

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 7 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26291059

研究課題名(和文)陸上植物における光環境依存的な成長相転換機構の普遍性と多様性

研究課題名(英文)Light-dependent reproductive induction in land plants

研究代表者

河内 孝之 (KOHCHI, Takayuki)

京都大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：40202056

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,100,000円

研究成果の概要(和文)：陸上植物進化における長日および光質依存的な相転換制御機構の成立について分子系統学解析と分子遺伝学的解析により明らかにした。遺伝子の分布から概日時計の獲得は車軸藻類まで遡れることが示された。苔類ゼニゴケを用いた機能解析によって、概日時計を介して遺伝子発現が概日リズムを刻むこと、その下流にGI-FKFからなるタンパク質複合体が存在し配偶体世代における成長相転換を制御すること、1分子ずつ存在する赤色光受容体フィトクロムと相互作用因子PIFを介して多様な赤色光応答を制御することを明らかにした。これは、成長相転換制御の基本的機構が植物陸上進出の段階ですでに成立していたことを意味する。

研究成果の概要(英文)：In land plants, photoperiod and light quality are major environmental factors to control growth phase transition. However, little is known about how plants evolved regulatory mechanisms in land plant evolution. Comparative genome analysis revealed that acquisition of circadian clock can be traced back to charophytes. Molecular genetic analysis using the model liverwort *Marchantia polymorpha* showed that the clocks were functional for rhythmic gene expression. The protein complex consisting of GI and FKF functioned downstream of the clocks, and controlled growth phase transition in the gametophyte generation. *M. polymorpha* has photoreceptor phytochrome and PIF as single copy genes, interacting to transduce red-light signaling. These findings suggest that the basic molecular mechanisms for light-dependent growth phase control were already established at the early stage of plant evolution.

研究分野：植物分子遺伝学

キーワード：植物発生学 ゼニゴケ 生殖成長 フィトクロム

1. 研究開始当初の背景

栄養成長から生殖成長への発生プログラムの切り換えである成長相転換の機構の理解は、近年のシロイヌナズナの研究を中心に大きく進んだ。概日時計が日長を感知し転写制御ネットワークを介してフロリゲンの産生を誘導するというものである。この過程では、概日時計から入力に加えて、光質、温度、個体齢といった情報も統合される。この現象は花成と呼ばれるが、花が咲かない基部陸上植物における成長相転換機構の研究は遅れていた。

昼夜や季節は周期的に変動し、予想可能なものである。生物はこの変化を感知するための機構を発達させてきた。その分子実体として概日リズムを生み出す生体内の時計が存在する。生体においては、転写や翻訳のフィードバックループにより振動子が構成されリズムが形成される。この時計は、光や温度といった外環境で常に調整されている。シロイヌナズナの解析により、フィードバックループの Morning complex として *CCA1/LHY* 遺伝子にコードされる MYB 転写因子や PRR ファミリーなどが、Evening complex として LUX、ELF3、ELF4 などの因子の存在が知られている。さらに、その下流では ZTL/FKF1 ファミリーの F-ボックスタンパク質と生化学的に機能未知の核タンパク質 GI が複合体を形成し、下流の転写抑制因子 CDF を日長依存的に分解することが示されている。蘚類のモデルであるヒメツリガネゴケでは時計そのものの報告は存在するが、下流の GI/FKF 複合体が存在しないため、この機構は植物の陸上進出後の制御系と考えられていた。つまり、多様な基部陸上植物の時計や概日リズム制御の分布に関する知見は乏しかったと言える。

花成は光質によっても制御されている。生物は、明暗や光質といった光環境を光受容体が受容することからはじまり下流の信号伝達を経て生理的な応答をする。植物の主要な光受容体としてフィトクロムが知られている。フィトクロムは赤色光を吸収する Pr 型と遠赤色光を吸収する Pfr 型が光可逆的に相互転換すること、Pfr 型が生理的に活性型であることといった特徴がある。被子植物では、フィトクロムは多重遺伝子にコードされ、タンパク質として光不安定な I 型と光安定な II 型に分類される。細胞内局在も光の影響を受ける。I 型は遠赤色光照射により、II 型は赤色光照射により核内に蓄積することが知られている。また、光量依存性の異なる多様な反応は基本的にフィトクロム分子種の役割分担によるものと考えられていた。フィトクロムの信号伝達は、フィトクロムと相互作用する bHLH 転写因子 PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR (PIF) による遺伝子発現制御を基本機構とすることが示されていた。PIF タンパク質の蓄積はフィトクロムを介して光依存的に変動し、その制御が信

号伝達に重要であると考えられていた。フィトクロム分子の原型はシアノバクテリアにも見出されるが、タンパク質相互作用を介した PIF 転写因子による信号伝達系は被子植物で報告されるのみで、その進化的な成立については不明であった。

これまでに陸上植物の研究は、シロイヌナズナをモデルとして大きく進展した。しかし、陸上植物を広く理解することや効率的に研究を進めるためには多様なモデル生物の導入が重要である。現在、我々の研究グループが先導し分子遺伝学的実験基盤が整備した苔類ゼニゴケが新たなモデル生物として注目されつつある。ゼニゴケは、陸上植物進化の基部に位置する。その生活環の大半が配偶体世代(核相 n)であること、遺伝子の重複が少なく遺伝子導入や遺伝子破壊が容易であることなどから分子遺伝的解析に適した植物である。このようなモデル生物の広がりを背景に植物の環境応答と成長制御の分子機構を進化軸にそって比較解析することが広く陸上植物の機構を知る上でも有効かつ効率的であるとの認識が高まっていた。そこで苔類ゼニゴケを用いて研究を行うことで光環境依存的な成長相転換機構の普遍性と多様性を理解することを着想した。

2. 研究の目的

植物は進化の過程で水中から陸上への進出を果たした。水中とは大きく異なる陸上環境に適応することが植物の陸上化に重要であったと考えられる。水中と比較し、大きな季節変動、重力、乾燥といった過酷な環境のなかで植物は適応してきた。有性生殖や増殖は生物の生存や繁栄にきわめて重要なプロセスである。植物の陸上化進化の過程において成長相転換制御の基本的な制御機構が過酷な環境のなかでどのように成立したかに注目し、以下の項目を研究する。

(1) 基部陸上植物の概日時計

日長を感知するためにはネガティブフィードバックループからなる概日時計が重要である。概日時計が植物進化のなかでいつ獲得されたか、その時計機能が保存されているかを明らかにする。

(2) GI-FKF1 複合体を介した光周性制御

概日時計で感知された情報は、機能未知な核タンパク質 GI と E3 リガーゼ機能をもつ F-ボックスタンパク質 FKF1 からなる複合体を介して生理応答へ伝達される。この機構の進化的な成立過程をゼニゴケにおける成長相転換における機能をもとに明らかにする。

(3) フィトクロムと PIF を介した光質認識と信号伝達

成長相転換の光制御には日長に加えて、光質も重要である。ゼニゴケでは、長日条件に加え、遠赤色光に富む光条件に置かれること

が成長相転換に必要である。これは一種の日陰回避応答と考えられる。植物の赤色光・遠赤色光受容体であるフィトクロムの機能を実験生物学的に解析することで、光質条件の識別機構の成立を明らかにする。

3. 研究の方法

陸上植物の進化においてコケ植物はもっとも基部に位置するとされている。コケ植物のモデル生物として実験基盤が整備され、遺伝子導入や遺伝破壊が容易な苔類ゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*) を対象に実験生物学的なアプローチを用いて被子植物シロイヌナズナとの比較に解析を行った。必要に応じてシロイヌナズナも利用し、機能比較を行った。

(1) 基部陸上植物の概日時計

我々の解析したゼニゴケゲノムや公開データベースのゲノム情報をもとに時計成分のタンパク質を検索し、見出された因子について分子系統樹を作成し、その進化的起源を調べた。

時計成分遺伝子を破壊したゼニゴケを作成し、必要に応じて RNA 定量やルシフェラーゼレポーターを用いて概日リズムを解析し、概日時計としての機能を評価した。また、生理的な機能は長日および短日条件における成長相転換に必要な日数を測定することで行った。

(2) GI-FKF1 複合体を介した光周性制御

シロイヌナズナ *gi* 変異体にゼニゴケ *GI* 遺伝子を導入し、分子的な機能評価を行った。コケ植物における *GI* および *FKF* 遺伝子の機能を明らかにするために相同組換えによる遺伝子破壊を行い、成長相転換表現型を解析した。また、恒常的な発現を誘導するプロモーターを用いて *GI* および *FKF* 遺伝子を過剰発現させることによって短日で成長相転換が誘導されるかを調べた。更に、タンパク質としての挙動を明らかにするために、酵母 2-ハイブリッド法および免疫沈降法により、*GI* および *FKF* タンパク質の相互作用を調べた。

(3) フィトクロムと PIF を介した光質認識と信号伝達

異なる光条件におけるゼニゴケフィトクロムタンパク質の安定性を調べた。また、蛍光タンパク質レポーターおよびフィトクロム特異抗体を用いて、光条件における細胞内局在を明らかにした。またフィトクロムがゼニゴケにおいて赤色光依存的な遺伝子発現や生理応答を制御するか、その機能が遠赤色光照射でキャンセルされるかを調べた。

次に、フィトクロム下流の制御因子である PIF タンパク質を同定した。上記のフィトクロム応答における機能を解析した。また、光条件におけるタンパク質が光依存的な分解を受けるかを調べた。最終的に、各条件にお

けるフィトクロムと PIF の相互作用を検出し、作用機構と部位に関する情報を得た。フィトクロム信号伝達機構の進化的起源に関する知見を得た。

4. 研究成果

(1) 基部陸上植物の概日時計

はじめに被子植物の概日時計の構成成分である RVE、PRR、ELF3、ELF4、LUX といったタンパク質の進化的な起源を解析した。現生生物では遺伝子を持たない生物種が散見されるが、広く分類群を見渡すことにより、これがその種（あるいは系統）特異的な遺伝子喪失によるものかを推定した。緑藻では相同タンパク質の機能分化が進んでいないことが示された。陸上植物の概日時計の構成タンパク質は基本的にシャジクモ類では成立していたことを明らかにした。また、その構成因子の遺伝子数は苔類ゼニゴケでは冗長性がみられず、陸上植物進化のなかでコピー数が増加したことがわかった。

次に、ゼニゴケを用いて遺伝子機能解析を行った。PRR、TOC1、RVE 遺伝子の mRNA 蓄積量は明暗条件で日周変動を示した。また、連続明条件および連続暗条件では多くの因子で発現リズムが維持された。苔類に概日リズムが存在することが示されたので、次に PRR、TOC1、RVE 遺伝子の機能を解析した。ゼニゴケでは CaMV35S プロモーター制御下のルシフェラーゼ遺伝子発現システムはその化学発光に周期性が観察された。各時計遺伝子を破壊したシステムではリズムが大きく影響を受けた。このリズムの制御に関しては時計因子としての機能を持つことが明らかにされた。これらの時計因子遺伝子はゼニゴケの生体内で中肋からメリステム領域にかけて高い発現を示し、成長との機能的な関連が示唆された。しかしながら、ゼニゴケの長日条件での成長相転換への影響、すなわち相転換のタイミングのずれは観察できなかった。つまり、遺伝子発現制御に対する時計成分の寄与は明らかにできたが、生体内における生理的な意義は不明である。遺伝子破壊を補償する経路が存在する可能性や、解析した Morning complex ではなく Evening complex が成長相転換制御に重要であるといった可能性が考えられた。これらの主たる内容は、主な発表論文等・雑誌論文に示した文献 2 で報告した。

(2) GI-FKF1 複合体を介した光周性制御

ゼニゴケゲノムには、*GI* と *FKF1* のオルソログが 1 コピーずつ存在した。機能に重要と考えられる配列は高度に保存されており、基本的に被子植物と共通した分子機能をもつことが予想された。ゼニゴケ *GI* 遺伝子を導入したシロイヌナズナ *gi* 変異体は、花成遅延表現型が部分相補され、共通した分子機能をもつことが実験的にも支持された。

シロイヌナズナの *GI* および *FKF1* 遺伝子

は概日時計により制御され、概日リズムを刻むことが知られている。ゼニゴケの *GI* および *FKF* 遺伝子の発現を RNA レベルで解析したところ、両者とも明期の終わりに発現ピークを示した。また、その発現リズムは恒常明条件および恒常暗条件でも維持され、概日リズムを刻むことがわかった。

酵母 2-ハイブリッド法および共免疫沈降実験によりゼニゴケ *GI* および *FKF1* の相互作用が検出された。時空間的な遺伝子発現特異性を *GUS* レポーターを用いて調べたところ、両遺伝子はメリステム領域から中肋にかけて強く発現していた。両タンパク質は成長の盛んな部位で複合体を形成することが示された。

ゼニゴケにおいて相同組換えにより *GI* および *FKF* 遺伝子を破壊したところ、*gi* 変異体、*fkf* 変異体ともに生殖成長誘導条件である遠赤色光補光を行った長日条件での成長相転換が観察されなかった。つまり、どちらのタンパク質も日長依存的な成長相転換に必要であることが示された。一方、*GI* あるいは *FKF* 遺伝子を恒常的に発現する系統は、野生型が成長相転換を示さない短日条件において成長相転換を示した（遠赤色光は補光）。つまり、*GI* と *FKF* は光周期依存的な成長相転換に十分な因子であることがわかった。

これらの解析により、ゼニゴケがもつ *GI* と *FKF* 複合体は成長相の転換において基本的に被子植物と共通の機能を持つことがわかった。すなわち、コケ植物の雌器床と雄器床形成と被子植物の花成は、それぞれ配偶体世代および孢子体世代といった異なる核相における現象であるが、成長相転換としての基本的な機構は共通していること、配偶体世代の相転換が花成の原型であることが示された。この主たる内容は、主な発表論文等-雑誌論文に示した文献 8 で報告した。

(3) フィトクロムと PIF を介した光質認識と信号伝達

ゼニゴケはゲノムにフィトクロム遺伝子を 1 コピーのみコードしていた。信号伝達や光受容に重要な N 末端や多量体形成に重要な C 末端領域は基本的に被子植物と共通するドメイン構造を持っていた。大腸菌で発現させたゼニゴケフィトクロムは光受容能をもち、典型的な光可逆性を示した。ゼニゴケフィトクロムに対する抗体を用いて様々な光条件におけるタンパク質の光安定性を調べたところ、ゼニゴケフィトクロムは被子植物の II 型フィトクロムに似た光安定性を示した。次に、細胞分画および蛍光タンパク質レポーターを用いて、各光条件における細胞内局在を調べたところ、ゼニゴケフィトクロムは暗所では細胞質に蓄積すること、光照射条件では赤色光条件および遠赤色光条件ともに核内へタンパク質が移行することがわかった。光条件における細胞内局在の点から

は、被子植物の I 型フィトクロムに類似している。分子系統樹の解析では、ゼニゴケフィトクロムは被子植物の I 型および II 型フィトクロムの基部に位置することからも I 型と II 型を併せ持つフィトクロムが祖先的である可能性が示された。

次に恒常活性型フィトクロム発現系統や野生型フィトクロム過剰発現系統を利用して、フィトクロムを介する生理応答や遺伝子発現制御を調べた。無性芽の発芽はフィトクロム依存的に赤色光照射で促進され、遠赤色光照射で抑制された。また、*CAB* 遺伝子や *POR* 遺伝子の発現はフィトクロムにより制御された。すなわち、光可逆性を示す低光量応答をフィトクロムが担うことが示された。また、恒常活性型フィトクロムを発現する株は成長相転換を示さないことからこの現象にも関与することが示された。

次に信号伝達に關与する *PIF* 遺伝子を探索したところゲノム上に 1 コピー存在することがわかった。相同組換えにより作成した *pif* 遺伝子破壊株は恒常活性型フィトクロムと似た表現型を示した。また、無性芽の発芽および遺伝子の発現制御においても暗所において同様の光応答が観察された。*PIF* がフィトクロムの下流の負の因子であることを支持している。

また、各種光条件下におけるタンパク質の挙動を観察したところ、*PIF* は暗所で蓄積すること、これは遠赤色光でも代用できること、赤色光照射で分解すること、この分解が *MG-132* 処理で抑制されるプロテオームを介する選択的タンパク質分解によるものであることがわかった。さらに、植物体内におけるフィトクロムと *PIF* の相互作用を検出した。両者の相互作用には発色団の存在が必須であること、赤色光依存的事であること、また *PIF* タンパク質に存在するフィトクロム A 結合部位とされる *APA* 領域依存的事であることが示された。

すなわち、*PIF* はフィトクロム応答の負の制御因子として進化的に機能が保存されていること、フィトクロムおよび *PIF* による信号伝達系は植物が陸上化した時点で成立していたことが示された。尚、この研究の主たる内容は、主な発表論文等-雑誌論文に示した文献 3 で報告した。

また、フィトクロムがゼニゴケの光質依存的な成長相転換にも関与することも明らかにした。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 10 件)

Inoue, K., Nishihama, R., and Kohchi, T. Evolutionary origin of phytochrome responses and signaling in land plants. *Plant Cell Environ.* in press (2017). doi: 10.1111/pce.12908 査読有
Linde, A. M.*, Eklund, D. M.*, Kubota, K.*, Pederson, E. R. A., Holm, K., Gyllenstrand,

N., Nishihama, R., Cronberg, N., Muranaka, T., Oyama, T., Kohchi, T., and Lagercrantz, U. (*Co-first authors) Early evolution of the land plant circadian clock, **New Phytol.** in press (2017). doi: 10.1111/nph.14487 査読有

Inoue, K., Nishihama, R., Kataoka, H., Hosaka, M., Manabe, R., Nomoto, M., Tada, Y., Ishizaki, K., and Kohchi, T. Phytochrome signaling is mediated by PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR in the liverwort *Marchantia polymorpha*. **Plant Cell**, 28, 1406-1421 (2016). doi: 10.1105/tpc.15.01063 査読有

Suetsugu, N., Takemiya, A., Kong, S.-G., Higa, T., Komatsu, A., Shimazaki, K., Kohchi, T. and Wada, M. RPT2/NCH1 subfamily of NPH3-like proteins is essential for the chloroplast accumulation response in land plants. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 113, 10424-10429 (2016), doi:10.1073/pnas.1602151113 査読有

Kato, H., Ishizaki, K., Kouno, M., Shirakawa, M., Bowman, J. L., Nishihama, R., and Kohchi, T. Auxin-mediated transcriptional system with a minimal set of components is critical for morphogenesis through the life cycle in *Marchantia polymorpha*. **PLOS Genet.**, 11, e1005084 (2015). doi: 10.1371/journal.pgen.1005084 査読有

Nishihama, R., Ishizaki, K., Hosaka, M., Matsuda, Y., Kubota, A., and Kohchi, T. Phytochrome-mediated regulation of cell division and growth during regeneration and sporeling development in the liverwort *Marchantia polymorpha*. **J. Plant Res.**, 128, 407-421 (2015). doi: 10.1007/s10265-015-0724-9 査読有

Ishizaki, K., Nishihama, R., Ueda, M., Inoue, K., Ishida, S., Nishimura, Y., Shikanai, T., and Kohchi, T. Development of gateway binary vector series with four different selection markers for the liverwort *Marchantia polymorpha*. **PLOS One**, 10, e0138876 (2015). doi:10.1371/journal.pone.0138876 査読有

Kubota, A., Kita, S., Ishizaki, K., Nishihama, R., Yamato, K. T. and Kohchi, T. Co-option of a photoperiodic growth-phase transition system during land plant evolution, **Nature Comm.**, 5, 3668 (2014). doi: 10.1038/ncomms4668 査読有

Yasui, Y. and Kohchi, T. VASCULAR PLANT ONE-ZINC FINGER1 and VOZ2 repress the FLOWERING LOCUS C clade members to control flowering time in Arabidopsis. **Biosci. Biotechnol. Biochem.**,

78, 1850-1855 (2014). doi: 10.1080/09168451.2014.932670 査読有

Komatsu, A., Terai, M., Ishizaki, K., Suetsugu, N., Tsuboi, H., Nishihama, R., Yamato, K. T., Wada, M., and Kohchi, T. Phototropin encoded by a single-copy gene mediates chloroplast photorelocation movements in the liverwort *Marchantia polymorpha* L., **Plant Physiol.**, 166, 411-427 (2014). 10.1104/pp.114.245100 査読有

〔学会発表〕(計 14 件)

吉竹良洋、山岡尚平、永山啓太郎、久保田茜、西浜竜二、河内孝之、CYCLING DOF FACTOR ホモログはゼニゴケの生殖器官の発達を抑制する、第 58 回日本植物生理学会年会、2017 年 3 月 16 日～18 日、鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市) Takayuki Kohchi, Evolution of phytochrome signaling in plants, 2016 Annual Meeting and Symposium of Taiwan Society of Plant Biology (招待講演), 2016 年 11 月 26 日～27 日、台中市(台湾)

Keisuke Inoue, Ryuichi Nishihama, Kimitsune Ishizaki, Takayuki Kohchi, Evolutionarily conserved light-dependent transcriptional regulatory mechanism in the liverwort, *Marchantia polymorpha*, EMBO Workshop New Model Systems for Early Land Plant Evolution, 2016 年 6 月 22 日～24 日、グレゴールメンデル研究所、ウィーン市(オーストリア)

Shohei Yamaoka, Keisuke Inoue, Ryuichi Nishihama, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Kimitsune Ishizaki, Katsuyuki T. Yamato, Takayuki Kohchi, The transcription factor BONOBO plays a central role in transition from vegetative to reproductive growth in the liverwort *Marchantia polymorpha*, EMBO Workshop New Model Systems for Early Land Plant Evolution, 2016 年 6 月 22 日～24 日、グレゴールメンデル研究所 ウィーン市(オーストリア)

Takayuki Kohchi, Katsuyuki T. Yamato, Kimitsune Ishizaki, Shohei Yamaoka, Ryuichi Nishihama, Takayuki Kohchi, Genome and Genomics in *Marchantia polymorpha*, EMBO Workshop New Model Systems for Early Land Plant Evolution (招待講演), 2016 年 6 月 22 日～24 日、グレゴールメンデル研究所 ウィーン市(オーストリア)

Takayuki Kohchi, The liverwort *Marchantia polymorpha*: A powerful model of basal land plants for plant science and biotechnology, 2016 Annual Meeting of Korean Society for Plant Biotechnology (招待講演), 2016 年 6 月 9 日～10 日、プサ

ン市（大韓民国）

山岡尚平、井上佳祐、友金寛和、西浜竜二、山口勝司、重信秀治、石崎公庸、大和勝幸、河内孝之、苔類ゼニゴケの成長相制御因子 BONOBO の日長光質による発現制御、第 57 回日本植物生理学会年会、2016 年 3 月 18 日～20 日、岩手大学（岩手県・盛岡市）

永山啓太郎、吉竹良洋、久保田茜、山岡尚平、西浜竜二、河内孝之、苔類ゼニゴケにおいて遺伝的に保存された GI-FKF-CDF 経路は光周性成長相転換を決定する、第 57 回日本植物生理学会年会、2016 年 3 月 18 日～20 日、岩手大学（岩手県・盛岡市）

井上佳祐、西浜竜二、石崎公庸、河内孝之、苔類ゼニゴケにおける転写因子 PIF を介した赤色光シグナル伝達の分子機構、第 57 回日本植物生理学会年会、2016 年 3 月 18 日～20 日、岩手大学（岩手県・盛岡市）

井上佳祐、西浜竜二、石崎公庸、河内孝之、苔類ゼニゴケを用いた赤色光シグナル伝達機構の解析、第 56 回日本植物生理学会年会、2015 年 3 月 16 日～18 日、東京農業大学（東京都・世田谷区）

山岡尚平、友金寛和、西浜竜二、山口勝司、重信秀治、石崎公庸、大和勝幸、河内孝之、転写因子 BONOBO は苔類ゼニゴケの有性生殖器官形成を制御する、第 56 回日本植物生理学会年会、2015 年 3 月 16 日～18 日、東京農業大学（東京都・世田谷区）

河内孝之、苔類ゼニゴケの光質および日長による成長相転換機構、日本植物学会大会（招待講演）2014 年 9 月 12 日～14 日、明治大学（神奈川県・川崎市）

久保田茜、喜多祥吾、永山啓太郎、山岡尚平、西浜竜二、石崎公庸、河内孝之、基部陸上植物ゼニゴケにおける GI-FKF 複合体を介した光周性成長相制御機構、日本植物学会大会、2014 年 9 月 12 日～14 日、明治大学（神奈川県・川崎市）

永山啓太郎、久保田茜、喜多祥吾、山岡尚平、西浜竜二、石崎公庸、河内孝之、苔類ゼニゴケにおいて CYCLING DOF FACTOR は光周性成長相転換を制御する、日本植物学会大会、2014 年 9 月 12 日～14 日、明治大学（神奈川県・川崎市）

〔図書〕（計 5 件）

河内孝之、山岡尚平、植物の陸上進出と成長相転換、セミナー室フロリゲンと光周性花成、化学と生物 54, 591-597 (2016).

山岡尚平、河内孝之、植物における日長による成長相転換制御のメカニズムとその進化 BSJ-Review 7B:78-86 (2016).

河内孝之、コケ植物の光受容体と光応答、光と生命の事典 pp192-193、日本光生

物学協会編、朝倉書店（2016）

西浜竜二、河内孝之、陸上植物の細胞分裂の光制御とその進化、BSJ-Review 6A:51-62 (2015).

遠藤求、久保田茜、河内孝之、荒木崇、シロイヌナズナとゼニゴケの概日時計と光周性、植物の生長調節、49, 49-58 (2014).

〔その他〕

研究室ホームページ

<http://www.plantmb.lif.kyoto-u.ac.jp/>

研究成果発表ホームページ

陸上植物の季節に依存して花を咲かせる仕組みの起源を紐解く

http://www.lif.kyoto-u.ac.jp/j/?post_type=research&p=2339

京都新聞 平成 26 年 4 月 23 日朝刊「昼夜感じ開花 コケ起源」

6. 研究組織

(1) 研究代表者

河内 孝之 (KOHCHI, Takayuki)

京都大学・大学院生命科学研究科・教授

研究者番号：40202056

(2) 研究分担者

該当なし

(3) 連携研究者

西浜 竜一 (NISHIHAMA, Ryuichi)

京都大学・大学院生命科学研究科・准教授

研究者番号：70283455

山岡 尚平 (YAMAOKA, Shohei)

京都大学・大学院生命科学研究科・助教

研究者番号：00378770

(4) 研究協力者

久保田 茜 (KUBOTA, Akane)

井上 佳祐 (INOUE, Keisuke)