

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 7 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26252005

研究課題名(和文)バラ科果樹の休眠および季節的成長制御におけるDAM遺伝子の機能解明

研究課題名(英文)Functional characterization of DAMs involved in seasonal growth and dormancy regulation in fruit tree species of Rosaceae

研究代表者

山根 久代(Yamane, Hisayo)

京都大学・農学研究科・准教授

研究者番号：80335306

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 31,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、DAM遺伝子のバラ科果樹の休眠制御への関与を、形質転換体を用いた機能評価、遺伝解析、ならびに複数のバラ科果樹種における相同遺伝子の発現解析によって解明した。その結果、サクラ属果樹においてDAM遺伝子は休眠制御の主要遺伝因子として働き、休眠を正に制御することを形質転換実験により明らかにした。リンゴではFLCなど他の因子も重要な働きを担っている可能性を示し、休眠制御機構の一端を解明できた。

研究成果の概要(英文)：The purpose of this study is to characterize the function of DAM, candidate master regulator of dormancy regulation in Prunus, by transformation studies, QTL analysis, and expression analysis using various fruit tree species belonging to Rosaceae. We demonstrated that Prunus DAM6 controls chilling requirement for dormancy release and delayed bud break using transgenic studies. In addition, eQTL of Prunus DAM6 colocalized with QTLs controlling chilling requirement, heat requirement and bud break date of Prunus mume, suggesting that Prunus DAM6 acts as a main causal factor controlling dormancy. On the other hand, DAMs in apple appeared not to have crucial roles in the regulation of chilling requirement. Alternatively, we identified putative candidates of master regulators for dormancy release in apple, such as FLC. Collectively, our study provided important knowledge about the role of DAM and molecular regulation of dormancy in fruit tree species in Rosaceae.

研究分野：果樹園芸学

キーワード：果樹 休眠 成長制御 転写因子

### 1. 研究開始当初の背景

温帯域で栽培される落葉果樹の多くは、秋に落葉し、翌年の栄養成長の起点となる成長点を含む芽をのこして越冬し、春に一斉に萌芽・開花し結実する。休眠は、樹体の成長リズムを四季の環境変化にあわせるための成長制御機構のひとつであり、春の一斉開花・萌芽の同時性や冬季の凍害回避を可能としている。さらに休眠は、翌年の開花結実や栄養成長に影響を及ぼす重要な農業形質のひとつである。芽が休眠から覚醒し、開花・萌芽の準備段階にはいるのはほとんどのバラ科果樹において 12-1 月である。芽が自発的に成長を抑制している状態である自発休眠 (endodormancy あるいは rest) から、成長に不適な外的要因により成長が抑制されている状態である他発休眠 (ecodormancy) を経て、開花・萌芽にいたる。自発休眠からの覚醒を誘導するもっとも重要な要因は一定期間の低温遭遇であり (Erez ら, 2000), 近年の気候変動による休眠覚醒の攪乱が問題視されている。すなわち、休眠の機構解明は安定した果実生産をめざすうえで重要な課題のひとつである。

申請者らは、バラ科サクラ属果樹であるウメを材料に、休眠覚醒に必要な低温要求性の制御機構を理解し、休眠の人為的制御につながる知見を得ることを目的に、トランスクリプトーム解析手法による研究をすすめてきた。454-pyrosequencing により得られた EST 配列 (Habu ら, 2012) を元に、約 60000 の異なる EST に相当するプローブを搭載したアレイを構築した。休眠中あるいは低温遭遇により休眠から覚醒した芽サンプルを用いてマイクロアレイ解析をおこなった (Habu ら, 2014)。その結果、休眠芽で高発現し、低温遭遇に伴って休眠から覚醒するにつれて発現が低下する遺伝子を同定した。この遺伝子は、植物に広く存在し形態形成に関与する MADS-box 転写因子のひとつであり、ウメには少なくとも 6 つの相同遺伝子がゲノム上にタンデムで存在しており、*Prunus mume* DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box1-6 (*PmDAM1-6*) と命名した (Yamane ら, 2008)。なかでも *PmDAM6* 遺伝子は、非休眠覚醒誘導条件下では発現が低下せず、休眠が維持されている期間の芽で発現が維持されていた。また、低温要求量の少ないウメ品種では短期間の低温遭遇で発現が低下していた。ポプラ過剰発現体では休眠導入の早期化が観察された。以上の結果は、*PmDAM6* 遺伝子が休眠を正に制御し、低温要求性制御の一端を担っている可能性を示唆している。

以上に述べたように、*DAM* 遺伝子がウメの休眠や低温要求性に関与することが発現解析より示されていたが、形質転換実験による機能証明や QTL 解析などの遺伝解析に関する報告は限られていた。さらに、他のサクラ属果樹やサクラ属に近縁なバラ科果樹で

は *DAM* 遺伝子に関する知見が得られていなかった。よって、*DAM* 遺伝子がバラ科果樹の休眠制御に対してどの程度重要な役割を担っているかは不明であった。

### 2. 研究の目的

これまでに申請者らは、*PmDAM6* 遺伝子の生化学的機能を探るため、形質転換が容易なモデル樹木であるポプラあるいは温帯果樹であるリンゴ [果樹研究所リンゴ研究領域 (盛岡市) との共同研究] を用いて形質転換体の作出と解析をすすめてきた。

研究開始当初までに得られた結果を総合すると、*PmDAM6* がウメにおいても何らかの成長抑制作用をもつのではないかと考えられ、得られた過剰発現体の表現型からは、求頂的成長に関わるオーキシンや細胞分裂に関わるサイトカイニン、休眠を促進するアブジン酸と *DAM* 遺伝子との関連が示唆された。

本研究の目的は、*DAM* 遺伝子の生理学的機能を植物ホルモンの動態変化と絡めながら探索していくことで、バラ科果樹の休眠や季節的成長制御におよぼす *DAM* 遺伝子の影響を詳細に明らかにすることである。

本研究ではウメ *DAM* 遺伝子の機能評価を進展させるとともに QTL 解析により低温要求性遺伝子座の同定を目指した。ウメやモモ以外のサクラ属果樹における *DAM* 遺伝子の役割を解明するため、オウトウを供試して *DAM* 遺伝子の発現解析をおこなった。サクラ属に近縁なバラ科果樹であり、形質転換が比較的容易なリンゴを用いて、リンゴの低温要求性制御に関わる遺伝子候補として *DAM* 遺伝子に関する発現解析をおこなった。さらにリンゴの新規休眠制御候補遺伝子の同定を目指した。本研究によりバラ科果樹における *DAM* 遺伝子の機能における普遍性や多様性について新たな知見を得られると考えた。(なお、形質転換体を用いたウメ *PmDAM6* 遺伝子の機能評価試験について現在論文投稿中であるためここでは割愛した。)

### 3. 研究の方法

(1) ウメ休眠芽における植物ホルモン内生量の季節変動調査

(詳しくは Kitamura ら, Acta Hort. 印刷中を参照)

京都大学附属京都農場に植栽されている休眠性の異なるウメ 2 品種を供試して、休眠期から休眠覚醒期の花芽における、オーキシン・サイトカイニン・ABA・ABA の代謝物であるファゼイン酸 (PA)・ABA の代謝物であるデヒドロファゼイン酸 (DPA) 内生量の季節変動を調査した。また、低温処理がこれらの内生量に与える影響についても調査した。

(2) ウメ低温要求性ならびに萌芽日に関する QTL 解析

(詳しくは Kitamura ら, Tree Genet. Genom. 2018 を参照)

京都大学附属高槻農場に植栽されている低温要求量や萌芽日が分離した2つの異なる  $F_1$  シュードテストクロス集団において, 各個体の低温要求量・高温要求量・萌芽日・1月における *PmDAM6* 遺伝子の発現量を調査した。一方, 各個体より抽出した DNA より Genotyping-by-sequencing ライブラリーを作製し, Illumina HiSeq2500 (PE=150) でシーケンズデータを獲得した。Stacks プログラムで SNPs データを得た。JoinMap4.1 ならびに MapQTL6.0 (van Ooijen, 2009) を用いて連鎖地図の構築と QTL 解析をおこなった。

(3) オウトウ *DAM* 遺伝子の同定ならびに発現解析

(詳しくは Masuda ら, Acta Hort. 印刷中を参照)

カンカオウトウ '佐藤錦' を低温蓄積量の異なる3つの地点(宮崎・京都・山形)で栽培し, 休眠期の芽を採取した。また, 休眠期前に人工気象室に移動させた鉢植え '佐藤錦' を用いて, 低温処理期間の異なる樹より休眠芽を採取した。採取した芽より抽出した RNA を用いて, RNA-Seq ならびに定量 PCR により *DAM* 遺伝子配列の同定と発現変動解析をおこなった。

(4) リンゴに *DAM* 遺伝子の発現解析

(詳しくは Yamane ら, Acta Hort. 印刷中を参照)

信州大学に植栽されているリンゴ 'ふじ' の休眠芽より休眠期から萌芽期まで, 短果枝ならびに中果枝上の頂芽(花芽)を経時的に採取した。採取した頂芽より RNA を抽出した。Porto ら (2016) が同定した *MdDAM1,2* について定量 PCR により発現変動解析をおこなった。

(5) RNA-Seq 解析によるリンゴ休眠覚醒制御候補遺伝子の同定

(詳しくは Takeuchi ら, J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2018 を参照)

信州大学に植栽されているリンゴ 'ふじ' より 11 月に中果枝を採取し, 低温に一定期間遭遇させ, 頂芽を採取した。採取した頂芽から RNA を抽出した。(4) の RNA も加えて, RNA-Seq ライブラリーを作製し, Illumina HiSeq2000 (PE100) で RNA-Seq データを得た。好適条件での発芽率を元に各サンプル採取時の枝の休眠深度を推定し, サンプルを自発休眠期・休眠移行期・他発休眠期の3つのステージに分けた。各サンプル採取時のチルユニット積算量を算出した。自発休眠期と他発休眠期で有意に発現が異なり, かつチルユニットの発現変動に相関がある遺伝子群を抽出し, 休眠制御候補遺伝子とした。得られた遺伝子群の特徴を GO あるいは BLAST 解析により調査した。

#### 4. 研究成果

(1) ウメ休眠芽における植物ホルモン内生量の季節変動調査

(詳しくは Kitamura ら, Acta Hort. 印刷中を参照)

休眠性の異なるウメ2品種の休眠芽における季節変動を調査した。その結果, どちらも休眠覚醒に伴い ABA 内生量が低下し, その代謝物である PA や DPA 内生量が増加することがわかった。またオーキシンやサイトカインは開花直前に急激な増加がみられたことから, これらの植物ホルモンは休眠覚醒というよりは開花現象と関連があると考えられた。

また, 多低温要求性品種である '南高' では, 低温蓄積にともない ABA が減少し, DPA が増加した一方, 少低温要求性品種である '二青梅' では, 低温遭遇初期より ABA, PA, DPA とともに内生量が少量で推移した。両品種とも ABA 内生量がある一定以下になる時期と休眠覚醒時期がよく同調していた。以上より, 多低温要求性品種では低温遭遇にともない徐々に ABA 代謝が活発化し, ABA 内生量が減少した一方で, 少低温要求性品種では低温遭遇直後に ABA 生合成経路全体が抑制され ABA 内生量が減少したことが示唆された。すなわち, ABA 生合成量や代謝活性の違いがウメの低温要求性の大小に関与していることが示唆された。

ABA 内生量の低下と *DAM6* 遺伝子の発現低下 (Kitamura ら, 2016) は同調しており, *DAM6* 遺伝子と ABA とは何らかの関係をもつことが示唆された。

(2) ウメ低温要求性ならびに萌芽日に関する QTL 解析

(詳しくは Kitamura ら, Tree Genet. Genom. 2018 を参照)

休眠芽の萌芽に要する低温要求性・高温要求性の大小は遺伝的要因に加えて環境要因の影響を受けるが, 2カ年の表現型調査より, 有意な正の年次相関が得られたことから, この集団を用いた QTL 解析の有効性が示唆された。

得られた SNPs データより, JoinMap4.1 を用いて最尤マッピング法で連鎖地図を作成したところ, 両集団それぞれで約 730cM をカバーする8つの連鎖群からなる連鎖地図を構築できた。

MapQTL6.0 を用いた QTL 解析の結果, 低温要求性・高温要求性・萌芽日・*PmDAM6* 転写物量を制御する作用力の高い QTL が第4染色体に共局在することがわかった。この領域はモモの低温要求性 QTL (Bielenberg ら, 2016) と同じ領域であった。すなわちこの領域に存在する遺伝子(群)がウメ葉芽の低温要求性や高温要求性を遺伝的に制御し, 萌芽日の決定に寄与していることが示された。また, この領域は *PmDAM6* 遺伝子の転写を制御してい

ることも示されたため、*PmDAM6* 遺伝子発現をトランスに制御する上流遺伝子が局在している可能性がある。今後、多型解析や遺伝子発現解析をおこなうことで、候補遺伝子を同定できるのではないかと考えられる。一方、本解析からは花芽の低温要求性を制御する QTL は検出されず、開花日 QTL が第 1 染色体に検出された。花芽の休眠制御 QTL に関しては、より詳細な検討が必要である。

### (3) オウトウ *DAM* 遺伝子の同定ならびに発現解析

(詳しくは Masuda ら, *Acta Hort.* 印刷中を参照)

他のサクラ属果樹と同様、オウトウにも 6 つの *DAM* 遺伝子群 (*DAM1-DAM6*) が保存されていた。RNA-Seq による予備的調査の結果、6 つの *DAM* 遺伝子群のうち、休眠期に発現が多く休眠覚醒期に顕著な発現変動を示したのは *DAM4-DAM6* (*PavDAM4-6*) のみだったため、これらの遺伝子に特異的なプライマーを作製して発現解析をおこなった。その結果、*PavDAM4* は低温蓄積に伴い発現が増加し、低温要求量満了時より発現が低下した。*PavDAM5* や *DAM6* は低温蓄積初期より発現が低下した。萌芽直前期にはいずれも低い発現量であった。低温蓄積速度や蓄積量が多い山形では、特に *PavDAM4* でその発現量が多かったが、特定の時期の発現量の多少と休眠との関連は不明であった。

以上より、オウトウ *DAM* 遺伝子の発現パターンはウメ (Kitamura ら, 2016) やモモ (Yamane ら, 2011) と同様であり、*DAM4-6* では低温蓄積に対する発現応答は多少異なることが明らかとなった。このことは、各 *DAM* 遺伝子の分化が種分化前に発生し、種分化後も各遺伝子の発現変動パターンが維持されていることを示唆するものと思われた。

### (4) リンゴ *DAM* 遺伝子の発現解析

(詳しくは Yamane ら, *Acta Hort.* 印刷中を参照)

*MdDAM1* は休眠期から休眠覚醒期に発現が増加し、その後低下した。一方 *MdDAM2* は休眠期から休眠覚醒期にかけて発現が低下し、休眠覚醒との関連が示唆された。このような発現変動の傾向は、Kumar ら (2016)、Mimida ら (2015)、Porto ら (2016)、Wisniewski ら (2015) の報告を支持するものであった。ウメやモモと異なり、リンゴ *DAM* 遺伝子の発現は休眠覚醒後期まで高く発現が維持されていた。一方これまでの報告より、ウメやモモでは休眠覚醒に伴って *DAM* 遺伝子の発現が低下することがわかっている (Jimenez ら, 2010)。他にも *DAM* 遺伝子の休眠への関与に関して、ウメやモモなどのサクラ属果樹とリンゴでは異なる知見が得られている。ウメやモモでは *DAM* 遺伝子座領域あるいは *DAM6* eQTL が低温要求性 QTL と共局在するが (Bielenberg ら, 2016; Kitamura ら, 2018)、

リンゴの *DAM* 遺伝子座領域と低温要求性 QTL は異なる位置に局在すると報告されている (Celton ら, 2011)。他方形質転換実験ではサクラ属の *DAM* とリンゴの *DAM* で同様な知見が得られており機能は保存されている可能性が高い。すなわち、ウメ *PmDAM6* を過剰発現するリンゴ形質転換体は萌芽遅延と低温要求量の増大が観察されている (Yamane ら, 論文投稿中)。そして、リンゴ *DAM-like* (*MdDAM1-4* とは異なる) を過剰発現する形質転換リンゴでは萌芽時期の遅延が報告されている (Wu ら, 2017)。以上の結果を総合すると、*DAM* 遺伝子はウメやモモなどのサクラ属果樹とリンゴを含むバラ科果樹において、春の萌芽に対して抑制作用をもつと考えられる。しかしながら、休眠覚醒や低温要求性制御に関しては、サクラ属果樹においてのみ *DAM* が主要制御因子として関わっている可能性が考えられた。リンゴでは *DAM* 遺伝子ではよりも大きな作用力をもって関わる主要制御因子が存在する可能性が考えられた。

### (5) RNA-Seq 解析によるリンゴ休眠覚醒制御候補遺伝子の同定

(詳しくは Takeuchi ら, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2018 を参照)

異なる環境下にある休眠芽のうち、自発休眠期と判定されたサンプル 4 種類と他発休眠期と判定されたサンプル 3 種類について、それぞれの発現遺伝子について 12 通りのペアワイズ比較を行い、発現が有意に変動する遺伝子を抽出した。そして、12 通りのペアすべてに共通して抽出される遺伝子を同定した。その結果、184 遺伝子が同定された。次に、チルクニット蓄積量と有意な相関をもって変動を示す遺伝子をピアソン相関係数で評価した結果、5522 遺伝子が抽出された。184 遺伝子と 5522 遺伝子のうち、共通遺伝子は 44 遺伝子であった。

44 遺伝子のなかには 4 つの転写因子遺伝子、*PIF4*、*FLC-like*、*AP2/ERF113*、*MYC2* が含まれていた。これら転写因子はリンゴの低温要求性や休眠覚醒制御に重要な役割を担うマスターレギュレーター候補であり、今後機能評価試験の実施が望まれる。

## 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 12 件)

山根久代、田尾龍太郎、横山峰幸、KODA slightly enhanced dormancy breaking effects of cyanamide on peach (*Prunus persica*) leaf buds, *Acta Hort.* 査読有、第 1059 巻、2014、99-106

山根久代、Regulation of bud dormancy and bud break in Japanese apricot (*Prunus mume* Siebold&Zucc.) and peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]: A summary of recent studies, *J. Japan.*

Soc. Hort. Sci. 査読有、第 83 卷、2014、187-202  
DOI: 10.2503/jjshs1.CH-Rev4  
羽生剛、山根久代、佐々木隆太、矢野健太郎、藤井浩、清水徳朗、山本俊哉、田尾龍太郎、Custom microarray analysis for transcript profiling of dormant vegetative buds of Japanese apricot during prolonged chilling exposure、J. Japan. Soc. Hort. Sci. 査読有、第 83 卷、2014、1-16  
DOI: 10.2503/jjshs.CH-077  
北村祐人、竹内貴規、山根久代、田尾龍太郎、Simultaneous down-regulation of *DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box6* and *SOC1* during dormancy release in Japanese apricot (*Prunus mume*) flower buds、J. Hort. Sci. Biotech. 査読有、第 91 卷、2016、476-482  
DOI: 10.1080/14620316.2016.1173524  
岩佐英幸、山根久代、高居恵愛、及川彰、田尾龍太郎、Possible involvement of abscisic acid metabolism in endodormancy release in persimmon (*Diospyros kaki*)、Acta Hort. 査読有、印刷中  
北村祐人、山根久代、高居恵愛、田尾龍太郎、Changes in plant hormone contents in Japanese apricot flower buds during prolonged chilling exposure、Acta Hort. 査読有、印刷中  
山根久代、田尾龍太郎、Expression analysis of apple *DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box* genes in buds during dormancy release、Acta Hort. 査読有、印刷中  
山根久代、竹内貴規、松下美和子、伴野潔、田尾龍太郎、Expression analysis of apple DAMs in 'Fuji' dormant flower buds during flower bud development、Acta Hort. 査読有、印刷中  
北村祐人、山根久代、行森啓、下博圭、沼口孝司、田尾龍太郎、Blooming time predictions based on Japanese apricot 'Nanko' flower bud responses to temperatures during dormancy、HortScience、査読有、52 卷、2017、366-370  
DOI: 10.21273/HORTSCI11253-16  
増田佳苗、山根久代、池田和生、鉄村琢哉、高居恵愛、田尾龍太郎、Effects of chilling accumulation on *DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box* gene expressions in sweet cherry 'Satonishiki'、Acta Hort. 査読有、印刷中  
北村祐人、羽生剛、山根久代、西山総一郎、梶田啓、祖父江拓哉、河井崇、沼口

孝司、中崎鉄也、北島宣、田尾龍太郎、Identification of QTLs controlling chilling and heat requirements for dormancy release and bud break in Japanese apricot (*Prunus mume*)、Tree Genet. Genome.、査読有、33 卷、2018、33  
<https://doi.org/10.1007/s11295-018-1243-3>  
竹内貴規、松下美和子、西山総一郎、山根久代、伴野潔、田尾龍太郎、RNA-Sequencing analysis identifies genes associated with chilling-mediated endodormancy release in apple、J. Amer. Soc. Hort. Sci. 査読有、2018、印刷中

[学会発表](計 13 件)

祖父江拓哉、河井崇、山根久代、中崎鉄也、北島宣、ウメ F、分離集団における休眠性の遺伝様式の調査、園芸学会平成 26 年度秋季大会、2014 年 9 月  
北村祐人、行森啓、下博圭、山根久代、田尾龍太郎、ウメ '南高' における花芽の自発休眠覚醒に必要な低温要求量の解明、園芸学会平成 27 年度春季大会、2015 年 3 月  
山根久代、温帯果樹の休眠制御に關与する *DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box* 遺伝子群の解析、日本育種学会第 128 回講演会、2015 年 9 月  
山根久代、サクラ属果樹の休眠制御機構に關する研究、園芸学会平成 27 年度秋季大会、2015 年 9 月  
竹内貴規、伴野潔、山根久代、田尾龍太郎、リンゴ *DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box-like* 遺伝子の発現解析、園芸学会平成 27 年度秋季大会、2015 年 9 月  
岩佐英幸、山根久代、高居恵愛、及川彰、田尾龍太郎、The possible involvement of abscisic acid metabolism in endodormancy release in *Diospyros* spp. 第 2 回アジア園芸学会、2016 年 9 月  
北村祐人、山根久代、高居恵愛、田尾龍太郎、Changes in plant hormone contents in flower buds of Japanese apricot during prolonged chilling exposure、第 2 回アジア園芸学会、2016 年 9 月  
山根久代、竹内貴規、伴野潔、田尾龍太郎、Transcriptome analysis of apple (*Malus x domestica*) dormant buds during dormancy release、第 2 回アジア園芸学会、2016 年 9 月  
山根久代、竹内貴規、松下美和子、伴野潔、田尾龍太郎、Expression analysis of apple *MADS-box* genes in 'Fuji' dormant flower buds、第 1 回国際リンゴシンポジウム、2016 年 10 月  
北村祐人、山根久代、羽生剛、梶田啓、祖父江拓哉、河井崇、中崎鉄也、北島

宣、田尾龍太郎、ウメ休眠芽における温度要求性 QTL の同定、園芸学会平成 29 年度春季大会、2017 年 3 月  
増田佳苗、山根久代、池田和生、鉄村琢哉、高居恵愛、田尾龍太郎、Effects of chilling accumulation on DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box gene expressions in sweet cherry 'Satonishiki'、第 8 回国際アウトウシンポジウム、2017 年 6 月  
増田佳苗、山根久代、田尾龍太郎、Evolutionary analysis of DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box genes in Prunus、第 25 回動植物ゲノム会議、2018 年 1 月  
松下美和子、山根久代、本多親子、岡田和馬、森谷茂樹、田尾龍太郎、リンゴ休眠芽で発現する *MdFLC-like* 遺伝子の機能評価、園芸学会平成 30 年度春季大会、2018 年 3 月

〔図書〕(計 1 件)

山根久代、田尾龍太郎 Functional characterization of Japanese apricot (*Prunus mume*) DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box1 (*PmDAM1*), a paralog of *PmDAM6*, using *Populus* transformants. P147-157. In: J.V.Anderson (ed.). Advances in Plant Dormancy. Springer, Switzerland.

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山根 久代 (YAMANE, Hisayo)  
京都大学・大学院農学研究科・准教授  
研究者番号：8 0 3 3 5 3 0 6

(2) 研究分担者

田尾 龍太郎 (TAO, Ryutaro)  
京都大学・大学院農学研究科・教授  
研究者番号：1 0 2 1 1 9 9 7  
羽生 剛 (HABU, Tsuyoshi)  
愛媛大学・農学部・准教授  
研究者番号：6 0 3 3 5 3 0 4  
伴野 潔 (BANNO, Kiyoshi)  
信州大学・農学部・教授  
研究者番号：8 0 1 2 7 1 2 5  
河井 崇 (KAWAI Takashi)  
京都大学・大学院農学研究科・助教  
研究者番号：9 0 7 2 1 1 3 4  
高居 恵愛 (TAKAI Mei)  
石川県立大学・生物資源環境学部・准教授  
研究者番号：7 0 5 8 9 7 7 0

(3) 連携研究者

該当なし

(4) 研究協力者

北村 祐人 (KITAMURA, Yuto)  
祖父江 拓哉 (SOBUE, Takuya)  
杉本 綾香 (SUGIMOTO, Ayaka)  
三村 昌太郎 (MIMURA, Shotaro)  
岩佐 英幸 (IWASA, Hideyuki)  
竹内 貴規 (TAKEUCHI, Takanori)  
梶田 啓 (KAJITA, Kei)  
西山 総一郎 (NISHIYAMA, Soichiro)  
増田 佳苗 (MASUDA, Kanae)  
松下 美和子 (MATSUSHITA, Miwako)  
本多 親子 (HONDA, Chikako)  
及川 彰 (OIKAWA, Akira)  
横山 峰幸 (YOKOYAMA, Mineyuki)  
佐々木 隆太 (SASAKI Ryuta)  
矢野 健太郎 (YANO Kentaro)  
藤井 浩 (FUJII Hiroshi)  
清水 徳朗 (SHIMIZU Tokuro)  
山本 俊哉 (YAMAMOTO Toshiya)  
池田 和生 (IKEDA Kazuo)  
鉄村 琢哉 (TETSUMURA Takuya)  
中崎 鉄也 (NAKAZAKI Tetsuya)  
北島 宣 (KITAJIMA Akira)  
岡田 和馬 (OKADA Kazuma)