

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 4 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2009～2013

課題番号：21228002

研究課題名(和文)植物の無機栄養ホメオスタシスと成長の統合的理解と仮説検証

研究課題名(英文)Homeostasis of Plant Mineral Nutrients and Growth- Modeling of Overall Regulation

研究代表者

藤原 徹 (Fujiwara, Toru)

東京大学・農学生命科学研究科・教授

研究者番号：80242163

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 135,500,000円、(間接経費) 40,650,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は植物に必要な無機栄養素のホメオスタシス機構について、様々な深さでの研究を行ったものである。比較的未解明な元素については、ホメオスタシスに重要な新規遺伝子を同定、解析した。これまでに研究蓄積のあるホウ素輸送については、トランスポーターの蓄積制御やホウ素受容機構についての新たな知見を得た。さらに、ホウ素については、トランスポーターの局在や蓄積等の特性を考慮した数理モデルを構築し、モデルを基に未知の現象を予測し、実験的にそのような現象を確認した。全体として、様々な深さでの研究を通じ、数種類の必須元素について重要な遺伝子を見いだすと共に植物の栄養研究に新たな方向性をもたらした。

研究成果の概要(英文)：This project on the mineral nutrient homeostasis in plants includes several different aspects for the understanding of mechanisms of homeostasis. For the nutrients with relatively limited understanding, we isolated novel Arabidopsis mutants defective in acclimation to low nutrient conditions, identified responsible genes and characterized the functions of the gene products. Novel genes were found for Ca, Mg, Mn, Cu and Mo. In-depth analyses of the homeostasis mechanism of boron were also conducted. Before the initiation of the project, we identified several boron transporters for uptake and translocation. In this project we revealed novel aspects of regulation including boron sensing by ribosome-RNA complexes. We also constructed mathematical model to comprehensively understand the overall regulation mechanisms. Based on the model we predicted boron accumulation pattern in the root of Arabidopsis and the prediction was confirmed by experimental examination.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農芸化学 植物栄養学 土壌学

キーワード：シロイヌナズナ 栄養感知 数理モデル 予測 実証 低栄養適応 トランスポーター局在 輸送制御

1. 研究開始当初の背景

植物は土壌から無機元素を吸収して生育する独立栄養生物である。人類の生存は植物の繁栄に依存している。植物には17種類の必須元素が知られているが、いずれの元素についても、ある一定の濃度範囲で植物に供給されることが適切な生育に必須である。しかしほとんどの土壌では必須元素は少なすぎたり多すぎたりする。植物はどの元素が足りない(多すぎる)かを感知し、吸収速度や代謝のパターンを変化させたりすることによって栄養の内部環境を維持し生育することができる。このような応答は、移動能力の無い植物が進化の過程で獲得した能力であり、植物の生育や作物生産に必須である。

世界的にも複数の元素について、濃度変化に対する応答の分子機構が研究されてきており、一部の元素については栄養欠乏耐性植物の作出が報告されている。しかし、未だ多くの元素については、欠乏や過剰に対する分子機構は理解されておらず、ましてや定量的・包括的な理解はどの元素についてもなされていない。

2. 研究の目的

本研究の目的は複数の元素についての栄養応答機構を明らかにすると共に、単に栄養応答現象を支配する遺伝子の同定と機能解析にとどまらず、現象を定量的包括的に理解し、予測を可能にすることを目的としている。定量的包括的理解については、ホウ素を対象とし、これまでの申請者のホウ素トランスポーターの同定とその解析を基礎とした。

これまで、定量的な記述が進んでこなかった理由の一つは複雑さである。代謝が複雑さを格段にあげていることを考えると、代謝されない無機栄養素を対象にすることで、定量的な記述ができるようになる可能性が高い。具体的には、その輸送体が同定され、変異株や過剰発現体の生理的知見も蓄積しているホウ素について、環境中の濃度をパラメーターにして、各種トランスポーターの蓄積量、活性の特性、細胞内局在などを考慮して、どのような外部条件で根の中(あるいは地上部の)ホウ素濃度がどうなるのか、それに伴って生育がどうなるのかを推定する。

本研究は全体としては、新規変異株の同定、原因遺伝子の単離、機能解析さらに、解析結果に基づいた数値解析と予測を想定した。数理解析を深く進めてより実際の植物に近い、計算可能な輸送システムの構築を行い、その検証実験を進めることとした。これによって、植物における必須無機元素研究の新たな方向性を示すだけでなく、進化の過程で植物が獲得した無機元素のホメオスタシスの統合的理解を目指した。このようなホメオスタシスは植物の示す様々な現象の基本となる事柄であり、植物栄養学の枠を超えて植物学一般に重要な知見をもたらすものと考えている。

3. 研究の方法

本研究は栄養応答の多面的な解析を目的としており、用いた研究手法は多岐にわたる。主な研究方法としてはシロイヌナズナ変異株を用いた分子遺伝学的、生理的解析、形質転換体を用いた発現解析、GFP融合蛋白質の共焦点顕微鏡観察、タンパク質の生化学的方法などである。また、数理解析においては、微分方程式の安定度解析等をMathematicaなどの計算ソフトウェア等を用いて研究を進めた。

4. 研究成果

本研究によって得られた新たな知見を4項目に分けて記述する。

1) 栄養応答機構における mRNA やタンパク質の蓄積制御の重要性とリボソームを介した新たな制御機構の解明

植物は栄養条件の変化に伴って、栄養の吸収速度や利用を変化させ適応する能力を持っており、この能力が植物の安定的な生産に不可欠の性質である。このような応答は植物の成長と密接な関係をもって制御されているがその関連については不明確な部分も多い。本研究の一つの柱はこのような栄養応答と成長の関係を数理モデルを用いて明らかにすることにあり、このためには、モデル構築の基となる制御機構についてのより深い知見を得ることが重要である。

本研究の開始時点までにホウ素輸送体 BOR1 はタンパク質レベルでホウ素栄養条件に応じた蓄積制御を受けることが明らかになっていた。すなわち、BOR1 タンパク質は培地のホウ素濃度が低い条件では蓄積するが、培地のホウ素濃度が高まると急速に分解されることが明らかになっていた。本研究において、BOR1 の分解に重要な役割を果たすアミノ酸残基を明らかにした。一つはチロシンモチーフと言われるアダプタータンパク質によって認識される配列であり、この配列を欠損させると蓄積制御が起こりにくくなる(Takano et al PNAS 2010)。また、BOR1 とホウ素吸収に重要な輸送体 NIP5;1 は極性をもった局在を示すことを明らかにした。また、BOR1 は根の細胞の中心柱よりの細胞膜に、NIP5;1 は根の表皮の土壌に面した側の細胞膜に局在していることも明らかになった。さらに、BOR1 の 590 番目のリシン残基が BOR1 のユビキチン化および分解に重要である一方、中心柱側の細胞膜への局在に関しては関与していない可能性が示された(Kasai et al., JBC 2011)。この成果は Journal of Biological



Chemistry の表紙に取り上げられた。

NIP5;1 の発現制御機構についても新たな知見が得られた。*NIP5;1* はホウ素の吸収に重要なトランスポーターで、ホウ素欠乏で mRNA の蓄積量が高まることが知られていた。本研究においては発現制御機構の一端を知るべく、プロモータ領域の欠損遺伝子の発現解析をしたところ、意外なことに、ホウ素欠乏に応じた発現制御は転写によって制御されているのではなく、mRNA の分解速度の制御によって起こっていることを明らかにした

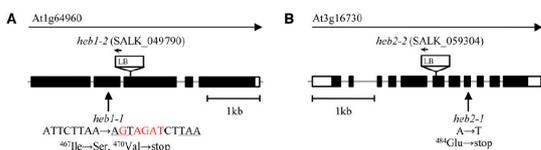
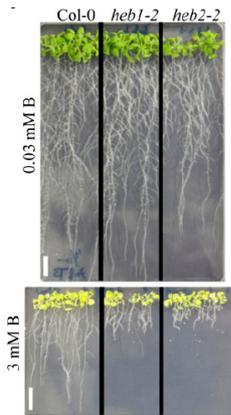
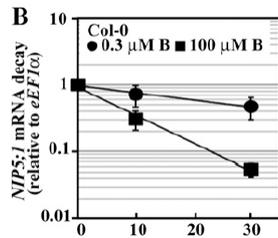
(右図、培地のホウ素濃度に応じた分解速度の測定)。また、その分解制御に必要な配列を明らかにした

(Tanaka et al Plant Cell 2011)。さらに、このホウ素濃度に応じた分解速度を司る配列は開始コドンの直後に終止コドンが来る配列であり、ホウ素濃度に応じてこの mRNA 領域にリボソームが停止することを見いだした。これらの発見は、栄養条件に応じた遺伝子の発現制御が転写後調節によって制御されることを示している。mRNA の分解による発現制御は条件変化に伴って短い時間で制御する上では極めて重要であり、ホウ素が何らかの“急性”毒性を発揮していることを示唆すると共に、リボソームと最小 ORF の AUGUAA がホウ素濃度を感知することで実現していることを示唆している。リボソームと mRNA の複合体が無機栄養の感知機構になっていることを示した初めての例である

2) DNA 損傷と栄養

ホウ素と成長の関係に関してはホウ素過剰における生育に重要な遺伝子を単離し、その成長における役割を明らかにした。シロイヌナズナの野生型植物の根の伸長が半分程度になるホウ素過剰条件 3mM で、極端に根の伸長が阻害される変異株 (*heb1-2*, *heb2-1*; 右

図) から原因遺伝子を 4 種同定したところ、そのうち 2 つはコンデンシン II と呼ばれる染色体の凝集に重要であると考えられているタンパク質複合体のサブユニットをコードする遺伝子であった。さらに細胞生物学的



な解析によって、ホウ素過剰は DNA の切断を引き起こすこと、DNA の切断の程度と生育阻害の程度に相関があること、コンデンシンの発現がホウ素過剰で誘導されることを明らかにした。この成果は、植物のホウ素栄養に応じた生育制御に DNA 損傷と修復が関与していることを示したものである (Sakamoto et al., Plant Cell 2011)。また、同様に単離された変異株からはプロテアソームのサブユニットに変異を持つものを見いだしており、多くの細胞が共通に持つタンパク質が特定の栄養条件に対する応答に関与することを示した興味深い例であると考えている。

3) 数理モデル構築と予測

土壌に存在する無機栄養は根の表面から吸収され、根の細胞間を受け渡されて中心柱に至り、導管に積み込まれて地上部へと運ばれる。この過程で、複数のトランスポーターが細胞への取り込みや導管への積み込みに働いている。さらにこれらのトランスポーターは細胞内で局在しており、かつ、ホウ素栄養条件に応じて発現が変化する。すなわち、ホウ素は細胞の片側から反対側へ送られて行き、ホウ素が欠乏するとトランスポーターの発現が高まり、逆にホウ素が多いと発現は低下し、これが輸送活性に直結していると考えられる。輸送が低下すれば、細胞内のホウ素濃度も変化する。それによってホウ素トランスポーターの発現も制御されるという関係にある。このような制御系は、環境中の栄養条件が変化しても栄養吸収と輸送を一定レベルに保つために必要なものであると思われるが、ホウ素の場合、根の表皮細胞のホウ素吸収輸送体 (*NIP5;1*) と導管への積み込みに必要な輸送体 (*BOR1*) の発現制御と輸送活性、細胞内局在についてのデータがあり、これを元に、輸送の数理解析を行った。モデル構築については、イギリス John Innes 研究所の Veronica Greineisen 博士のグループとの共同研究として進めた。これまでに、単一細胞での輸送体のホウ素依存的な発現制御と輸送についての微分方程式を立ててその特徴を明らかにするとともに、根の細胞列を反映した土壌から根へのホウ素輸送の 2 次元モデルを構築した。この 2 次元モデル構築の手法としては、シロイヌナズナの根の細胞列を模したマトリックスを構築しその中のそれぞれのモジュールについて、ホウ素濃度の経時変化を計算するという手法を用いた。この解析によって、ある条件においてホウ素が根の静止中心付近の細胞に蓄積する傾向が認められた。このホウ素の静止中心付近の細胞への蓄積は LA-ICP-MS を用いた根のホウ素分布の解析によって実験的に裏付けることができた。これらの成果は実験データに基づく数理モデル構築とその解析からこれまで知られていなかった現象を予測し、その予測した現象を実験的に確認すること

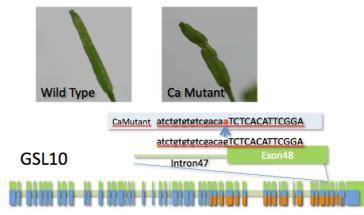
ができたものであり、数理モデル構築と解析としては一定の成果を挙げることができたと考えている。また、NIP5;1 も BOR1 も培地のホウ素濃度が変化すると比較的“素早く”発現調節を受けることがわかっていたが、自然界では土壌のホウ素濃度が急激に変化するとは考えづらく、なぜこれら輸送体が短時間のうちに発現制御されるのか不明であったが、微分方程式の安定度解析によると、“素早い”制御が無くなると、ホウ素輸送が安定的に起こらなくなる可能性が見いだされており、今後の研究で数理的に予測されたこのような現象を再現できるか調べて行きたいと考えている。

4) 各種必須栄養のホメオスタシスに関する遺伝子の同定と解析

本研究では研究開始時点に同定していた変異株の解析と並行して、新たな変異株の単離を進めた。栄養欠乏変異株の単離は異なる条件で行うと、異なる変異株が得られる可能性が高く、さまざまな栄養欠乏条件での耐性付与に結びつくと考えられる。まず、固形培地での栄養変異株選抜の条件設定を行った (Kamiya et al., J Exp Bot 2011)。これに基づいて、これまでに、マンガ、亜鉛、モリブデン、マグネシウムについて新たな変異株の検索を進めた。その結果、マンガについては 10 系統弱の変異株を見いだした。また、モリブデンについても変異株を見いだした。以下にこれらの変異株の解析によって得られた主な成果を述べる。

カルシウム欠乏症の典型的な症状として「尻腐れ病」が知られている。本研究で対象としているシロイヌナズナのカルシウム変異株には、低カルシウムで育てると野生型には見られないさやの一部の変形が見られるものがある (右図)。この変異株のマッピングを進め、次世代 sequencer による配列解析等を行った結果、この変異株では GSL10 という多糖の合成に関与する遺伝子が欠損していることが明らかになった。この遺伝子は細胞壁構成成分ノーフコロスの合成を担う遺伝子の一つである。カルス合成を担う別の遺伝子に変異がある変異株でもカルシウム欠乏に感受性になることを見いだしており、カルス合成とカルシウム感受性の関係を見いだした。カルシウム欠乏はトマトでは尻腐れ病を引き起こすことが知られており、本研究成果は栄養障害の軽減に結びつく可能性があると考えている。

マグネシウムの変異株についても生理的な検討と、分子遺伝学的な原因遺伝子の同定を行い、マグネシウムのトランスポーターや



RNA のスプライシングに関与する遺伝子などが低マグネシウムに対する耐性に重要であることを見いだした。

銅欠乏やマンガ欠乏に感受性を持つ変異株の解析も行い。これらの欠乏に関与する新規遺伝子を同定した。銅欠乏の耐性に関与する遺伝子は植物ホルモンの合成に関与するものであり、無機栄養と植物ホルモンの新しい関係を明らかにすることができた。マンガ欠乏に耐性を付与する遺伝子としてマンガトランスポーターの同定に成功した。

全体としては、本研究においては、既に知見を蓄積していたホウ素の輸送や制御については新たな制御の側面を明らかにするとともに、数理モデルを構築し一部の予測について実験的な検証ができた。また、ホウ素以外の重要な栄養素のホメオスタシスについて未知の遺伝子を同定し、その機能解析を行うことができ、当初の目的を一定レベルで達成できたと考えている。

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 28 件)

1. Establishment of an in planta magnesium monitoring system using CAX3 promoter-luciferase in Arabidopsis. Kamiya, T., Yamaguchi, M., Yokota-Hirai, M. and Fujiwara, T. *Journal of Experimental Botany* 63(1):355-63 (2012) 査読あり DOI:10.1093/jxb/err283
2. *VvBOR1*, the Grapevine Ortholog of *AtBOR1*, Encodes and Efflux Boron Transporter That is Differentially Expressed Throughout Reproductive Development of *Vitis vinifera* L. Perez-Castro, R., Kasai, K., Gainza-Cortes, F., Ruiz-Lara, S., Casaretto, J., Pena-Cortes, H., Tapia, J. and Fujiwara, T. Gonzalez E. *Plant Cell Physiol.* 53: 485-494 (2012) 査読あり DOI:10.1093/pcp/pcs001
3. Polar localization and endocytic degradation of a boron transporter BOR1 dependent on specific tyrosine residues. Yoshinari, A., Kasai, K., Fujiwara, T., Naito, S. and Takano, J. *Plant Signal Behav.* 7:46-9. (2012) 査読あり DOI:10.4161/psb.7.1.18527
4. Expression of the *Arabidopsis* Borate Efflux Transporter Gene, *AtBOR4*, in Rice Affects the Xylem Loading of Boron and Tolerance to Excess Boron.

- Kajikawa, M., Fujibe, T., Uruguchi, S., Miwa, K. Fujiwara, T. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 75:2421-2423 (2011) 査読あり
DOI:10.1271/bbb.110629
5. Condensin II alleviates DNA damage and is essential for tolerance of B overload stress in *Arabidopsis thaliana*. Sakamoto, T., Tsujimoto-Inui, Y., Uruguchi, S., Yoshizumi, T., Matsunaga, S., Matsui, M., Umeda, M., Fukui, K. Fujiwara, T. *Plant Cell* 23:3533-46 (2011) 査読あり DOI : 10.1105/tpc.111.086314
 6. Boron-Dependent Degradation of NIP5;1 mRNA for Acclimation to Excess Boron Conditions in *Arabidopsis*. Tanaka, M., Takano, J., Chiba, Y., Lombardo, F., Ogasawara, Y., Onouchi, H., Naito, S. and Fujiwara, T. *Plant Cell* 23(9):3547-59 (2011) 査読あり DOI:10.1105/tpc.111.088351
 7. Role of overexpressed BOR4, a boron exporter, in tolerance to high level of boron in shoots. Miwa, K. and Fujiwara, T. *Soil Sci. Plant Nutr.* 57(4): 558-565 (2011) 査読あり DOI:10.1080/00380768.2011.596473
 8. High boron-induced ubiquitination regulates vacuolar sorting of the BOR1 borate transporter in *Arabidopsis thaliana*. Kasai K, Takano J, Miwa K, Toyoda A, Fujiwara T. *J Biol Chem.* 286(8): 6175-6183 (2011) 査読あり DOI: 10.1074/jbc.M110.184929
 9. Suppression of a NAC-Like Transcription Factor Gene Improves Boron- Toxicity Tolerance in Rice. Ochiai K, Shimizu A, Okumoto Y, Fujiwara T, Mato, T. *Plant Physiol.* 156 (3): 1457-1463 (2011) 査読あり DOI: 10.1104/pp.110.171470
 10. Rice ABCG43 Is Cd Inducible and Confers Cd Tolerance on Yeast. Oda K, Otani M, Uruguchi S, Akihiro T, Fujiwara T. *Biosci. Biotech. Biochem.* 75: 1211-1213 (2011) 査読あり DOI: 10.1271/bbb.110193
 11. A novel allele of the *Arabidopsis* phytochelatin synthase 1 gene conferring high sensitivity to arsenic and antimony. Kamiya, T. and Fujiwara, T. *Soil Sci. Plant Nutr.* 57 272-278 (2011) 査読あり DOI:10.1080/00380768.2011.576398
 12. Low-affinity cation transporter (OsLCT1) regulates cadmium transport into rice grains. Uruguchi S, Kamiya T, Sakamoto T, Kasai K, Sato Y, Nagamura Y, Yoshida A, Kyojuka J, Ishikawa S, Fujiwara T. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 20959-20964 (2011) 査読あり doi:10.1073/pnas.1116531109
 13. *Arabidopsis thaliana* 26S Proteasome Subunits RPT2a and RPT5a Are Crucial for Zinc Deficiency-Tolerance. Sakamoto, T., Kamiya, T., Sako, K., Yamaguchi, J., Yamagami, M. and Fujiwara, T. *Biosci. Biotech. Biochem.* 75: 561-567 (2011) 査読あり DOI :10.1271/bbb.100794
 14. Significant contribution of boron stored in seeds to initial growth of rice seedlings. Uruguchi, S. and Fujiwara, T. *Plant Soil* 340:435-442(2011) 査読あり DOI: 10.1007/s1104-010-0614-9
 15. Effects of molybdenum deficiency and defects in molybdate transporter MOT1 on transcript accumulation and nitrogen/sulphur metabolism in *Arabidopsis thaliana*. Ide Y, Kusano M, Oikawa A, Fukushima A, Tomatsu H, Saito K, Hirai MY, Fujiwara, T. *J. Exp. Bot.* 62: 1483-1497 (2011) 査読あり doi:10.1093/jxb/erq345
 16. Boron transport in plants: co-ordinated regulation of transporters. Miwa, K., and Fujiwara, T. *Ann. Bot.* 105: 1103-1108 (2010) 査読あり doi:10.1093/aob/mcq044
 17. Polar localization and degradation of *Arabidopsis* boron transporters through distinct trafficking pathways. Takano J, Tanaka M, Toyoda A, Miwa K, Kasai K, Fuji K, Onouchi H, Naito S, and Fujiwara T. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107:5220-5225 (2010) 査読あり DOI: 10.1073/pnas.0910744107
 18. *NIP1;1*, an aquaporin homolog, determines the arsenite sensitivity of *Arabidopsis thaliana*. Kamiya T, Tanaka M, Mitani N, Ma JF, Maeshima M, Fujiwara T. *J. Biol. Chem.* 284: 2114-2120 (2009) 査読あり DOI: 10.1074/jbc.M806881200
- [学会発表] (計 80 件)
1. Toru Fujiwara Veronica Grieneisen, Stan Maree シロイヌナズナの根のホウ素輸送のモデル化 日本植物生理学会年会 2012.3.16 (京都)

2. Ying Shi Liang, Mayuki Tanaka, Kyoko Miwa, Toshiro Matsunaga, Akitoshi Iwamoto, and Toru Fujiwara. Functional Study of Boron in Root Growth of Arabidopsis mur1 mutant 日本植物生理学会年会 2012.3.16 (京都)
3. 笠井光治、高野順平、藤原 徹 ホウ酸トランスポーターBOR1 の極性欠損変異体の解析 日本植物生理学会年会 2012.3.16 (京都)
4. 小田紘士郎, 神谷岳洋, 藤原徹 高 Mg/Ca 比に感受性を示す新規シロイヌナズナ変異体の特徴とその解析 日本植物生理学会年会 2012.3.16 (京都)
5. 田中 真幸、高野 順平、千葉由佳子、尾之内均、内藤 哲、藤原 徹 シロイヌナズナのホウ素輸送体 NIP5;1 遺伝子のホウ素に応答した mRNA 蓄積の制御機構 日本植物生理学会年会 2012.3.16 (京都)
6. 藤原徹 セシウム輸送を担うトランスポーター 日光シンポジウム 2011.12.18 (日光)
7. 田中 真幸、藤原 徹 シロイヌナズナホウ素の輸送体 NIP5;1 および NIP6;2 の二重変異株から明らかになったホウ素輸送制御機構 日本土壌肥科学会 2011 つくば大会 2011.8.8 (つくば)
8. 笠井 光治, 高野 順平, 藤原 徹 植物ホウ酸トランスポーターBOR1 の極性局在に関わるドメインの同定 第 6 回トランスポーター研究会年会 (JTRA2011) 2011.6.11 (仙台)
9. 藤原 徹 Regulation of mRNA accumulation of NIP5;1 in response to boron. 日中植物栄養ワークショップ 2011.3.28 (岡山)
10. 神谷岳洋、平井(横田)優美、藤原徹 シロイヌナズナのマグネシウム欠乏応答機構の解明 第 52 回植物生理学会年会 2011.3.20 (仙台)
11. 藤原 徹 ホウ素、モリブデントランスポーターの構造と機能 Biochemistry and Molecular Biology 2010 2010.12.7(神戸)
12. Takano, J., Kasai, K., Tanaka, M., Miwa K. and Fujiwara, T. Polar localization and degradation of boron transporters in Arabidopsis. International Workshop on Plant Membrane Biology XV 2010.9.20 アデレード(オーストラリア)
13. Kamiya, T., Hirai MY and Fujiwara, T Mg deficiency response in Arabidopsis. International Workshop on Plant Membrane Biology XV 2010.9.20 アデレード(オーストラリア)
14. Tanaka, M., and Fujiwara, T. Mechanisms of boron-regulated expression of NIP5;1, a boric acid channel, in Arabidopsis thaliana. International Workshop on Plant Membrane Biology XV 2010.9.20 アデレード(オーストラリア)
15. 藤原徹 ホウ素栄養の分子生理の温故知新 日本土壌肥料学会 2010 年度北海道大会 2010.9.7 (札幌)
16. 藤原 徹 Boron transporters: Identification, regulation and application for improvement of plant growth. 19th World Congress of Soil Science 2010.8.5 (ブリスベン・オーストラリア)
17. 藤原徹 Influence of molybdenum deficiency on nitrogen metabolism in Arabidopsis thaliana 2010.7.26(犬山)
18. Akiko Yoshinaga, Kyoko Miwa, Hiroyuki Ohmori, Toru Fujiwara Involvement of BOR6 and BOR7, boron efflux transporters expressed in pollen tubes, in reproduction 21st International Conference on Arabidopsis Research 2010.6.6 (横浜)
19. Kyoko Miwa, Toru Fujiwara Distinct functions of BOR1 family in boron transport in *A.thaliana* 21st International Conference on Arabidopsis Research 2010.6.6 (横浜)
20. 高野順平、笠井光治、田中真幸、三輪京子、吉永晃子、樋口みなみ、富士健太郎、藤原徹 ホウ素輸送と応答の細胞生物学 第 62 回日本細胞生物学会 2010.5.20 (大阪)

〔図書〕 (計 1 件)

Fujiwara, T. “Cesium Uptake in Rice: Possible Transporter, Distribution, and Variation” in Agricultural Implications of the Fukushima Nuclear Accident pp 29-35 (2013)

〔その他〕

ホームページ
<http://park.itc.u-tokyo.ac.jp/syokuei/>
 新聞掲載 4 件、プレスリリース 4 件

6. 研究組織

(1) 研究代表者

藤原 徹 (FUJIWARA Toru)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授
 研究者番号 : 80242163