

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 9 月 5 日現在

機関番号：33910

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21K06218

研究課題名(和文)植物の発生分化における核小体とAS2/LOBファミリーの役割の解明

研究課題名(英文)Roles of nucleoli and AS2 /LOB family in plant development and differentiation

研究代表者

町田 千代子 (Machida, Chiyoko)

中部大学・応用生物学部・特定教授

研究者番号：70314060

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：シロイヌナズナの葉形成の鍵因子であるAS2は植物に固有のAS2/LOBドメインを持つAS2/LOB familyのメンバーである。AS2は葉の裏側化因子ETTINの発現抑制維持に関わる。AS2はETTINのCGCCGC配列に結合、核小体周縁部に顆粒(AS2 body)を形成し、凝縮した45S rDNAと部分的に共局在する。また、核小体局在タンパク質がAS2と協調的に働く。しかしながら、AS2 body形成とCGCCGC配列結合、核小体との関連性については不明であった。本研究では、AS2/LOBドメインの分子機能を解明、核小体の周縁部の構造がAS2 body形成に重要な役割を担うことを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

地球上のすべての生き物の命を支えているのが光合成の働きである。近年の地球環境の変化は著しく、光合成の中心的担い手である葉形成の分子的仕組みを知ることは極めて重要である。AS2/LOB familyは動物界にはなく、植物界にのみ保存され、環境応答、植物ホルモン制御等、植物に特徴的な生存戦略と密接に関連があることが示唆されている。本研究では、AS2/LOB familyの中でも最も研究が進んでおり、扁平な葉の形成の鍵因子であるAS2および核小体タンパク質の機能を解明した。その結果、AS2が核小体の周縁部に局在することにより、急激な環境変化に対応できるように核小体機能を頑強にする可能性が示唆された。

研究成果の概要(英文)：AS2, a key factor in leaf formation in Arabidopsis, is a member of the AS2/LOB family with a plant-specific AS2/LOB domain. AS2 is involved in maintaining suppressed expression of the leaf abaxialized factor ETTIN. AS2 binds to the CGCCGC sequence of ETTIN, and forms granules (AS2 bodies) at the periphery of the nucleolus, and partially colocalizes with condensed 45S rDNA repeats. In addition, nucleolar localized proteins cooperate with AS2. However, the relationship between AS2 body formation, CGCCGC sequence binding, and the function of nucleolus was unclear. In this study, we elucidated the molecular function of the AS2/LOB domain of AS2 and showed that the structure of the periphery of the nucleolus plays an important role in AS2 body formation and function.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：シロイヌナズナ 葉の発生分化 核小体 AS2/LOB family AS2/LOBドメイン エピジェネティック制御
45S rDNA 核小体ストレス

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

AS2/LOB family は約 100 アミノ酸からなる植物固有の AS2/LOB ドメインをもち、車軸藻類から種子植物まで保存されている^{1, 2)} (未発表データ)。AS2/LOB ドメインは約 100 アミノ酸からなり zinc-finger motif (ZF-motif)、保存されたグリシンを含む領域 (ICG sequence)、leucine-zipper like 配列 (LZL sequence) を持つ¹⁾ (図1)。特に、ZF-motif の4つのシステインと ICG sequence のグリシンは、すべてのメンバーで保存されている。

シロイヌナズナの ASYMMTRIC LEAVES2 (AS2) は AS2/LOB family のメンバーであり、葉の初期発生過程で Myb ドメインを持つ AS1 と複合体を形成して裏側化因子である *ETT/ARF3* を直接的、及び、*tasiRNA* を介して間接的 (PTGS) に発現抑制する表側因子であり、表裏軸形成に続く扁平で左右相性な葉の形成に必須な因子である^{3, 4)}。AS2 は標的遺伝子である *ETT/ARF3* のエキソン1の CGCCGC 配列に結合する⁵⁾。また、AS2 は、*ETT/ARF3* のエキソン6の DNA メチル化維持に関わる^{3, 5)}。AS2 は核質全体

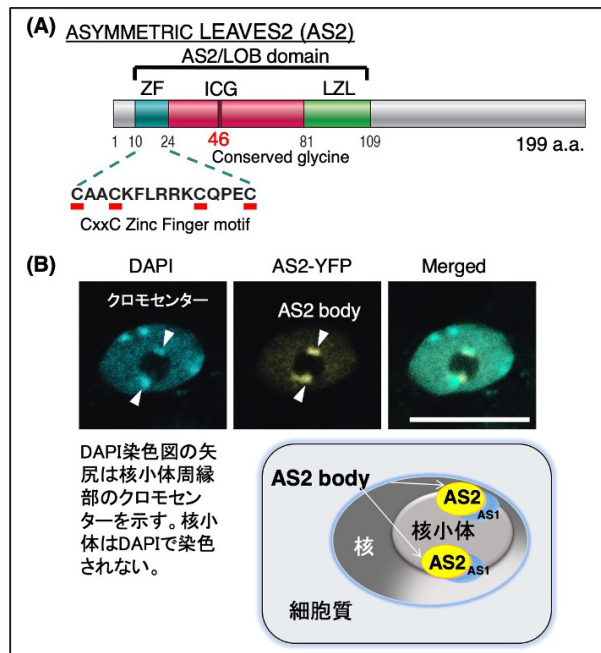


図1. (A) AS2のドメイン構造 (B)核小体周縁部に局在するAS2 body

に局在し核小体周縁部内側に顆粒状に局在すること (AS2 body と命名)^{6, 7, 8)}、AS2 body は、不活性型 45S rDNA を含む凝縮した染色体 (クロモセーター) と共局在する⁶⁾。

一方、AS2 とともに、葉の表側化に関わる重要な因子 (AS2 modifier と呼ばれる) が国内外の研究グループから 60 以上報告されており、これらの因子には、エピジェネティックな抑制や核小体機能と密接な関連を持つ因子が多く含まれている⁴⁾。また、核小体に局在し、rRNA のプロセッシングに関わる NUCLEOLIN1 (NUC1)、RNA HELICASE10 (RH10)、ROOT INITIATION DEFECTIVE 2 (RID2) も AS2 と共に、葉の表裏の軸性の確立に関わる⁷⁾。一方、これらの変異体は、核小体ストレスを誘導することも示されている⁸⁾。

核小体は光学顕微鏡で明瞭に観察できる膜のない核内構造であり、間期の核内で最も目立つ構造体である。核小体は、これまで、RNA ポリメラーゼ I によるリボソーム RNA の転写の場、rRNA のプロセッシングの場、リボソームの構築の場として知られてきた。核小体は、相分離を介して形成される構造体である。さらに、最近、核小体の周縁部は、nucleolus-associated domains (NADs) と呼ばれるヘテロクロマチン化した凝縮した染色体が局在することも報告され、核小体の周縁部は、遺伝子サイレンシングの場であると考えられている⁹⁾。また、核小体は、近年、細胞周期の制御、ウイルス感染や DNA 損傷などさまざまなストレスへの応答、細胞の栄養状態の検知など多彩な役割を持つことが明らかになり、細胞の頑強性における核小体の多彩な機能が着目されている。

2. 研究の目的

植物の発生・分化は、動物とは異なり、発芽後に、幹細胞である茎頂メリステムから分化を繰り返す。従って様々な環境変化の下でも正常な発生・分化を保証する頑強なシステムを持つことが重要である。このような植物に特徴的な発生・分化において、植物固有の AS2/LOB family のメンバーが、巧みに機能している可能性が考えられる。しかしながら、このように植物に特徴的な発生・分化における、AS2/LOB ファミリーの分子機能と相分離構造体である核小体の役割との関連性はほとんどわかっていない。本研究では、AS2 を基軸として、AS2/LOB ドメインの分子機能を解明し、AS2 body 形成と核小体機能との関連性について明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

AS2/LOB ファミリーの中で、唯一、単独変異体において表現型が明確であり最も研究が進んでいる AS2 を基軸として、本研究を推進する。

(1) AS2/LOB ドメインのアミノ酸配列の分子的機能の解明

AS2 のドメイン内の変異タンパク質を用いて AS2 body 形成と化学発光で検出する AlphaScreen 法¹⁰⁾を用いた CGCCGC/GCGGCG 配列への結合活性を調べた。

(2) AS2 body の形成と核小体構造との関連性を解明

AS2 modifier として同定された核小体局在タンパク質 NUC1、RH10、RID2 をコードする遺伝子の変異体における AS2 body の形態に対する影響を調べた。

(3) AS2 の顆粒形成と 45S rDNA リピートとの分子的関連性を解明

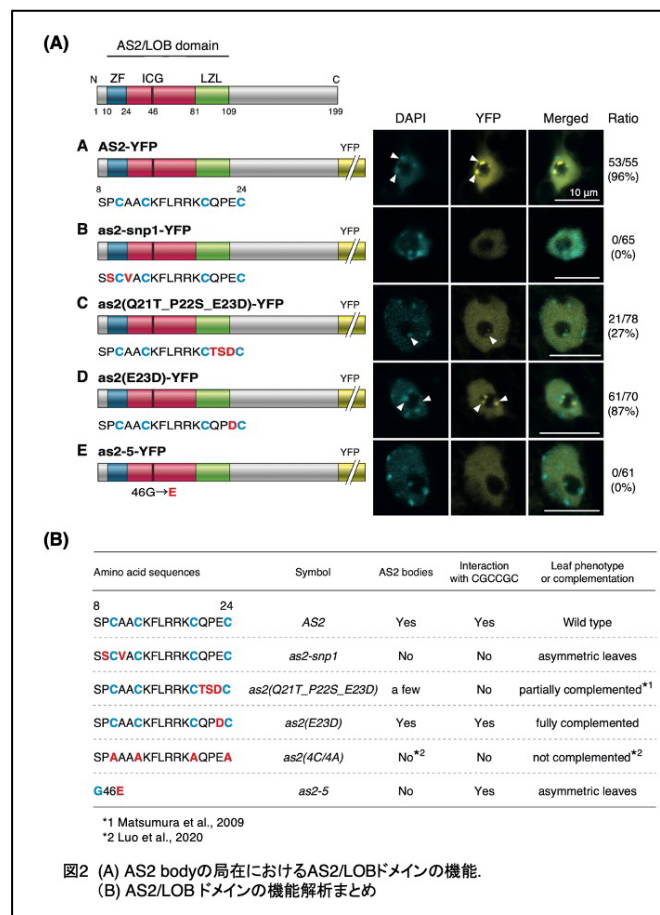
AlphaScreen 法を用いて 45S rDNA 上の CGCCGC/GCGGCG 配列への結合活性を調べた。

4. 研究成果

(1) ZF motif は CGCCGC/GCGGCG 配列への結合と AS2 body 形成に必要であることがわかった。ICG sequence の Glycine は CGCCGC/GCGGCG 配列への結合には要求されないが、AS2 body 形成には必要である。ZF motif の 3 番目のシステインと 4 番目のシステインの間の QPE は CGCCGC/GCGGCG 配列への結合、AS2 body 形成に必要であることがわかった¹¹⁾ (図 2)。

(2) NUC1、RH10、RID2 をコードする遺伝子の変異体において AS2

body 様の顆粒が核小体の内部にも検出された¹¹⁾。



(3) AlphaScreen 法を用いた実験から、AS2 は 45S rDNA 内の CGCCGC/GCGGCG 配列と相互作用する可能性が示唆された。

以上の結果から、AS2/LOBファミリーのメンバー間でよく保存されているZF motifは標的DNAへ結合するために必要であり、AS2 body形成にも必要であることが明らかになった。一方、AS2/LOBファミリーのすべてのメンバー間で保存されたICG sequence内のグリシンはAS2 bodyの形成には必要だが、標的DNAへの結合には関わっていないことがわかった。AS2が標的DNAに結合することはAS2 bodyの形成およびAS2の機能に必要なだが、それだけでは不十分であり、他の因子の関与などの可能性が考えられる。今後、AS2 body形成に必要な因子について明らかにすることが必要である。

本研究結果から、葉の正常な初期成長にはAS2 bodyが核小体の周縁部に塊として局在することが重要であり、AS2はAS2 bodyの正しい配置を担っていることが明らかになった。そのためには、核小体の正常な構造が保たれることが必要であることが示唆された (図3)。これまでに、核小体タンパク質遺伝

子の変異体 (*rh10* 変異体など) ばかりでなく、様々なストレスによって核小体機能が低下することが知られている (核小体ストレス)。 *rh10* 変異体背景で、AS2 の機能が喪失するともはや棒状化した葉しか形成できない。言い換えると、

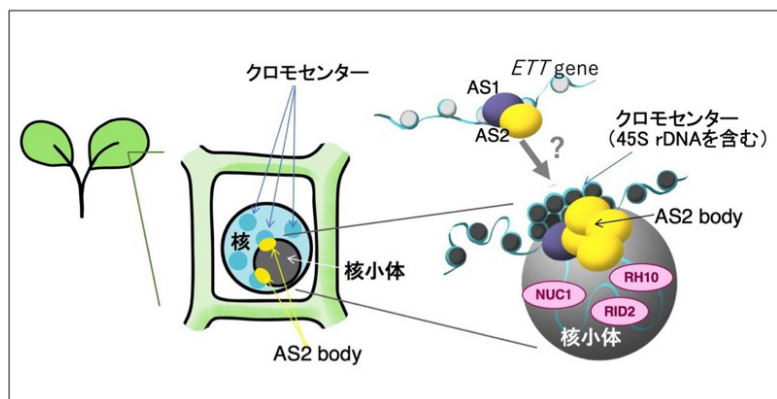


図3 AS2と核小体タンパク質による葉形成に関わる遺伝子の制御モデル。AS2は核小体周縁部にAS2 bodyを形成し、核小体の機能が多少低下しても(核小体ストレスが起きてても)正常な葉の形成を維持する守護神として働く。環境変化に強い植物の頑強性を保つための重要な因子である。

AS2は核小体の機能が多少低下したとしても生きられるように働く守護神かもしれない。すなわちAS2は環境変化に強い植物の頑強性を保つための重要な因子であると考えられる。

引用文献

1. Iwakawa, H.; Ueno, Y.; Semiarti, E.; Onouchi, H.; Kojima, S.; Tsukaya, H.; Hasebe, M.; Soma, T.; Ikezaki, M.; Machida, C.; Machida, Y. The ASYMMETRIC LEAVES2 gene of *Arabidopsis thaliana*, required for formation of a symmetric flat leaf lamina, encodes a member of a novel family of proteins characterized by cysteine repeats and a leucine zipper. *Plant Cell Physiol.* **2002**, *43*, 467–478.
2. Coudert, Y.; Dievart, A.; Droc, G.; Gantet, P. ASL/LBD phylogeny suggests that genetic mechanisms of root initiation downstream of auxin are distinct in lycophytes and euphyllophytes. *Mol. Biol. Evol.* **2013**, *30*, 569–572.
3. Iwasaki, M.; Takahashi, H.; Iwakawa, H.; Nakagawa, A.; Ishikawa, T.; Tanaka, H.; Matsumura, Y.; Pekker, I.; Eshed, Y.; Vial-Pradel, S.; Ito, T.; Watanabe, Y.; Ueno, Y.; Fukazawa, H.; Kojima, S.; Machida, Y.; Machida, C. Dual regulation of ETTIN (ARF3) gene expression by AS1–AS2, which maintains the DNA methylation level, is involved in stabilization of leaf adaxial-abaxial partitioning in *Arabidopsis*. *Development* **2013**, *140*, 1958–1969.

4. Machida, C.; Nakagawa, A.; Kojima, S.; Takahashi, H.; Machida, Y. The complex of ASYMMETRIC LEAVES (AS) proteins plays a central role in antagonistic interactions of genes for leaf polarity specification in Arabidopsis. *Wiley Interdiscip. Rev. Dev. Biol.* **2015**, *4*, 655–671.
5. Vial-Pradel, S.; Keta, S.; Nomoto, M.; Luo, L.; Takahashi, H.; Suzuki, M.; Yokoyama, Y.; Sasabe, M.; Kojima, S.; Tada, Y.; Machida, Y.; Machida, C. Arabidopsis Zinc-Finger-Like Protein ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) and Two Nucleolar Proteins Maintain Gene Body DNA Methylation in the Leaf Polarity Gene ETTIN (ARF3). *Plant Cell Physiol.* **2018**, *59*, 1385–1397.
6. Luo, L.; Ando, S.; Sakamoto, Y.; Suzuki, T.; Takahashi, H.; Ishibashi, N.; Kojima, S.; Kurihara, D.; Higashiyama, T.; Yamamoto, K.T.; Matsunaga, S.; Machida, C.; Sasabe, M.; Machida, Y. The formation of perinucleolar bodies is important for normal leaf development and requires the zinc-finger DNA-binding motif in Arabidopsis ASYMMETRIC LEAVES2. *Plant J.* **2020**, *101*, 1118–1134.
7. Iwakawa, H.; Takahashi, H.; Machida, Y.; Machida, C. Roles of ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) and Nucleolar Proteins in the Adaxial-Abaxial Polarity Specification at the Perinucleolar Region in Arabidopsis. *Int. J. Mol. Sci.* **2020**, *21*, 7314.
8. Ohbayashi, I.; Sugiyama, M. Plant Nucleolar Stress Response, a New Face in the NAC-Dependent Cellular Stress Responses. *Front. Plant Sci.* **2017**, *8*, 2247.
9. Bersaglieri, C.; Kresoja-Rakic, J.; Gupta, S.; Bär, D.; Kuzyakiv, R.; Panatta, M.; Santoro, R. Genome-wide maps of nucleolus interactions reveal distinct layers of repressive chromatin domains. *Nat. Commun.* **2022**, *13*, 1483.
10. Nomoto, M.; Tada, Y. Cloning-free template DNA preparation for cell-free protein synthesis via two-step PCR using versatile primer designs with short 3'-UTR. *Genes Cells* **2018**, *23*, 46–53.
11. Ando, S.; Nomoto, M.; Iwakawa, H.; Vial-Pradel, S.; Luo, L.; Sasabe, M.; Ohbayashi, I.; Yamamoto, T. Y.; Tada, Y.; Sugiyama, M.; Machida, Y.; Kojima, S.; Machida, C. Arabidopsis ASYMMETRIC LEAVES2 and Nucleolar Factors Are Coordinately Involved in the Perinucleolar Patterning of AS2 Bodies and Leaf Development. *Plants* **2023**, *12*, 3621.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2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 Machida Yasunori, Suzuki Takanori, Sasabe Michiko, Iwakawa Hidekazu, Kojima Shoko, Machida Chiyoko	4. 巻 135
2. 論文標題 Arabidopsis ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2): roles in plant morphogenesis, cell division, and pathogenesis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 3~14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-021-01349-6	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 Ando Sayuri, Nomoto Mika, Iwakawa Hidekazu, Vial-Pradel Simon, Luo Lilan, Sasabe Michiko, Ohbayashi Iwai, Yamamoto Kotaro T., Tada Yasuomi, Sugiyama Munetaka, Machida Yasunori, Kojima Shoko, Machida Chiyoko	4. 巻 12
2. 論文標題 Arabidopsis ASYMMETRIC LEAVES2 and Nucleolar Factors Are Coordinately Involved in the Perinucleolar Patterning of AS2 Bodies and Leaf Development	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 3621~3621
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants12203621	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22件（うち招待講演 0件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Ando S., Nomoto M., Iwakawa H., Vial-Pradel S., Tada Y., Yamamoto K., Machida Y., Kojima S., Machida C.
2. 発表標題 Molecular functions of AS2, a plant-specific AS2/LOB domain protein essential for leaf development and differentiation
3. 学会等名 The 33rd International Conference on Arabidopsis Research (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 安藤沙友里・野元美佳・岩川秀和・大林祝・山本興太郎・多田安臣・杉山宗隆・笹部美知子・町田泰則・小島晶子・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの核内AS2ボディ形成における核小体の役割の解明
3. 学会等名 日本植物学会第87回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 安藤沙友里・岩川秀和・大林祝・杉山宗隆・笹部美知子・町田泰則・小島晶子・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の発生に関わるAS2の細胞内局在における核小体の役割
3. 学会等名 第46回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 町田千代子・安藤沙友里・野元美佳・Simon Vial-Pradel・岩川秀和・多田安臣・笹部美知子・町田泰則・小島晶子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の発生分化におけるAS2のCGCCGC結合と核小体周縁部のAS2ボディ形成の役割の解明
3. 学会等名 第46回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小島晶子・岩川秀和・日比野哲紀・高橋広夫・安藤沙友里・笹部美智子・伊藤正樹・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の発生・分化に関わるAS2と核小体タンパク質は特定の遺伝子のDNAメチル化維持に関与する
3. 学会等名 第46回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 笹部美知子・鈴木啓子・山上楓・安藤沙友里・岩川秀和・小島晶子・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) タンパク質の細胞周期に依存した動態変化
3. 学会等名 第65回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 岩川秀和・安藤沙友里・小島晶子・笹部美知子・伊藤正樹・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 葉の形成に関わるAS2遺伝子およびAS2/LOBファミリーの起源をゲノムデータベースから探る
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会 京都府京都市（口答発表）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小島晶子・西浜竜一・石田咲子・安藤沙友里・河内孝之・町田千代子・町田泰則
2. 発表標題 ゼニゴケのclass II AS2 ファミリー遺伝子の解析
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会 京都府京都市（口答発表）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 安藤沙友里・野元美佳・岩川秀和・Simon Vial-Pradel1・多田安臣・山本興太郎・町田泰則・小島晶子・町田千代子
2. 発表標題 葉の向背軸分化に関わる AS2のAS2/LOBサブドメインの分子的機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会 京都府京都市（口答発表）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 安藤沙友里・野元 美佳・岩川秀和・Vial-Pradel Simon・多田安臣・山本興太郎・町田泰則・小島晶子・町田千代子
2. 発表標題 植物のCxxC-type zinc fingerタンパク質AS2の分子的機能の解析
3. 学会等名 第45回分子生物学会 千葉県千葉市（ポスター発表）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 町田千代子・安藤沙友里・岩川秀和・栗原大輔・東山哲也・笹部美知子・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 AS2 bodyが関わる葉の発生分化における核小体の新しい機能
3. 学会等名 第45回分子生物学会 千葉県千葉市 (ポスター発表)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 鈴木崇紀・岩川秀和・安藤沙友里・小島晶子・町田千代子・笹部美智子・栗原大輔・東山哲也・町田泰則
2. 発表標題 ウイルス病原性遺伝子を利用した葉形成に関するASYMMETRIC-LEAVES2 遺伝子の機能解明
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 宮城県仙台市 (ポスター発表)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小島晶子・岩川秀和・日比野哲紀・高橋広夫・安藤沙友里・笹部美知子・伊藤正樹・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の発生分化に関わるAS2と核小体タンパク質によるDNAメチル化維持機能の解明
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 宮城県仙台市 (ポスター発表)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ando S., Iwakawa H., Kojima S., Machida Y., Machida C.
2. 発表標題 Roles of ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) and NUCLEOLIN1 in the Adaxial-Abaxial Polarity Specification at the Perinucleolar Region in Arabidopsis.
3. 学会等名 The Mechanisms of Plant Development. FASEB SRC (USA) (WEB) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 町田千代子・安藤沙友里・日比野哲紀・岩川秀和・笹部美知子・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 葉の発生分化における核小体の役割の解明
3. 学会等名 第38回日本植物バイオテクノロジー学会つくば大会（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 日比野哲紀・高橋広夫・岩川秀和・杉山宗隆・町田泰則・町田千代子・小島晶子
2. 発表標題 葉の発生分化におけるDNAメチル化を介したエピジェネティック制御
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会 東京都八王子市（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 安藤沙友里・野元美佳・多田安臣・笹部美知子・山本興太郎・小島晶子・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナのAS2のzinc-finger motifの分子機能の解析
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会 東京都八王子市（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 平田峻也・大河優奈・若林荘太郎・高橋広夫・町田千代子・池田陽子・西村泰介・小林括平・賀屋秀隆
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける脱メチル化酵素を用いたDNAメチル化編集技術の開発
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会 東京都八王子市（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 町田千代子・安藤沙友里・日比野哲紀・岩川秀和・栗原大輔・東山哲也・笹部美知子・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 植物の葉の発生分化に関わるAS2 body形成における核小体の役割の解明
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会 神奈川県横浜市
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 岩川秀和・小島晶子・松本省吾・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 ゲノムデータベースを利用した植物に特有のAS2/LOBファミリーの分子系統解析
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会 神奈川県横浜市
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 岩川秀和・小島晶子・笹部美知子・松本省吾・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 ゲノムデータベースからシロイヌナズナ ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) の起源を探る
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 茨城県つくば市 (オンライン開催)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平田峻也・大河優奈・池田陽子・高橋広夫・西村泰介・町田千代子・小林括平・賀屋秀隆
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるCRISPR/Cas9システムを用いた DNAメチル化編集技術の開発
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 茨城県つくば市 (オンライン開催)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

中部大学応用生物学部応用生物化学科 町田千代子研究室
http://www3.chubu.ac.jp/faculty/machida_chiyoko/
中部大学応用生物学部環境生物科学科 小島晶子研究室
https://www3.chubu.ac.jp/faculty/kojima_shoko/
名古屋大学大学院 理学研究科 生命理学専攻 町田泰則研究室
<https://www.bio.nagoya-u.ac.jp/~yas/dmcb/indexjp.html>
植物の葉の正常な初期成長を支える核小体の役割を解明 環境変化に強い植物の作出に期待 (町田千代子特定教授、小島晶子准教授ら)
<https://www.chubu.ac.jp/news/28392/>

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	小島 晶子 (Kojima Shoko) (10340209)	中部大学・応用生物学部・准教授 (33910)	
研究分担者	町田 泰則 (Machida Yasunori) (80175596)	名古屋大学・理学研究科・名誉教授 (13901)	

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0件

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			
台湾	National Cheng Kung University			