

平成 23 年 3 月 31 日現在

研究種目：特定領域研究

研究期間：2005～2009

課題番号：17054029

研究課題名（和文）ジベレリン内生量調節 DECODE システムの解析

研究課題名（英文）Analysis of DECODE system that regulates endogenous levels of gibberellins

研究代表者

高橋 陽介 (Yohsuke Takahashi)

広島大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：90183855

研究成果の概要（和文）：ジベレリン(GA)は植物の成長を制御するホルモンである。GA の内生量は転写レベルでのフィードバック制御により一定の範囲に維持されている。本研究では、GA のフィードバック制御に関与する転写因子 RSG の機能がキナーゼ NtCDPK1 により調節されていることを明らかにした。さらに GA 信号伝達の鍵となる DELLA と相互作用する転写因子 GAF1、葉柄の伸長に関与する MYB 型転写因子を新たに同定した。

研究成果の概要（英文）：Gibberellins (GAs) are essential regulators of many aspects of plant growth. The homeostasis of GAs is maintained by negative feedback in plants. In this study, we found that a kinase NtCDPK1 regulates the transcription factor RSG, which is involved in gibberellin feedback regulation. Furthermore, we identified a DELLA interacting protein GAF1 and a MYB-like transcription factor that is involved in the growth of petiole.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005 年度	9,400,000 円	0	9,400,000 円
2006 年度	9,300,000 円	0	9,300,000 円
2007 年度	9,300,000 円	0	9,300,000 円
2008 年度	9,300,000 円	0	9,300,000 円
2009 年度	9,300,000 円	0	9,300,000 円
総計	46,600,000 円	0	46,600,000 円

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・植物分子生物・生理学

キーワード：転写調節、キナーゼ、植物ホルモン、フィードバック制御

## 1. 研究開始当初の背景

光エネルギーを化合物に転換することで、地球上における他のすべての生命を支える植物は、自らは移動せず、大地に根を張り、その生存の領域を広げ、外部環境の激しい変化を克服して生育する。周囲の環境変化に適応し太陽光の捕捉効率を最適化するために、柔軟に形態を変化させる機構は陸上植物の

繁栄に必須であった。植物の形態形成では細胞分裂、細胞死を含めた分化に加えて、細胞伸長が大きな役割を果たしている。細胞伸長による体積増加は通常 50 倍を超え、植物の柔軟な形づくりの原動力になっている。遺伝的プログラムと周囲の環境情報は植物ホルモンのレベルで統合され、植物は細胞伸長の方向を制御し、環境に適した個体の形を実現

するのである。ジベレリン (GA) は茎の伸長生長に顕著な促進作用を示す植物ホルモンである。発生のプログラムと環境刺激がいかにしてジベレリンの内生量を調節しているかを明らかにすることは、細胞伸長を含め植物の形態形成の分子機構を理解するための鍵となる。1960年代に目覚ましい収穫率の向上をもたらした「緑の革命」に用いられたコムギ、イネの新品種はすべて GA 関連の突然変異体であった事を考えると、農業生産の面からも GA 内生量調節機構解明の重要性は言を俟たない。

動植物を問わず、組織の構築や分化および恒常性の維持には遺伝情報の時間的・空間的に統制のとれた発現が不可欠である。GA 内生量が増加すると植物はフィードバック制御を発動させ GA 内生量を維持しようとする。例えば GA 生合成阻害剤を用いて GA 内生量を人為的に低下させると、GA 信号伝達系を介して GA 生合成反応の最終段階を触媒する二つの合成酵素の遺伝子発現が転写レベルで上昇し GA 分解酵素の遺伝子発現が減少する。逆に植物体に過剰の GA を投与すると、GA 合成酵素遺伝子の発現は抑制され GA 分解酵素の遺伝子発現が増加する。この正負の協調したフィードバック制御により GA の恒常性は維持されていると考えられる。しかし植物は、発芽や開花など特別な時期にはフィードバック制御を一時的に解除し大量の GA を合成して発生を進行させる。このように GA 内生量調節は制御システムとして興味深い対象である。しかし植物転写因子の遺伝子レベルでの機能重複のため、GA 合成酵素の転写因子に関与する突然変異体がほとんど得られておらず解析が進んでいなかった。GA 信号伝達の主要な経路では、核に存在する信号伝達の抑制因子 DELLA の安定性の制御が重要である。細胞の GA 濃度が低い時は DELLA 安定であり、GA の応答を抑制している。細胞が GA を受容すると、DELLA タンパク質はユビキチン-26S プロテアソームで分解される。その結果、DELLA タンパク質による GA 応答の抑制が解除され、植物の成長が誘導されると考えられている。しかし DELLA の機能は未解明であり、フィードバック制御との関連も不明であった。

## 2. 研究の目的

我々は GA 内生量調節の転写制御系の解析を行ってきた。これまでに bZIP 型転写因子 RSG が GA の内生量調節に関与していること、14-3-3 タンパク質が RSG の細胞内局在を介して RSG を負に制御していることを明らかにした。また RSG の機能を阻害すると合成酵素遺伝子のフィードバック制御が抑制されることを見いだした。本研究では、GA の内生量調節系 DECODE ネットワークを明

らかにすることを目的とし、以下の目標を置いた。

(1) 転写調節因子 RSG の細胞内局在を制御する信号伝達系の解析を行う。RSG の細胞内局在は GA 内生量により制御されている。GA 刺激を受容し 14-3-3 タンパク質との結合を制御する RSG キナーゼを同定し解析する。GA 内生量低下時に RSG が核に蓄積し、どのような標的遺伝子を制御するのか調べる。

(2) GA 信号伝達解明の鍵となる、DELLA タンパク質と相互作用する因子の同定を試みる。

(3) シロイヌナズナの GA 合成酵素遺伝子 *AtGA3ox1* と分解酵素遺伝子の GA による転写調節の分子機構を明らかにする。分担者の高木らが開発した転写因子抑制システム (CRES-T) による機能抑制形質転換体を用いて、GA に関与する新しい転写因子を探索する。

## 3. 研究の方法

### (1) RSG 機能制御の解析

RSG と 14-3-3 の結合は RSG の Ser-114 のリン酸化によって調節されている。Ser-114 をリン酸化するキナーゼは GA 信号を受容して RSG の細胞内局在、ひいては標的遺伝子の転写を制御すると考えられる。これまでの解析で RSG キナーゼの実体はカルシウム依存性プロテインキナーゼ (CDPK) である事が示唆された。

① CDPK と RSG の *in vivo* における相互作用を免疫沈降法などにより調べる。

② RNAi により CDPK の機能を抑制した形質転換体を作製して解析する。

③ CDPK の過剰発現体を作製しフィードバック制御への影響を調べる。

④ CDPK による RSG の認識機構を解析する。

### (2) DELLA と相互作用する因子の解析

GA 信号伝達の鍵である DELLA タンパク質の機能を解明するためには DELLA と相互作用する因子の同定が必要である。しかし DELLA は酵母内で転写促進活性を示すので、通常の two-hybrid スクリーニングが困難であった。そこで酵母のリプレッサーを用いて、転写促進活性をもつタンパク質の相互作用因子も探索可能な改変 two-hybrid システムを作製した。

① 新たに作成した改変 two-hybrid システムを用いて DELLA と相互作用するタンパク質を探索する。

② その因子の機能を解析するため過剰発現体、T-DNA 挿入変異体の解析を行う。

③ DELLA と相互作用する因子は転写因子と推定されるので、標的遺伝子を解析する。

(3) *AtGA3ox1* の転写制御の解析と CRES-T 法による解析

植物の転写因子の解析では、遺伝子の機能

重複が大きな障壁であった。分担者の高木は転写因子に 12 アミノ酸の転写抑制領域を接続し発現させるとすると、多重変異と同様の表現型が生じることを見出した。

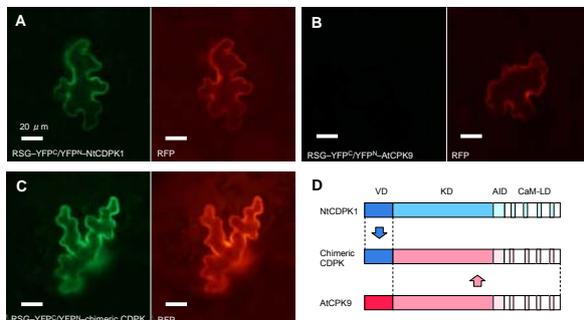
① *AtGA3ox1* の転写因子 AGF1 と結合する ZAF1 の機能を解析する。

② CRES-T 形質転換ラインのなかで GA 欠損または GA 高感受性の形質を示すものを単離し解析する。

#### 4. 研究成果

##### (1) RSG 機能制御の解析

RSG の Ser-114 を GA 依存的にリン酸化し、細胞質移動を促進するキナーゼは NtCDPK1 であることを明らかにした。NtCDPK1 のノックダウンにより RSG のリン酸化は抑制され、過剰発現により亢進した。また RSG と NtCDPK1 は *in vivo* で複合体を形成していた。NtCDPK1 の過剰発現によりフィードバック制御の一部が阻害されたので、NtCDPK1 は GA 信号伝達に関与することが示された。さらに RSG との結合に関与する NtCDPK1 の領域を決定した。プルダウン法などによる解析の結果、NtCDPK1 の N 末側の可変領域が RSG との結合に重要であることが明らかとなった。NtCDPK1 の 10 番目のアミノ酸 Arg を Ala に置換した変異型 CDPK は、RSG との結合力が低下すると同時に、*in vitro* における RSG の Ser-114 のリン酸化活性が低下することを見出した。NtCDPK1 の N 末可変領域は基質認識に必要なのである。CDPK は植物において  $Ca^{2+}$  が関与する信号伝達系の主要なキナーゼであり、シロイヌナズナでは 34 の遺伝子が存在している。我々は NtCDPK1 の N 末の可変領域は他の CDPK に RSG キナーゼの特性を付与出来ることを見出した (図 1)。今回得られた結果は、これまで不明であった CDPK の N 末可変領域の機能を初めて明らかにしたものである。植物で大きなファミリーを形成している CDPK は、その N 末の可変領域で基質を認識する興味深いキナーゼのファミリーである可能性が示された。



(図 1) CDPK と RSG の植物生細胞における相互作用. (A) NiCDPK1 と RSG の相互作用. (B) AtCPK1 と RSG は結合しない. (C) キメラ CDPK と RSG の相互作用. (D) キメラ CDPK の模式図.

##### (2) DELLA と相互作用する因子の解析

転写活性化因子にも適用可能な改変 two-hybrid システムを用いて DELLA タンパク質の一つ GAI と相互作用する因子として Zn フィンガー型転写因子 GAF1 (GAI Associated Factor 1) を単離した。GAF1 の個体における機能を調べるために GAF1 を過剰に発現する形質転換シロイヌナズナを作製した。この形質転換体は、野生型植物に比べて顕著に背丈が高く、花芽形成が促進されており、GA を投与されたかのような形質を示した。さらにこの GAF1 過剰発現形質転換体では GA に対する感受性が高く、GA 合成阻害剤に対する抵抗性が上昇していた。これらの結果は GAI と相互作用する GAF1 は GA の信号伝達を促進する転写因子であることを示唆している。

##### (3) *AtGA3ox1* の転写制御の解析と CRES-T 法による解析

*AtGA3ox1* のフィードバック制御にフィードバック制御に関与するシス領域に結合する転写因子として AT-hook モチーフを持つ AGF1 が同定された。AGF1 と特異的に結合するタンパク質として、酵母 two-hybrid 法により Zn フィンガーモチーフを持つ ZAF1 が単離された。BiFC 法やクロマチン免疫沈降法による解析の結果、ZAF1 は AGF1 を介して、*AtGA3ox1* プロモーター上へ結合することが示された。

GA に関する新しい転写因子を CRES-T 形質転換ラインを用いてスクリーニングした結果、GA を投与されたかのような顕著な徒長形質を示す形質転換体を得られた (図 2)。この形質転換体では MYB 型転写因子に



(図 2) MYB-CRES 形質転換体の表現型. (左) 野生型植物. (右) MYB-CRES.

CRES-T 配列が付加されていた。この MYB は同源性の高い関連遺伝子が存在するので、通常の変異体のスクリーニングでは見出せなかったと考えられ、CRES-T 法が有効であることが示された。

##### 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 17 件)

- ①Ito, T., Nakata, M., Fukazawa, J., Ishida, S., and Takahashi, Y. Alteration of substrate specificity: The variable N-terminal domain of Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinase is important for the substrate recognition. **Plant Cell** 22, 1592-1604, 2010 査読有
- ②Fukazawa, J., Nakata, M., Ito, T., Yamaguchi, S., and Takahashi, Y. The transcription factor RSG regulates negative feedback of *NtGA20ox1* encoding GA 20-oxidase. **Plant J.** 62, 1035-1045, 2010 査読有
- ③Matsui, K., and Ohme-Takagi, M. Detection of protein-protein interactions in plants using the transrepressive activity of the EAR motif repression domain. **Plant J.** 61, 570-578, 2010 査読有
- ④Shikata, M., Koyama, T., Mitsuda, N., and Ohme-Takagi, M. Arabidopsis SBP-box genes SPL10, SPL11 and SPL2 control morphological change in association with shoot maturation in reproductive phases. **Plant Cell Physiol** 50, 2133-2145, 2009 査読有
- ⑤Ikeda, M., Mitsuda, N., and Ohme-Takagi, M. Arabidopsis WUSCHEL is a bifunctional transcription factor that acts as a repressor in stem cell regulation and as an activator in floral patterning. **Plant Cell** 21, 3493-3505, 2009 査読有
- ⑥Nakata, M., Yuasa, T., Takahashi, Y., and Ishida, S. CDPK1, a calcium-dependent protein kinase, regulates transcriptional activator RSG in response to gibberellins. **Plant Signal Behav.** 4, 372-374, 2009 査読有
- ⑦Mitsuda, N., Umemura, Y., Ikeda, M., Shikata, M., Koyama, T., Matsui, K., Narumi, T., Aida, R., Sasaki, K., Hiyama, T., Higuchi, Y., Ono, M., Isuzugawa, K., Saito, K., Endo, R., Ikeda, K., Nakatsuka, T., Nishihara, M., Yamamura, S., Yamamura, T., Terakawa, T., Ohtsubo, N., and Ohme-Takagi, M. FioreDB: a database of phenotypic information induced by the chimeric repressor silencing technology (CRES-T) in Arabidopsis and floricultural plants. **Plant Biotechnology** 25, 37-43, 2008 査読有
- ⑧Matsui, K., Umemura, Y., and Ohme-Takagi, M. AtMYBL2, a protein with a single MYB domain, acts as a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis. **Plant J.** 55, 954-967, 2008 査読有
- ⑨Mitsuda, N., and Ohme-Takagi, M. NAC transcription factors NST1 and NST3 regulate pod shattering in a partially redundant manner by promoting secondary wall formation after the establishment of tissue identity. **Plant J.** 56,

768-778, 2008 査読有

- ⑩Ishida, S., Yuasa, T., Nakata, M. and Takahashi, Y. A tobacco calcium-dependent protein kinase, CDPK1, regulates the transcription factor REPRESSION OF SHOOT GROWTH in response to gibberellins. **Plant Cell** 20, 3273-3288, 2008 査読有
- ⑪Nagae, M., Nakata, M., and Takahashi, Y. Identification of negative *cis*-acting elements in response to copper in the chloroplastic iron superoxide dismutase gene of the moss *Barbula unguiculata*. **Plant Physiol.** 146, 1687-1696, 2008 査読有
- ⑫Koyama, T., Furutani, M., Tasaka, M., and Ohme-Takagi, M. TCP transcription factors control the morphology of shoot lateral organs via negative regulation of the expression of boundary-specific genes in Arabidopsis. **Plant Cell** 19, 473-484, 2007 査読有
- ⑬Mitsuda, N., Iwase, A., Yamamoto, H., Yoshida, M., Seki, M., Shinozaki, K. and Ohme-Takagi, M. NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of Arabidopsis. **Plant Cell** 19, 270-280, 2007 査読有
- ⑭Matsushita, A., Furumoto, T., Ishida, S., and Takahashi, Y. AGF1, an AT-hook protein, is necessary for negative feedback of *AtGA3ox1* encoding GA 3-oxidase. **Plant Physiol.** 143, 1152-1162, 2007 査読有
- ⑮Matsui, K., Hiratsu, K., Koyama, T., Tanaka, H., and Ohme-Takagi, M. A Chimeric AtMYB23 repressor induces hairy roots, elongation of leaves and stems, and inhibition of the deposition of mucilage on seed coats in Arabidopsis. **Plant Cell Physiol.** 46, 147-155, 2005 査読有
- ⑯Inoue, K., Baldwin, A.J., Shipman, R.L., Matsui, K., Theg, S.M., and Ohme-Takagi, M. Complete maturation of the plastid protein translocation channel requires a type I signal peptidase. **J. Cell Biol.** 171, 425-430, 2005 査読有
- ⑰Mitsuda, N., Seki, M., Shinozaki, K., and Ohme-Takagi, M. The NAC transcription factors NST1 and NST2 of Arabidopsis regulate secondary wall thickenings and are required for anther dehiscence. **Plant Cell** 17, 2993-3006, 2005 査読有

[学会発表] (計 31 件)

- ①Fukazawa, J., Nakata, M., Ito, T., Ishida, S. and Takahashi, Y. The transcription factor RSG regulates negative feedback of *NtGA20ox1* encoding GA 20-oxidase. 20th International conference of Plant Growth Substances (IPGSA), Tarragona (Spain) 28th June - 2nd July 2010

- ②Ito, T., Nakata, M., Fukazawa, J., Ishida, S., and Takahashi, Y. Alteration of substrate specificity: The variable N-terminal domain of Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinase is important for the substrate recognition. 21st International Conference on Arabidopsis Research, Yokohama, Japan, June 6 - 10, 2010.
- ③安部悠理、伊藤岳、石田さらみ、高橋陽介 GAフィードバック制御に機能するキナーゼ NtCDPK1のリン酸化部位の解析 第51回日本植物生理学会、2010年3月19日、熊本大学
- ④伊藤岳、中田克、石田さらみ、高橋陽介 プロテインキナーゼの基質特異性の操作：カルシウム依存性プロテインキナーゼNtCDPK1のN末端非保存領域は転写因子RSGの基質認識において重要である 第51回日本植物生理学会、2010年3月18日、熊本大学
- ⑤Nakata, M., Mitsuda, N., Takahashi, Y. and Takagi, M. Identification of Transcription Factors Involved in Jasmonic Acid Signaling in *Arabidopsis*. DECODE Winter Workshop 2010, Niigata, January 18-20, 2010.
- ⑥Ito, T., Nakata, M., Ishida, S. and Takahashi, Y. Alteration of substrate specificity of a protein kinase: The variable N-terminal domain of Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinase is important for the recognition of the substrate, transcription factor RSG. DECODE Winter Workshop 2010, Niigata, January 18-20, 2010.
- ⑦Fukazawa, J., Murakoshi, S., Teramura, H., Nasuno, K., Nishida, N., Yoshida, M., Kamiya, Y., Yamaguchi, S. and Takahashi, Y. GAF1, GAI Associated Factor 1, is a novel transcriptional factor regulates GA signaling in *Arabidopsis*. DECODE Winter Workshop 2010, Niigata, January 18-20, 2010.
- ⑧Ito, T., Nakata, M., Abe, Y., Fukazawa, J., Ishida, S. and Takahashi, Y. The variable N-terminal domain of NtCDPK1 is required for the recognition of the target protein RSG that regulates transcription of GA biosynthetic genes. Plant Biology 2009, Honolulu, Hawaii, July 18-22, 2009.
- ⑨Fukazawa, J., Ishida, S., Nakata, M., Ito, T. and Takahashi, Y. RSG, a bZIP transcription factor, is involved in the feedback regulation of the GA 20-oxidase gene. TERPNET 2009, 9th International meeting Biosynthesis and Function of Isoprenoids. Tokyo, May, 25-29, 2009.
- ⑩伊藤岳、渡邊哲史、竹尾紘一、山口理絵、深澤壽太郎、高橋陽介 転写因子 AtRSGによる GA 生合成酵素遺伝子の転写制御機構の解析 日本植物生理学会、名古屋、2009年3月21-24日
- ⑪深澤 壽太郎、村越 悟、寺村 浩、那須野慶、西田 尚敬、吉田 充輝、神谷 勇治、山口信次郎、高橋 陽介 新奇ジベレリン信号伝達因子 GAF1 の機能解析第 50 回日本植物生理学会 (名古屋) 2009年3月21-24日
- ⑫深澤壽太郎、村越悟、寺村浩、那須野慶、西田尚敬、吉田充輝、神谷勇治、高橋陽介、山口信次郎 新奇ジベレリン信号伝達因子 GAF1 の機能解析 植物化学調節学会 第43回大会 つくばカピオ 2008年 10月29, 30日
- ⑬Fukazawa, J., Ishida, S., Nakata, M., Ito, T. and Takahashi, Y. RSG, a bZIP transcription factor, is involved in the feedback regulation of the GA 20-oxidase gene. 19th International conference on Arabidopsis research, Montreal, Canada, July, 23-27, 2008.
- ⑭深澤壽太郎、村越悟、寺村浩、那須野慶、西田尚敬、吉田充輝、山口信次郎、神谷勇治、高橋陽介 GAI 相互作用因子 GAF1 によるジベレリン信号伝達機構の解析 第49回植物生理学会年会、札幌、2008年3月20-22日
- ⑮永江美和、中田克、高橋陽介 コケ植物蘚類ネジクチゴケの葉緑体 FeSOD 遺伝子の銅応答抑制機構の解析 第49回植物生理学会年会、札幌、2008年3月20-22日
- ⑯永江美和、中田克、高橋陽介 蘚類ネジクチゴケの葉緑体 FeSOD 遺伝子における銅応答性抑制シス因子の同定 日本植物生理学会、愛媛大学、2007年3月28-30日
- ⑰中田克、山藤朋子、伊藤岳、石田さらみ、古本強、高橋陽介 プロテインキナーゼ NtCDPK1 の転写因子 RSG に対する基質認識機構の解析 日本植物生理学会、愛媛大学、2007年3月28-30日
- ⑱松下茜、大見麻梨子、山香賢治、古本強、高橋陽介 AtGA3ox1 のフィードバック制御に関わる転写因子 AGF1 の解析 日本植物生理学会、愛媛大学、2007年3月28-30日
- ⑲石田さらみ、中田克、湯浅高志、高橋陽介 ジベレリン情報を転写因子 RSG に伝達するカルシウム依存性蛋白質キナーゼ NtCDPK1 の解析 日本植物生理学会、愛媛大学、2007年3月28-30日
- ⑳高橋陽介 転写因子 RSG のリン酸化による機能制御 特定領域研究「遺伝情報デコード」シンポジウム 植物転写調節研究と包括的機能解析 東京大学山上会館 2007年3月2日
- ㉑Ishida, S., Yuasa, T. and Takahashi, Y. Functional Regulation of the Plant Transcription Factor RSG by gibberellins. CREST-JST International Symposium "Functional Network of Transcription Factors in Plants" November 16, 2006, Tsukuba. (Invited)
- ㉒Nagae, M., Nakata, M. and Takahashi, Y. Transcriptional regulation of chloroplastic Fe-SOD by copper in mosses. Annual meeting of the American society plant physiologists, Boston, USA. August 5-9, 2006.

⑳石田さらみ、中田克、湯淺高志、高橋陽介  
ジベレリン刺激はカルシウム依存性蛋白質  
キナーゼ CDPK を介して転写因子 RSG に伝  
達される 日本植物生理学会 筑波 2006  
年 3月 19-21日

㉑永江美和、中田克、高橋陽介 蕨類ネジク  
チゴケ葉緑体 FeSOD 遺伝子の銅による転  
写制御機構 日本植物生理学会 筑波  
2006年 3月 19-21日

㉒中田克、松永祥子、石田さらみ、古本強、  
高橋陽介 転写因子 RSG の機能制御におけ  
る NtCDPK の役割 日本植物生理学会 筑波  
2006年 3月 19-21日

㉓金本理沙、松下茜、山香賢治、高橋陽介 シ  
ロイヌナズナにおける GA 3-酸化酵素遺伝  
子の転写制御機構の解析 日本植物生理学  
会 筑波 2006年 3月 19-21日

㉔深澤壽太郎、吉田充輝、石田さらみ、高橋  
陽介 bZIP 型転写因子 RSG を介したジベ  
レリン合成フィードバック制御機構の解  
析 日本植物生理学会 筑波 2006年 3月  
19-21日

㉕Takahashi, Y. Involvement of 14-3-3 Binding  
in the Functional Regulation of RSG by  
Gibberellins. X<sup>th</sup> France-Japan Workshop on  
Plant Sciences "Cellular signalling and  
development" September 25-29, 2005, Toulouse,  
France. (Invited)

㉖Ishida, S. and Takahashi, Y. Involvement of  
14-3-3 protein binding in the functional  
regulation of RSG by gibberellins. International  
Symposium Plant axis formation and signal  
transduction. March 2, 2005, Tokyo.

㉗Takahashi, Y. Functional Regulation of the  
Plant Transcription Factor RSG by gibberellins.  
Nagasaki Symposium on The Nuclear System to  
Decipher Operation Code (DECODE) for  
Biological Responses February 28, 2005  
Nagasaki.

㉘Yuasa, T. Ishida, S. and Takahashi, Y.  
Involvement of 14-3-3 protein binding in the  
functional regulation of RSG by gibberellins.  
JBS International Symposium New Frontier of  
Transcription Research January 11-12, 2005,  
Kusatsu.

〔図書〕(計2件)

①渡邊哲史, 石田さらみ, 高橋陽介 (2010) ジ  
ベレリン応答における遺伝子発現制御 植物  
のシグナル伝達—分子と応答— pp119-125  
共立出版

②桜井英博, 柴岡弘郎, 芦原担, 高橋陽介  
(2008) 植物生理学概論. 総ページ数 229, 培  
風館, 東京.

〔その他〕

ホームページ等

<http://home.hiroshima-u.ac.jp/bio/PMOLPHYS/takahashi.htm>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

高橋 陽介 (TAKAHASHI YOHSUKE)

広島大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：90183855

### (2) 研究分担者

高木 優 (TAKAGI MASARU)

産業技術総合研究所・チームリーダー

研究者番号：40357348

### (3) 連携研究者

古本 強 (FURUMOTO TSUYOSHI)

広島大学・大学院理学研究科・准教授

研究者番号：30313208

(H17→19：研究分担者)