

平成30年6月22日現在

機関番号：14301

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：25113005

研究課題名(和文) 有性生殖の実現を可能にする発生ロジックの多元的かつ総合的理解

研究課題名(英文) Multidimensional exploration of logics of plant sexual development and reproduction

研究代表者

荒木 崇 (Araki, Takashi)

京都大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：00273433

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 82,600,000円

研究成果の概要(和文)：植物が有性生殖を実現するための発生ロジックを理解することを目指して、シロイヌナズナとゼニゴケを用いて、代謝を基盤とする花成を支える成長・発生ロジック、有性生殖の開始から成就に至る過程を支える発生ロジックの2つの研究項目で研究をおこなった。カリウムによる花成制御経路の解明、フロリゲン(FT蛋白質)輸送過程の時間的側面の解明と輸送に関わるFT蛋白質上のアミノ残基の同定、ゼニゴケの雄性生殖器官・配偶子形成過程の遺伝子発現レベルの枠組みの構築、生殖系列の分化と維持、精細胞形成などに関わる因子の同定、環境要因に応答した生殖器官誘導に関わる因子の同定、受精・胚発生や胞子形成に関する知見などの成果を挙げた。

研究成果の概要(英文)：In order to understand underlying logic of plant developmental process leading to successful sexual reproduction, (1) metabolic basis of regulation of floral transition (in Arabidopsis) and (2) whole process of sexual reproduction from the induction to fertilization and embryogenesis (in Marchantia) were studied. Main achievement includes elucidation of a regulatory pathway of flowering by potassium, elucidation of temporal aspect of florigen (FT protein) transport, identification of specific amino acid residues involved in FT transport, establishment of transcriptional framework for male sexual organ and gamete development, identification of factors involved in germline segregation, identification of factors involved in sperm cell differentiation, identification of factors involved in regulation of induction of sexual development in response to environmental stimuli, and novel findings on fertilization, early stages of embryogenesis and sporogenesis.

研究分野：植物の発生生物学

キーワード：有性生殖 花成 代謝 シロイヌナズナ ゼニゴケ 生殖器官形成 配偶子形成

1. 研究開始当初の背景

被子植物においては、有性生殖を実現するための重要な過程は生殖成長への発生プログラムの切り換え過程としての花成であり、その理解は農業上の応用のためにも極めて重要である。これまでのシロイヌナズナ、イネを中心とする研究から、日長・温度・光質といった環境情報にตอบสนองして花成のタイミングを決める機構と、システム的なシグナル分子である花成ホルモン(フロリゲン)の分子の実体と作用機構の要点は明らかになっていた。しかし、そうした機構をいわば下支えする内的な制御システムに関する理解は、依然として大きく立ち遅れていた。花芽分化開始から種子形成に至る一連の過程を実現するためには、これらの過程を好適な環境条件の下でおこなうとともに、有性生殖を可能にする資源(同化産物)の蓄積状態を適切にモニターし、さらに、個体内において資源の効果的な再配分をおこなうことが重要であると考えられた。その理解の上に、ようやく花成制御機構の総合的な理解が可能となると期待された。

シロイヌナズナでは、花芽分化開始から種子形成に至る一連の過程はそれぞれ詳細に研究されている。その反面、陸上植物の複雑化の極にある被子植物においては、有性生殖の全過程を視野に入れた研究を展開することは困難になりつつあり、特定の過程(例えば、花成)に焦点を絞らざるを得ない状況にあった。しかし、被子植物から他の植物に目を転じて、陸上植物が持つ基本的な発生過程をシンプルな形で保持している適切なモデル植物を選んで研究を展開することにより、代謝や物質生産までも視野に入れた有性生殖過程全体を総合的に捉える新たな研究の創出が可能となると期待された。

2. 研究の目的

上述の背景を踏まえて、本研究では、植物が有性生殖を実現するための発生ロジックを理解することを目指して、

研究項目 1. 代謝を基盤とする花成を支える成長・発生ロジック

研究項目 2. 有性生殖の開始から成就に至る過程を支える発生ロジック

の2つの研究項目を柱に研究を進めることにした。研究項目1では、花成研究における最も優れたモデル系であるシロイヌナズナを、研究項目2ではタイ類のモデル生物ゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*) を用いることにした。ゼニゴケは、他の計画班員(河内)

や連携研究者の大和らの主導により、日本発のユニークなモデル生物として基盤整備がなされてきたもので、陸上植物としての基本的な遺伝子セットと発生過程をもち、この目的に最も好適であると判断した。

花成は被子植物における有性生殖への移行のための重要な過程であり、環境情報(日長・温度・光質等)にตอบสนองして花成のタイミングを決める機構、システム的なシグナル分子(フロリゲン)の分子の実体と作用機構の要点は明らかになった。ことに、研究代表者は、フロリゲンの分子の実体と作用機構の解明のブレイクスルーに貢献した。しかし、花芽分化開始から種子形成に至る一連の過程を実現するために、資源(同化産物)の蓄積状態を適切にモニターして花成をおこない、代謝を再編して資源の効果的な再配分へと導く仕組みの理解は依然として極めて不十分であった。研究項目1では、代謝や物質生産という視点を取り入れることで花成過程を捉え直すことを目指した。

被子植物の複雑かつ洗練された有性生殖システムの基本は、植物が水圏から陸上に進出した際に確立され、かつ不可欠の役割を果たした。これを踏まえて、研究項目2では、基部陸上植物としての苔類に着目した。被子植物の研究では困難な、開始から成就に至る有性生殖の全過程を総合的に捉えることを視野に入れ、環境条件にตอบสนองした生殖器官の分化と配偶子形成から、受精を経て、胚発生と孢子形成(減数分裂)に至る一連の過程を解析することとした。

3. 研究の方法

研究項目1では、A. 花成のタイミングを決める代謝基盤、B. フロリゲン(FT蛋白質)によるシステム的なシグナル伝達を支える代謝基盤、C. 花成に伴う植物体リモデリングとその分子機構の3つに着目した。

Aでは、C/Nバランスや無機栄養環境(特に三大栄養素の一つカリウム)による花成制御の解析、miR156/SPL/AP2が関わる年齢経路の解析を中心に研究を進めた。Bでは、FT蛋白質輸送の可視化系などを用いて、葉からの搬出と茎頂における細胞間輸送の2つの過程を野生型と糖転流不全変異体等で解析することにした。有効な系がなかったFT蛋白質輸送の可視化系の確立やほとんど不明のままであった輸送過程の時間的側面の解析を進めた。Cでは、植物体の形態・体制のリモデリングに関わる転写因子の探索、フロリゲン複合体の活性調節因子BRC1の作用機構

の解析を進めることにした。

研究項目 2 では、A. 環境要因に応答した生殖器官の誘導から、B. 生殖器官分化・配偶子形成、C. 送精と受精、D. 胚発生と孢子体形成を経て、E. 孢子分化(減数分裂)に至る有性生殖過程全体を研究対象とすることにした。A, B, D に重点をおいた。全転写因子遺伝子のシステマティックな解析をおこなう他の計画研究班員(河内)や Y 染色体・精子機能の研究者である連携研究者・大和、班員の平井との緊密な連携により、B の中核をなす雄における生殖器官分化・配偶子形成や、C の精細胞排出や送精の機構などについて、代謝と物質生産も含めた解析を進めた。

4. 研究成果

以下に、主要な研究成果を列挙する。

- (1) 重金属結合蛋白質遺伝子 *NAKR1* の機能欠損変異体 (*nakr1*) の解析を通して、*NAKR1* により調節されたカリウム濃度が、*miR156* の RNA 量の制御を介して主に *SPL3* の mRNA 量を制御すること、そして、これによりフロリゲン遺伝子 *FT* が転写レベルで制御されることが明らかになった。これまでに、炭素(糖)、窒素、リン、ナトリウム(塩ストレス)がいずれも、年齢依存経路の中核を成す *miR156-SPL* モジュールを介して花成を制御することが明らかにされてきており、カリウムを加えた栄養環境による共通の制御モジュールを介した花成の制御という図式が明確になった。本研究の遂行過程で、*NAKR1* 蛋白質がフロリゲン(*FT* 蛋白質)輸送に関わることを他の研究グループから報告された。われわれ自身の解析系では *nakr1* 変異が *FT* 蛋白質輸送に与える影響を示すことは難しかったが、これを踏まえて、*Myb* 転写因子 *FE* (論文 13) とともに、*NAKR1* 蛋白質がフロリゲンの産生(*FT* 遺伝子の転写)と輸送の両面で花成を制御する因子であるとするモデルを提唱した(論文 3)。
- (2) フロリゲン(*FT* 蛋白質)輸送の時間的な側面に関する研究を完成させ、*FT* 遺伝子の転写誘導 8 時間後には花成を起こすのに十分な量の *FT* 蛋白質の篩部への積み込みがあること、12 時間後には茎頂での *FT* 蛋白質の蓄積と下流遺伝子の発現誘導が確認できることを明らかにした(論文 1)。また、*FT* 蛋白質表面に位置する V70, S76, R83 の 3 つのアミノ酸残基が輸送に関わる重要な残基であることを明らかにした。

カボチャの系を用いた輸送過程の解析の結果(論文 19)や *FT* 蛋白質の篩部への積み込みに関わる因子として報告されている *FTIP1* との相互作用能と合わせて、これら 3 つのアミノ酸残基は、篩部への積み込みや篩管内における輸送ではなく、茎頂下部における積み下ろし以降のステップに関わると考察される(論文 1)。

- (3) フロリゲン遺伝子 *FT* の転写レベルの制御に関わる因子として、赤色光・遠赤色光受容体 *phyB* および転写制御因子 *CO* と相互作用する新規因子 *PHL* を同定し、その作用機構を解析した(論文 18 ほか)。
- (4) フロリゲン複合体形成に必須の *bZIP* 転写因子 *FD* のリン酸化を担う主要なキナーゼが *CPK33* であることを明らかにした(論文 11, 15 ほか)。
- (5) フロリゲン(*FT* 蛋白質)とその相互作用因子 *BRC1* による腋芽形成の調節に関して知見を得た(論文 17)。
- (6) フロリゲン遺伝子 *FT* の転写レベルの制御における概日時計や光受容体のはたらきについて新たな知見を得た(論文 2, 4, 6, 7, 12, 14, 16 ほか)。
- (7) ゼニゴケ雄株の生殖枝(雄器床)から様々な発生段階の造精器を単離し、トランスクリプトーム(RNA seq)解析をおこなった。同時に、発芽後すぐの若い配偶体、栄養成長期の配偶体(葉状体)、雌雄の生殖枝(雄器床)、雌の生殖枝(雌器床)、受精後の孢子体を含む雌器床についても解析し、造精器で特異的に発現し、雄における生殖器官分化・配偶子形成に関わる遺伝子を探索した。その結果、その時点で予測されていた約 23,500 個の遺伝子のうち約 11,770 個が造精器で発現し、そのうち約 1710 個が造精器特異的に発現することが明らかになった。それらの GO 解析や相同性解析から、被子植物の運動性を持たない精細胞形成との共通因子や、共通因子にはない動物の運動性の精子形成との共通因子などの特徴を見出した。さらに、雄性生殖器官分化・配偶子形成の制御因子の候補として、13 個の造精器特異的な転写因子を見出した。その中には、被子植物の精細胞形成で重要な役割を果たすことが報告されている *DUO1*, *DAZ1/DAZ2* などのオルソログ遺伝子が含まれていた(論文 8)。
- (8) 造精器特異的な転写因子遺伝子とその相同遺伝子の中から、*MpDUO1*, *MpDAZ1*, *MpMID*, *MpRWP* などを選び、造精器と精

細胞の分化過程における発現や、機能欠損変異体の表現型解析をおこなった。その結果、被子植物における精細胞形成のマスター制御因子である DUO1 の役割はゼニゴケにおいても保存されていることが明らかになった。しかし、MpDUO1 は被子植物の DUO1 とは異なり、精細胞を生じる細胞分裂の制御には関与せず、鞭毛形成や核凝縮などの精細胞の形態形成に関わることがわかった。また、被子植物で DUO1 の制御下で精細胞分化に関わっている DAZ1/DAZ2 のオルソログ遺伝子 MpDAZ1 も MpDUO1 の制御下であり、精細胞の形態形成に関わることが明らかになった。シロイヌナズナの AtDUO1 とゼニゴケの MpDAZ1 は、精細胞特異的なプロモーター活性や蛋白質機能（結合 DNA 配列の配列特異性）がよく保存されており、機能に部分的な互換性があることもわかった。これらから、DUO1-DAZ モジュールが苔類から被子植物に至る陸上植物で保存された精細胞分化の制御モジュールであるという仮説を立てた。これに対して、ボルボックス目の緑藻類で異型配偶子性と精細胞分化に重要な役割を果たすことが知られている MID のオルソログ遺伝子 MpMID は、ゼニゴケでは精細胞特異的に発現するが、精細胞分化には必須でないことが明らかになった。これらを踏まえて、陸上植物に至る系統における精細胞分化の起源を探る目的で、陸上植物の姉妹群であるシャジクモ植物の中から、精細胞を形成するシャジクモ (*Chara* 属) 接合による生殖をおこない精細胞を形成しなくなったミカツキモ (*Closterium* 属) などの接合藻類、有性生殖が報告されていない、*Mesostigma*, *Klebsormidium* を選び、DUO1 オルソログ遺伝子の有無を調べた。その結果、シャジクモと接合藻類には DUO1 オルソログ遺伝子が存在すること、前者では DUO1 としての蛋白質機能は獲得されているが発現の精細胞特異性は確立していないこと、後者では結合 DNA 配列の配列特異性を決定する領域に変異が蓄積し、DUO1 としての蛋白質機能が失われていると考えられ、ミカツキモでは発現の生殖相特異性も失われていることなどが明らかになった。これらの知見から、シャジクモの祖先において祖先的な R2R3-MYB (S18 群) から DNA 結合ドメインの変化により DUO1 が生じて精細胞分化を担うように

なり、発現の精細胞特異性が確立され、これが陸上植物に継承された、接合藻類では精子と卵による生殖が二次的に失われるのに伴い DUO1 機能が失われた、というシナリオを考えることができた。

以上をまとめた論文 (Higo, Kawashima *et al.*) を投稿中である。

- (9) 本研究開始前から着目していた 2 つの SPL 転写因子 (MpSPL1, MpSPL2) の発現および機能解析から、MpSPL1 が雌雄の配偶子器 (造卵器と造精器) において、配偶子に分化する生殖系列とその外側を包んで生殖系列を保護する栄養系列の細胞の分離に関わること、MpSPL2 が環境要因 (日長と光質) に応答した生殖器形成の誘導の調節に関わることが示唆された。生殖系列と栄養系列の分離に関しては、当初は造精器特異的な転写関連遺伝子として取り上げた MpMS1 が分化のごく初期の造卵器においても発現して、雌雄の配偶子器における生殖系列の分離とその後の維持に関わることがわかった。MpSPL2 については、公募班員の濱田博士らとの共同研究により miR529c による負の制御を受けること、生殖器形成が誘導されない環境条件 (短日・遠い赤色光に乏しい光環境) では、miR529c による MpSPL2 の負の制御が生殖器分化開始の抑制に重要な役割を持つことが明らかになった。被子植物の場合と同様に、miR-SPL モジュールが環境に応答した生殖成長への移行を制御しているという図式が考えられる。これらをまとめた濱田班ほかとの共著論文 (Tsuzuki *et al.*) が現在、論文改定中である。さらに、計画研究班員の河内博士らとの共同研究により、彼らが発見した生殖器分化開始のマスター制御因子 BNB が miR529c-MpSPL2 モジュールの制御化にあることを示す知見を得た。
- (10) 本研究開始前から着目していた転写因子 MpLFY がゼニゴケにおいては受精卵の第一分裂には必須ではないことが明らかになった。同様に、別の転写因子 MpWOX も受精卵の第一分裂には必須ではない。これらは蘚類ヒメツリガネゴケで報告されているのとは大きく異なる。受精後の初期胚発生過程の観察から、第一分裂は受精後約 3 日後におこること、第一分裂はやや小さめの基部側娘細胞とやや大きめの頂端側娘細胞 (体積比 1:1.44 程度) を生じる軽微な不等分裂であるこ

とがわかった。またヒメツリガネゴケとは異なり、第二分裂以降に頂端細胞（幹細胞）が維持されることはない。これらの基本的な違いが2つの転写因子（LFYとWOX）の役割の違いと関係していると推察される。

(11) 前述のMpMS1は、被子植物では葯のタペート細胞で発現して花粉（小孢子）壁の形成に重要な役割を果たすMS1のオルソログであることから、胞子体におけるMpMS1の発現を解析し、発生中の胞子嚢の胞原細胞で特異的に発現することを確認した。胞原細胞は胞子母細胞（減数分裂により胞子を生じる）と弾糸細胞を生じる細胞であり、弾糸細胞が葯のタペート細胞に相当すると考えられている。技術的な難しさはあるものの、今後の研究により、胞子形成におけるMpMS1の役割が明らかになると期待する。

(12) 造精器を中心とする様々な器官のトランスクリプトーム解析やLFY, SPL等の転写因子ファミリーの解析などを通して、ゼニゴケのゲノム論文などに寄与した（論文5）また、国際学術誌における最初のゼニゴケ特集号を企画・編集し、遺伝子・蛋白質・変異体等の命名ルールの策定と公表などに参画した（論文9, 10）

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 41 件）

1. Endo, M., Yoshida, M., Sasaki, Y., Negishi, K., Horikawa, K., Daimon, Y., Kurotani, K.-i., Notaguchi, M., Abe, M., and Araki, T. (2018) Reevaluation of florigen transport kinetics with separation of function mutations that uncouple flowering initiation and long-distance transport. *Plant Cell Physiol.* **59**, 印刷中. Published online on Mar. 19, 2018. DOI: 10.1093/pcp/pcy063
2. Inoue, K., and Araki, T., and Endo, M. (2018) Oscillator networks with tissue-specific circadian clocks in plants. *Semin Cell Dev Biol.* 印刷中. Published online on Sep. 8, 2017. DOI: 10.1016/j.semcdb.2017.09.002
3. Negishi, K., Endo, M., Abe, M., and Araki, T. (2018) *SODIUM POTASSIUM ROOT DEFECTIVE1* regulates *FLOWERING LOCUS T* expression via microRNA156-*SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE3* module in response to potassium conditions. *Plant Cell Physiol.* **59**, 404-413. DOI: 10.1093/pcp/pcx199
4. Inoue, K., Araki, T., and Endo, M. (2018) Circadian clock during plant development. *J Plant Res* **131**, 59-66. DOI: 10.1007/s10265-017-0991-8
5. Bowman, J.L., Kohchi, T., Yamato, K.T., (10人省略) Araki, T., (98人省略) Schmutz, J. (2017) Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell* **171**, 287-304. DOI: 10.1016/j.cell.2017.09.030
6. Inoue, K., and Araki, T., and Endo, M. (2017) Integration of input signals into the gene network in the plant circadian clock. *Plant Cell Physiol.* **58**, 977-982. DOI: 10.1093/pcp/pcx066
7. Endo, M., Araki, T., and Nagatani, A. (2016) Tissue-specific regulation of flowering by photoreceptors. *Cell Mole Life Sci* **73**, 829-839. DOI: 10.1007/s00018-015-2095-8
8. Higo, A., Niwa, M., Yamato, K. T., Yamada, L., Sawada, H., Sakamoto, T., Kurata, T., Shirakawa, M., Endo, M., Shigenobu, S., Ishizaki, K., Nishihama, R., Kohchi, T., and Araki, T. (2016) Transcriptional framework of male gametogenesis in the liverwort *Marchantia polymorpha* L. *Plant Cell Physiol.* **57**, 325-338. DOI: 10.1093/pcp/pcw005
9. Bowman, J.L., Araki, T., (18人省略) Yamato, K.T., Zachgo, S., and Kohchi, T. (2016) The naming of names: guidelines for gene nomenclature in *Marchantia*. *Plant Cell Physiol.* **57**, 257-261. DOI: 10.1093/pcp/pcv193
10. Bowman, J.L., Araki, T., and Kohchi, T. (2016) *Marchantia*: past, present and future. *Plant Cell Physiol.* **57**, 205-209. DOI: 10.1093/pcp/pcw023
11. Kawamoto, N., Endo, M., and Araki, T. (2015) Expression of a kinase-dead form of CPK33 involved in florigen complex formation causes delayed flowering. *Plant Sign Behav* **10**, e1143999, 1-2. DOI: 10.1080/15592324.2015.1086856
12. Shimizu, H., Katayama, K., Koto, T., Torii, K., Araki, T., and Endo, M. (2015) Decentralized circadian clocks process thermal and photoperiodic cues in specific tissues. *Nature Plants* **1** (11), article number 15163, 1-6. DOI: 10.1038/nplants.2015.163
13. Abe, M., Kaya, H., Watanabe-Taneda, A., Shibuta, M., Yamaguchi, A., Sakamoto, T., Kurata, T., Ausin, I., Araki, T., and Alonso-Blanco, C. (2015) FE, a phloem-specific Myb-related protein, promotes flowering through transcriptional activation of *FLOWERING LOCUS T* and *FLOWERING LOCUS T INTERACTING PROTEIN 1*. *Plant J* **83**, 1059-1068. DOI: 10.1111/tpj.12951
14. Shimizu, H., Araki, T., and Endo, M. (2015) Photoperiod sensitivity of the Arabidopsis circadian clock is tissue-specific.

Plant Sign Behav 10, e1010933, 1-2.
DOI: 10.1080/15592324.2015.1010933

15. Kawamoto, N., Sasabe, M., Endo, M., Machida, Y., and Araki, T. (2015) Calcium-dependent protein kinases responsible for the phosphorylation of a bZIP transcription factor FD crucial for the florigen complex formation. *Sci Rep* 5, 8341. 1-9. DOI: 10.1038/srep08341
16. Endo, M., Shimizu, H., Nohales, M.A., Araki, T., and Kay, S.A. (2014) Tissue-specific clocks in Arabidopsis show asymmetric coupling. *Nature* 515, 419-422.
DOI: 10.1038/nature13919
17. Niwa, M., M., Endo, M., and Araki, T. (2013) Florigen is involved in axillary bud development at multiple stages in Arabidopsis. *Plant Sign Behav* (11), e27167, 1-3.
DOI: 10.4161/psb.27167
18. Endo, M., Tanigawa, Y., Murakami, T., Araki, T., and Nagatani, A. (2013) PHYTOCHROME-DEPENDENT LATE-FLOWERING accelerates flowering through physical interactions with phytochrome B and CONSTANS. *Proc Natl Acad Sci USA* 110, 18017-18022. DOI: 10.1073/pnas.1310631110
19. Yoo, S.-C., Chen, C., Rojas, M., Daimon, Y., Ham, B.-K., Araki, T., and Lucas, W. (2013) Phloem long-distance delivery of FLOWERING LOCUS T (FT) to the apex. *Plant J* 75, 456-468. DOI: 10.1111/tbj.12213

他22件 (うち連携研究者のみの論文16件)

〔学会発表〕(計 60 件)

1. 荒木 崇 Male germline and gamete development in a basal land plant *Marchantia polymorpha*. (口頭, 招待) Cold Spring Harbor Symposium "Plant Cell and Developmental Biology" 2017年5月25日, Suzhou Dushu Lake Conference Center (Suzhou, China)
2. 荒木 崇 Role of *DUOI* in male gamete development in land plants (口頭, 招待) The 65th NIBB Conference "Renaissance of *Marchantia polymorpha* -the genome and beyond-" 2017年12月18日, Okazaki Conference Center (Okazaki, Japan)
3. 荒木 崇 Transcription factors involved in male germline development in *Marchantia polymorpha*. (口頭, 招待) EMBO Workshop "New model systems for early land plant evolution" 2016年6月24日, Gregor Mendel Institute (Vienna, Austria)

他 57 件 (連携研究者のみによる発表は除く)

〔図書〕(計 4 件)

1. 浅見忠男・柿本辰男 (編) 『新しい植物ホルモンの科学 第3版』講談社サイエンティフィク. 2016年11月. (第10章分担執筆)
- ほか3件

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)
取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

研究室ホームページ:

<http://www.lif.kyoto-u.ac.jp/labs/plantdevbio/index.html>

研究領域ホームページ:

<http://logics.plantdev.biol.s.u-tokyo.ac.jp>

新聞発表:

1 件 (論文 22 に関して。京都新聞 (10 月 15 日夕刊 12 面)、日刊工業新聞 (10 月 15 日 21 面) および日本経済新聞 (10 月 15 日夕刊 18 面))

ほかに研究代表者が主体でないもの 2 件
アウトリーチ活動 (連携研究者を含む):

広報誌・パンフレット 2 件

一般向け講演会・セミナー 4 件

小・中・高向け授業・実験・実習 21 件

イベント出展・参加 11 件

放送大学主任講師 (「植物の科学'15」) として、本研究の成果を含む植物科学の一般市民への紹介に努めた。

6. 研究組織

(1) 研究代表者

荒木 崇 (ARAKI, Takashi)

京都大学・大学院生命科学研究科・教授

研究者番号: 00273433

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

大和 勝幸 (YAMATO, Katsuyuki T.)

近畿大学・生物理工学部・教授

研究者番号: 50293915

(平成 25~29 年度)

遠藤 求 (ENDO, Motomu)

京都大学・大学院生命科学研究科・准教授

研究者番号: 80551499

(平成 25 年度)

丹羽 優喜 (NIWA, Masaki)

京都大学・大学院生命科学研究科・助教

研究者番号: 40756780

(平成 27 年度)

田岡 健一郎 (TAOKA, Ken-ichiro)

横浜市立大学・木原生物学研究所・

特任助教

研究者番号: 00467698

(平成 28~29 年度)

(4) 研究協力者

丹羽 優喜 (NIWA, Masaki) (ポスドク)

肥後 あすか (HIGO, Asuka) (ポスドク)

井上 圭佑 (INOUE, Keisuke) (ポスドク)

[他経費]

富田 由妃 (TOMITA, Yuki) (技術補佐員)

大学院学生約 10 名