

令和元年6月3日現在

機関番号：14501

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2013～2017

課題番号：25113003

研究課題名(和文)根の成長・発生ロジックの解明

研究課題名(英文)Elucidation of logics of root growth and development

研究代表者

深城 英弘(FUKAKI, HIDEHIRO)

神戸大学・理学研究科・教授

研究者番号：80324979

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 81,400,000円

研究成果の概要(和文)：維管束植物の根は、土壌からの水分・養分の吸収、地上部の支持など、個体の成長・発生にとって重要な役割を果たす。本研究は、「根の成長・発生ロジック」の解明を目的として、モデル植物のシロイヌナズナおよびミチタネツケバナを用いて、1)側根の発生ロジック、2)放射パターン形成ロジック、および、3)根の成長・発生を制御する未知の代謝システム、について研究を行った。特に、1)において、主根先端部において側根を形成する能力を持つ部位から、根を分岐させる細胞(側根創始細胞)が特定・選択される際に、植物ホルモン・オーキシンおよびペプチドホルモンのシグナリングを介した側方抑制の機構が存在することを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

根を分岐させる側根創始細胞が適切な間隔で生じる仕組みに働くペプチドとその受容体を明らかにした本研究成果は、今後、根を分岐させる仕組みの解明につながる点で学術的意義が大きい。また、根を分岐させる仕組みの解明によって、将来さまざまな農作物や樹木において、土壌における根の張り方を人為的に制御することが可能になることが期待される点においても、本研究成果は社会的意義がある。

研究成果の概要(英文)：The roots of vascular plants play important roles in their growth and development, such as absorption of water and nutrients from the soil, and support of above-ground parts. In this study, in order to elucidate "logics of root growth and development", we studied (1) logics of lateral root development, (2) logics of radial pattern formation, and (3) unknown metabolic systems that control the root growth and development, using the model plants, *Arabidopsis thaliana* and *Cardamine hirsuta*. In particular, we found that there is a lateral inhibition mechanism via auxin and peptide hormone signaling when lateral root founder cells are specified/selected from the site with the ability to form lateral roots in the primary root tip.

研究分野：植物生理学・発生学

キーワード：側根 オーキシン ペプチドホルモン 遺伝子発現 転写因子 シロイヌナズナ 放射パターン

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

多くの維管束植物の根系は、主根・側根・不定根から構成され、土壌からの水分・養分の吸収、地上部シュートの支持など、個体の成長・維持にとって重要な役割を果たす。根は先端から基部に向かって分裂・伸長・分化(成熟)領域に分けることができ、その横断面を見ると、外側から表皮・皮層・内皮・内鞘といった組織が同心円状に配置する。この放射パターンは根端メリステムの静止中心の周囲にある幹細胞群の分裂と娘細胞の分化によって生み出される。また種子植物では根の内鞘細胞から新たな側根が形成され、地上部から生じる不定根と共に根系の発達に大きく貢献している。近年シロイヌナズナを用いた分子遺伝学的研究により、根端メリステムの形成・維持機構が遺伝子・分子レベルで徐々に解明されつつある。しかしながら、根の成長・発生の機構において、根端メリステムの形成と維持、および根の伸長がどのように統御されているのか、研究開始当初において未解明な点が数多く残されていた。

2. 研究の目的

そこで本研究では、これまでに植物が進化させてきた根の成長・発生を支える統御機構(「根の成長・発生ロジック」)の解明を目指し、シロイヌナズナおよびタネツケバナ属ミチタネツケバナを用いて以下の3つ研究項目に取り組んだ。

(1)側根の発生ロジック

側根の形成部位の決定機構と側根形成開始から側根原基の発達過程を制御する機構を分子レベルで解明する。シロイヌナズナの側根形成開始には SLR/IAA14-ARF7-ARF19 オークシン応答モジュールを介した転写制御が必要であり、このモジュールの下流で LBD16/ASL18 を含む複数の LBD/ASL タンパク質が側根創始細胞の非対称分裂を正に制御する(文献 1-4)。そこで、LBD16 の直接の標的遺伝子候補として既に同定された *TOLS1* (*Target of LBD Sixteen 1*: 側根形成開始の促進に関わる MAKR4 タンパク質)や、側根の側方抑制に関与する *TOLS2* (新規ペプチドホルモン)、*PUCHI* (転写因子)などの解析を通して、LBD16 を介した側根形成開始から側根原基の発達過程を制御する機構を明らかにする。

(2)放射パターン形成ロジック

一般に植物の根の皮層は複数の細胞層(多層)からなるが、シロイヌナズナの根は皮層が1層しかないため、皮層が多層化する機構を研究できない。シロイヌナズナの根の放射パターン形成の知見に基づき、根の皮層多層化の機構を明らかにする目的で、多層化した皮層をもつミチタネツケバナ (*Cardamine hirsuta*) を用いた発生遺伝学的研究を行う。

(3)根の成長・発生を制御する未知の代謝システム

根端メリステムの維持機構には根における様々な代謝反応が深く関与することが知られているが、それらの具体的な役割についてはほとんど明らかにされていない。主根・側根メリステム維持に異常のあるシロイヌナズナ *fbal* 変異体は、プラスチック型 Fructose 1,6-bisphosphate aldolase (FBA) 1 に欠損を持つ。そこで、FBA1 に関連した糖代謝産物の解析から、根の成長・発生に関与するシグナル分子を同定する。

3. 研究の方法

(1)側根の発生ロジック

TOLS1/MAKR4 を介した側根形成開始機構の解析: *TOLS11/MAKR4* 遺伝子が LBD16 の標的遺伝子であることを LBD16-GR 機能誘導植物を用いた発現解析により明らかにする。また CRISPR/Cas9 法により *TOLS1/MAKR4* の欠損変異体を作成して、側根形成の表現型を解析する。

TOLS2 を介した側根の側方抑制機構の解析: *TOLS2* 過剰発現体および 11 アミノ酸からなる推定 *TOLS2* ペプチドの添加により側根形成頻度が低下することから、*TOLS2* 遺伝子が側根の側方抑制に関わる可能性が示唆されていた。そこで、野生型および *TOLS* 過剰発現植物から *TOLS2* ペプチドを単離・同定し、構造を明らかにする。また、*TOLS2* 受容体候補遺伝子を同定する目的で、利用可能な LRR 型受容体型キナーゼ欠損変異体の *TOLS2* ペプチドに対する応答性を調べる。さらに、*TOLS2* ペプチドと受容体候補との結合を生化学的に明らかにする。これらに加えて、*TOLS2* ペプチドを介した遺伝子発現および側根形成制御に関わる因子を遺伝学的に同定する。

PUCHI による側根発生制御機構の解析: *PUCHI* 遺伝子が LBD16 の標的遺伝子であることを LBD16-GR 機能誘導植物を用いて明らかにするとともに、LBD16 による *PUCHI* の発現の時空間的制御について、両遺伝子のレポーターシステムを用いて解析する。*puchi* 変異体では野生型よりも側根数が多いことから、*PUCHI* の下流で側根形成開始の抑制が起こると考えられる。そこで、*PUCHI* の標的遺伝子を明らかにするため、グルココルチコイドホルモン結合領域 (GR) を融合させた *PUCHI*-GR 機能誘導植物を用いて、側根発生に関わる *PUCHI* の下流遺伝子を同定する。

(2)放射パターン形成ロジック

ミチタネツケバナ放射パターン異常変異体の単離と解析：EMSにより変異原処理したミチタネツケバナ M2 世代から、根の皮層・内皮の形成や根の放射パターンに異常を持つ変異体をスクリーニングし、得られた変異体候補の遺伝解析と表現型解析を行った。

(3)根の成長・発生を制御する未知の代謝システム

根における FBA1 を介した糖代謝の機能解析：プラスチド型 FBA1 の欠損変異体 *fba1* と野生型の根における糖代謝産物のプロファイルをメタボローム解析により明らかにする。FBA の基質となるジヒドロキシアセトン-3-リン酸、グルセルアルデヒド-3-リン酸、フルクトース-1,6-二リン酸に着目して *fba1* 変異体の根の発生異常に関与する物質を絞り込む。また、*fba1* 変異体で観察される根の成長抑制だけでなく、子葉形態の異常の原因を明らかにするため、*fba1* 変異体の胚発生の表現型を解析する。

4. 研究成果

(1)側根の発生ロジック

TOLS1/MAKR4 を介した側根形成開始機構の解析：*TOLS1/MAKR4* 遺伝子が LBD16 の標的遺伝子であることを LBD16-GR 機能誘導植物を用いた発現解析により明らかにした。また CRISPR/Cas9 法により *TOLS1/MAKR4* の欠損変異体を作成して解析した結果、*TOLS1/MAKR4* は側根創始細胞におけるオーキシン応答の活性化に関与する可能性が示唆された。また、細胞膜に局在する *TOLS1/MAKR4* が側根形成に重要であることが示唆された（投稿準備中）。

TOLS2 を介した側根の側方抑制機構の解析：

TOLS2 遺伝子は側根創始細胞や側根原基で主に発現するが、*TOLS2* を過剰に発現するシロイヌナズナでは、DR5 とよばれるマーカー遺伝子を発現する側根創始細胞の数が減少し、形成される側根数も減少した（図 1）。これらの結果から、*TOLS2* 遺伝子には側根創始細胞の形成を抑制する働きがあることが示唆された。*TOLS2* 遺伝子は 86 アミノ酸からなるポリペプチドをコードするが、そのアミノ酸配列から、十数アミノ酸からなるペプチドホルモンをコードすることが予想された。そこで、*TOLS2* 過剰発現植物から培養液中に分泌される物質をナノ液体クロマトグラフィー/質量分析計（Nano-LC-MS）で解析を行い、成熟型 *TOLS2* ペプチドの構造が、水酸化プロリンを含む 11 アミノ酸からなることを明らかにした（名古屋大学・松林嘉克博士との共同研究）。実際、

この成熟型 *TOLS2* ペプチドを人工合成して野生型シロイヌナズナに添加すると、側根創始細胞の数が減少し、形成される側根数も減少することが確認された（図 2）。これらの結果から、成熟型 *TOLS2* ペプチドには側根創始細胞の形成を抑制する働きがあることが明らかとなった。一般に、植物のペプチドホルモンはロイシンリッチリピート型受容体キナーゼ（LRR-RK）群とよばれるタンパク質群のいずれかによって受容されることが知られている。そこで、このグループに属する受容体キナーゼ遺伝子が欠損した複数のシロイヌナズナ変異体を調べたところ、RECEPTOR-LIKE 7（RLK7）受容体に欠損のある *rlk7* 変異体において、*TOLS2* ペプチドによる側根形成の抑制が全く起こらないことを見出した。また、生化学的な結合実験によって、*TOLS2* ペプチドが RLK7 タンパク質の細胞外受容ドメイン（ロイシンリッチリピート領域）と結合することが示された（名古屋大学・篠原秀文博士、松林嘉克博士との共同研究）。これらの結果から、*TOLS2* ペプチドの受容体が RLK7 であることが明らかとなった。根において RLK7 タンパク質は内鞘（側根創始細胞が生じる細胞層）、内皮、皮層で発現するが、側根創始細胞では発現がみられなかった。おそらく側根創始細胞の周辺の細胞でのみ、側根形成を抑制していると考えられる（主な発表論文 1）。

次に、CRISPR/Cas9法によるゲノム編集技術によって作出した *TOLS2* 遺伝子と *TOLS2* ペプチドに類似した PIP2 ペプチドをコードする遺伝子に欠損のある *pip2 tols2* 二重変異体、および *TOLS2* ペプチドを受容できない *rlk7* 変異体において、側根創始細胞がどのように形成されるのかを調べた。その結果、これらの変異体では側根創始細胞の数が多く、また野生型よりも短い間隔で生じてい

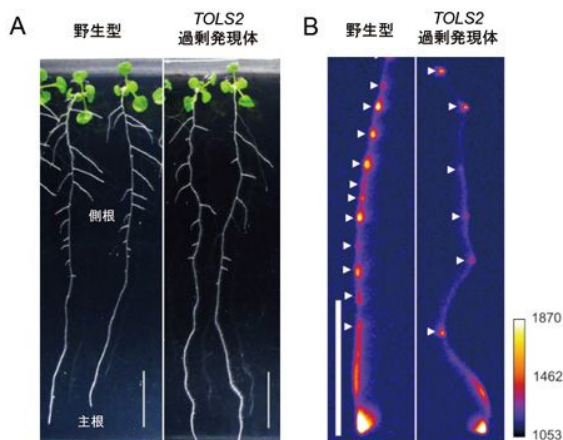


図1 *TOLS2* 遺伝子の過剰発現は側根創始細胞および側根の数を減少させる。A: シロイヌナズナ野生型 (Col) (左) と *TOLS2* 過剰発現体 (右) の 10 日目芽生え。スケールは 1 cm。B: シロイヌナズナ野生型 (Col) (左) と *TOLS2* 過剰発現体 (右) の根における *DR5::LUC* 遺伝子の発現。白矢じりは側根創始細胞を示す。スケールは 1 cm。

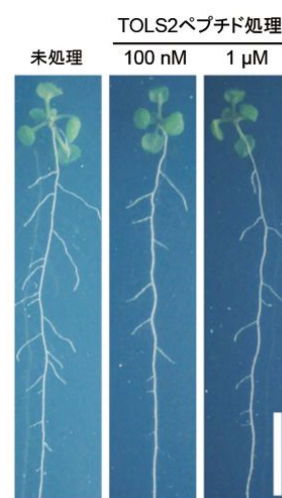


図2 *TOLS2* ペプチドは側根の数を減少させる。コントロールおよび *TOLS2* ペプチド (100 nM および 1 μM 濃度) を含む培地で生育させたシロイヌナズナ野生型 (Col) の 10 日目芽生え。スケールは 1 cm。

た。さらに、経時的に観察すると野生型と変異体のどちらの根においても、時折、側根創始細胞のマーカであるDR5活性のある部位が二つ近接して生じる場合が観察された。しかし、野生型では片方だけがDR5活性を強め、もう片方の活性を弱めるケースが多いのに対し、*rlk7*変異体では両方のDR5活性が強い状態を維持する傾向があることが明らかになった。これらの結果からも、TOLS2ペプチドとRLK7受容体が、側根創始細胞を生じる間隔を適切に保つ仕組みに必要であることが示された（主な発表論文等1）。このような一連の解析から、シロイヌナズナはオーキシンに応答してTOLS2ペプチドを側根創始細胞で誘導することで、RLK7受容体を介して近傍における側根創始細胞形成を非細胞自律的な方法で抑制する（側根形成の側方抑制）、という仕組みを提唱した（図3）（主な発表論文等1）。

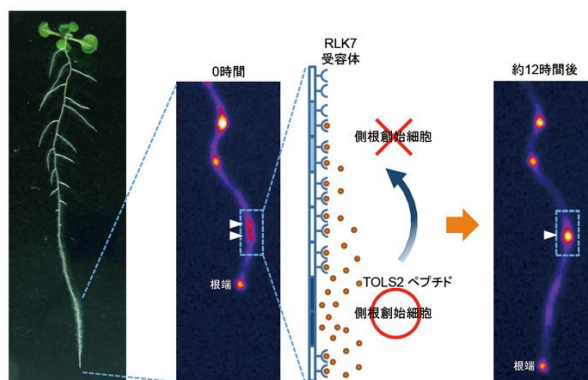


図3 TOLS2ペプチドとRLK7受容体による側根創始細胞の側方抑制（左写真）シロイヌナズナ野生型（9日目芽生え）。（中央と右の写真）根における側根創始細胞のマーカであるDR5マーカ遺伝子（DR5:Luciferase）の発現を示す。白矢じりは、DR5活性の高い部位。0時間（中央写真）では、DR5活性の高い部位が2つ隣接しているが、約12時間後（右写真）には、片方だけがDR5活性を強め、もう片方は活性を弱める。TOLS2ペプチドとRLK7受容体は、このような側根創始細胞の側方抑制に働くと考えられる。

さらに、*TOLS2* が *PUCHI* の機能の一部依存して側根形成開始を抑制すること、および *TOLS2* ペプチド処理によって *PUCHI* の発現が誘導されることに基づき、*TOLS2*-*PUCHI* による側根形成の抑制に関わる複数の因子を順遺伝学的・逆遺伝学的に探索した。その結果、*TOLS2* ペプチドによる *PUCHI* の発現応答が亢進する変異体や低下する変異体が単離された。

PUCHI による側根発生制御機構の解析：*PUCHI* 遺伝子が *LBD16* の標的遺伝子であることを *LBD16*-GR 植物を用いて明らかにした。また、*LBD16* による *PUCHI* の発現の時空間的制御について、両遺伝子のレポーターシステムを用いて解析した。その結果、*LBD16* の発現が最初見られる側根創始細胞では *PUCHI* は発現せず、側根創始細胞が最初の非対称分裂を行った後の娘細胞から *PUCHI* が発現することを見出した。また、野生型において *LBD16* 遺伝子のプロモーター制御下で *PUCHI* を発現させる（*PUCHI* の発現時期を早める）と、側根形成開始が抑制された（Goh et al., in revision）。そこで、*PUCHI* の標的遺伝子を明らかにするため、グルココルチコイドホルモン結合領域（GR）を融合させた *PUCHI*-GR 機能誘導植物体を用いて、側根発生に関わる *PUCHI* の下流遺伝子を同定し、カルス形成の細胞増殖に関与する遺伝子群などが見出された。

(2)放射パターン形成ロジック

ミチタネツケバナ放射パターン異常変異体の単離と解析：ミチタネツケバナの根の皮層・内皮始原細胞の娘細胞における並層分裂様式に異常がある突然変異体として、皮層・内皮組織が1層になる *single ground tissue layer (sgr)* 変異体（原因遺伝子候補はシロイヌナズナ *SHORT-ROOT* のホモログ遺伝子 *ChSHR*）および皮層と内皮があわせて2層になる *two ground tissue layer (tgr)* 変異体（原因遺伝子候補はサイトカニン受容体 *WOL/AHK4/CRE1* のホモログ遺伝子 *ChWOL*）を単離した。これらの変異体の解析と *ChSHR* と *ChWOL* の発現パターンの解析、シロイヌナズナオソログ遺伝子との比較解析から、根の皮層多層化の多様性を生み出す仕組みについて考察することが可能となった。

(3)根の成長・発生を制御する未知の代謝システム

根における *FBA1* を介した糖代謝の機能解析：プラスチド型 *FBA1* の欠損変異体 *fba1* では、子葉が融合する頻度が高い表現型を示した。胚における *DR::GFP*、*PIN1-GFP*、*FBA1-GFP* の発現パターンの解析から、胚発生における *FBA1* を介した糖代謝がオーキシン極性輸送や子葉原基の細胞分裂に大きく影響することが示唆された。一方、*fba1* と野生型の根における代謝産物の比較を試みたが、用いたサンプルでは *FBA* の基質となる物質は検出限界以下であったため、*fba1* の根の発生異常に関与する物質を絞り込むことはできなかった。*fba1* 変異体のメタボローム解析のためには、さらなる条件検討が必要である。

<引用文献>

1. Fukaki, H., Tameda, S., Masuda, H., and Tasaka, M. (2002) Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the *SOLITARY-ROOT/IAA14* gene of *Arabidopsis*. *Plant J.* 29, 153-168.
2. Fukaki, H., Nakao, Y., Okushima, Y., Theologis, A. and Tasaka, M. (2005) Tissue-specific expression of stabilized *SOLITARY-ROOT/IAA14* alters lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant J.* 44, 382-395.
3. Okushima, Y., Fukaki, H., Onoda, M., Theologis, A. and Tasaka, M. (2007) ARF7 and ARF19 regulate lateral root formation via direct activation of *LBD/ASL* genes in *Arabidopsis*.

Plant Cell 19,118-130.

- Goh, T., Joi, S., Mimura, T. and Fukaki, H. (2012) The establishment of asymmetry in *Arabidopsis* lateral root founder cells is regulated by LBD16/ASL18 and related LBD/ASL proteins. *Development* 139, 883-893.

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計16件)

- Toyokura, K., Goh, T., Shinohara, H., Shinoda, A., Kondo, Y., Okamoto, Y., Uehara, T., Fujimoto, K., Okushima, Y., Ikeyama, Y., Nakajima, K., Mimura, T., Tasaka, M., Matsubayashi, Y., Fukaki, H. (2019) Lateral Inhibition by a Peptide Hormone-Receptor Cascade during *Arabidopsis* Lateral Root Founder Cell Formation. *Developmental Cell* 48, 64-75. doi: 10.1016/j.devcel.2018.11.031. 査読有
- Orosa-Puente, B., Leftley, N., von Wangenheim, D., Banda, J., Srivastava, A.K., Hill, K., Truskina, J., Bhosale, R., Morris, E., Srivastava, M., Kumpers, B., Goh, T., Fukaki, H., Vermeer, J.E.M., Teva Vernoux, Dinneny, J.R., French, A.P., Bishopp, A., Sadanandom, A., Bennett, M.J. (2018) Root branching toward water involves posttranslational modification of transcription factor ARF7. *Science* 362, 1407-1410. doi: 10.1126/science.aau3956. 査読有
- Porco, S., Larrieu, A., Du, Y., Gaudinier, A., Goh, T., Swarup, K., Swarup, R., Kuempers, B., Bishopp, A., Lavenus, J., Casimiro, I., Hill, K., Benkova, E., Fukaki, H., Brady, S.M., Scheres, B., Péret, B., Bennett, M.J. (2016) Lateral root emergence in *Arabidopsis* is dependent on transcription factor LBD29 regulating auxin influx carrier *LAX3*. *Development* 143, 3340-3349. doi: 10.1242/dev.136283. 査読有
- Goh, T., Toyokura, K., Wells, D.M., Swarup, K., Yamamoto, M., Mimura, T., Weijers, D., Fukaki, H., Laplaze, L., Bennett, M.J., Guyomarc'h, S. (2016) Quiescent center establishment in *Arabidopsis* lateral root coincides with developmental phase transition to promote organ emergence. *Development* 143, 3363-3371. doi: 10.1242/dev.135319. 査読有
- Murphy, E., Vu, L.D., Lin, Z., Van den Broeck, L., Ramakrishna, P., van de Cotte, B., Gaudinier, A., Brady, S., Slane, D., Beeckman, T., Goh, T., Inze, D., Fukaki, H., De Smet, I. (2016) RALFL34 regulates formative cell divisions in *Arabidopsis* pericycle during lateral root initiation. *J. Exp. Bot.* 67, 4863-4875. doi: 10.1093/jxb/erw281. 査読有
- Ito, J., Fukaki, H., Onoda, M., Li, C., Li, L., Tasakam M., Furutani, M. (2016) Auxin-dependent compositional change in Mediator in ARF7 and ARF19 mediated transcription. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 113, 6562-6567. doi: 10.1073/pnas.1600739113. 査読有
- Chen, Q., Liu, Y., Maere, S., Lee, E., Van Isterdael, G., Xie, Z., Xuan, W., Lucas, J., Vassileva, V., Kitakura, S., Marhavý, P., Wabnik, K., Geldner, N., Benková, E., Le, J., Fukaki, H., Grotewold, E., Li, C., Friml, J., Sack, F., Beeckman, T., Vanneste, S. (2015) A coherent transcriptional feed-forward motif model for mediating auxin-sensitive PIN3 expression during lateral root development. *Nature Communications* 6, 8821. doi: 10.1038/ncomms9821. 査読有
- Voß, U., Wilson, M.H., Kenobi, K., Gould, P.D., Robertson, F.C., Peer, W.A., Lucas, M., Swarup, K., Casimiro, I., Holman, T.J., Wells, D.M., Péret, B., Goh, T., Fukaki, H., Hodgman, T.C., Laplaze, L., Halliday, K.J., Ljung, K., Murphy, A.G., Hall A.J., Webb A.A.R., Bennett, M.J. (2015) The circadian clock rephases during lateral root organ initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Communications* 6, 7641. doi: 10.1038/ncomms8641. 査読有
- Lavenus, J., Goh, T., Guyomarc'h, S., Hill, K., Lucas, M., Voss, U., Kenobi, K., Wilson, M., Farcot, E., Hagen, G., Guilfoyle, T.J., Fukaki, H., Laplaze, L., Bennett, M.J. (2015) Inference of the *Arabidopsis* lateral root gene regulatory network reveals a bifurcation mechanism that defines primordia flanking and central zones. *Plant Cell* 27, 1368-1388. doi: 10.1105/tpc.114.132993. 査読有
- Lavenus, J., Goh, T., Roberts, I., Guyomarc'h, S., Lucas, M., De Smet, I., Fukaki, H., Beeckmann, T., Bennett M., Laplaze, L. (2013) Lateral root development in *Arabidopsis*: fifty shades of auxin. *Trends in Plant Sci.* 18, 450-458. doi: 10.1016/j.tplants.2013.04.006. 査読有

[学会発表](計30件)

1. Fukaki, H., Mechanisms of Auxin-Regulated Lateral Root Formation in Arabidopsis Taiwan-Japan Plant Biology 2017, Academia Sinica, Taipei, Taiwan, 2017.11、国際、招待講演
2. Fukaki, H., Control of root system architecture through auxin-mediated lateral root formation Bilateral Closure Symposium of GDR Integrative Plant Biology Network, Domaine Lyon Saint- Joseph, Lyon, France, 2017.10、国際、招待講演
3. 郷 達明、深城 英弘、Malcolm J. Bennett、側根発生の3Dライブイメージングによる根端メリステム構築の解析、第68回日本細胞生物学会大会、京都、2016.6、ポスター発表
4. 郷 達明、横山 碧、上原 健生、豊倉 浩一、三村 徹郎、深城 英弘、シロイヌナズナのTOLS1/MAKR4は側根形成の開始を制御する、第57回日本植物生理学会年会、岩手大学、2016.3、口頭発表
5. 豊倉 浩一、三村 徹郎、深城 英弘、根における多層の皮層形成の分子機構の解析、第57回日本植物生理学会年会、岩手大学、2016.3、口頭発表（招待・特別）
6. 郷 達明、深城 英弘、Malcolm J. Bennett、シロイヌナズナの側根発生を3次元タイムラプスイメージングで視る、第38回日本分子生物学会年会 第88回日本生化学会大会 合同大会、神戸ポートアイランド、2015.12、口頭発表
7. 郷 達明、深城 英弘、Malcolm J. Bennett、側根発生の制御機構、日本植物学会第79回大会シンポジウム、新潟コンベンションセンター、2015.9、シンポジウム講演
8. 豊倉 浩一、深城 英弘、順遺伝学で明らかにするアブラナ科の根の形態進化、日本植物学会第79回大会、新潟コンベンションセンター、2015.9、シンポジウム講演
9. 郷 達明、深城 英弘、Malcolm J. Bennett、Visualization of Arabidopsis lateral root organogenesis using 3D time-lapse imaging、日本発生生物学会第48回年会、つくば国際会議場、2015.6、ポスター発表
10. Fukaki, H., Toyokura, K., Goh, T., Genetic regulatory mechanisms of lateral root spacing、第56回日本植物生理学会年会、東京農業大学世田谷キャンパス、2015.3、シンポジウム講演
11. 郷 達明、Soazig Guyomarc'h, Laurent Laplaze、深城 英弘、Malcolm J. Bennett、タイムラプスイメージングによるシロイヌナズナの側根発生の解析、第56回日本植物生理学会年会、東京農業大学 世田谷キャンパス、2015.3、口頭発表
12. 豊倉 浩一、篠田 明德、郷 達明、青木 優佳、三村 徹郎、深城 英弘、シロイヌナズナTOLS2 遺伝子は側根形成頻度を制御する第56回日本植物生理学会年会、東京農業大学 世田谷キャンパス、2015.3、口頭発表
13. 豊倉 浩一、篠田 明德、郷 達明、三村 徹郎、深城 英弘、転写因子 PUCHIを介したペプチドによる側根制御、日本植物学会第 78 回大会、明治大学生田キャンパス、2014.9、口頭発表
14. 深城 英弘、根の成長・発生ロジックの解明に向けて：オーキシンを介した側根形成機構、日本植物生理学会第55回年会、富山、2014.3、シンポジウム講演

〔その他〕

研究成果を紹介するホームページ等

http://www.kobe-u.ac.jp/NEWS/research/2016_09_13_01.html

http://www.kobe-u.ac.jp/research_at_kobe/NEWS/news/2019_01_07_01.html

6. 研究組織

(1)研究分担者 なし

(2)研究協力者

研究協力者氏名：郷 達明

ローマ字氏名：(GOH, tatsuki)

研究協力者氏名：豊倉 浩一

ローマ字氏名：(TOYOKURA, kohichi)

研究協力者氏名：三村 徹郎

ローマ字氏名：(MIMURA, tetsuro)

研究協力者氏名：工藤 洋

ローマ字氏名：(KUDOH, hiroshi)

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。