

平成 21 年 5 月 29 日現在

研究種目：特定領域研究
 研究期間：2004～2008
 課題番号：16085208
 研究課題名（和文） 葉緑体の増殖制御機構と遺伝子発現調節による植物の高次機能発現
 研究課題名（英文） Analysis on multiplication of plastids and organelle gene expression in plant function
 研究代表者
 高野 博嘉（TAKANO HIROYOSHI）
 熊本大学・バイオエレクトリクス研究センター・教授
 研究者番号：70242104

研究成果の概要：

植物の高次機能とオルガネラとの関係を探るため、色素体分裂機構とオルガネラ DNA 複製機構の研究を行った。色素体の分裂機構に関しては、コケ植物でペプチドグリカン(PG)合成系が葉緑体の分裂に関与することを明らかにした。一方種子植物では、PG 系の遺伝子が色素体遺伝子発現に関与していた。オルガネラ DNA 複製機構については、タバコより単離した DNA 合成酵素がミトコンドリアと色素体の両オルガネラ DNA を複製する主たる酵素であることを見いだした。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2004 年度	13,000,000	0	13,000,000
2005 年度	13,000,000	0	13,000,000
2006 年度	13,000,000	0	13,000,000
2007 年度	13,000,000	0	13,000,000
2008 年度	13,000,000	0	13,000,000
総計	65,000,000	0	65,000,000

研究分野：植物生理学・植物細胞学

科研費の分科・細目：

キーワード：葉緑体分裂、ペプチドグリカン、オルガネラゲノム、オルガネラ核、DNA ポリメラーゼ、ヒメツリガネゴケ

1. 研究開始当初の背景

葉緑体を含む色素体(プラスチド)は独自のゲノム DNA および転写・翻訳装置を持つ細胞小器官(オルガネラ)であり、高等植物では組織・器官特異的に発達・分化する。光形態形成過程での葉原基から葉への分化・発生過程においては、未分化な原色素体から光合成を行う葉緑体への分化が生じる。葉緑体分化の最初の過程が色素体ゲノムの複製・増幅を伴う色素体の分裂である。その後、色素体ゲ

ノムと細胞核ゲノム上に別れて存在する光合成関連遺伝子の発現が上昇し、チラコイド膜構造が発達した成熟葉緑体となる。光合成系が働き始めると光呼吸が駆動され、関連するミトコンドリアの機能も分化していく。このように、高次の生命現象の発現には、ミトコンドリアも含めた3つのDNA含有オルガネラの協調した遺伝子発現調節機構が働いている。

葉緑体分化の最初の過程に注目し、葉緑体の分裂機構およびオルガネラゲノムの複製

機構に焦点を絞って解析を行った。

葉緑体の分裂機構の研究は、1986年に黒岩らにより葉緑体分裂リング(PD-ring)が発見されたことに始まる。その後、1995年米国のオスターヤング博士らによって細菌の分裂に重要な役割を果たす FtsZ タンパク質がモデル植物であるシロイヌナズナから発見された。本研究開始当初、葉緑体の分裂に関連している細菌由来の遺伝子としては、*minD*, *minE*, *ftn2*, *ARTEMIS* が、真核生物型では葉緑体型ダイナミンが見いだされていた。また、当時熊本大学では、アンピシリンを含む種々のペプチドグリカン合成阻害剤に対しヒメツリガネゴケが感受性であり、葉緑体の形態異常を示すことを見いだしていた。細菌では細胞分裂は細胞壁の合成と密接に関連していることがわかっているが、壁構造を持たない葉緑体で構造変化が生じることは予想外であった。そこで、ヒメツリガネゴケからペプチドグリカン合成経路の遺伝子のスクリーニングを行い、8種の遺伝子を単離することに成功していた。

植物のオルガネラ DNA ポリメラーゼ遺伝子については、イネで DNA ポリメラーゼ I ホモログが単離され、その産物が色素体に局在することが報告されていた。また、シロイヌナズナゲノム上には DNA ポリメラーゼ I ホモログが2つ存在することが明らかになっていた。しかし、それら DNA ポリメラーゼ I ホモログがオルガネラ DNA の複製酵素であるという確証は得られていなかった。

2. 研究の目的

本研究の目的は、葉緑体分化の初期過程としての色素体分裂機構と、ミトコンドリアも含めたオルガネラ DNA の複製機構を明らかにし、最終的には植物の高次機能とオルガネラとの関係を探ることにある。

そこで、色素体分裂機構に関しては、ヒメツリガネゴケで見いだしていたペプチドグリカン合成系遺伝子の真核生物における機能を明らかにすることを目指し、オルガネラ DNA 複製機構については、DNA を合成する DNA ポリメラーゼの機能解析を目指した。

3. 研究の方法

本研究計画では、(1)色素体の増殖(分裂)制御機構の解析、および(2)オルガネラ DNA 複製機構の解析の2点に焦点を絞り、研究を推進した。

(1) 色素体の増殖(分裂)制御機構の解析

ヒメツリガネゴケよりペプチドグリカン合成系遺伝子を単離し、その後、陸上植物では例外的にヒメツリガネゴケで用いること

ができる遺伝子破壊技術を使用して解析を進めた。各遺伝子産物の細胞内局在部位の解析に当たっては、各遺伝子の持つオルガネラ移行シグナルのコード領域または全長コード領域を GFP 遺伝子とフレームを合わせて発現させるプラスミドを作成し、それを細胞内に導入することにより行った。各遺伝子を破壊した植物体を用いた相補実験は、野生型の遺伝子を導入するのみならず他の生物種の相同遺伝子を用いて研究を進めた。

シロイヌナズナに関しては、T-DNA タグ挿入破壊ラインの分与を受けて用いるとともに、アンチセンス RNA を発現させる植物の作成も行った。これらの解析には、通常の分子生物学的な手法とともに、蛍光顕微鏡や電子顕微鏡も用いた。

(2) オルガネラ DNA 複製機構の解析

タバコのオルガネラ型 DNA ポリメラーゼについて解析を行った。大腸菌内で DNA ポリメラーゼドメインを強制発現し、そのタンパク質を用いて DNA 合成活性の測定を行うとともに、抗体の作成を行った。抗体を用いた DNA 合成活性阻害実験や、細胞分画とウエスタンを用いた DNA ポリメラーゼの局在解析も行った。

また、オルガネラ核(核様体)の構成タンパク質を同定するために TOF-MS 解析を進めるとともに、ミクロコッカルヌクレアーゼを用いた DNA 分解パターンの解析も行った。

4. 研究成果

(1) 色素体の増殖(分裂)制御機構の解析

色素体の増殖(分裂)制御機構の解析については、主にヒメツリガネゴケとシロイヌナズナを用いて解析を進めた。

ペプチドグリカン合成のメインの合成系は10個の酵素(MurA~G, MraY, DDI, Pbp)からなるが、そのうちの8つについてしかヒメツリガネゴケでは遺伝子が判明していなかった。また、8つの遺伝子についても、大腸菌の遺伝子と比較して正常なタンパク質をコードしていると思われる cDNA は4つしか取れていなかった。そこで、これらの遺伝子について単離を行い、細菌の相同遺伝子とほぼ同等の大きさのタンパク質をコードすると予測される cDNA を全ての遺伝子についてヒメツリガネゴケから同定した。また、MurA 遺伝子については2個存在していることを明らかにした。これにより、ヒメツリガネゴケにはペプチドグリカン合成に必要な酵素が全て存在することが明らかとなった。

コンピュータープログラムを用いて細胞内局在部位の予測を行ったところ、遺伝子産物のほとんどが葉緑体に移行すると予測された。そこで、GFP 融合タンパク質を用いた

細胞内局在部位の解析を行ったところ、ヒメツリガネゴケ MurE (PpMurE)、PpPbp、PpMraY のいずれも、GFP との融合タンパク質が葉緑体に局在することが明らかとなった。これは、ペプチドグリカン合成が葉緑体で行われていることを示唆している。

続いて、これらの遺伝子の破壊実験を行った。その結果、PpMurE、PpPbp、PpMraY のいずれの遺伝子破壊ラインでも巨大葉緑体が出現した(図 1)。このことは、これらの真核生物に存在するペプチドグリカン合成系遺伝子が葉緑体の分裂機構に関与していることを強く示唆している。電子顕微鏡による観察は、巨大葉緑体内部のチラコイド構造等が正常な葉緑体と比較して特に違いがないこと示した。

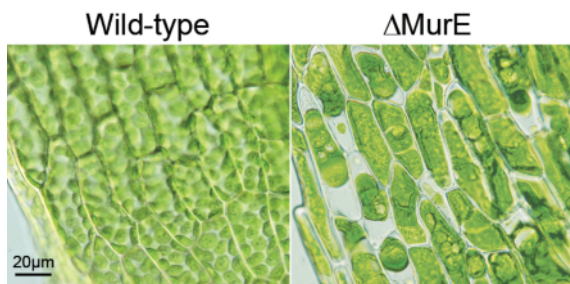


図 1 ヒメツリガネゴケの野生型の茎葉細胞は約 50 個の葉緑体を持つが、MurE 遺伝子破壊ラインでは葉緑体が巨大化し、細胞当たり 1~数個になる。

これらの巨大葉緑体の形質は、それぞれ正常なヒメツリガネゴケの遺伝子を導入することで相補された。また、PpMurE 遺伝子破壊ラインで PpMurE の葉緑体移行シグナルを付加した藍藻の MurE を発現させると、巨大葉緑体の形質が同様に相補された。しかし、シロイヌナズナの (*At*)MurE 遺伝子を導入しても巨大葉緑体形質は相補されないことから、シロイヌナズナでは MurE の機能が藍藻やヒメツリガネゴケの機能とは異なっていることが示唆された。一方、MraY 遺伝子破壊ラインの巨大葉緑体形質は、藍藻アナベナの MraY 遺伝子で相補できるのみならず、シロイヌナズナに存在する MraY 遺伝子でも相補できることが明らかとなった。PpPbp 遺伝子破壊ラインの巨大葉緑体の形質は、MurE や MraY と同様に藍藻の Pbp によって相補されるが、Pbp の機能活性部位に変異を導入すると相補できなくなることから、コケと細菌の Pbp は同様の機能を持つことが強く示唆された。シロイヌナズナについては、シロイヌナズナが相同の Pbp 遺伝子を持たないため相補性解析を行うことができない。

PpPbp 遺伝子破壊により巨大葉緑体を持つヒメツリガネゴケの生理機能を知るため、各種ストレス下での成長や光合成能を調べた。強光照射による光合成阻害では、巨大葉緑体

ラインと野生型では顕著な違いがみられなかった。この結果は、シロイヌナズナやタバコの巨大葉緑体ラインが野生型よりも強光阻害を受けやすいことと異なっていた。さらに、ヒメツリガネゴケ巨大葉緑体ラインは NaCl、浸透圧、重金属ストレスに対しても野生型と同様の耐性能をもつことが明らかになった。次に、葉緑体分裂制御と細胞内ストレス防御系の機能的関連について解析するため、ヒメツリガネゴケゲノム中に 2 つある葉緑体型 *Cu/Zn-SOD* 遺伝子を欠失した形質転換ラインを作成した。野生型から分離した二重遺伝子破壊ラインでは SOD をもたない葉緑体が形成されるが、硫酸銅処理による光合成阻害は野生型と同じ応答を示した。また、野生型を銅欠乏培地で培養すると SOD 活性を欠失した葉緑体が形成されるが、この場合にも、強光処理に対する光合成の応答は未処理の場合と同様であった。この結果は、シロイヌナズナの葉緑体型 *CuZn-SOD* 遺伝子破壊ラインが強光阻害を受けやすくなることと異なっていた。CuZn-SOD は葉緑体のストレス防御において必須の酵素と考えられていたが、ヒメツリガネゴケでは葉緑体 SOD を相補する酸化ストレス防御システムが存在する可能性が示唆された。

ヒメツリガネゴケのペプチドグリカン合成系遺伝子の研究は、コケ植物の葉緑体ではペプチドグリカン合成がなされており、それが葉緑体の分裂に積極的に関与しているということを示唆している。しかし、電子顕微鏡観察では、ペプチドグリカンが存在すると予測される葉緑体包膜間にペプチドグリカン様の構造物を観察することはできない。これは、ペプチドグリカン層が非常に薄いからなのか、それともペプチドグリカンが分裂の一時期にだけ現れるためであるのかはわかっていない。今後は、実際に葉緑体内のどの部位・時期にペプチドグリカンが存在するのかについて、研究を進めて行くことが必要であろう。

ペプチドグリカン合成と葉緑体分裂の関係がコケ植物だけで見られるものなのか、それとも色々な生物種で見られるものなのかを解明するために、ペプチドグリカン合成阻害剤を用いた解析を行った。既にアンピシリンが、ゼニゴケおよびシダ植物小葉類のタチクマガゴケで葉緑体の巨大化を引き起こすことを報告していた。阻害剤実験より、ホスホマイシンが小葉類のみならず真正シダ類の葉緑体の巨大化を引き起こすことを発見した。一方、種子植物では葉緑体の巨大化は観察されなかった。ペプチドグリカン系と葉緑体分裂との関係について更に様々な種で調べていく必要があるだろう。

細菌のペプチドグリカン合成系遺伝子である *Mur* 遺伝子群はヒメツリガネゴケではそ

の全てが保存されている一方、シロイヌナズナにおいては *AtMurE* を含めた 4 種 (*AtMurE*, *AtMraY*, *AtMurG*, *AtDdl1*) しか保存されていない。*AtMurA*~*C* の遺伝子が存在しないことは、ペプチドグリカン合成ができないことを示唆しており、残った遺伝子の機能については未知であった。そこで、*AtMurE* 遺伝子について解析を進めた。この遺伝子は葉と花で発現しており、GFP 融合タンパク質を用いた解析より葉緑体中に存在することが示唆された。*AtMurE* 遺伝子中に T-DNA タグが挿入した植物体およびアンチセンス RNA 植物を用いた解析は、この遺伝子の機能が阻害されると葉緑体への分化が異常になり、白色の葉を持つ植物体が生じることを明らかとした(図 2)。この遺伝子の機能が阻害された葉の色素体では、通常ストロマ中に分散して存在する色素体 DNA が大きな塊のまま存在していた。更に、*AtMurE* 変異ラインにおける葉緑体遺伝子の発現解析より、*AtMurE* が色素体コードの RNA ポリメラーゼ複合体 PEP (Plastid-Encoded RNA polymerase) による転写に関与していることを明らかにした。これらのことは、コケ植物と高等植物で、ペプチドグリカン合成を介した葉緑体分裂から葉緑体遺伝子発現へと *MurE* 遺伝子機能の変換が生じていることを示唆している。

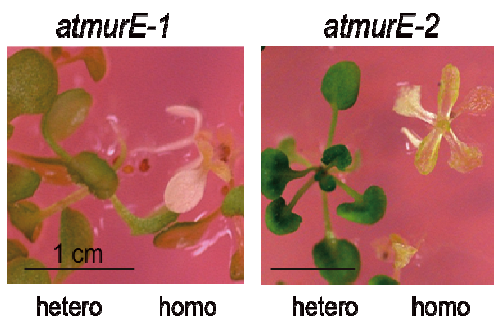


図 2 2つの T-DNA タグラインの植物体を示す。*AtMurE* の欠損ライン(homo)では葉緑体の分化が異常になり白色の植物体になる。

ペプチドグリカン合成系以外の葉緑体分裂に関連する遺伝子の解析としては、ヒメツリガネゴケにおいて 3 種類の葉緑体型ダイナミン遺伝子を同定した。これらの遺伝子破壊を行ったところ、三重の遺伝子破壊ラインで巨大葉緑体が発現し、ヒメツリガネゴケでもダイナミンと葉緑体分裂とが関係していることを明らかとした。

(2) オルガネラ DNA 複製機構の解析

この研究に関しては、主にタバコを用い、オルガネラ DNA の合成に関与する DNA ポリメラーゼに焦点を当てて解析を進めた。

まず、オルガネラ DNA ポリメラーゼの候補として、タバコ培養細胞 BY-2 より細菌の DNA

ポリメラーゼ 1 相同遺伝子を二つ (*Ntpoll-like1*, *Ntpoll-like2*) 単離した。両遺伝子産物は 97.2% のアミノ酸が同一であり、これは使用しているタバコが複二倍体であることによると考えられた。大腸菌内で発現させた *Ntpoll-like2* の DNA ポリメラーゼドメインは *in vitro* で DNA ポリメラーゼ活性を示し、その基本的な性質は色素体およびミトコンドリアから単離したオルガネラ核(核様体)中に存在する DNA ポリメラーゼの性質と一致した。また、作成した *Ntpoll-like2* に対する抗体が単離色素体核と単離ミトコンドリア核中の DNA 合成活性を持つタンパク質と反応すること、BY-2 の両単離オルガネラから簡易精製した DNA ポリメラーゼの DNA 合成活性が抗体の添加により 11-16% まで低下することを明らかにした。更に、GFP 融合タンパク質が両オルガネラへの局在を示唆することから、*Ntpoll-like1/2* は色素体とミトコンドリアの両方に輸送される DNA ポリメラーゼであると考えられた。培養細胞の増殖過程におけるこれらの遺伝子の活性変化について解析を行ない、細胞増殖のごく初期に *NtPoll-like* 遺伝子の転写産物量とタンパク質量・DNA 合成活性が一過的に増大し、これがオルガネラ DNA の合成活性の一過的な上昇と一致することから、細胞増殖過程におけるオルガネラ DNA 合成活性の調節において、*NtPoll-like* の転写レベルでの発現制御が重要な役割を演じていることが強く示唆された。

また、ヒメツリガネゴケおよび BY-2 から単離したオルガネラ核の構成タンパク質について、TOF-MS 解析により同定を進めるとともに、BY-2 単離オルガネラ核をマイクロコックルヌクレアーゼで処理することにより、オルガネラ核におけるヌクレオソーム様構造の存在を示唆するラダー状の DNA 分解パターンも見出している(図 3)。この DNA ラダーのパターンは、色素体核とミトコンドリア核で共通であった。また、両オルガネラ核中には分子サイズと挙動が一致する DNA 結合タンパク質が検出された。これらの結果は、両オルガネラ核に共通するタンパク質が両オルガネラ核に共通するヌクレオソーム様基礎構造を形成している可能性を示唆している。

これらの研究は、色素体とミトコンドリアに共通のタンパク質が、オルガネラゲノムの機能制御の根幹部分(オルガネラ核の構築と DNA 複製)に関与している可能性を強く示唆するものであり、今後研究を進めていきたい。

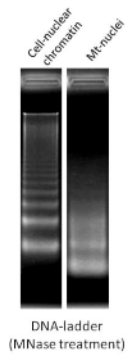


図3 ミクロコッカスクレアーゼによりミトコンドリア核(核様体)を処理し、電気泳動を行った。左の細胞核染色体と同様なラダーパターンが観察される。

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 23 件)

Yoshioka, N., Imanishi, Y., Yasuda, K., Sakai, A. Effects of chloroplast dysfunction in a subpopulation of leaf mesophyll cells on photosynthetic and respiratory activities of a whole leaf: A study using variegated leaves of *Hedera helix* L. Plant Morph., in press, (2009), 査読有

Izumi, Y., Kuroki, J., Nagafuji, H., Lin, X. and Takano, H. Effects of antibiotics that inhibit bacterial peptidoglycan synthesis on plastid division in pteridophytes. Cytologia, 73, 393-400, (2008), 査読有

Garcia, M., Myouga, F., Takechi, K., Sato, H., Nabeshima, K., Nagata, N., Takio, S., Shinozaki, K., Takano, H. An *Arabidopsis* homolog of the bacterial peptidoglycan synthesis enzyme MurE has an essential role in chloroplast development. Plant J. 53, 924-934, (2008), 査読有

Ono, Y., Sakai, A., Takechi, K., Takio, S., Takusagae, M. and Takano, H. *NtPoll-like1* and *NtPoll-like2*, bacterial DNA polymerase I homologues isolated from BY-2 cultured tobacco cells, encode DNA polymerases engaged in DNA replication in both plastids and mitochondria. Plant Cell Physiol. 48, 1679-1692. (2007), 査読有

Nozaki, H., Takano, H., Misumi, O., Terasawa, K., Matuzaki, M., Maruyama, S., Nishida, K., Yagisawa, F., Yoshida, Y., Fujiwara, T., Takio, S., Tamura, K., Chung, S. J., Nakamura, S., Kuroiwa, H., Tanaka, K., Sato, N. and Kuroiwa, T. A 100%-complete sequence reveals unusually simple genomic features in the

hot spring red alga *Cyanidioschyzon merolae*. BMC Biology 5:28. (2007), 査読有

Miyazawa Y, Sakai A. Tobacco BY-2 cells as a model for differentiation in heterotrophic plant cells. Biotechnology in Agriculture and Forestry, 58, 119-132, (2006), 査読有
Machida, M., Takechi, K., Sato, H., Chung, S. J., Kuroiwa, H., Takio, S., Seki, M., Shinozaki, K., Fujita, T., Hasebe, M. and Takano, H. Genes for the peptidoglycan synthesis pathway are essential for chloroplast division in moss. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 103, 6753-6758. (2006), 査読有

Hayashida, A., Takechi, K., Sugiyama, M., Kubo, M., Takio, S., Hiwatashi, Y., Hasebe, M., Takano, H. Isolation of mutant lines with decrease number of chloroplasts per cell from tagged mutagenesis library of moss *Physcomitrella patens*. Plant Biol., 7, 300-306, (2005), 査読有

Sakai A., Takano H., Kuroiwa T. Organelle nuclei in higher plants: structure, composition, function, and evolution. Int Rev Cytol.238:59-118. (2004), 査読有

Matsuzaki, M., Misumi, O., Tadasu, S., Maruyama, S., Takahara, M., Miyagishima, S., Mori, T., Nishida, K., Yagisawa, F., Nishida, K., Yoshida, Y., Nishimura, Y., Nakao, S., Kobayashi, T., Momoyama, Y., Higashiyama, T., Minoda, A., Sano, M., Nomoto, H., Hayashi, H., Ohta, F., Nishizaka, S., Haga, S., Miura, S., Morishita, T., Kabeya, K., Terasawa, Y., Suzuki, Y., Ishii, Y., Asakawa, S., Takano, H., Ohta, N., Kuroiwa, H., Tanaka, K., Shimizu, N., Sugano, S., Sato, N., Nozaki, H., Ogasawara, N., Kohara Y., & Kuroiwa, T. Genome sequence of the ultrasmall unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D. Nature, 428, 653-657, (2004), 査読有

[学会発表](計 68 件)

Takano, H. "Evolution of plastid division machinery with peptidoglycan" Japan-Switzerland Workshop on Photosynthetic adaptation and chloroplast dynamics, (2008, Oct., 7-11), Nara, Japan (Invited)

Sakai, A. "Replication and packing of organelle DNA: Studies on organelle -nucleoids isolated from BY-2 cultured

tobacco cells” Japan-Switzerland Workshop on Photosynthetic adaptation and chloroplast dynamics, (2008, Oct., 7-11), Nara, Japan (Invited)

Takano, H. “Evolution of plastid peptidoglycans in plants”, Moss2008, (2008, Aug., 15-18), Tampere, Finland

Takano, H. “Plastid peptidoglycan genes in moss.” Moss2007, (2007, Aug., 1-4) Seoul, Korea

Garcia, M. “An *Arabidopsis* chloroplast-targeting *MurE* homolog has an essential role in chloroplast development.” 18th International Conference on *Arabidopsis* Research, (2007, June, 20-23) Beijing, China

Takano, H. “Evolution of chloroplasts from a cyanobacterium with cell wall”

FEBS Advanced Lecture Course “Origin and Evolution of Mitochondria and Chloroplasts”, (2007, March, 24-29), Acquafredda di Maratea, Italy (Invited)

Takano, H. “Genes for the peptidoglycan synthesis pathway are essential for moss plastid division.” The 53rd NIBB Conference “Dynamic Organelles in Plants”, (2006, June, 14-17), Okazaki, Japan (Invited)

Sakai, A. “Organelle DNA Polymerases In BY-2 Cultured Tobacco Cells” The 53rd NIBB Conference “Dynamic Organelles in Plants”, (2006, June, 14-17), Okazaki, Japan

Takano, H. “Isolation of mutant lines with decreased numbers of chloroplasts per cell from a tagged mutant library of the moss *Physcomitrella patens*” Moss2005 (2005, June, 23-26), Brno at Czech

Takano, H. “Plant homologs of bacterial peptidoglycan biosynthesis genes in moss” XVII International Botanical Congress, (2005, June, 17-23), Vienna at Austria

Takano, H. “Relationship between plastid biogenesis and genes of peptidoglycan synthesis pathway in *Physcomitrella patens*” Moss 2004, (2004, Sep., 12-15), Freiburg in Germany

酒井敦、タバコ NtPoll-like 遺伝子産物は細胞増殖初期における一過的なオルガネラ DNA 合成の活性化に関する DNA ポリメラーゼである、第 49 回植物生理学大会、(2008 年 3 月 20-22 日)、札幌

高野博嘉、コケ植物における葉緑体分裂機構、第 47 回岩手大学 COE フォーラム、(2007 年 4 月 27 日)、岩手 (Invited)

酒井敦、タバコ培養細胞から単離した色素体核およびミトコンドリア核に存在する DNA ポリメラーゼの比較解析、第 47 回植物生理学学会年会、(2006 年 3 月 19-21 日)、つくば

高野博嘉、コケ植物の葉緑体分裂とペプチドグリカン、第 7 回オルガネラワークショップ、(2005 年 3 月 23 日)、新潟 (Invited)

高野博嘉、2004 年阪大蛋白研セミナー・葉緑体:構築と分解のダイナミクス、コケ植物は種子植物と全く同一の葉緑体分裂機構を持つのか、(2004 年 11 月 11-12 日)、大阪 (Invited)

高野博嘉、ヒメツリガネゴケで見つかった(新規)葉緑体分裂機構、基礎生物学研究所ワークショップ・ヒメツリガネゴケの生物学、(2004 年 6 月 12-13 日)、岡崎 (Invited)

〔図書〕(計 2 件)

黒岩常祥・三角修巳・高野博嘉・伊藤竜一・松永幸大 (2008) 「基礎分子生物学 3 細胞」朝倉書店 147 ページ

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高野 博嘉 (TAKANO HIROYOSHI)
熊本大学・バイオエレクトロクス研究センター・教授
研究者番号: 70242104

(2) 研究分担者

滝尾 進 (TAKIO SUSUMU)
熊本大学・沿岸域環境科学教育研究センター・教授
研究者番号: 60188109

酒井 敦 (SAKAI ATSUSHI)
奈良女子大学・理学部・准教授
研究者番号: 30235098