

令和 4 年 5 月 30 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02198

研究課題名(和文)バラ科果樹の低温要求性マスターレギュレーターの制御経路解明と新規休眠制御技術開発

研究課題名(英文) Exploring the target pathways of key regulators for dormancy and chilling requirement in Rosaceae fruit trees

研究代表者

山根 久代 (Yamane, Hisayo)

京都大学・農学研究科・准教授

研究者番号：80335306

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究の目的は、休眠芽で発現する休眠制御候補因子であるDAMやFLCの機能や下流制御機構を明らかにすることである。バラ科果樹において低温遭遇に伴い発現が低下する休眠因子DAMがアブシジン酸やサイトカイニン蓄積量を変化させることで休眠導入や休眠維持、休眠覚醒に関与することを明らかにした。さらに、低温遭遇に伴いリンゴ休眠芽で発現が上昇するFLCが、他発休眠下での発芽抑制に関与する可能性を機能解析から示した。得られた知見は、植物ホルモン処理が休眠制御に有効であることを理論的に示唆した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

低温要求性ならびに高温要求性制御に関与すると考えられるマスターレギュレーター候補因子を同定しそれらの機能の一端を解明した。特にDAM遺伝子が植物ホルモン代謝を制御することにより休眠をコントロールしている可能性を直接的に示したのは本研究がはじめてである。気候温暖化による休眠の攪乱は世界的に問題となっている。植物ホルモン代謝を制御することで休眠を人為制御できる可能性を示した点で、本研究成果は社会的意義がみとめられる。

研究成果の概要(英文)：The objective of this study was to elucidate the functions and downstream regulatory mechanisms of DAM and FLC, candidate dormancy master regulators expressed in dormant buds of Rosaceae fruit trees.

We found that DAM, a dormancy factor that is down-regulated upon low temperature encounter in rosaceous fruit trees, is involved in dormancy induction, dormancy maintenance, and dormancy awakening by altering abscisic acid and cytokinin accumulation. Furthermore, functional analysis showed that FLC, which is up-regulated in apple dormant buds upon encountering low temperature, may be involved in the inhibition of bud break under ecodormancy. These findings theoretically suggest that phytohormone treatments are effective in controlling dormancy.

研究分野：果樹園芸学

キーワード：果樹 休眠 温暖化 転写因子 ホルモン

1. 研究開始当初の背景

温帯域に分布する落葉果樹の多くは、秋に落葉し、翌年の栄養成長の起点となる成長点を含む芽をのこして越冬し、春に一斉に萌芽・開花し結実する。休眠は、樹体の成長リズムを四季の環境変化にあわせるための成長制御機構のひとつであり、春の一斉開花・萌芽の同時性や冬季の凍害回避を可能としている。自発的に成長を抑制している自発休眠 (endodormancy あるいは rest) から、成長に不適な外的要因により成長が抑制されている他発休眠 (ecodormancy あるいは quiescence) へ移行し、開花・萌芽にいたるには、種や品種に固有の低温要求量が満たされる必要がある。低温要求性とは、自発休眠から他発休眠への移行あるいは萌芽・開花に、一定期間の低温遭遇を必要とする性質をさす。低温要求量は品種固有であり、自発休眠期間の決定に影響する要素のひとつである。低温要求量満了後、好適な温度への一定期間の遭遇 (高温要求性) が確保され、長日条件などの成長に好適な条件も影響し萌芽・開花にいたる。このように、自発休眠から他発休眠期にかけての温度要求性は、バラ科果樹の開花期決定に影響し、今後の気候変動の影響を受ける重要形質である。

低温要求性の制御機構解明にあたり、これまでオミックス解析や遺伝学のアプローチから様々な研究が報告されてきた。しかしながら、低温要求性は量的形質であり多くの遺伝因子に加えて環境因子や樹体要因の影響を受ける点を考慮すると、多くのオミックス解析は環境因子の影響を排除できておらず、遺伝因子の特定にいたる情報を得にくい。QTL 解析や GWAS などの遺伝解析は、通常複数の候補因子が挙がるため遺伝因子候補の絞り込みに時間と技術を要する。以上を総合すると、研究報告例の多さの割に、現在得られている情報は非常に断片的であり、包括的理解には至っていない。

申請者は「今後の気候変動に適応しうる新品種育成あるいは農業技術開発のためには、低温要求性に関して遺伝効果の高い主導制御経路を同定し知見を得ることが重要」ととらえ、主要温帯落葉果樹が多く属し、低温要求量が多様性に富むバラ科果樹を材料に、様々な環境下にある休眠芽を用いてトランスクリプトーム解析と遺伝学的解析を統合することで、低温要求量の品種間差異を説明する遺伝因子としての役割をもつと考えられるマスターレギュレーター候補を単離してきた (Sasaki ら., 2011; Habu ら., 2012, 2014; Kitamura ら., 2018; Takeuchi ら., 2018)。しかしながら、これら候補遺伝子の詳細な機能については不明であった。

2. 研究の目的

申請者ならびに海外の研究者により同定された、バラ科果樹の低温要求性制御におけるマスターレギュレーター候補因子である、*SHORT VEGETATIVE PHASE/AGAMOUS-LIKE 24* クレイドに属する *DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box (DAM)* と *FLOWERING LOCUS C (FLC)* クレイドに属する *FLC-LIKE* の機能ならびに転写制御機構を明らかにすることを本研究の目的とした。*DAM* および *FLC* は休眠芽で発現しており、*DAM* は低温遭遇に伴い発現が低下するという特徴が多くバラ科果樹において共通している。一方 *FLC* は低温遭遇に伴い発現が上昇し、自発休眠後期から他発休眠期にあたる冬季に発現が多いという発現挙動を示すことがわかっていたが、その機能や転写制御機構については断片的な情報しか得られていなかった。(なお、*DAM* および *FLC-like* の転写制御におけるヒストン修飾の関与については現在論文投稿中であるためここでは割愛した。)

3. 研究の方法

(1) リンゴ形質転換体を用いたウメ *PmDAM6* 遺伝子の機能評価試験

(詳しくは Yamane ら., 2019 を参照)

35S プロモーター下でウメ *PmDAM6* あるいは *PmDAM6-GR* (*PmDAM6* の転写因子機能発揮に DEX 処理を必要とする) を過剰発現するベクターを構築し、アグロバクテリウム法でリンゴ 'JM2' を形質転換した。*PmDAM6-GR* 過剰発現体は多数の系統が得られたが、*PmDAM6* 過剰発現体は 2 系統しか得られず形質転換効率が非常に悪かった。すなわち、*PmDAM6* は再分化を抑制する機能をもつことが推察された。得られた個体を数年間隔離温室で栽培し、成長/休眠サイクルを観察した。すなわちシュート成長停止期、頂芽着生時期、落葉時期、頂芽の潜在的発芽活性、発芽期を少なくとも 3 年以上記録した。また、頂芽の植物ホルモン内生量を LC-MS/MS により定量した。発芽直前の 3 月に DEX 処理をおこない、その後の発芽速度ならびに植物ホルモン内生量の変化を調査した。

(2) リンゴゲノムにおける *FLC* クレイド *MADS-box* 遺伝子の同定と低温要求性の異なるリンゴ品種の花芽における *FLC-like* 遺伝子の発現解析

(詳しくは Hsiang ら., 2021; Yamane ら., 2021; 山根, 2020 を参照)

リンゴ 'ゴールドデンリシャス' ダブルハプロイドゲノム (GDDH13) (Daccord ら., 2017) のプロテオームより *MADS-box* タンパク質を同定した。Pfam の Hidden Markov Model (HMM) データベースを用いて HMMER (version 3.9) の "hmmsearch" 機能により検索した (e-value < 1e-5)。ClustalW

によりアライメントし MEGA7(Kumar ら, 2016)を用いて系統樹を作図した。

岩手県盛岡市に植栽されているリンゴ多低温要求性‘ふじ’‘つるが’(約 1000 CU)と少低温要求性‘Anna’(約 300 CU 程度)を供試した。休眠期にあたる 9 月から 3 月まで 150-200CU 蓄積することに頂芽をサンプリングした。実験は 2 カ年(2016, 2017 年度)おこなった。FLC-like (Md09g1009100)を特異的に増幅するプライマーを設計し,リアルタイム PCR により発現量を調査した。SAND 遺伝子をリファレンス遺伝子とし,実験は 3 反復おこなった。

(3) シロイヌナズナ形質転換体を用いたリンゴ FLC-like 遺伝子の機能評価試験

(詳しくは Nishiyama et al., 2021 を参照)

35S プロモーター下で FLC-like を過剰発現するベクターを構築し,シロイヌナズナ col-0 を形質転換した。得られた T1 種子を播種し,抽苔ならびに開花まで日数を計測し野生型と比較した。

4. 研究成果

(1) リンゴ形質転換体を用いたウメ PmDAM6 遺伝子の機能評価試験

野生型と比較し,PmDAM6 過剰発現リンゴは栄養成長が抑制された。さらに,頂芽着生時期が早期化した。落葉時期に有意な変化はみられなかった。休眠芽への影響について調査したところ,過剰発現体では潜在的発芽活性が抑制されており,発芽が遅延した。以上より,PmDAM6 過剰発現により休眠導入時期が早期化し休眠覚醒時期が遅延した。休眠覚醒から発芽時期にあたる 3 月に DEX 処理をし,適温条件下でシュート成長を誘導したところ,DEX 処理により成長開始が遅れた。すなわち,PmDAM6 は強い発芽抑制能力をもつことが示された。

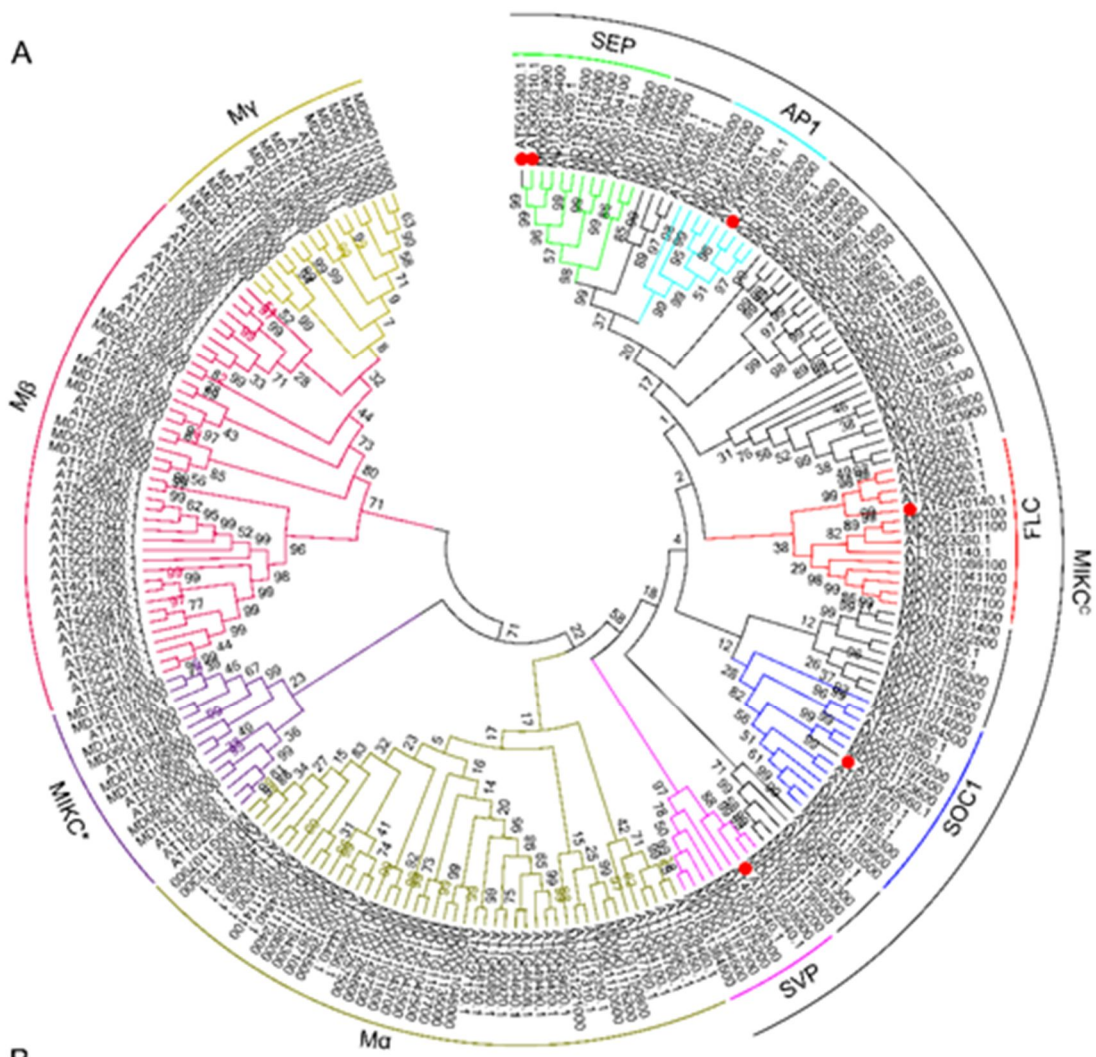
植物ホルモン定量解析により,PmDAM6 を過剰発現するリンゴ芽では ABA 量が多くイソペンテニルアデニンやトランスゼアチンなどの活性型サイトカニン量が少ないことが明らかとなった。すなわち,PmDAM6 は植物ホルモン代謝を制御することで発芽を抑制する機能をもつ可能性が示された。

(2) リンゴゲノムにおける FLC クレイド MADS-box 遺伝子の同定と低温要求性の異なるリンゴ品種の花芽における FLC-like 遺伝子の発現解析

リンゴには FLC クレイドに含まれる遺伝子が,計 7 つ存在することが示された(第 1 図)。そのうち 4 つは休眠芽で発現がみられた。特に低温遭遇により休眠後期に発現が上昇する FLC-like (FLC2; Md09g1009100)は Arabidopsis FLC や他の FLC クレイド遺伝子と比較して,MADS-box 領域はよく保存されていたが,K-box 領域に 14 残基からなる特徴的な欠失領域が認められた。

リンゴ FLC-like は Arabidopsis FLC と同様低温応答性を示すが,低温蓄積によりむしろ発現が上昇し,低温蓄積によりヒストン H3K27me3 のメチル化レベルが上昇し発現が低下する Arabidopsis FLC とは正反対の発現傾向を示した。Md10G1041100 は Arabidopsis FLC と同様,低温蓄積により発現が低下していた。Md17G1001300 と Md05G1037100 は低温に対して顕著な変動を示さなかった。このように,リンゴ FLC クレイド遺伝子群は各遺伝子特異的な異なる発現パターンを示したことから,機能分化も予想された。

発現解析の結果,盛岡市で栽培されているリンゴ花芽を用いた発現解析の結果,FLC-like は低温蓄積とともに発現が増加し,少低温要求量品種‘Anna’と比較し多低温要求量品種‘ふじ’や‘つるが’では緩速な発現上昇を示した。FLC-like の発現は低温要求量満了時とほぼ同時期に発現がピークに達し,その後好適条件下では発現が低下した。一方,花芽の形態変化を観察したところ;‘ふじ’の花芽は低温要求量満了に近い時点まで花芽の発達が続く。少低温要求性‘Anna’と比較して花成進行が緩速的であった。すなわち,FLC-like は低温応答性をもつとともに,花芽の分化や発達に反応して発現が上昇し,花芽発達停止期である他発休眠期には発現が維持されていた。



第1図 リンゴゲノム (GDDH13) より同定した MADS-box 遺伝子群

(3) シロイヌナズナ形質転換体を用いたリンゴ *FLC-like* 遺伝子の機能評価試験

リンゴ *FLC-like* の機能が *Arabidopsis FLC* と同様かどうかを明らかにするため、*Arabidopsis* 過剰発現体を用いた機能評価試験をおこなった。その結果、*FLC-like* は *Arabidopsis* において花芽分化には影響せず栄養成長を抑制した。*Arabidopsis* 過剰発現体を用いた機能評価試験結果を考慮すると、*FLC-like* は低温誘導ならびに高温消失性の成長抑制因子として機能し、他発休眠期の高温要求性に影響している可能性がある。今後、リンゴを用いた形質転換試験による検証が必要である。

(結論)

DAM, *FLC-like* など *Arabidopsis* 花成関連 MADS-box 遺伝子のホモログのいくつかは、樹木において成長・萌芽抑制因子として機能し、休眠や低温要求性制御に関与する可能性を示した。またこれらの MADS-box 遺伝子が植物ホルモン代謝を制御することで休眠や萌芽を制御する可能性を示した。今後 *DAM* や *FLC-like* の温度応答性転写制御メカニズムを解明することで、低温要求性や高温要求性の理解が進むことが期待される。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 11件 / うち国際共著 1件 / うちオープンアクセス 2件）

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 山根久代 | 4. 巻 66 |
| 2. 論文標題 リンゴ花芽の休眠と花成進行に関連したDORMANCY-ASSOCIATED MADS-box, FLC-like遺伝子の発現挙動 | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 低温生物工学会誌 | 6. 最初と最後の頁 17-25 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.20585/cryobolcryotechnol.66.1_17 | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Yamane, H., W. Chen, Y. Kitamura, T. Habu and R. Tao. | 4. 巻 1281 |
| 2. 論文標題 Identification of QTLs for chilling and heat requirements for bud dormancy release in Prunus mume and their co-localization with the DAM6 eQTL. | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Acta Horticulturae | 6. 最初と最後の頁 585-591 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.17660/ActaHortic.2020.1281.77 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Masuda, K., H. Yamane, K. Ikeda, T. Testumura, M. Takai and R. Tao. | 4. 巻 1235 |
| 2. 論文標題 Effects of chilling accumulation on DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box gene expressions in 'Satonishiki' sweet cherry. | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Acta Horticulturae | 6. 最初と最後の頁 421-426 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.17660/ActaHortic.2019.1235.58 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Nishiyama, S., M.C. Matsushita, H. Yamane, C. Honda, K. Okada, Y. Tamada, S. Moriya, and R. Tao. | 4. 巻 41 |
| 2. 論文標題 Functional and expressional analyses of apple FLC-like in relation to dormancy progress and flower bud development. | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Tree Physiology | 6. 最初と最後の頁 562-570 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/treephys/tpz111 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|------------------------|
| 1. 著者名 Yamane, H., M. Wada, C. Honda, T. Matsuura, Y. Ikeda, T. Hirayama, Y. Osako, M. Gao-Takai, M. Kojima, H. Sakakibara and R. Tao. | 4. 巻 14 |
| 2. 論文標題 Overexpression of Prunus DAM6 inhibits growth, represses bud break competency of dormant buds and delays bud outgrowth in apple plants. | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 PLoS ONE | 6. 最初と最後の頁 e0214788 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0214788 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Yamane, H., T. Takeuchi, M. Matsushita, K. Banno and R. Tao. | 4. 巻 1261 |
| 2. 論文標題 xpression analysis of apple DAMs in 'Fuji' flower buds during flower bud development. | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Acta Horticulturae | 6. 最初と最後の頁 143-148 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.17660/ActaHortic.2019.1261.23 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|------------------|
| 1. 著者名 Kitamura, Y., T. Habu, H. Yamane, S. Nishiyama, K. Kajita, T. Sobue, T. Kawai, K. Numaguchi, T. Nakazaki, A. Kitajima, and R. Tao. | 4. 巻 14 |
| 2. 論文標題 Identification of QTLs controlling chilling and heat requirements for dormancy release and bud break in Japanese apricot (Prunus mume) | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 Tree Genetics and Genomes | 6. 最初と最後の頁 33 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11295-018-1243-3 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|-----------------------|
| 1. 著者名 Takeuchi, T., M.C. Matsushita, S. Nishiyama, H. Yamane, K. Banno, and R. Tao | 4. 巻 143 |
| 2. 論文標題 RNA-Sequencing analysis identifies genes associated with chilling-mediated endodormancy release in apple | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 J. Amer. Soc. Hort. Sci. | 6. 最初と最後の頁 194-206 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21273/JASHS04345-18 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|-----------------------|
| 1. 著者名 Iwasa, H., H. Yamane, M. Gao-Takai, A. Oikawa and R. Tao | 4. 巻 1208 |
| 2. 論文標題 Possible involvement of abscisic acid metabolism in endodormancy release in persimmon (Diospyros kaki) | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 Acta Hort. | 6. 最初と最後の頁 287-290 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.17660/ActaHortic.2018.1208.39 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|-----------------------|
| 1. 著者名 Kitamura, Y., H. Yamane, M. Gao-Takai and R. Tao | 4. 巻 1208 |
| 2. 論文標題 Changes in plant hormone contents in Japanese apricot flower buds during prolonged chilling exposure | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 Acta Hort. | 6. 最初と最後の頁 251-256 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.17660/ActaHortic.2018.1208.33 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|---------------------|
| 1. 著者名 Yamane, H. and R. Tao | 4. 巻 1208 |
| 2. 論文標題 Expression analysis of apple DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box genes in buds during dormancy release | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 Acta Hort. | 6. 最初と最後の頁 39-45 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.17660/ActaHortic.2018.1208.6 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|------------------|
| 1. 著者名 Peace, C.P., L. Bianco, M. Troglio, E. van de Weg, N.P. Howard, A. Cornille, C-E. Durel, S. Myles, Z. Migicovsky, R.J. Schaffer, E. Costes, G. Fazio, H. Yamane, et al., | 4. 巻 6 |
| 2. 論文標題 Apple whole genome sequences: recent advances and new prospects | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Hort. Res. | 6. 最初と最後の頁 59 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41438-019-0141-7 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 該当する |

〔学会発表〕 計11件（うち招待講演 5件 / うち国際学会 9件）

| |
|--|
| 1. 発表者名 Yamane, H |
| 2. 発表標題 Diversity of flower developmental characteristics in low-chill cultivars in Rosaceae fruit trees grown in temperate climate |
| 3. 学会等名 Annual meeting of American Society for Horticultural Science (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Hsiang, T., W. Chen, H. Yamane, S. Nishiyama, R. Nakano and R. Tao. |
| 2. 発表標題 Allelic distribution at SNP loci within bud dormancy-related QTLs in Japanese apricot (<i>Prunus mume</i>) collections. |
| 3. 学会等名 3rd Asian Horticulture Congress (国際学会) |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 山根久代 |
| 2. 発表標題 果樹の休眠の長短を決める遺伝的因子の探索 |
| 3. 学会等名 第64回低温生物工学会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|----------------------------------|
| 1. 発表者名 山根久代・北村祐人 |
| 2. 発表標題 バラ科果樹の低温要求性制御機構に関する研究 |
| 3. 学会等名 園芸学会平成31年度秋季大会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1 . 発表者名 Yamane, H., Y. Kitamura, T. Habu, Wenxing Chen and R. Tao |
| 2 . 発表標題 Identification of QTLs for chilling and heat requirements for bud dormancy release in Prunus mume and their co-localization with the DAM6 eQTL |
| 3 . 学会等名 The 30th International Horticulture Congress (国際学会) |
| 4 . 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1 . 発表者名 Yamane*, H., K-T. Li, R. Matsuzaki, S. Ebihara, T-S. Li, M. Omori and R. Tao |
| 2 . 発表標題 Comparative observations of phenological characters of continuously flowering high-bush blueberry 'Blue Muffin' in temperate and subtropical climates |
| 3 . 学会等名 The 30th International Horticulture Congress (国際学会) |
| 4 . 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1 . 発表者名 Yamane, H |
| 2 . 発表標題 Genetic and molecular regulation of bud dormancy in Prunus mume |
| 3 . 学会等名 HZAU-NTU-KU Joint Horticulture Symposium (招待講演) (国際学会) |
| 4 . 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1 . 発表者名 Chen, W., H. Yamane, Y. Tamada, M. Matsushita, Z. Luo and R. Tao |
| 2 . 発表標題 Epigenome analysis reveals the role of histone modifications in the chilling-regulated gene expression in apple dormant buds |
| 3 . 学会等名 The 6th Plant Dormancy Symposium (国際学会) |
| 4 . 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1 . 発表者名 Yamane, H |
| 2 . 発表標題 Genetic and molecular regulation of bud dormancy in Prunus mume |
| 3 . 学会等名 The 6th Plant Dormancy Symposium (招待講演) (国際学会) |
| 4 . 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1 . 発表者名 Li, T., H. Yamane, M. Tomiyama and R. Tao |
| 2 . 発表標題 Characterization of continuous flowering blueberry 'Blue Muffin' and the distinctive effect of hydrogen cyanamide on flowering |
| 3 . 学会等名 The 6th Plant Dormancy Symposium (国際学会) |
| 4 . 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1 . 発表者名 Matsushita, M., H. Yamane, S. Nishiyama, C. Honda, K. Okada, S. Moriya and R. Tao |
| 2 . 発表標題 Functional characterization of apple FLC-like gene in winter dormant buds |
| 3 . 学会等名 The 6th Plant Dormancy Symposium (国際学会) |
| 4 . 発表年 2018年 |

〔図書〕 計2件

| | |
|---|------------------|
| 1 . 著者名 Kitamura, Y., W. Chen, H. Yamane and R. Tao. | 4 . 発行年 2019年 |
| 2 . 出版社 Springer | 5 . 総ページ数 161 |
| 3 . 書名 Functional genes in bud dormancy and impacts on plant breeding.. p. 101-117. In: Z. Gao (ed.). The Prunus mume Genome, Compendium of Plant Genomes. | |

| | |
|--|-----------------|
| 1. 著者名 Yamane, H and R. Tao. | 4. 発行年 2019年 |
| 2. 出版社 Springer | 5. 総ページ数 161 |
| 3. 書名 Molecular and developmental biology: self-incompatibility. p. 119-135. In: Z. Gao (ed.). The Prunus mume Genome, Compendium of Plant Genomes. | |

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-------|--|--|----|
| 研究分担者 | 玉田 洋介 (Tamada Yosuke) (50579290) | 宇都宮大学・工学部・准教授 (12201) | |
| 研究分担者 | 富永 晃好 (Tominaga Akiyoshi) (50776490) | 静岡大学・農学部・助教 (13801) | |
| 研究分担者 | 羽生 剛 (Habu Tsuyoshi) (60335304) | 愛媛大学・農学研究科・准教授 (16301) | |
| 研究分担者 | 高居 恵愛 (Takai Mei) (70589770) | 石川県立大学・生物資源環境学部・准教授 (23303) | |
| 研究分担者 | 池田 和生 (Ikeda Kazuo) (80555269) | 山形大学・農学部・准教授 (11501) | |

6. 研究組織（つづき）

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-------|------------------------------------|-----------------------|----|
| 研究協力者 | 西山 総一郎 (Nishiyama Soichiro) | | |
| 研究協力者 | 田尾 龍太郎 (Tao Ryutaro) | | |
| 研究協力者 | 本多 親子 (Honda Chikako) | | |
| 研究協力者 | 岡田 和馬 (Okada Kazuma) | | |
| 研究協力者 | 北村 祐人 (Kitamura Yuto) | | |

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計1件

| | |
|--|--------------------|
| 国際研究集会 The 6th Plant Dormancy Symposium | 開催年 2018年～2018年 |
|--|--------------------|

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

| | |
|---------|---------|
| 共同研究相手国 | 相手方研究機関 |
|---------|---------|