

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 24 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24370023

研究課題名(和文) 高等植物の種子特異的なアブシジン酸シグナル伝達ネットワークの包括的解明

研究課題名(英文) Comprehensive analysis of the abscisic acid signaling network in higher plant seeds.

研究代表者

平山 隆志 (Hirayama, Takashi)

岡山大学・資源植物科学研究所・教授

研究者番号：10228819

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,500,000円

研究成果の概要(和文)：種子における植物ホルモンアブシジン酸(ABA)に応答した応答タンパク質リン酸化ネットワークの解明を、分子遺伝学的手法と網羅的解析手法により目指した。シロイヌナズナの種子特異的ABA関連PP2CであるAHG1とAHG3の相互作用因子の同定とその機能解明を行った。また、プロテアソーム構成因子RPT5の変異株の解析から、その基質選択性での重要性を明らかにした。さらに、シロイヌナズナとオオムギの種子におけるABA依存的タンパク質リン酸化動態解析に成功した。

研究成果の概要(英文)：In order to understand the protein-phosphorylation network responding to a phytohormone, abscisic acid, which is one of the major regulators of germination and abiotic stress response in germination, molecular genetic and phospho-proteomic approaches were conducted. We successfully identified the interactors of seed specific ABA-related PP2C, AHG1 and AHG3, and detected phosphoproteins in Arabidopsis seeds and barleys by phosphoproteomic analysis.

研究分野：生物学

キーワード：アブシジン酸、ファスファターゼ、プロテインキナーゼ、プロテオミクス、発芽制御、プロテアソーム、シロイヌナズナ

## 1. 研究開始当初の背景

種子形成及び発芽調整は、高等植物が持つ特有の機能であり、それを理解することは学術的に重要である。また、種子の休眠・発芽制御は、農業生産の効率に大きく影響する。主要食物である穀物は種子そのものであり、発芽調節機構の理解により穀物の品質確保が期待できる。しかし、種子休眠や発芽の「制御機構」については、いまだ不明な点が多い。

種子休眠・発芽調節には様々な植物ホルモンの関与が示されている。その中でもアブシジン酸 (ABA) は休眠誘導、発芽抑制で中心的な役割を担っていると考えられている。申請者らは、ABA 応答の分子調節機構の解明を目指し、モデル植物であるシロイヌナズナを対象に、分子遺伝学的解析、生化学的解析、分子生物学的解析を行い、2C 型タンパク質脱リン酸化酵素 (PP2C) 及び SnRK2 型リン酸化酵素が重要な役割を担っていることを明らかにした (1, 2, 3)。更に、ABA 受容体の同定を受け、生化学的解析とリン酸化プロテオーム解析を駆使し、ABA 受容から遺伝子発現応答までの主要 ABA 情報伝達経路を分子レベルで明らかにした (4, 5)。しかし、この主要 ABA 応答経路で全てが説明できるわけではない。

研究代表者の平山らは、シロイヌナズナを対象にした分子遺伝学的解析により ABA 応答で機能する PP2C、AHG1 及び AHG3 を同定した。これらの PP2C は、種子での強く発現、核に局在する、等他の 4 つの PP2C (ABI1, ABI2, HAB1, HAB2) とアミノ酸配列以外にも異なる特徴を持つことから (6)、AHG1 や AHG3 に特異的な機能及び制御機構があると予想し、これらの PP2C と特異的に相互作用する因子を複合体共沈実験により同定した。この因子は、これまでに転写因子などとの相互作用の報告があるが、その機能の詳細は不明である。この結果は、種子特異的な ABA シグナル伝達機構が存在することを示唆する。

ABA 応答では、タンパク質リン酸化による制御が多用されている。近年、質量分析計を用いたリン酸化プロテオーム解析技術の発達が著しく、この手法を用いた植物の解析研究が進められているが、非特異的なリン酸化変動が除去されず重要なタンパク質リン酸化変動の同定には至っていない。研究分担者の梅澤らは、これらの問題を克服し ABA 情報伝達経路では PP2C による SnRK2 の特異的部位のリン酸化制御が要であることを明らかにするとともに、ABA シグナル伝達におけるリン酸化ネットワークの解析を成功させつつある。

(参考文献)

(1) Yoshida et al, Plant Physiol., 140, 115-, 2006a, (2) Yoshida et al, J. Biol. Chem. 281, 5310-, 2006b, (3) Nishimura et al., Plant J., 50, 935-, 2007, (4) Umezawa et al., PNAS, 106, 17588-, 2009, (5) 科学研究費補助費基盤 C (平山)「新規変異株を用いたアブシジン酸応答ネットワークの分

子遺伝学的研究」研究成果, (6) Dupeux et al., Plant Physiol., 156, 106-, 2011, (7) Pauwels et al, Nature, 464, 788-, 2010.

## 2. 研究の目的

上述のように、種子では特異的な ABA 応答機構の存在が示され、その制御の中心因子は種子特異的な PP2C (AHG1, AHG3) と考えられる。これら PP2C の制御対象には SnRK2 も予想されることから、種子においてもタンパク質のリン酸化制御が ABA 応答機構の主要素と想定される。したがって、種子の休眠・発芽制御機構の解明には、種子におけるタンパク質リン酸化状態のダイナミックな変動を解析することが本質的に重要でと考えられる。本課題研究では、これまで蓄積した網羅的タンパク質リン酸化プロテオーム解析のノウハウを駆使し、種子の休眠から発芽時にかけてのタンパク質リン酸化状態を把握する。更に、申請者らが独自に獲得した種子特異的な ABA 高感受性変異体 *ahg1ahg3* 二重変異株、あるいは広範な ABA 応答が欠落している *srk2dei* 三重変異株などと野生株でのリン酸化状態を比較検討することで ABA 応答特異的なリン酸化の選抜が可能となり、種子における PP2C や SnRK2 の新規基質分子の同定、そして種子特異的な ABA 応答機構の理解の進展が期待できる。また、同定されたリン酸化部位を人為的に変換 (擬似的リン酸化あるいは非リン酸化) することにより、活性の変化したシグナル因子を作出できる可能性がある。これらの因子を用いて、種子の休眠、発芽を制御する技術開発に結びつけることは重要な発展研究であり、農作物生産の向上に貢献できるような技術開発を目指す。

## 3. 研究の方法

主にシロイヌナズナを用いた分子遺伝学と網羅的リン酸化タンパク質解析により、種子における ABA 応答ネットワークを解明することを目的としている。申請者がこれまで独自に分離した発芽時 ABA 高感受性変異株 *ahg1*, *ahg3*, *ahg11*, *ahg12* を主に本研究課題で用いる。AHG1, AHG3 と相互作用する因子との相互作用様式を酵母 Y2H や pull-down 方により解析を進め、これら種子特異的な ABA 関連 PP2C の制御機構を明らかにする。また、野生株および *ahg1ahg3* 二重変異株を対象に種子におけるリン酸化タンパク質網羅的解析を行い、種子におけるリン酸化タンパク質の解析と、種子特異的な PP2C のそれらへの影響を調査する。さらに、ABA 高感受性変異 *ahg11*, *ahg12* の分子遺伝学的解析を行い、発芽時の ABA 応答の分子機構を明らかにする。

## 4. 研究成果

AHG1, AHG3 の PP2C と相互作用する因子として AFP3 を同定した。この因子は、もともと ABA 関連転写因子 ABI5 の分解を誘導する因子として報告されており、ジャスモン酸応答の

NINJA と同様の構造を持つため、転写抑制複合体を構成し ABA 応答を制御すると考えられており、PP2C による制御が示唆された。AFP3 の相互作用部位を詳細に解析したところ、ABI5、PP2C 双方とも C 末の領域が必要十分と判明した。次に ABI5 と PP2C の相互作用が互いに影響するのを知るために、酵母 Y2H 実験系を用いて、それぞれの相互作用変異 *afp3m1*、*afp3m2* を同定した。その結果、それぞれ別の相互作用は異なる領域が必要であることがわかった。しかし、*in vitro* タンパク質結合実験ではそれぞれの変異の特性は認められず、異なる変異は酵母 Y2H 系特異的な結果の可能性が排除できない。何れにしても、これらの変異 *afp3m1, 2* は植物体で高発現させても、AFP3 のような形態異常誘導は見られなかった(図 1)。また、*in vitro* 実験で、AFP3 が PP2C の活性に影響しないことも確認した。以上の結果から、分子レベルでこの生物学的意義は解明されなかったが AHG1、AHG3 は特異的に AFP に結合し、これにより転写抑制複合体のリン酸化制御の可能性が示された。

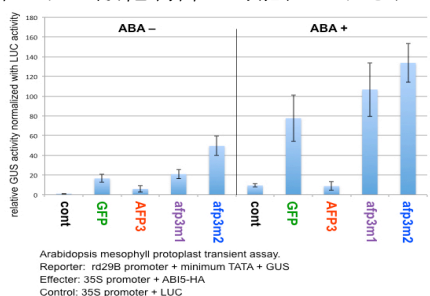


図 1 AFP3 変異の影響

一方、独自に分離した他の ABA 高感受性変異株 *ahg11*, *ahg12*, さらに *ahg2* により、ABA 応答の多様な側面が明らかとなった。*AHG11* は RNA 編集に関わる pentatricopeptide repeat protein をコードしており、解析の結果ミトコンドリアで機能していることが判明した。ミトコンドリア mRNA には数百箇所ほどの RNA 編集部位が明らかになっているがその標的探索は容易ではない。そこで、九州大学中村博士らとの共同研究で、PPR の認識モデルから標的配列を探索する計算法を用いて解析を行った。その結果、Nad4 の編集箇所を *AHG11* が担っていることが明らかとなった。同じミトコンドリアに関連した研究で、poly(A) 特異的 RNA 分解酵素(PARN)をコードする *ahg2* 変異株の解析から、動物では細胞質の mRNA の分解に関与する PARN が植物ではミトコンドリア mRNA 分解制御に関わっていることを世界で初めて明らかにした。ミトコンドリア機能と ABA 応答の関係は、最近関連する論文が発表されており、これら 2 つの成果を土台に今後研究を推進すべきと考える。一方 *ahg12* は、プロテアソームの構成因子である RPT5a のアミノ酸置換変異であることが判明した。変異部位は生化学的機能に必須な領域にはなく、当初その理由が不明であったが、遺伝学および生化学的解析の結果、*ahg12* 変異はプロテアソ-

ームの基質取り込み口近辺に位置し、基質の選択制に影響していることが判明した(図 2)。興味深いことに、発芽時に重要な役割を担う転写因子が影響を受けていることが解った。

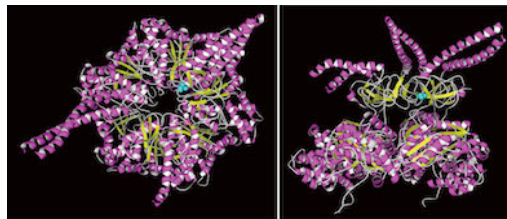


図 2 *ahg12* 変異予測部位

プロテアソーム研究でも多くの重要な成果が得られた。まず、ABA 応答に関わるタンパク質リン酸化制御機構の植物における保存性に関する研究により、陸上植物系統の基部に位置するヒメツリガネゴケでは、シロイヌナズナで見出された PP2C-SnRK2 の制御機構は見出されず、意外にも異なる経路が働いていることが明らかとなった。ストレス応答の進化を理解する上で非常に興味深い。また、網羅的タンパク質リン酸化同定技術を活用し、種子における ABA 応答タンパク質のリン酸化状態、それに対する各種変異の影響、さらに解析のしやすいオオムギ種子のリン酸化タンパク質についても解析を行った。その結果、リン酸化部位はほとんどが Ser 残基であり、興味深いことに、休眠種子特異的または後熟種子特異的なタンパク質リン酸化が同定された。これらのタンパク質の多くはタンパク質のリン酸化制御やストレス応答に関わっていることが明らかになった。このことは、種子の成熟、発芽の過程でタンパク質リン酸化ネットワークのダイナミックな活動が示された(図 3)。

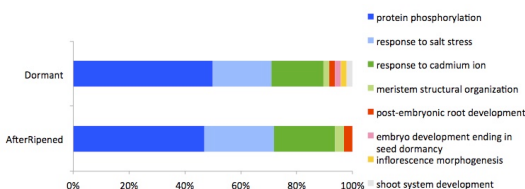


図 3 オオムギ種子リン酸化タンパク質動態

## 5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 15 件)

- ① Murayama M, (著者 8 名省略), Hirayama T, Isolation of Arabidopsis *ahg11*, a weak ABA hypersensitive mutant defective in *nad4* RNA editing. *J Exp Bot*, 63, 5301-5310, 2012. 査読あり
- ② Yagi Y, Hayashi S, Kobayashi K, Hirayama T, Nakamura T, Elucidation of the RNA recognition code for pentatricopeptide repeat proteins involved in organelle RNA editing in plants. *PLoS One*, 8, e57286, 2013. 査読あり
- ③ Umezawa T, (以下著者 6 名省略), Genetics and phosphoproteomics reveal a protein phosphorylation network in the

abscisic acid signaling pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Sci Signal*, 6, rs8, 2013. 査読あり

④ Osakabe Y, Arinaga N, Umezawa T, (以下著者 10 名省略), Osmotic stress responses and plant growth controlled by potassium transporters in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25, 609-624, 2013. 査読あり

⑤ Hirayama T, Matsuura T, (以下著者 10 名省略), A poly(A)-specific ribonuclease directly regulates the poly(A) status of mitochondrial mRNA in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, #2247, 2013. 査読あり

⑥ Hirayama T. A unique system for regulating mitochondrial mRNA poly (A) status and stability in plants. *Plant Signaling and Behavior*, 9, e973809, 2014. 査読あり

⑦ Lu Y, Sasaki Y, Li XW, Mori IC, Matsuura T, Hirayama T, Sato T, Yamaguchi J, ABI1 regulates carbon/nitrogen-nutrient signal transduction independent of ABA biosynthesis and canonical ABA signalling pathways in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 66, 2763-2771, 2015. 査読あり

⑧ Umezawa T, Screening of kinase substrates using kinase-knockout mutants. *Plant phosphoproteomics. Methods in Molecular Biology*, 1306, 59-69, 2015. 査読あり

⑨ Takatani S, Hirayama T, Hashimoto T, Takahashi T, Motose H, Abscisic acid induces ectopic outgrowth in epidermal cells through cortical microtubule reorganization in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Rep*, 5, #11364, 2015. 査読あり

⑩ Mikami K, Mori IC, Matsuura T, Ikeda Y, Kojima M, Sakakibara H, Hirayama T, Comprehensive quantification and genome survey reveal the presence of novel phytohormone action modes in red seaweeds. *J Applied Phycology*, doi: 10.1007/s10811-015-0759-2, 2015. 査読あり

⑪ Mochida K, Saisho D, Hirayama T, Crop improvement using life cycle datasets acquired under field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 5, 740, 2015. 査読あり

⑫ Saruhashi M, (著者 8 名省略), Umezawa T, Sakata Y, Takezawa D, Plant Raf-like kinase integrates abscisic acid and hyperosmotic stress signaling upstream of SNF1-related protein kinase2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112, E6388-6396, 2015. 査読あり

⑬ Ito T, Kondoh T, Yoshida K, Umezawa T, Shimizu T, Shinozaki K, Osada H, Novel Abscisic Acid Antagonists Identified with

Chemical Array Screening. *Chembiochem*, 16, 2471-2478, 2015. 査読あり

⑭ Takagi H, (著者 5 名省略), Matsuura T, Mori IC, Hirayama T, Kaminaka H, Shimada H, Sakamoto A, Allantoin, a stress-related purine metabolite, can activate jasmonate signaling in a MYC2-regulated and abscisic acid-dependent manner. *J Exp Bot*, 67, 2519-2531, 2016. 査読あり

⑮ Hayashi S, Hirayama T, *ahg12* is a dominant proteasome mutant that affects multiple regulatory systems for germination of *Arabidopsis*. *Scientific Rep*, 6, 25351, 2016. 査読あり

[学会発表] (計 54 件)

1. Hirayama T, AHG2/PARN and AHG2 SUPPRESSOR1 (AGS1) regulates the polyA status of mitochondrial mRNA, International Conference of Arabidopsis Research, 2012. 7. 4. Vienna (Austria).

2. 平山隆志、シロイヌナズナの PARN/AHG2 と AHG2 SUPPRESSOR1 (AGS1) はミトコンドリア mRNA の polyA 鎖長調節に関与する、日本 RNA 学会第 14 回年会、2012. 7. 18. 東北大学 (仙台、宮城)。

3. Hirayama T, Plant specific function of polyA specific ribonuclease (PARN), *Frontiers in Plant RNA Research 2012*, 2012. 10. 16. 北海道大学 (札幌、北海道)。

4. 平山隆志、植物ミトコンドリア mRNA の polyA 制御機構、岡山大学資源植物科学研究所、共同利用・共同拠点ワークショップ「植物ミトコンドリア研究の新展開」、2013. 3. 22. 岡山大学 (倉敷、岡山)。

5. Hirayama T, Plant specific function of polyA specific ribonuclease (PARN), 日本植物生理学会第 54 回年会, 2013. 3. 22. 岡山大学 (岡山、岡山)。

6. Umezawa T, Protein Phosphorylation Network in Abscisic Acid Signaling. *Plant and Microbe Adaptation to the Cold 2012*, 2012. 6. 24. 北海道大学 (札幌、北海道)。

7. 梅澤泰史、陸上植物のアブシシン酸応答に関わるタンパク質リン酸化ネットワークの解析、第 54 回日本植物生理学会年会シンポジウム、2013. 3. 22、岡山大学 (岡山、岡山)。

8. Hirayama T, Plant has a unique regulatory mechanism of mitochondrial mRNA polyA status, 8th International Conference for Plant Mitochondrial Biology, 2013. 5. 13. Rosaria, (Argentina).

9. Umezawa T, Integrating Genetics and Phosphoproteomics Reveals a Protein Phosphorylation Network in the Abscisic Acid Signaling Pathway in *Arabidopsis*. 24th International Conference of Arabidopsis Research, 2013. 6. 27. Sydney,

Australia.

10. Umezawa T, Phosphoproteomic Approaches to Understanding ABA Signaling Networks in Plants. Gordon Research Conference, Posttranslational Modification Networks: Phosphosignaling, 2013. 7. 28. Hong Kong, China.
11. 杉山宗隆、他、シロイヌナズナの側根帯化変異体の解析から見えてきた植物ミトコンドリアにおけるポリ A 依存的 mRNA 代謝の新しい側面、第 15 回日本 RNA 学会年会、2013. 8. 25. 松山、愛媛)
12. 梅澤泰史、遺伝学とリン酸化プロテオミクスの融合によるアブシジン酸シグナル伝達系の包括的な解析、第 86 日本生化学会大会、2013. 9. 12. パシフィコ横浜 (横浜、神奈川)。
13. Umezawa T, Integrating Genetics and Phosphoproteomics Reveals a Protein Phosphorylation Network in the Abscisic Acid Signaling Pathway in Arabidopsis. HUP0 12<sup>th</sup> Annual World Congress, 2013. 9. 17. パシフィコ横浜 (横浜、神奈川)。
14. Honda Y, 他、Phosphoproteomic analysis of ABA signaling pathways in *Physcomitrella patens*. HUP0 12<sup>th</sup> Annual World Congress, 2013. 9. 17. パシフィコ横浜 (横浜、神奈川)
15. 平山隆志、植物特異的ミトコンドリア mRNA poly(A) 制御機構、第 3 回植物 RNA 研究ネットワークシンポジウム、2013. 11. 22. 北海道大学 (札幌、北海道)。
16. 平山隆志、シロイヌナズナの poly(A) 特異的 RNA 分解酵素はミトコンドリア mRNA の poly(A) 状態を直接制御する、第 36 回日本分子生物学会、2013, 12, 5. 神戸国際会議場 (神戸、兵庫)。
17. Hirayama T, A novel role of poly(A) specific ribonuclease (PARN) in plants. RIKEN Symposium, RNA Sciences in Cell and Developmental Biology III, 2013. 12. 7. 理化学研究所 (神戸、兵庫)。
18. Umezawa T, Phosphoproteomic Approaches Toward Understanding the ABA Signaling Network in Land Plants, Indo-Japan Joint Workshop, 2013. 12. 17. Hyderabad, India.
19. 平山隆志、植物のミトコンドリア mRNA 分解制御とストレス応答、第 30 回資源植物科学シンポジウム、第 6 回植物ストレス科学研究シンポジウム、2014. 3. 7. 岡山大学 (倉敷、岡山)。
20. 平山隆志、植物特異的ミトコンドリア mRNA poly(A) 制御機構、第 16 回植物オルガネラワークショップ、2014. 3. 17. 富山大学 (富山、富山)
21. 平山隆志、poly(A) 特異的 RNA 分解酵素の植物特有の機能、日本植物生理学会第 55 回年会、2014. 3. 19. 富山大学 (富山、富山)。
22. 高谷彰吾、他、アブシジン酸は表皮細胞の突起形成と微小管の脱重合を引き起こす、

- 日本植物生理学会第 55 回年会、2014. 3. 19. 富山大学 (富山、富山)。
23. Lu Y, 他、ABI1, a negative regulator of abscisic acid signaling regulates plant growth in response to balance of carbon and nitrogen availability in Arabidopsis, 2014. 3. 20. 富山大学 (富山、富山)。
24. 寺尾亮佑、他、シロイヌナズナ ABA 応答性転写因子 AREB1 の Ser45 は SnRK2 のリン酸化標的部位である、日本植物生理学会第 55 回年会、2014. 3. 20. 富山大学 (富山、富山)。
25. 石塚梢、他、SnRK2-substrate 1 は ABA シグナル伝達を負に制御する、日本植物生理学会第 55 回年会、2014. 3. 20. 富山大学 (富山、富山)。
26. 本多慶匡、他、ヒメツリガネゴケにおける ABA シグナル伝達経路のリン酸化プロテオーム解析、日本植物生理学会第 55 回年会、2014. 3. 20. 富山大学 (富山、富山)。
27. Honda Y, 他、Phosphoproteomic Approaches Toward Understanding the ABA Signaling Network in Land Plants, The 6th International Symposium on Frontiers in Agricultural Proteome Research, 2014. 6. 25, Harbin, China.
28. Itai A, 他、Transcriptome analysis reveals the role of plant hormones in pear fruit set. 12th International Pear Symposium, 2014. 7. 14-18. Leuven, Belgium.
29. 平山隆志、植物ミトコンドリア mRNA の poly(A) 鎖長制御因子群の探索、第 16 回 RNA ミーティング、2014. 7. 22. (名古屋、愛知)。
30. Takatani S, 他、Abscisic acid induces ectopic outgrowth and cortical microtubule reorganization in epidermal cells of *Arabidopsis thaliana*, 25th International Conference of Arabidopsis Research, 2014. 7. 29. Vancouver, Canada.
31. Hirayama T, Unique function of poly(A)-specific ribonuclease of Arabidopsis, 25th International Conference of Arabidopsis Research, 2014. 7. 30. Vancouver, Canada.
32. 本多慶匡、他、ヒメツリガネゴケにおける ABA シグナル伝達経路のリン酸化プロテオーム解析、第 78 回日本植物学会年会、2014. 9. 14. 明治大学 (東京)
33. 鈴木梨沙、他、シロイヌナズナのアブシジン酸応答に関わる機能未知タンパク質 SNS1 の解析、第 78 回日本植物学会年会、2014. 9. 14. 明治大学 (東京)
34. 廣谷美咲、他、ABA シグナル伝達系における C グループ MAP キナーゼの機能解析、第 78 回日本植物学会年会、2014. 9. 14. 明治大学 (東京)
35. 平山隆志、シロイヌナズナ PARN 変異株 *ahg2* のミトコンドリアトランスクリプトー

ム解析、第4回植物RNA研究者ネットワークシンポジウム、2015. 1. 19. 京都大学(京都、京都)。

36. 大塚蔵嵩、他、シロイヌナズナ TDF 変異体の解析から見えてきたミトコンドリア mRNA のポリ A 依存的代謝と編集の密接な関係、第4回植物RNA研究者ネットワークシンポジウム、2015. 1. 19. 京都大学(京都、京都)。

37. 平山隆志、植物ミトコンドリア mRNA poly(A) 調節因子 AHG2 および AGS1 の相互作用因子探索、第56日本植物生理学会年会、2015. 3. 16. 東京農業大学(東京)

38. 牧野宏美、他、ゼニゴケ EIL がエチレンおよび硫黄栄養応答に果たす役割、第56日本植物生理学会年会、2015. 3. 17. 東京農業大学(東京)

39. 大塚蔵嵩、他、シロイヌナズナの側根帯化変異体の解析から見えてきたミトコンドリア mRNA のポリ A 依存的代謝と編集の機能的連関、第56日本植物生理学会年会、2015. 3. 17. 東京農業大学(東京)

40. 西村宜之、他、アブシジン酸シグナルで働く AHG1 の相互作用因子の解析、第56日本植物生理学会年会、2015. 3. 18. 東京農業大学(東京)

41. 間宮章仁、他、シロイヌナズナ側根の帯化とミトコンドリア mRNA の編集・ポリ A 依存的分解との関係性の解明、第79回日本植物学会、2015. 9. 6. 新潟コンベンションセンター(新潟)

42. 田村由貴、他、Functional analysis of candidate proteins of ABA-activated SnRK2 substrates in Arabidopsis, 第79回日本植物学会、2015. 9. 7. 新潟コンベンションセンター(新潟)

43. 本多慶匡、他、Phosphoproteomic analysis for ABA-response mutants of Physcomitrella patens. 第79回日本植物学会、2015. 9. 7. 新潟コンベンションセンター(新潟)

44. Umezawa T, A Phosphoproteomic Approach to Understand the Evolution of ABA Signaling Pathway in Land Plants, Asia-Oceania Agricultural Proteomics Organization, 2015. 9. 27. Goesan, Korea.

45. 間宮章仁、他、シロイヌナズナの側根原基形成における非対称細胞分裂の終結制御とミトコンドリア機能および温度との関係、第39回日本分子生物学会、2015. 12. 3 & 4. パシフィコ横浜(横浜、神奈川)

46. Hirayama T, Towards understanding plant stress responses and development of new strategies for crop design, 2nd Myanmar Japan Symposium, 2015. 12. 6. Patheingyi, Myanmar.

47. Hirayama T, Transcriptome analysis of *ahg2-1* revealed a unique relation between mitochondrial and cellular functions. 第57回日本植物生理学会、2016. 3. 18, 岩手大学(盛岡、岩手)

48. Nishimura N, 他、A complex ABA signaling network mediated by PP2Cs, 第57回日本植物生理学会、2016. 3. 18, 岩手大学(盛岡、岩手)

49. Kanazawa M, 他、Regulators for poly(A) status of mitochondrial mRNA in *Marchantia polymorpha*, 第57回日本植物生理学会、2016. 3. 18, 岩手大学(盛岡、岩手)

50. 梅澤泰史、他、Screening of ABA-responsive SnRK2 substrates using a phosphoproteomic approach、第57回日本植物生理学会、2016. 3. 18, 岩手大学(盛岡、岩手)

51. 廣谷美咲、他、Functional analysis of MAP kinase cascade in ABA signaling、第57回日本植物生理学会、2016. 3. 18, 岩手大学(盛岡、岩手)

52. 石川慎之祐、他、オオムギの休眠種子および後熟種子のリン酸化プロテオーム解析、第57回日本植物生理学会、2016. 3. 18, 岩手大学(盛岡、岩手)

53. 本多慶匡、他、ヒメツリガネゴケにおけるABAシグナル伝達経路のリン酸化プロテオーム解析、第57回日本植物生理学会、2016. 3. 20, 岩手大学(盛岡、岩手)

54. 鈴木梨沙、他、シロイヌナズナの機能未知タンパク質 SNS1 の栄養生長期における機能解析、第57回日本植物生理学会、2016. 3. 20, 岩手大学(盛岡、岩手)

[図書] (計1件)

① Umezawa T, (以下著者6名省略), "Protein Phosphorylation Network" in Plant and Microbe Adaptations to Cold in a Changing World, Springer, 2013, 352.

[産業財産権]

○出願状況(計0件)  
○取得状況(計0件)

[その他]

ホームページ：  
<http://www.rib.okayama-u.ac.jp/research/ers-hp.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

平山 隆志 (HIRAYAMA, Takashi)  
岡山大学・資源植物科学研究所・教授  
研究者番号：10228819

(2) 研究分担者

梅澤 泰史 (UMEZAWA, Taishi)  
東京農工大学・農学研究科・准教授  
研究者番号：70342756

(3) 連携研究者

松浦 恭和 (MATUURA, Takakazu)  
岡山大学・資源植物科学研究所・技術職員  
研究者番号：10379810