

平成 30 年 6 月 22 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04390

研究課題名(和文)花成ホルモン(フロリゲン)の長距離輸送と作用の分子機構の解析

研究課題名(英文)Study of molecular mechanisms of florigen transport and function

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) 13,900,000円

研究成果の概要(和文)：花成ホルモン(フロリゲン, FT蛋白質)に関して、その輸送の時間的な側面や葉における篩管要素への積み込みから茎頂分裂組織の細胞への細胞間輸送による伝搬までの過程、茎頂分裂組織における分布様態や作用機構には未解明の課題が多く残されていることから、これら2つの研究課題について研究をおこなった。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、NaK1 とカリウムによるmiR156-SPLモジュールを介したフロリゲン遺伝子(FT遺伝子)の転写制御による花成制御経路の解明、花成前の茎頂分裂組織におけるFT蛋白質の一過的な蓄積の発見などの成果を挙げた。

研究成果の概要(英文)：Although molecular identity of florigen as FT protein was firmly established, many aspects of florigen still remain elusive. With this in mind, we studied temporal aspect of florigen transport and amino acid residues of FT protein specifically involved in its transport, spatial distribution and dynamics of FT protein in shoot apical meristem, and some factors involved in florigen production, complex formation and function. Main achievement includes elucidation of temporal aspect of florigen (FT protein) transport, identification of 3 specific amino acid residues involved in FT transport, discovery of transient accumulation of FT protein in shoot apical meristem before and during floral transition, and elucidation of a regulatory pathway of flowering by heavy-metal binding protein NaKR1 and potassium through transcriptional regulation of FT via miR156-SPL module.

研究分野：植物の発生生物学

キーワード：花成 花成ホルモン フロリゲン シグナル伝達 シロイヌナズナ

1. 研究開始当初の背景

被子植物においては、栄養成長から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は、生活環における最も重要な過程のひとつであり、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、イネなどを中心とする研究から、日長・温度・光質といった環境情報や齢などの内的な要因に応答して花成のタイミングを決める機構、システミックな長距離シグナル分子である花成ホルモン（フロリゲン、FT 蛋白質）の分子の実体、および茎頂分裂組織における花成ホルモンの作用機構、といったことの要点は明らかになった。

花成ホルモンは、FT（シロイヌナズナ）、*Hd3a*（イネ）に代表される FT ファミリーの遺伝子にコードされる分子量約 20kDa の蛋白質性の長距離シグナル分子であり、多くの植物種でよく保存されている。シロイヌナズナでは、FT 遺伝子（FT 蛋白質）は子葉・葉の維管束の篩部伴細胞で転写翻訳され、篩管要素の積み込まれた後、篩管を通して茎頂分裂組織の下部まで輸送され、篩管から積み降ろされ、細胞間輸送により茎頂分裂組織の細胞に伝搬されると考えられている。FT 蛋白質は、茎頂分裂組織のほか、腋芽分裂組織などにも輸送され、花成のほか腋芽の発達や側枝の伸長の調節といった、花成に伴う植物個体全体の協調的な成長の調節にも関わることが、申請者らの研究を含む近年の研究により明らかになってきた（Niwa et al. 2013; Hiraoka et al. 2013; 総説 Pin & Nilsson 2012）。また、植物種によっては、ジャガイモの塊茎形成のような、地下茎の茎頂分裂組織における貯蔵器官の分化過程に FT 相同蛋白質が長距離シグナル分子として関わるということが明らかにされている例もある（Navarro et al. 2011）。

このように、FT 相同蛋白質は、葉で産生され、分裂組織において作用する長距離シグナル分子というユニークな性質を持つが、その輸送過程についてはほとんど明らかになっていなかった（総説 Liu et al. 2013）。わずかに、シロイヌナズナで、葉における篩部伴細胞から篩管要素への積み込みに関わる FT 蛋白質相互作用因子 FTIP1 が同定されている（Liu et al. 2012）ほか、申請者と W. Lucas 教授のグループの共同研究（Yoo et al. 2013）により、FT 蛋白質上で長距離輸送に重要な 3 つのアミノ酸残基の存在が示唆されているのみであった。そのため、葉における篩管要素への積み込みから、茎頂分裂組織の細胞への細胞間輸送による伝搬までの全過程の理解にはほど遠いと

言わざるを得ない状況であった。一方、茎頂分裂組織における花成ホルモンとしての FT 蛋白質の作用機構に関しては、パートナーである bZIP 転写因子 FD の発見と花芽形成遺伝子 *API* の発現制御との関連づけ（Abe et al. 2005; Wigge et al. 2005）以降、イネにおけるフロリゲン複合体の構造解明と 14-3-3 蛋白質による仲介の発見（Taoka et al. 2011）を筆頭に、FD と制御標的としての *API* 相同遺伝子の保存性（Tsuji et al. 2013）、新たな FT 蛋白質相互作用因子としての TCP 転写因子群の同定（Niwa et al. 2013; Ho & Weigel 2014）といった大きな進展があった。しかし、イネにおける初期の報告（Tamaki et al. 2007）を除けば、茎頂分裂組織における FT 蛋白質の分布の観察に成功した例はないのが実情であった（Corbesier et al. 2007; Jaeger & Wigge 2007; Notaguchi et al. 2008 など）。したがって、本研究の開始当初において、茎頂分裂組織における FT 蛋白質の分布様態の解明は、輸送過程とともに、未解決の課題であった。

2. 研究の目的

以上の背景を踏まえて本研究では、
研究課題 1. 葉における篩管要素への積み込みから、茎頂分裂組織の細胞への細胞間輸送による伝搬までの過程

研究課題 2. 茎頂分裂組織における分布様態と花芽形成と花序分裂組織維持の分子機構
の 2 つの研究課題に取り組むことにした。

1. 葉における篩管要素への積み込みから、茎頂分裂組織の細胞への伝搬までの過程

A. 輸送の時間的な側面 輸送過程に関しては、まず時間的な側面がこれまでほとんど解析されていないことが大きな問題として挙げられる。申請者らは、*proHSP18.2:FT-T7; ft* 形質転換体を用いた一葉身における FT 蛋白質の発現誘導系（Notaguchi et al. 2008）を改良することで、FT 蛋白質の発現誘導後の輸送の時間的な側面について解析に着手しており、これを用いて時間的な側面を明らかにすることにした。また、この系を用いた 1 アミノ酸置換変異型 FT 蛋白質の解析から、茎頂分裂組織における花成促進能と長距離輸送能に重要な領域・アミノ酸残基を明らかにすることを目指した。

B. 茎頂分裂組織下部における細胞間輸送 シロイヌナズナでは、長距離の輸送過程の可視化と、次項の課題である茎頂分裂組織における FT 蛋白質の分布様態の解析において、残念ながら FT-GFP 融合蛋白質の有用性はかなり限定されている（Corbesier et al. 2007;

Notaguchi et al. 2008; Notaguchi et al. 2009)。しかし、FT 蛋白質の細胞間輸送や葉からその葉脈にある腋芽分裂組織への輸送の検証には有効であることがわかっている (Yoo et al. 2013; Niwa et al. 2013)。そこで、*proSUC2:FT-EGFP*; *ft* 形質転換体等を用いて、茎頂分裂組織下部における細胞間輸送過程を明らかにすることを旨とした。また、野生型 FT 蛋白質に加え、これまでに得ている 1 アミノ酸残基の置換変異型 FT 蛋白質を用いることで細胞間輸送過程に関わる FT 蛋白質上の領域・アミノ酸残基を明らかにすることを旨とした。

C. 輸送に関わる新規因子 FT 蛋白質の輸送に関わる因子としては FTIP1 蛋白質が報告された唯一の例である (Liu et al. 2012)。そこで、遺伝学的アプローチと逆遺伝学的なアプローチにより、輸送過程に関わる新規因子の探索を試みることにした。

2. 茎頂分裂組織における分布様態と花芽形成と花序分裂組織維持の分子機構

A. 茎頂分裂組織における分布様態 シロイヌナズナでは、茎頂分裂組織における FT 蛋白質の分布様態が明らかにされていない。*proSUC2:FT-EGFP*; *ft* 形質転換体 (極早咲き) を用いて、花成前後の芽生えの茎頂分裂組織で FT-EGFP 融合蛋白質の分布動態を解析することで、茎頂分裂組織における FT 蛋白質の分布様態を明らかにすることを旨とした。

B. FT 蛋白質と相互作用する転写制御関連因子 これまでに FT 相同蛋白質と相互作用する因子が多数報告されている。しかし、それらはいずれも花成制御において FT 相同蛋白質とは相反する役割を持つ TFL1 相同蛋白質 (アンチフロリゲン) とも相互作用するものであり、FT 相同蛋白質と特異的に相互作用する因子は申請者らによる BRC1 の報告例 (Niwa et al. 2013) のみである。FT 相同蛋白質と特異的に相互作用しフロリゲン複合体の活性をになう因子や、フロリゲン複合体形成に関わる FD キナーゼ (Kawamoto et al. 2015) のような新規制御因子の解析をおこなうことにした。

3. 研究の方法

研究課題 1.

A. 輸送の時間的な側面

proHSP18.2:FT-T7; *ft* 形質転換体を用いた一葉身における FT 蛋白質の発現誘導系の改良版 (葉身の熱ショック処理の仕方を改良した) を用いて、T7 タグ付きの FT 蛋白質一過的に発現し、発現誘導処理後様々な時間に茎頂をサンプリングして、抗 T7 抗体を用いて

FT 蛋白質を検出した。その際に、FT 蛋白質の発現を誘導した葉身を誘導後の様々な時間に切除するなどの操作を加えた。実験に用いた植物の一部は、花をつける時期まで育成し、花成までに要する時間 (花成誘導効果の指標) を調べた。また、茎頂におけるフロリゲン複合体の制御標的遺伝子 (*SOCI*, *FUL*, *API*) の発現を RT-qPCR, *in situ* RNA hybridization により調べた。同様の解析を 1 アミノ酸置換変異型 FT 蛋白質に対してもおこなった。

B. 茎頂分裂組織下部における細胞間輸送

proSUC2:FT-EGFP 形質転換体の芽生えの根や胚軸の維管束篩部周辺の細胞における FT-EGFP 蛍光の分布を観察することで、まず、細胞間輸送に関する情報を得た。ついで、同様の解析を 1 アミノ酸置換変異型 FT 蛋白質に対してもおこなうことで、FT 蛋白質上で細胞間輸送に関わるアミノ酸残基の探索を試みた。

C. 輸送に関わる新規因子

遺伝学的アプローチでは、報告されている表現型から輸送過程の異常が予想される *nakr1* 変異体 (Tian et al. 2010) を輸送に関わる新規因子の候補の一つと考えて解析を進めた。また、*proSUC2:FT-EGFP*; *ft* 形質転換体や *proRBCS:FT-GLI*; *gli* 形質転換体 (Yoo et al. 2013) 等を親株として用いて、細胞間輸送異常を示す変異体のスクリーニングを試みた。研究課題 2.

A. 茎頂分裂組織における分布様態

proSUC2:FT-EGFP; *ft* 形質転換体の芽生えの茎頂部を花成の前後 (発芽後 5~10 日目) を中心に観察した。同様の解析を 1 アミノ酸置換変異型 FT 蛋白質に対してもおこなった。

B. FT 蛋白質と相互作用する転写制御関連因子

まず FT 相同蛋白質と特異的な相互作用因子 BRC1、フロリゲン複合体形成に関わる FD キナーゼ CPK33 と 14-3-3 蛋白質などに着目して、それらの花成制御への寄与を確認するための解析を進めた。

以上に加えて、フロリゲン (FT 蛋白質) 遺伝子の発現制御に関わる諸因子の理解の深化を旨とした。

4. 研究成果

研究課題 1 では、これまでほとんど理解されていなかったフロリゲン (FT 蛋白質) 輸送過程の時間的側面と輸送に関わる FT 蛋白質上のアミノ残基について明らかにすることができた。それらは、茎頂分裂組織下部における細胞間輸送への関与が期待されるもの

であった。また、輸送に関わることが期待された因子の解析から、これまでほとんど知られていなかった、三大無機栄養素の一つカリウムによる花成制御経路を明らかにすることができた。

研究課題2では、FT蛋白質が花成前の茎頂分裂組織で短期間、いわば一過的に蓄積することを示唆する知見を得た。また、フロリゲンの産生と輸送の両面を制御する転写因子FE、bZIP転写因子FDのリン酸化キナーゼCPK33、フロリゲン複合体形成に必須の14-3-3蛋白質遺伝子などに関する知見を得た。

以下に、主要な研究成果を列挙する。

(1) 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などを明らかにした。これらの知見は、古典的な生理学実験から推定されてきたフロリゲン輸送にかかる時間と矛盾しないものであり、特にシロイヌナズナの生理学実験 (Corbesier et al. 1996) とよく合致するものであった。(論文2)。

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。以前におこなったカボチャの系を用いた輸送過程の解析の結果 (Yoo et al. 2013) 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つのアミノ酸残基が関与するステップは、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であると考察された。特に、茎頂分裂組織下部における細胞間輸送への関与が期待される(論文2)。

(2) 報告されている機能欠損変異体(*nakr1*)の表現型から輸送過程に関わる新規因子であることが予想された重金属結合蛋白質NAKR1については、われわれ自身の解析系ではFT蛋白質への関わりを積極的に示すことは難しかった。しかし、本研究の遂行過程で、NAKR1蛋白質がフロリゲン (FT蛋白質) 輸送に関わることが他の研究グループから報告された (Zhu et al. 2016)。

一方、われわれは *nakr1* 変異体の解析を通

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を明らかにした。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。

以上を踏まえて、(4)に後述するMyb転写因子FE(論文12)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4)。

(3) 花成の前後時期(発芽後5~10日目)を中心にした*proSUC2:FT-EGFP*; *ft*形質転換体の芽生えの茎頂部の観察から、FT-EGFP蛋白質の蛍光は花成前の茎頂分裂組織で短期間、いわば一過的に観察されることがわかった。同様の知見は、阿部光知博士の研究室(東京大学)の独立の観察からも得られていることから、シロイヌナズナの茎頂分裂組織におけるフロリゲンの動態の一端を捉えることができたものとする。これまで茎頂分裂組織におけるFT蛋白質の分布の観察に成功した例なかった (Corbesier et al. 2007; Jaeger & Wigge 2007; Notaguchi et al. 2008 など) のは、観察に用いる植物がFT蛋白質の高発現により極早咲きになっており、観察をおこなった時期が花成がおきてからしばらく後の植物であり、FT蛋白質が消失した後であったことによると考えられる。

(4) 阿部光知博士(東京大学)らとの共同研究により、Myb転写因子FEがフロリゲン遺伝子FTとフロリゲン輸送因子遺伝子FTIP1の転写を制御することを明らかにした(論文12)。

(5) 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であることを明確に示す知見を得た(論文10, 14)。

(5) フロリゲン複合体形成に必須の14-3-3蛋白質遺伝子についても解析をおこない、シロイヌナズナの13個のアイソフォーム遺伝子のうちの2つが花成の促進に関わることを示す結果を得た。イネを含めて、14-3-3蛋白質遺伝子が花成の促進に関わ

ることを明瞭に示す報告はなく、新規の知見である。しかし、解析の結果、これら2つの14-3-3蛋白質遺伝子は、フロリゲン遺伝子FTの転写制御にも関わることが明らかになったため、フロリゲン複合体形成を介した花成促進への寄与を改めて検証する必要があるが生じている。現在これを検証している。

- (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。組織(細胞タイプ)ごとの概日時計の間の階層性や、花成を含む様々な生理過程にそれぞれ特異的に関わる概日時計の存在などを明らかにした。また、花成制御における光受容体や概日時計の情報伝達に関する総説をまとめた(論文3, 5, 7, 8, 9, 11, 13)。

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 14 件)

1. Uemoto, K., Araki, T., and Endo, M. (2018) Isolation of Arabidopsis palisade and spongy mesophyll cells. *Meth Mol Biol* **1830**, 印刷中.
2. 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
3. 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
4. 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
5. 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
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., Shimizu, H., and Araki, T. (2016) Rapid and simple isolation of vascular, epidermal and mesophyll cells from plant leaf tissue. *Nature Protocols* **11**, 1388-1395. DOI: 10.1038/nprot.2016.083
8. Endo, M., Araki, T., and Nagatani, A. (2016) Tissue-specific regulation of flowering by photoreceptors. *Cell Mol Life Sci* **73**, 829-839. DOI: 10.1007/s00018-015-2095-8
9. Shimizu, H., Katayama, K., Koto, T., Torii, K., Araki, T., and Endo, M. (2016) Importance of epidermal clocks for regulation of hypocotyl elongation through PIF4 and IAA2. *Plant Sign Behav* **11**, e1143999, 1-2. DOI: 10.1080/15592324.2016.1143999
10. 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
11. 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
12. 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
13. 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
14. 川本 望, 丹羽優喜, 荒木 崇 (2016) フロリゲンFTタンパク質の関連分子と相互作用因子. *化学と生物* **54**, 49-58. DOI: 10.18978/jscrp.49.1_49

[学会発表](計 21 件)

1. 荒木 崇. 長距離花成シグナル フロリゲン(口頭, 招待) Visionary 農芸化学 100 特別シンポジウム 天然物化学領域「生命現象に介在する天然物の化学」, 2017年9月9日, 名古屋大学 東山キャンパス(名古屋市)
2. 根岸克弥, 遠藤 求, 荒木 崇. NaKR1による FT 転写制御機構の解析(ポスター) 日本植物学会第 81 回大会, 2017年9月10日, 東京理科大学 野田キャンパス(野田市)
3. 小河香織, 荒木 崇, 遠藤 求. 維管束の概日時計を標的として花成時期を制御する

化合物の探索 (ポスター) 日本植物学会第 81 回大会, 2017 年 9 月 9 日, 東京理科大学野田キャンパス (野田市)

4. 小河香織, 荒木 崇, 遠藤 求. 維管束の概日時計を標的として花成時期を制御する化合物の探索 (ポスター) 第 24 回日本時間生物学会学術大会, 2017 年 10 月 28 日, 京都大学吉田キャンパス (京都市)
5. 根岸克弥, 丹羽優喜, 遠藤 求, 荒木 崇.nakr1 変異体における栄養の乱れと花成制御の関わり (ポスター) 日本植物学会第 80 回大会, 2016 年 9 月 16 日, 沖縄コンベンションセンター (宜野湾市)
6. 根岸克弥, 丹羽優喜, 遠藤 求, 荒木 崇. 花成制御における NaKR1 の役割 (口頭) 第 58 回日本植物生理学会年会, 2017 年 3 月 17 日, 鹿児島大学都元キャンパス (鹿児島市)
7. 根岸克弥, 丹羽優喜, 遠藤 求, 荒木 崇. NAKR1 による花成制御機構の解析 (口頭) 日本植物学会第 79 回大会, 2015 年 9 月 8 日, 朱鷺メッセ (新潟市)
8. 清水華子, 片山可奈, 古藤知子, 鳥井孝太郎, 荒木 崇, 遠藤 求. 組織特異的に概日時計機能を阻害した系統における表現型解析 (ポスター) 第 22 回日本時間生物学会学術大会, 2015 年 11 月 21 日, 東京大学 (東京都文京区)

他 13 件

〔図書〕(計 3 件)

1. Lincoln Taiz, Eduardo Zeiger, Ian M Møller, Angus Murphy (著) 島崎研一郎・西谷和彦 (監訳)『テイツ/ザイガー 植物生理学・発生学 原著第 6 版』講談社サイエンティフィック. 2017 年 2 月. (第 20 章「花成と花の発生の調節」分担翻訳)
2. 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ック. 2016 年 11 月. (第 10 章「フロリゲン」分担執筆)
3. Roger B. McDonald (著) 近藤祥司 (監訳)『老化生物学 老いと寿命のメカニズム』メディカル・サイエンス・インターナショナル. 2015 年 8 月. (第 6 章「植物の老化」分担翻訳)

〔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〕
研究室ホームページ :

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

アウトリーチ活動 :

広報誌・パンフレット 2 件
小・中・高向け授業・実験・実習 3 件
イベント出展・参加 1 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所・教授
研究者番号 : 00273433

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

遠藤 求 (ENDO, Motomu) (京都大学・大学院生命科学研究所・准教授)
丹羽 優喜 (NIWA, Masaki) (大学院学生)
川本 望 (KAWAMOTO, Nozomi) (大学院学生)
肥後 あすか (HIGO, Asuka) (大学院学生)
井上 圭佑 (INOUE, Keisuke) (ポスドク [他経費])
富田 由妃 (TOMITA, Yuki) (技術補佐員)
根岸 克弥 (NEGISHI, Katsuya) (大学院学生)
佐々木 洋平 (SASAKI, Youhei) (大学院学生)
堀川 工望 (HORIKAWA, Kobo) (大学院学生)
鳥井 孝太郎 (TORII, Kotaro) (大学院学生)
上本 恭平 (UEMOTO, Kyohei) (大学院学生)

ほか