕微鏡による観察に関しては、低真空モードを用いた生試料の観察には適さないことを確認しており、固定法と *t-butyl alcohol* を用いた凍結乾燥法を確立している。造精器・造卵器・胞子体形成と精子分化については、Durand (1908) と Ikeno: *Beih. Bot. Centralbl.* 15, 65-88 (1903) をもとに、記載の「現代化」を目指す。「アトラス」化を念頭においた画像取得を進める。

#### 4. 研究成果

研究期間（平成 24～26（2012～2014 年度））におきた研究状況の変化（ゲノムプロジェクトの遅延、研究コミュニティの発展・拡大、実験技術の革新など）と 7 つの項目の進捗状況から、初年度が終了した時点から、重点的に研究を展開する項目と、今後の研究に委ねることにし努力を傾注しない項目とに分けて研究を進めた。項目(2)に大きな重心をおき、項目(1), (3), (6)および(7)を進めた。一方、項目(4)と(5)は研究状況を見て、本研究内での遂行は適当でないと判断し、今後の研究に委ねることにした。発生過程の中では、生殖器官のうち、雄の生殖器官（雄器托、雄器床、造精器）と雄性配偶子（精細胞）の分化過程に特に重点をおくことにした。また、胞子体世代については、まず、受精直後の初期胚発生過程に着目することにした。

以下で、各項目における成果、特に今後の研究のための萌芽となるものと今後期待される研究の展開について述べる。

(1) 生殖器および胞子体において組織・細胞を識別するためのマーカー系統の確立

MpLFY, MpPRT 等の同定済み遺伝子の発現レポーター株の作出・確立に加えて、エン

ハンサートラップ系統のスクリーニングがある程度進み、造精器や造卵器でレポーター遺伝子の発現が確認できる系統が蓄積しつつある。ただし、造精器については多数の系統が得られるものの、パターンが多様性に乏しいという課題が、造卵器については、得られる系統数が極めて少ないという課題が、それぞれある。また、複数箇所の挿入が起きており、興味ある染色パターンを与えている GUS 遺伝子に隣接するゲノム領域の回収が、予想よりも困難であることもわかった。今後のスクリーニングでは、形質転換条件の最適化、選抜方法・基準の改良などが必要であることがわかった。

なお、再現性良く受精させ、胞子体を得る系の確立が予想外に難しいこと、また、胞子体が得られるまでに時間がかかり、多くのスペースを要することから、胞子体で興味深いパターンを示すエンハンサートラップ系統のスクリーニングをおこなうことはできなかった。

(2) 生殖器および胞子体において組織・細胞特異的な発現を示す遺伝子の探索

雄器床および造精器について研究を進めた。近畿大学の和勝幸博士の助言も仰ぎながらデータベース解析から鞭毛関連の遺伝子約 70 個をリスト化し、精細胞特異的な発現が期待される遺伝子約 20 個のリストを得た。さらに、網羅的な解析を目標に、未熟な雄器床から様々な発生段階の造精器を無傷で迅速に摘出する手順を確立し、得られた試料を RNA seq 解析に供した。同様の解析を未熟な雄器床全体、若い葉状体についてもおこない、研究コミュニティ内のほかの研究室が保有する RNA seq 解析のデータと合わせて、データ解析をおこない、造精器特異的な発現を示す遺伝子のカタログ化をおこなった。それらの中には、14 個の転写因子をはじめとするシグナル伝達因子、クロマチン等の核タンパク質、細胞内構造（鞭毛等）の構造タンパク質、代謝酵素など様々なカテゴリーのものが含まれる。遺伝子発現プログラムという観点から、造精器分化と精細胞分化過程の大まかな枠組みを記述するための基礎を築くことができたと考えている。現在、これらの成果をまとめた論文を作成中である。将来的には、造精器分化と精細胞分化過程の『アトラス』に発展させたいと考えている。

同定された遺伝子については、優先順位付けをおこなって、*in situ hybridization* 等による詳細な発現解析や、遺伝子破壊株の作出を進めている。一部の遺伝子については、興味深い表現型異常が認められており、今後の研究展開のための有用な材料として期待される。今後、相同組換ええないしは、最近効率の劇的な向上が報告されつつあるゲノム編集を用いて、14 個の転写因子遺伝子すべてについて遺伝子破壊株を作出する予定である。

### (3) 頂端細胞あるいは気室特異的なマーカー系統の確立

研究遂行の過程で、栄養成長期の頂端細胞と気室のいずれについても着目している研究室があり、特に後者に関しては研究が進展していることが判明した。そのため、生殖器官誘導過程の解析のための材料を得るという目的に限定して、頂端細胞特異的なマーカー系統の確立を試みた。MpLFY, MpSPL1, MpSPL2 等の同定済み遺伝子の発現レポーター株が、頂端細胞を含む領域 (notch region) を識別するマーカー系統として有望であることがわかった。

### (4) 組織・細胞特異的な活性をもつプロモーター・コレクションの構築

MpLFY, MpSPL1, MpSPL2 等の遺伝子における *in situ* RNA hybridization による発現解析とレポーター系統による発現解析により得られた結果の比較から、シロイヌナズナに比べ、より長大な領域 (概ね 6~10kbp) が必要であることがわかった。そのため、重点的に進める項目からは外した。

(2) で得られたものを含めて、レポーター系統の解析が進んでいる同定済みの遺伝子のプロモーターの情報が増加しつつあるが、まだ少数にとどまっている。

### (5) miRNA 活性のレポーター系統の確立

研究期間の前半に研究協力者として研究に参加した山口礼子博士により、MpSPL2 遺伝子内に、シロイヌナズナの miR156 に相当する miRNA の標的配列が見つかり、miR156 の探索を進めたが、不成功に終わった。このため、ゼニゴケの miRNA に関する情報が蓄積するまで、重点的に進める項目からは外すことにした。現在、国内の別の研究グループにより、ゼニゴケの miRNA の網羅的な探索が進められており、2 つの MpSPL 遺伝子と miRNA の関係については、今後、共同研究を進める予定である。

### (6) オルガネラや細胞区画を識別するためのマーカー系統の確立

上田貴志博士の研究グループが、葉状体の細胞において、種々のオルガネラや細胞区画を識別するためのマーカー・コンストラクトやマーカー系統を作成している。これを踏まえ、造精器と受精前後の卵で種々のオルガネラや細胞区画を識別するためのマーカー系統の確立に目標を限定することにし、着手している。特に、われわれの研究により受精から第一分裂まで 3 日あまりを要することが明らかになった受精卵 (接合子) について、細胞内構造を可視化し、極性の形成と不等分裂過程を記述することを視野に進めてきた。

これまでの試行から、内生のタンパク質の機能を攪乱せず、正常な発生過程の進行が阻害されないマーカー系統で、可視化に良好な蛍光強度が得られるものを選抜することが

難しいことがわかりつつある。マーカーとするタンパク質の選択等、今後の課題である。

### (7) 生殖器托を中心にした発生過程の形態学的な観察と記載

十九世紀後半から二十世紀前半の形態学的観察において欠けていた知見であるが、本研究においても直ちに着手することができなかった。しかし、MpSPL1 遺伝子の遺伝子破壊株の表現型解析から、同遺伝子が生殖器托の発生の初期過程に関わる可能性が考えられたため、野生型株と MpSPL1 遺伝子破壊株の表現型比較という形で、ようやく最終年度後半になり着手できた。腹鱗片を除去し、葉状体の notch region 腹側から走査型電子顕微鏡により観察する方法と、樹脂包埋した葉状体の notch region の連続切片の観察の 2 つの方法により観察を進めている。

これにより、これまで全く欠落していた知見が得られるとともに、雄器托と雌器托の比較等により、新たな研究課題を発掘することが可能になると期待している。

### 2015 年 6 月以降 9 月末までの進展

本報告書の初版を提出した 6 月以降、ゲノム・プロジェクトが最終段階に入り、ゼニゴケのゲノムに関する論文の公表時期が 2016 年初頭になる見込みになった。それを受けて、日本植物生理学会の Plant & Cell Physiology 誌のゼニゴケ特集号の刊行時期を 2016 年 2 月とすることになった。

この間に、遺伝子名の命名と表記の規則に関する研究コミュニティの提案の作成に加わり、現在その論文が revision の段階にある。また、9 月初頭にリリースされたアノテーションの評価・修正作業が現在進められつつあるが、本研究で解析した遺伝子についてその作業を分担する予定である。

(2) で言及した 14 個の転写因子遺伝子に関しては、9 個について遺伝子破壊株を得て機能解析を進めている。その中で解析が先行している 1 個については、オーストリアおよび英国の研究グループとの国際共同研究による共著論文の作成を進めている。(2) の中で「現在、これらの成果をまとめた論文を作成中である」としている論文は 9 月末までに投稿する予定であったが、上記の共著論文の内容を踏まえたものを投稿することにし、現在、最終稿の作成中である。

### 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 16 件)

1. Kawamoto, N., Sasabe, M., Endo, M., Machida, Y., and Araki, T. (2015) Calcium-dependent protein kinases responsible for the phosphorylation of a bZIP transcription factor FD crucial for the florigen

- complex formation. **Scientific Reports** **5**, 8341.  
DOI: 10.1038/srep08341  
査読有
2. Endo, M., Shimizu, H., Nohales, M.A., Araki, T., and Kay, S.A. (2014) Tissue-specific clocks in *Arabidopsis* show asymmetric coupling. **Nature** **515**, 419-422.  
DOI: 10.1038/nature13919  
査読有
3. 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
4. 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
5. Niwa, 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. 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
12. 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
- ほか4件(掲載済み1件、オンライン公表済み1件、印刷中2件. 全て査読有).
- [学会発表] (計 45 件)
1. 丹羽優喜 ほか9名 Search for the regulators of early sporophyte development in *Marchantia polymorpha*.  
日本植物生理学会 2014 年度年会, 2015 年 3 月 16 日, 東京都世田谷区.
2. 肥後あすか ほか 10 名 苔類ゼニゴケの雄性配偶子形成過程を制御する分子機構の解析  
日本植物生理学会 2014 年度年会, 2015 年 3 月 18 日, 東京都世田谷区.
3. 荒木 崇 Exploring the sexual reproduction processes in *Marchantia polymorpha*.  
International *Marchantia* Workshop 2014, 2014 年 12 月 9 日, 神戸市.
4. 丹羽優喜 ほか 9 名 Phenotypic analyses of MpLFY knockout plants.  
International *Marchantia* Workshop 2014, 2014 年 12 月 9 日, 神戸市.
5. 肥後あすか ほか 7 名 Toward understanding of the molecular mechanism regulating the formation of the male gametophyte.  
International *Marchantia* Workshop 2014, 2014 年 12 月 9 日, 神戸市.
6. 大神貴史 ほか 6 名 Functional analysis of SBP-box transcription factors in *Marchantia polymorpha*.

- International Marchantia Workshop 2014, 2014年12月9日, 神戸市.
7. 丹羽優喜ほか9名 ゼニゴケの接合子におけるMpLFYの機能解析.  
日本植物学会 第78回大会, 2014年9月12日, 川崎市.
  8. 大神貴史ほか6名 苔類ゼニゴケにおけるSBP型転写因子の機能解析.  
日本植物学会 第78回大会, 2014年9月13日, 川崎市.
  9. 肥後あすかほか7名 苔類ゼニゴケの造精器および精子の発生過程に関与する遺伝子発現プログラムを制御する機構の解析.  
日本植物学会 第78回大会, 2014年9月12日, 川崎市.
  10. 荒木 崇 Exploring the plant reproductive processes using Arabiopsis and Marchantia.  
第47回日本発生生物学会年会, シンポジウム New Era of Developmental Biology on Plants, 2014年5月30日, 名古屋市.
  11. 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.
  12. 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).
  13. 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.
  14. 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.
  15. 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.
  16. 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.
  17. 荒木 崇 Flagella and related genes.  
International Marchantia Workshop 2012, 2012年11月15日, 熊本県阿蘇郡.
  18. 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.

19. 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, 2012年9月15~16日, 姫路市.  
ほか26件.

[図書] (計 2 件)

1. 塚谷裕一, 荒木 崇 (編) 『改訂版 植物の科学』放送大学教育振興会, 2015年, 289頁.  
ほか1件.

[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:  
出願年月日:  
取得年月日:  
国内外の別:

[その他]

ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

荒木 崇 (ARAKI, Takashi)  
京都大学・大学院生命科学研究所・教授

研究者番号: 00273433

### (2) 研究分担者

なし

### (3) 連携研究者

なし

### (3) 研究協力者

山口 礼子 (YAMAGUCHI, Ayako)  
遠藤 求 (ENDO, Motomu)  
酒井 友希 (SAKAI, Yuuki)  
丹羽 優喜 (MIWA, Masaki)  
肥後 あすか (HIGO, Asuka)  
森花 小百合 (MORIHANA, Sayuri)  
大神 貴史 (OGAMI, Takashi)  
山元 哲人 (YAMAMOTO, Akito)