

平成30年6月9日現在

機関番号：15201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07109

研究課題名(和文) 植物生殖器官の発達に関わる細胞内小胞輸送因子の機能解析

研究課題名(英文) Function of vesicle transport system for development of plant reproductive organs

研究代表者

中川 強 (Nakagawa, Tsuyoshi)

島根大学・総合科学研究支援センター・教授

研究者番号：30202211

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：生殖器官の形成は生物種の存続に必要な重要イベントであり、その制御機構に興味を持たれる。植物の花粉は雄しべの葯の内部(葯室)で発達する。また、葯室内のタペート細胞からの物質供給により、花粉表面に柱と天井のような形状のエキシンと呼ばれる構造が形成される。本研究では、細胞の小胞輸送を行うタンパク質の遺伝子破壊により花粉ができなくなるという以前の研究知見をもとに、種々の小胞輸送関連遺伝子の花粉発達における機能解析を行った。その結果、AtSEC23AとAtSEC23Dの2つの小胞輸送因子がタペート細胞の分泌に働いてエキシン形成に寄与していることが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Developmental regulation of reproductive organ in plant is the important issue. Pollen wall development relies largely on the tapetum, which locates in anther and provides the developing microspores with metabolites, enzymes, nutrients, and structural components necessary to build up the specific wall structure called exine. Material export from the endoplasmic reticulum (ER) is mediated by coat protein complex II (COPII) vesicles. The Arabidopsis thaliana genome encodes seven homologs of SEC23, a COPII component. We analyzed knockout lines for AtSEC23A and AtSEC23D, and found atsec23ad mutant plants exhibited developmental defects in pollen and tapetal cells. These results suggest that AtSEC23A and AtSEC23D may organize pollen wall development and exine patterning by regulating ER export of lipids and proteins necessary for pollen wall formation.

研究分野：植物分子遺伝学

キーワード：花粉 タペート細胞 小胞輸送 シロイヌナズナ

1. 研究開始当初の背景

生殖器官の形成は生物種の存続に必要な重要イベントであり、その制御機構は生物学上興味深い課題である。また植物においては生殖器官のコントロールは F1 作物 (ハイブリッド) 栽培や育種の鍵となっている。近年モデル植物シロイヌナズナを用いた分子遺伝学的解析により、生殖器官、特に雄性生殖器官である雄しべ・花粉の発達に働く遺伝子が単離されてきている。それらの中には植物ホルモンの関与する遺伝子、受容体型キナーゼや転写因子の遺伝子など、様々なレベルでの調節に関わるものが含まれている。花粉の発達は非常に複雑な過程であり、それらを理解するためには花粉の発達に関わる遺伝子をさらに見つけて調べることが必要である。花粉の表面にはスポロポレニンという物質が蓄積して規則的な 2 次細胞壁パターンを形成している。この花粉表層は非常に強固であり、また雌しべ柱頭への受粉にも必要である。そこで本研究では、花粉の発達、特に表層構造の発達に関わる遺伝子を探索し、植物の生殖器官発達の理解を深めることとした。

2. 研究の目的

(1) 植物の花粉は雄しべの葯の内部 (葯室) で、花粉母細胞-四分体-花粉、と発達する。この過程で減数分裂がおこり、成熟した花粉では精細胞 (雄核)、栄養細胞が形成されている。また花粉表面にはスポロポレニンが蓄積し、柱と天井のような形状のエキシンと呼ばれる構造が形成される。実験材料として用いるシロイヌナズナのエキシンは走査型電子顕微鏡で観察すると美しい網目の構造であることがわかる。花粉は雌しべの柱頭に付着し受粉すると発芽し花粉管を伸ばす。花粉管は柱頭内を伸ばし胚珠に達する。2 つの精子 (精核) は花粉管内を移動して胚嚢に達し、その 1 つが卵核と融合して受精卵になり、もう 1 つが極核と融合して胚乳になってゆく。本研究では、細胞の小胞輸送を行うタンパク質の遺伝子破壊により花粉ができなくなるという以前の研究知見をもとに、種々の小胞輸送関連遺伝子の花粉発達における機能解析を行うこととした。

(2) 上記の小胞輸送に関わる遺伝子に加え、花粉発達に関わる未知の遺伝子を探し出すため、シロイヌナズナ変異ライブラリーを材料とし、走査型電子顕微鏡を用いたスクリーニングにより花粉変異体を取得することとした。

(3) 小胞輸送に関わるタンパク質、新規因子の機能解析を効率的に行うため、新たなクローニングシステムの開発を進めることとした。特に、2 つのタンパク質の局在を比較する共局在解析、2 つのタンパク質の相互作用を調べるための BiFC 解析を計画し、2 遺伝子を簡便かつ自由にクローニングできるシステムの構築を行うこととした。

3. 研究の方法

(1) シロイヌナズナには小胞輸送因子 AtSEC23 の相同遺伝子が 7 つ存在し、AtSEC23A ~ AtSEC23G と名付けられている。これら AtSEC23 の 7 つの相同遺伝子について単独の破壊株、二重破壊株を調製して花粉の発達がどのように影響を受けるか調べた。これらの中で花粉発達への影響が大きかった AtSEC23 について、発現部位の解析、細胞内での局在部位の解析、透過型電子顕微鏡による花粉発達の解析を行った。

(2) 化学物質処理により変異がランダムに導入されたシロイヌナズナ種子を多数栽培し、走査型電子顕微鏡観察によりエキシンの網目構造に異常を示す変異体の探索を行った。得られた変異体について、次世代 DNA シークエンサーにより変異部位のマッピングと変異遺伝子の同定を試みた。

(3) Gateway クローニング技術を取り入れ、2 遺伝子を簡便にクローニングすることができるベクターシステムの構築を行った。

4. 研究成果

(1) Sec23 は小胞体の膜を覆い、小胞を出芽させる機能を担うタンパク質の一つである。シロイヌナズナに存在する 7 種の AtSEC23 についてタンパク質アミノ配列の比較を行ったところ、AtSEC23A と AtSEC23D の 2 種が他の 5 種と異なる特殊な構造を持つことがわかった。また、7 種の AtSEC23 の遺伝子破壊株について花粉の走査型電子顕微鏡観察を行ったところ、AtSEC23A と AtSEC23D のみ、エキシンの網目構造に異常 (網目が粗くなる) が観察された。また、寒天培地上で花粉発芽率を調査したところ、AtSEC23A 破壊株の花粉では発芽率が低下していた。これらのことより、AtSEC23A と AtSEC23D が花粉形成に強く関わっていることと考えられたため、AtSEC23A と D の二重破壊株も作製して解析を進めた。その結果、二重破壊株では稔性が著しく低下し、また花粉が殆ど形成されないことが見出された (図 1)。

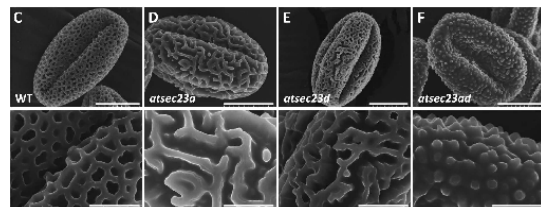


図 1 シロイヌナズナ AtSEC23A 遺伝子破壊株 (*atsec23a*)、AtSEC23D 遺伝子破壊株 (*atsec23d*)、および 2 重遺伝子破壊株 (*atsec23ad*) の花粉表現型の走査型電子顕微鏡観察。WT は野生株。雑誌論文①。

透過型電子顕微鏡による詳細な観察により、二重破壊株の花粉は四分体までは正常に発達するものの、その後に表層構造 (エキシンの網目をつくる基礎となる細胞壁) の異常が観察されはじめ、表層の強度不全により花粉内部も破壊されることが観察された。花粉

が発達する葯室の最内層にはタペート細胞が存在している。タペート細胞はスポロポレニン分泌して花粉に供給し、最後は崩壊してポレンコート成分を花粉に放出する。透過型電子顕微鏡により二重破壊株のタペート細胞を調べたところ、内部に存在する細胞小器官であるタペトソーム（小胞体由来の細胞小器官）、エライオプラスト（プラスチド由来の細胞小器官）に異常が見られ、また崩壊のタイミングも異常になっていることが見出された。これらのことから AtSEC23A と AtSEC23D がタペート細胞におけるスポロポレニン分泌に働いていると考え、AtSEC23A と AtSEC23D の発現部位を調べた。その結果、両遺伝子とも植物体全体で発現しているものの、タペート細胞の特定の時期に強く発現しており、この時期におけるタペート細胞の分泌の機能を担っていることが示された。また、AtSEC23A と AtSEC23D について小胞体出芽部位のマーカーストマチンとゴルジ体マーカーストマチンととも蛍光タンパク質融合体の形で発現させ、細胞内局在を比較した。その結果 AtSEC23A と AtSEC23D が小胞体出芽部位とゴルジに局在し、分泌機能を担っていることが強く示された。また、遺伝学的解析から AtSEC23A と AtSEC23D の変異が配偶体型ではなく胞子体型であることも示された（AtSEC23A と AtSEC23D の変異の影響が配偶体（花粉）で出ているのではなく、胞子体（タペート細胞）で出る）。以上の結果より、シロイヌナズナに7種存在する小胞体出芽因子 AtSEC23 は機能分化しており、AtSEC23A と AtSEC23D はタペート細胞における分泌に働き、それぞれエキシン構造の完成に必要な分泌に関与していること、また冗長的に花粉形成に必須な分泌に関与していることが明らかとなった。

(2) シロイヌナズナ変異導入種子を用い、約 10,000 株の花粉を走査型電子顕微鏡で観察して変異株の大規模スクリーニングを行った。その結果、花粉表層が滑らかな変異体、エキシンの網目が粗い変異体、エキシンの網目が球状になる変異体、花粉の形状が異常になる変異体、花粉が凝集する変異体、などが単離された。これら変異体のいくつかについて次世代 DNA シークエンサーを用いたゲノム解析を行い、変異遺伝子のマッピングと同定を試みた。その結果、花粉の表現型を示すことが既に知られている遺伝子が多数見出され、今回のスクリーニングにより花粉変異遺伝子を効率よく同定できることがわかった。また、花粉変異が知られていない座位にマップされた未知遺伝子も数個みつき、2 個については新規遺伝子として同定することができた。これら遺伝子は花粉表層細胞壁の分解に関するタンパク質、タペート細胞の崩壊に関するタンパク質の遺伝子と考えられ、花粉形成の新たな制御機構を解明する鍵になると考えられた。

(3) 上記 1 において精密な細胞内局在解析を行うため、オルガネラマーカーストマチンと調

査遺伝子の 2 つに別種の蛍光タンパク質を融合してクローニングを行うことが可能な新たなベクターシステムを開発した。このベクターシステムを用いることで、内膜系タンパク質の詳細な局在解析が可能になった（図 2）。

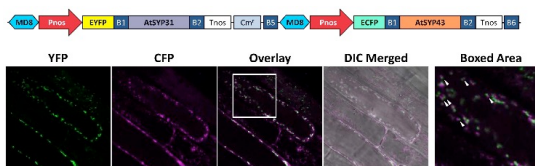


図 2 新規開発ベクターシステムによる植物細胞内局在解析. トランスゴルジマーカーストマチン SYP43 タンパク質に試案蛍光タンパク質 (ECFP) を融合, シスゴルジタンパク質マーカーストマチン SYP31 タンパク質に黄色蛍光タンパク質 (EYFP) を融合して植物細胞で発現させ, 共焦点レーザー顕微鏡により観察を行った. 雑誌論文③.

これらベクターシステムについては、植物の広範な研究に利用可能なリソースとして公表を行った。

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 7 件)

- ① Aboulela, M., Nakagawa, T., Oshima, A., Nishimura, K. and Tanaka, Y.: The Arabidopsis COPII components, AtSEC23A and AtSEC23D, are essential for pollen wall development and exine patterning. *Journal of Experimental Botany*, 69: 1615–1633 (2018)
DOI: 10.1093/jxb/ery015
- ② Aboulela, M., Tanaka, Y., Nishimura, K., Mano, S., Nishimura, M., Ishiguro, S., Kimura, T. and Nakagawa, T.: Development of an R4 dual-site (R4DS) gateway cloning system enabling the efficient simultaneous cloning of two desired sets of promoters and open reading frames in a binary vector for plant research. *PLOS ONE*, 12: e0177889 (2017)
DOI: 10.1371/journal.pone.0177889
- ③ Aboulela, M., Tanaka, Y., Nishimura, K., Mano, S., Kimura, T. and Nakagawa, T.: A dual-site gateway cloning system for simultaneous cloning of two genes for plant transformation. *Plasmid*, 92 : 1-56 (2017)
DOI: 10.1016/j.plasmid.2017.05.001
- ④ Sakai Y., Sugano S.S., Kawase T., Shirakawa M., Imai Y., Kawamoto Y., Sugiyama H., Nakagawa, T., Hara-Nishimura I. and Shimada T.: The chemical compound bubblin

induces stomatal mispatterning in Arabidopsis by disrupting the intrinsic polarity of stomatal lineage cells. *Development* 144: 499-506 (2017).

DOI: 10.1242/dev.145458.

- ⑤ Kamigaki A., Nito K., Hikino K., Goto-Yamada S., Nishimura M., Nakagawa T. and Mano S.: Gateway Vectors for Simultaneous Detection of Multiple Protein-Protein Interactions in Plant Cells Using Bimolecular Fluorescence Complementation. *PLOS ONE* 11: e0160717 (2016)
DOI: 10.1371/journal.pone.0160717
- ⑥ Nishimura K., Matsunami E., Yoshida S., Kohata S., Yamauchi J., Jisaka M., Nagaya T., Yokota K. and Nakagawa T.: The tyrosine-sorting motif of the vacuolar sorting receptor VSR4 from Arabidopsis thaliana, which is involved in the interaction between VSR4 and AP1M2, μ 1-adaptin type 2 of clathrin adaptor complex 1 subunits, participates in the post-Golgi sorting of VSR4. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 80: 694-705 (2016)
DOI: 10.1080/09168451.2015.1116925
- ⑦ Nishimura K., Ishikawa S., Matsunami E., Yamauchi J., Homma K., Faulkner C., Oparka K., Jisaka M., Nagaya T., Yokota K. and Nakagawa T.: New Gateway-compatible vectors for high-throughput protein-protein interaction analysis by a bimolecular fluorescence complementation (BiFC) assay in plants and their application to a plant clathrin structure analysis. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 79: 1995-2006 (2015)
DOI: 10.1080/09168451.2015.1060847

[学会発表] (計 41 件)

- ① Kohji Nishimura, Kazuhiro Kuga, Takashi Iwase, Ikuo Wada, Hidehisa Shimizu, Mitsuo Jisaka, Kazushige Yokota, Tsuyoshi Nakagawa. Improvement of fluorescence proteins suitable for live-cell imaging in the oxidative environment in plant cells. 第 59 回日本植物生理学会年会. 2018 年 3 月 28 日~30 日 (札幌)
- ② 塚本真嗣, 常 愛花, 地阪光生, 横田一成, 中川 強, 西村浩二. シロイヌナズナ PAMP 受容体の膜小胞輸送に関わる輸送モチーフの研究. 日本農芸化学会 2018 年度大会. 2018 年 3 月 15 日~18 日 (名城大学)
- ③ 高畑周平, 久我一弘, 松波絵理香, 清水英寿, 地阪光生, 横田一成, 中川 強, 西村浩二. シロイヌナズナ液胞ルーメン

タンパク質の液胞輸送に関わる輸送モチーフの研究. 日本農芸化学会 2018 年度大会. 2018 年 3 月 15 日~18 日 (名城大学)

- ④ 高畑周平, 久我一弘, 森木公平, 清水英寿, 地阪光生, 横田一成, 中川 強, 西村浩二. シロイヌナズナ液胞タンパク質の液胞輸送シグナルの解析. 2017 年度生命科学系学会合同年次大会. 2017 年 12 月 6 日~9 日 (神戸ポートアイランド)
- ⑤ 横山頌弥, 西村浩二, 木村哲哉, 中川 強. タバコ葉における dual site Gateway binary vector (DSpGWB)を用いた 2 遺伝子一過的同レベル同時発現. 2017 年度生命科学系学会合同年次大会. 2017 年 12 月 6 日~9 日 (神戸ポートアイランド)
- ⑥ Mostafa Aboulela, 田中優史, 木村哲哉, 中川 強. 2 種の植物用 2 遺伝子クローニングシステムの開発と発現・局在・相互作用解析. 2017 年度生命科学系学会合同年次大会. 2017 年 12 月 6 日~9 日 (神戸ポートアイランド)
- ⑦ 木村哲哉, 岡田大輝, 黒田侑希, 國武絵美, 栗冠真紀子, 栗冠和郎, 中川 強. Gateway recycling cloning 法によって連結した遺伝子発現カセットの植物での発現解析. 2017 年度生命科学系学会合同年次大会. 2017 年 12 月 6 日~9 日 (神戸ポートアイランド)
- ⑧ Amit Kumar Dutta, Chisato Yamada, Takamasa Suzuki, Tetsuya Higashiyama, Tsuyoshi Nakagawa. Identification and molecular characterization of BAGEL3 mutant responsible gene in Arabidopsis thaliana. Taiwan-Japan Plant Biology 2017. 2017 年 11 月 3 日~5 日 (台北)
- ⑨ 小谷真由, 税所利基, 加藤穂波, 木村哲哉, 中川 強. R4 Gateway リサイクリングクローニングシステムを用いた植物における複数遺伝子の発現解析. 日本農芸化学会 2017 年度関西・中四国・西日本支部合同大会. 2017 年 9 月 21 日~22 日 (大阪府立大)
- ⑩ Mostafa Aboulela, Yuji Tanaka, Tsuyoshi Nakagawa. Role of AtSEC23A and AtSEC23D in pollen wall development and exine patterning in Arabidopsis. 日本植物学会第 81 回大会. 2017 年 9 月 8 日~10 日 (東京理大)
- ⑪ Amit Kumar Dutta, Mostafa Aboulela, Takamasa Suzuki, Tetsuya Higashiyama, Tsuyoshi Nakagawa. Molecular characterization of stomatal mutant SHABONDAMA1 in Arabidopsis thaliana. 日本植物学会第 81 回大会. 2017 年 9 月 8 日~10 日 (東京理大)
- ⑫ 吉田昇平, 清水英寿, 地阪光生, 横田一成, 中川 強, 西村浩二. シロイヌナズ

- ナブラシノステロイド受容体 AtBRI1 とクラスリン AP2 複合体との相互作用解析. 日本農芸化学会 2017 年度大会. 2017 年 3 月 17 日~20 日 (京都女子大学)
- ⑬ 塚本真嗣、常愛花、清水英寿、地阪光生、横田一成、中川 強、西村浩二. シロイヌナズナ PAMP 受容体の膜輸送小胞への選別機構に関する研究. 日本農芸化学会 2017 年度大会. 2017 年 3 月 17 日~20 日 (京都女子大学)
- ⑭ 高畑周平、松波絵理香、清水英寿、地阪光生、横田一成、中川 強、西村浩二. 変異による液胞タンパク質輸送の影響. 日本農芸化学会 2017 年度大会. 2017 年 3 月 17 日~20 日 (京都女子大学)
- ⑮ Amit Kumar Dutta, Takamasa Suzuki, Tetsuya Higashiyama, Tsuyoshi Nakagawa. Identification and molecular characterization of SHABONDAMA1 gene responsible for stomatal mutant in *Arabidopsis thaliana*. 日本植物生理学会第 58 回年会. 2017 年 3 月 16 日~18 日 (鹿児島)
- ⑯ 真野昌二、西浜竜一、石田咲子、曳野和美、近藤真紀、西村幹夫、大和勝幸、河内孝之、中川 強. ゼニゴケにおけるプロモータースワップ用 Gateway ベクター R4pMpGWB, およびプロモーター解析用 Gateway ベクター R4L1pMpGWB の開発. 日本植物生理学会第 58 回年会. 2017 年 3 月 16 日~18 日 (鹿児島)
- ⑰ 吉田昇平、高畑周平、岩瀬駿志、島田裕士、石川孝博、清水英寿、地阪光生、横田一成、中川 強、西村浩二. 蛍光レポーターを用いたタンパク質のトポロジーや細胞内局在の解析. 日本植物生理学会第 58 回年会. 2017 年 3 月 16 日~18 日 (鹿児島)
- ⑱ 阪井裕美子、菅野茂夫、中川 強、西村いくこ、嶋田知生. pyridine-thiazole 誘導体である bubblin は気孔発生における細胞極性の形成を阻害する. 日本植物生理学会第 58 回年会. 2017 年 3 月 16 日~18 日 (鹿児島)
- ⑲ 岩瀬駿志、吉田昇平、和田郁夫、森木公平、清水英寿、地阪光生、横田一成、中川 強、西村浩二. 酸化的環境における植物タンパク質の蛍光バイオイメージング. 日本農芸化学会中四国支部第 47 回講演会. 2017 年 1 月 28 日 (島根大学)
- ⑳ 横山頌弥、西村浩二、中川 強. Dual Site Gateway Binary Vector (DSpGWB) を用いて植物細胞内で 2 遺伝子を同量発現させる. 日本農芸化学会中四国支部第 47 回講演会. 2017 年 1 月 28 日 (島根大学)
- ㉑ Amit Kumar Dutta, Tsuyoshi Nakagawa. SHABONDAMA1 can regulate stomata cell cycle and growth in *Arabidopsis thaliana*. 日本農芸化学会中四国支部第 47 回講演会. 2017 年 1 月 28 日 (島根大学)
- ㉒ Sultana Mst Momtaz, Amit Kumar Dutta, Tsuyoshi Nakagawa. Construction of new Gateway binary vector series of organelle localizing reporter. 日本農芸化学会中四国支部第 47 回講演会. 2017 年 1 月 28 日 (島根大学)
- ㉓ 大橋未侑、黒田侑希、栗冠真紀子、栗冠和郎、中川 強、木村 哲哉. シロイヌナズナ Rubisco activase 遺伝子プロモーターの解析と発現ベクターへの応用. 第 39 回日本分子生物学会年会. 2016 年 11 月 30 日~12 月 2 日 (パシフィコ横浜)
- ㉔ 税所利基、芝原健太、木村哲哉、中川 強. R4 Gateway リサイクリングクロニングシステムによる種々のプロモーターを用いた植物での複数遺伝子発現. 第 39 回日本分子生物学会年会. 2016 年 11 月 30 日~12 月 2 日 (パシフィコ横浜)
- ㉕ 横山頌弥、西村浩二、中川 強. Dual site Gateway binary vecto (DSpGWB) によるタバコ葉アグロインフィルトレーション法での簡便かつ安定な 2 遺伝子一過的同時発現. 第 39 回日本分子生物学会年会. 2016 年 11 月 30 日~12 月 2 日 (パシフィコ横浜)
- ㉖ 横山頌弥、西村浩二、中川 強. タバコ葉アグロインフィルトレーションでの 2 遺伝子同時一過的発現が可能な Dual Site Gateway Binary Vector (DSpGWB) の開発. 日本農芸化学会中四国支部 2016 年度支部大会. 2016 年 9 月 15 日~16 日 (高知大学)
- ㉗ 高畑周平、吉田昇平、松波絵理香、山内淳司、地阪光生、長屋敦、横田一成、中川 強、西村浩二. シロイヌナズナにおけるクラスリン被覆タンパク質の積荷認識機構の解析. 日本農芸化学会 2016 年度大会. 2016 年 3 月 27 日~30 日 (札幌)
- ㉘ 税所利基、芝原健太、木村哲哉、中川 強. R4 Gateway リサイクリングクロニングシステムによる種々のプロモーターを用いた植物での複数遺伝子発現. 日本農芸化学会 2016 年度大会. 2016 年 3 月 27 日~30 日 (札幌)
- ㉙ Kohata Shuhei, Yoshida Shohei, Matsunami Erika, Yamaguchi Junji, Jisaka Mitsuo, Nagaya Tsutomu, Yokota Kazushige, Nakagawa Tsuyoshi, Nishimura Kohji. Functional analysis on cargo-recognition sequences for clathrin coat proteins in *Arabidopsis thaliana*. 日本植物生理学会第 57 回年会. 2016 年 3 月 18 日~20 日 (岩手大学)
- ㉚ Yamada Chisato, Suzuki Takamasa, Higashiyama Tetsuya, Nakagawa Tsuyoshi. Analysis of Arabidopsis

thaliana Stomata Mutant *bage13*. 日本植物生理学会第 57 回年会. 2016 年 3 月 18 日~20 日 (岩手大学)

③① Sakai Yumiko, Sugano S. Shigeo, Nakagawa Tsuyoshi, Hara-Nishimura Ikuko, Shimada Tomoo. A Small Chemical Affecting the Asymmetric Cell Fate Determination in Stomatal Development. 日本植物生理学会第 57 回年会. 2016 年 3 月 18 日~20 日 (岩手大学)

③② Amit Kumar Dutta, Nakagawa Tsuyoshi. Identification of the Gene Responsible for *shabondama1* mutation in *Arabidopsis thaliana*. 日本農芸化学会中四国支部第 44 回講演会. 2016 年 1 月 23 日 (岡山県立大学)

③③ 税所利基、芝原健太、木村哲哉、中川 強 : リサイクリングクローニングシステムの改良とシロイヌナズナへの複数遺伝子導入・発現解析. 第 38 回日本分子生物学会. 2015 年 12 月 1~4 日 (神戸国際会議場)

③④ 高津理恵子、安藤まなみ、大橋末侑、栗冠真紀子、栗冠和郎、中川 強、木村哲哉 : Gateway recycling cloning system を利用した植物形質転換用バイナリベクターによる複数遺伝子のシロイヌナズナでの発現. 第 38 回日本分子生物学会. 2015 年 12 月 1~4 日 (神戸国際会議場)

③⑤ 山田千聖、鈴木孝征、東山哲也、中川 強 : シロイヌナズナ気孔形成突然変異体 *bage13* の解析. 第 38 回日本分子生物学会. 2015 年 12 月 1~4 日 (神戸国際会議場)

③⑥ 田中優史、川向 誠、中川 強 : シロイヌナズナの気孔形成と花粉の形成異常に関わる SHABONDAMA40 の解析. 第 38 回日本分子生物学会. 2015 年 12 月 1~4 日 (神戸国際会議場)

③⑦ 高畑周平、松波絵理香、吉田昇平、山内淳司、中川 強、地阪光生、長屋 敦、横田一成、西村浩二 : シロイヌナズナにおける液胞選別受容体の小胞輸送経路の解析. 第 38 回日本分子生物学会. 2015 年 12 月 1~4 日 (神戸国際会議場)

③⑧ Mostafa Ahmed Aboulela, Tsuyoshi Nakagawa. Dual Site Gateway Binary Vectors Driven by a Moderate Constitutive Promoter (Nopaline Synthase) for Plant Transformation; an Application for Biomolecular Fluorescence Complementation (BiFC) Assay. The 9th International Conference on Bioinformatics and Biomedical Engineering (iCBBE2015). 2015 年 9 月 18 日~20 日 (Shanghai, China)

③⑨ 山田千聖、鈴木孝征、東山哲也、中川 強 : シロイヌナズナ気孔形成突然変異体 *bage13* の機能解析. 日本農芸化学会中四国支部 2015 年度支部大会. 2015 年 9 月 17 日~18 日 (愛媛大学)

④⑩ 税所利基、芝原健太、木村哲哉、中川 強 : 複数遺伝子クローニングシステムによるシロイヌナズナへの 5 遺伝子導入と発現解析. 日本農芸化学会中四国支部第 42 回講演会. 2015 年 6 月 13 日 (鳥取大学)

④⑪ 高畑周平、松波絵理香、吉田昇平、中川 強、地阪光生、長屋 敦、横田一成、西村浩二 : シロイヌナズナにおける被覆小胞による液胞輸送経路の解析. 日本農芸化学会中四国支部第 42 回講演会. 2015 年 6 月 13 日 (鳥取大学)

[図書] (計 0 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 :
取得年月日 :
国内外の別 :

[その他]
ホームページ等
<http://shimane-u.org>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中川 強 (NAKAGAWA Tsuyoshi)
島根大学・総合科学研究支援センター・教授
研究者番号 : 30202211

(2) 研究分担者

()

研究者番号 :

(3) 連携研究者

()

研究者番号 :

(4) 研究協力者

()