

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23580133

研究課題名(和文)植物時計の進化と多様性の包括的理解

研究課題名(英文)Study on Evolution and Diversity of Plant Circadian Clocks

研究代表者

山篠 貴史(Takafumi, Yamashino)

名古屋大学・生命農学研究科・助教

研究者番号：00314005

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円、(間接経費) 1,230,000円

研究成果の概要(和文)：地球上のほとんどの生物は、昼夜の変化や季節変化を予期し適応するための生理機能として、約24時間の周期で自立的に振動する概日リズムを生成するための時計機構を備えている。植物の時計機構は動物とは異なる振動体タンパク質によって支えられている。本研究では、中心振動体として機能する植物に特異的なレスポンスレギュレーター様タンパク質(疑似レスポンスレギュレーター-PRR)の生化学的性質を解析し、転写調節因子repressorとしてはたらいしていること、センサーキナーゼからのリン酸基転移活性を有する真性のレスポンスレギュレーターを起源に多様化していることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Circadian clocks are intrinsic, entrainable mechanism that generate biological rhythms with approximately a 24 h period. Circadian rhythms are widespread in many biological processes of almost all organisms including plants. A clock provides plants with an adaptive advantage to anticipate and respond to daily changes in environmental conditions such as day and night, and seasonal changes in photoperiod. Oscillator components to define the molecular mechanism of circadian clock in plants are composed of plant specific proteins. In this study, biochemical properties of central oscillator proteins, pseudo-response regulator (PRR) family were investigated. It was revealed that PRRs function as transcriptional repressors in the central oscillator circuit. In vitro phosphotransfer experiment made it possible to show that a Bryophyte PRR, which is thought to be a prototype of PRR family, has phospho-accepter activity, suggesting that PRRs were diversified from a bona fide response regulator.

研究分野：植物生理学

科研費の分科・細目：植物生物化学

キーワード：概日リズム 生物時計 進化 多様性 光 温度

1. 研究開始当初の背景

生物時計は約1日周期の自律的な振動機構であり、地球の自転に由来する24時間周期の環境サイクルに対する適応機構として進化したと考えられている。広範な生理現象の素過程が生物時計の支配下にあり、結果として様々な生物リズムが生成されることが知られている。植物においても、生物時計は葉や花卉の一日周期の運動から光周性花成制御に至るまで、昼夜の変化や季節変化を予測し応答するための適応機構を支えている。研究代表者らは、タンパク質のリン酸化を介した情報伝達の様式として知られる His-Asp リン酸リレー系の生物界における普遍性と多様性に関する研究において、レスポンスレギュレーターに似て非なる植物に特異的な制御因子 family の存在に気づいた。典型的なレスポンスレギュレーターは、リン酸化された His キナーゼから転移されるリン酸基の受容にあずかる保存された Asp 残基を分子内のレシーバードメインに有している。ところが、上記の新奇 family においては、リン酸リレーに必須の役割を果たすレシーバードメイン内に保存された Asp 残基が Glu 残基に置換されていた。研究代表者らはこれらのファミリーを疑似レスポンスレギュレーター (PRR) と名付けて報告するとともに、これらの発現が PRR9 → PRR7 → PRR5 → PRR3 → PRR1 の順に概日リズムを刻んで発現していることを見いだした。さらに、PRR1 は植物時計の転写翻訳フィードバックループ回路を構成する TOC1 と同一であることが明らかとなり、PRR ファミリーは概日時計の振動体として機能していることが推定された。そこで、研究代表者らは PRR 多重変異体を作製し、逆遺伝学的な解析により明暗サイクル条件下でも概日リズムを生成することができない *prp* 多重変異体を分離することに成功した。これら一連の研究から、PRR9, PRR7, PRR5, TOC1/PRR1 が概日時計の中心振動体として機能していることが明らかとなった。しかしながら、PRR family が植物時計の発振とその調節、時計系からの出力においていかなる役割を果たしているかに関しては不明であった。これらの植物時計の基本機構を本質的に理解するための鍵は PRR family タンパク質の生化学的性質を詳細に解明することであると考えられた。生物時計の分子機構は多様な生物を対象に解析されてきた。その結果、動物、植物、カビ、シアノバクテリアの種間では、それぞれ異なる固有の時計因子を保持していることが判明した。植物型の概日時計機構を支えていると考えられる PRR family はシダ、コケ、緑藻にまで遡って保存されていることが判明した。したがって、植物時計の進化と多様性、そして起源に関する知見を得る上でも、PRR family の機能の普遍性と多様性に関する研究は重要であると考えられた。

2. 研究の目的

植物は、植物に固有の因子から構成される概日時計機構を保持している。シロイヌナズナを研究対象とした解析から、PRR family は植物時計の中心振動体として機能していることが明らかになってきた。PRR の起源は緑藻にまで遡ることができることから、被子植物で明らかにされた植物時計の基本機構は植物界全般に普遍的なものと推定される。緑藻やコケ・シダ植物の PRR ホモログの多くは、被子植物とは異なり、分子内に機能的なリン酸基転移ドメインを有している。本研究では、植物時計の本質的理解を目指して、PRR family タンパク質の生化学的機能を明らかにすることを中心的課題とし、これまで、精力的に解析が進められてきたモデル高等植物シロイヌナズナに加え、シロイヌナズナとは系統的に大きく隔たるヒメツリガネゴケの PRR ホモログの構造と機能についても遺伝学的・生化学的に解析し、植物型概日時計の進化と多様性に関する知見を得ることを目的とする。また、生物時計の基本機構を理解するためには時計からの出力経路と入力系による調節を支える分子機構の解明が不可欠である。本研究では、これらの視点からも時計の基本機構における PRR の機能的役割を解析する。

3. 研究の方法

(1) 植物時計中心振動体 PRR family の生化学的機能に着目した植物時計の進化と多様性に関する研究

植物時計の起源を知るために、被子植物で同定されている時計関連因子のオーソログを、シダ植物、コケ植物、緑藻類に遡りながら同定し、時計機構の違いを考察することとした。被子植物で中心振動体として機能していることが明らかとなってきた PRR の上記生物におけるホモログは、His-Asp リン酸リレー系による情報伝達に関与している可能性があるため、HK やヒスチジンホスホトランスミッター (HPt) 因子についても網羅的に同定し、その多様性と保存性に関する知見を得ることとした。これらの解析により、植物におけるリン酸リレー系に関して、緑藻からコケ・シダを通して被子植物へ至る進化の変遷を体系化することとした。

prp 多重変異体においては、野生株が示す遺伝子発現レベルでの概日リズムが完全に消失してしまうことが明らかとなっている。この結果を踏まえ、PRR が転写の制御因子として機能している可能性を検証することとした。PRR と VP16 (transcriptional activation tag) または SRDX (transcriptional repression tag) との融合体を作製し、これを構成的に発現する形質転換体を用いて microarray によるトランスクリプトーム解析を実施した。さらに、タグ付きの PRR を自身のプロモーター支配下で発現する形質転換体を用いて、ChIP-Seq 解析

を行った。これらの解析結果を組み合わせ、PRRの直接のターゲット遺伝子を同定し、転写制御因子として機能するかどうかを明らかにすることとした。

被子植物のPRRは、His-Aspリン酸リレー応答において必須のAsp残基をレシーバードメイン内に持たず、試験管内でリン酸転移能を示さない。ところが、ヒメツリガネゴケのPRRホモログはリン酸を受容するAsp残基を保持し、典型的なレシーバードメインを有している。このような高等植物のPRRの原型と考えられるコケのPRRホモログについて、*in vitro*でのリン酸転移アッセイを行い、その結果に基づいてPRRの進化と多様性、さらにはPRRの起源に関して知見を得ることとした。

(2) 植物の光周期応答を支える概日時計からの多様な出力経路に関する解析

生物時計は一日周期の概日リズムだけでなく一年周期で変化する光周期に対する応答機構も制御していることが知られている。光周期の変化は環境中では日長とともに温度変化をももたらす。シロイヌナズナの伸長生長は日長と温度によって調節されていることが知られている。phytochrome相互作用因子として知られる一群のbHLH型転写因子PIF familyタンパク質は暗所で活性化し、伸長生長を正に制御していることが明らかにされている。PIF familyに属するPIF4は時計因子の直接の支配下にあることが(1)の解析により明らかになった。また、研究代表者らは内因性の時計機構に依存したPIF4 mRNAの発現レベルと、外因性の日長条件に依存したPIF4 proteinの活性レベル(明所で不活性化、暗所で活性化)が短日条件の明期直前に一致することにより伸長生長が促進されるとする外的符号モデルを提唱している。至適温度条件で成立するこのモデルが、季節を生きる植物の成長制御を説明できるかどうかを検証するために、PIF4の転写産物とタンパク質、転写制御因子としての活性を各種温度条件で解析することとした。

光周性花成制御は日長と温度により制御される植物の環境応答のなかで、最も詳しく解析されてきた機構の一つである。長日植物であるシロイヌナズナの光周性花成においては、転写制御因子COが長日条件の暗期直前に活性化するという外的符号モデルが提唱されている。そこで、光周性花成経路の普遍性と多様性に関する知見を得るために、長日性のマメ科に属するミヤコグサを対象に光周性花成機構を解析することとした。

(3) 環境サイクルに同調した概日リズム生成を支える光・温度入力機構の解析

生物時計のリセット機能は、概日リズムの位相を昼夜の時間変化に同調させるために必須の役割を果たしている。明暗サイクルまたは温度の寒暖サイクルに対する同調

性はあらゆる種の生物時計が普遍的に備えている重要な性質である。生物時計の特性は中心振動体の機能によって支えられていると考えられるので、植物時計における中心振動体候補であるPRRの機能に着目すれば植物時計の同調性を支える機構の本質的理解に迫ることが可能だと思われる。本研究では、まず、時間特異的にシロイヌナズナの概日リズム(内的には概日時計の時間)を進めたり遅らせたりする(リセットすること)のできる温度入力の性質を明らかにすることとした。さらに、PRRの温度応答性を詳細に解析することにより、時間特異的な温度入力においてPRR familyが果たす役割を明らかにすることとした。

4. 研究成果

(1) 植物時計中心振動体 PRR family の生化学的機能に着目した植物時計の進化と多様性に関する研究

植物時計機構を支える振動体因子のホモログを Lycophyte (ヒカゲノカズラ)、Bryophyte (ヒメツリガネゴケ)、緑藻へと遡り検索したところ、すべての種に共通する遺伝子としてCCA1/LHY(単一Myb型転写因子)、PRRファミリー(疑似レスポンスレギュレーター)、LUX/PCL1-ELF3-ELF4(Evening Complexと名付けられたGARP転写因子を含むタンパク質複合体)が同定された。ヒメツリガネゴケとシロイヌナズナでこれらの遺伝子発現を観察したところ、CCA1, LHYが朝に、PRRが昼に、LUX/PCL1, ELF3, ELF4が夕方にピークを迎える概日リズムを示すことが明らかとなった。変異体を用いた遺伝学的な解析から、PRR因子はCCA1, LHY遺伝子の発現を抑制し、Evening ComplexはPRR遺伝子の発現を抑制し、CCA1, LHY因子はEvening Complexをコードする遺伝子の発現を抑制するという三棘みの関係が示唆された。以上の解析から、植物の概日時計は(CCA1, LHY)、PRR family、Evening Complexの3種のクラスからなる転写制御因子をコア回路として進化してきたことが明らかとなった。

次に、PRRの生化学的性質に関する知見を得るために、転写制御因子としての基本的な機能を備えているかどうかを検討した。シロイヌナズナのPRR分子内に存在するドメイン構造の役割を明らかにするために、一部のドメインを欠いた欠損型PRRを一過的に発現させ、ターゲットのレポーター遺伝子の発現を定量する実験系を構築し解析したところ、CCTドメインがターゲット遺伝子のプロモーターとの相互作用に重要な役割を果たしていることが示唆された。また、*prp9 prp7 prp5*三重変異体、PRR5-VP16を構成的に発現する形質転換体を用いたトランスクリプトーム解析の結果、PRR familyは転写の負の制御因子として機能していることが示唆された。さらに、*PRR5:FLAG-PRR5-GFP/prp5*形質転換体を用いてChIP-Seq解析を行い、PRR5-VP6株

のトランスクリプトーム解析結果と統合して評価することにより、PRR5の直接の支配下にある遺伝子を同定した。その結果、PRR5は他の時計因子の転写を負に制御することで時計回路の中で機能している一方で、出力経路で機能すると考えられていた、花成制御因子CDF family、伸長生長制御因子PIF family、低温ストレス応答制御因子CBF familyのいくつかを直接負に制御していることが明らかとなった。さらに、PRRのレシーバードメインの機能に注目して解析を行ったところ、ヒメツリガネゴケのPRRホモログには高等植物のPRRとは異なり試験管内で活性化したHisキナーゼからリン酸転移を受ける因子が存在することが明らかになった。一次構造から機能的なレシーバードメインを有すると考えられるPRRを多様な植物ゲノムデータベースを利用して解析したところ、緑藻、コケ、シダ植物において存在が認められた。このことは、高等植物より前に系統分岐した植物時計の中心振動体タンパク質候補であるPRRホモログはHis-Aspリン酸リレー系により活性が調節されている可能性を示唆している。さらには、時計機構を調節する（すなわち、中心振動体への入力を司る）ことのできる環境センサー（Hisキナーゼ）が存在する可能性をも示唆している。

以上の解析から、植物時計の中心振動体として機能しているPRR familyは転写制御にあずかるrepressor活性を持っていること、センサーキナーゼからのリン酸基転移活性を有する真性のレスポンスレギュレーターを起源に植物界の中で多様化していることが明らかとなった。

(2) 植物時計出力経路における多様性に関する研究

伸長生長を正に調節する転写因子PIF4の直接のターゲット遺伝子として*ATHB2*と*IAA29*を同定し、これらの発現プロファイルを指標に、PIF4の活性を推定することのできる実験系を構築した。この系を利用して、伸長制御を規定する様々な日長、温度条件でPIF4の活性を解析したところ、短日条件の夜明け前に時間特異的に活性化していることが明らかとなった。この結果は、研究代表者らが提唱した外的符号モデルに一致するものであり、本モデルの検証に成功した。さらに興味深いことに、短日条件において観察された*PIF4* mRNAの発現開始位相の前進（明期から暗期へ）は高温条件でも観察されることを新たに見いだした。すなわち、温度と日長シグナルは概日時計によって統合処理され、出力経路における*PIF4*の転写発現リズムがmodifyされることを見いだした。これらの解析結果を踏まえて、当初の外的符号モデルを日長と温度を統合して伸長生長を説明することのできるモデルへと拡張した。

モデル植物であるシロイヌナズナを用いた解析から、高等植物の花成は長距離シグナ

ル分子として機能するFTによって誘導されることが知られている。本研究では、マメ科の長日植物ミヤコグサを用いて、花成誘導機構の普遍性と多様性を解析した。その結果、ミヤコグサにはFTホモログが3種存在し、*LjFTa*と名付けた遺伝子産物はミヤコグサにおいて長日条件特異的に発現し、これを構成的に発現するシロイヌナズナは早咲き形質を示すこと、すなわち、*LjFTa*はシロイヌナズナのFTと同等の機能を保持していることが明らかになった。一方、*LjFTb1*と名付けた遺伝子産物はシロイヌナズナの花成を阻害した。この結果は、ミヤコグサには機能の異なるFTホモログを複数存在していることを示唆している。また、シロイヌナズナではFT遺伝子を正に調節する転写因子としてCOが知られているが、ミヤコグサにはそのホモログ候補が見いだせない。そこで、FTの発現に関わる他の調節系であるmicro RNAに着目し、ミヤコグサゲノムに存在すると推定されるmiR172をコードしている遺伝子領域を同定した。同定した遺伝子をシロイヌナズナで構成的に発現させた形質転換体では、miR172が過剰に蓄積しており、早咲きの形質が観察された。このことから、FTを誘導する光周性花成経路は多様であることが示唆された。

(3) 環境サイクルに同調した概日リズムの生成を支える光・温度入力機構の解析

温度入力による概日リズムの位相応答特性を、*CCA1 promoter:LUC*を染色体上に保持するシロイヌナズナ形質転換体のルシフェラーゼ活性を概日リズムのレポーター系として用いることにより解析した。その結果、概日リズムの位相は明期の温度入力に対して耐性を示すが、暗期の入力に対して感受性を示すことを確認した。さらに、暗期前半の温度入力に応答して位相が後退すること、暗期後半の温度入力に応答して位相が前進することを確認し、温度入力に対する位相応答性を解析するための実験系を確立した。次に、進化的に保存されている植物時計のコア要素(*CCA1*, *LHY*, *PRR family*, *ELF3*, *LUX/PCL1*)の温度応答性を解析したところ、*TOC1*の概日リズムは暗期前半の温度入力に応答して位相が後退し、逆に、*PRR9*, *PRR7*の概日リズムは暗期後半の温度入力に応答して位相が前進することが明らかになり、植物時計の温度リセット機構を解明するための糸口となる研究成果を得ることができた。

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16件、すべて査読有り)

1. Yamashino, T., Kitayama, M., Mizuno, T. (2013) Transcription of *ST2A* encoding a sulfotransferase family protein that is involved in jasmonic acid metabolism is controlled according to

- the circadian clock- and PIF4/PIF5-mediated external coincidence mechanism in *Arabidopsis thaliana*. *Biosci Biotechnol Biochem* 77: 2454-2460.
2. Yamashino, T., Yamawaki, S., Hagui, E., Ishida, K., Ueoka-Nakanishi, H., Nakamichi, N. and Mizuno, T. (2013) Clock-Controlled and FLOWERING LOCUS T (FT)-Dependent Photoperiodic Pathway in *Lotus japonicus* II: Characterization of a MicroRNA Implicated in the Control of Flowering Time. *Biosci Biotechnol Biochem* 77: 1179-1185.
 3. Yamashino, T., Yamawaki, S., Hagui, E., Ueoka-Nakanishi, H., Nakamichi, N., Ito, S. and Mizuno, T. (2013) Clock-controlled and FLOWERING LOCUS T (FT)-dependent photoperiodic pathway in *Lotus japonicus* I: verification of the flowering-associated function of an FT homolog. *Biosci Biotechnol Biochem* 77: 747-753.
 4. Yamashino, T., Nomoto, Y., Lorrain, S., Miyachi, M., Ito, S., Nakamichi, N., Fankhauser, C. and Mizuno, T. (2013) Verification at the protein level of the PIF4-mediated external coincidence model for the temperature-adaptive photoperiodic control of plant growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signal Behav* 8.
 5. Yamashino, T. (2013) From a repressilator-based circadian clock mechanism to an external coincidence model responsible for photoperiod and temperature control of plant architecture in *Arabidopsis thaliana*. *Biosci Biotechnol Biochem* 77: 10-16.
 6. Ueoka-Nakanishi, H., Yamashino, T., Ishida, K., Kamioka, M., Nakamichi, N. and Mizuno, T. (2012) Molecular mechanisms of circadian rhythm in *Lotus japonicus* and *Arabidopsis thaliana* are sufficiently compatible to regulate heterologous core clock genes robustly. *Biosci Biotechnol Biochem* 76: 2332-2334.
 7. Nomoto, Y., Kubozono, S., Miyachi, M., Yamashino, T., Nakamichi, N. and Mizuno, T. (2012) Circadian clock and PIF4-mediated external coincidence mechanism coordinately integrates both of the cues from seasonal changes in photoperiod and temperature to regulate plant growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signal Behav* 8.
 8. Nomoto, Y., Kubozono, S., Miyachi, M., Yamashino, T., Nakamichi, N. and Mizuno, T. (2012) A circadian clock- and PIF4-mediated double coincidence mechanism is implicated in the thermosensitive photoperiodic control of plant architectures in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 53: 1965-1973.
 9. Nomoto, Y., Kubozono, S., Yamashino, T., Nakamichi, N. and Mizuno, T. (2012) Circadian clock- and PIF4-controlled plant growth: a coincidence mechanism directly integrates a hormone signaling network into the photoperiodic control of plant architectures in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 53: 1950-1964.
 10. Nakamichi, N., Kiba, T., Kamioka, M., Suzuki, T., Yamashino, T., Higashiyama, T., Sakakibara, H. and Mizuno, T. (2012) Transcriptional repressor PRR5 directly regulates clock-output pathways. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109: 17123-17128.
 11. Ueoka-Nakanishi, H., Hori, N., Ishida, K., Ono, N., Yamashino, T., Nakamichi, N. and Mizuno, T. (2011) Characterization of shade avoidance responses in *Lotus japonicus*. *Biosci Biotechnol Biochem* 75: 2148-2154.
 12. Yamawaki, S., Yamashino, T., Nakamichi, N., Nakanishi, H. and Mizuno, T. (2011) Light-responsive double B-box containing transcription factors are conserved in *Physcomitrella patens*. *Biosci Biotechnol Biochem* 75: 2037-2041.
 13. Yamawaki, S., Yamashino, T., Nakanishi, H. and Mizuno, T. (2011) Functional characterization of HY5 homolog genes involved in early light-signaling in *Physcomitrella patens*. *Biosci Biotechnol Biochem* 75: 1533-1539.
 14. Kunihiro, A., Yamashino, T., Nakamichi, N., Niwa, Y., Nakanishi, H. and Mizuno, T. (2011) Phytochrome-interacting factor 4 and 5 (PIF4 and PIF5) activate the homeobox ATHB2 and auxin-inducible IAA29 genes in the coincidence mechanism underlying photoperiodic control of plant growth of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 52: 1315-1329.
 15. Satbhai, S. B., Yamashino, T., Mizuno, T. and Aoki, S. (2011) Heterologous expression and functional characterization of a *Physcomitrella* Pseudo response regulator homolog, PpPRR2, in *Arabidopsis*. *Biosci Biotechnol Biochem* 75: 786-789.
 16. Satbhai, S. B., Yamashino, T., Okada,

R., Nomoto, Y., Mizuno, T., Tezuka, Y., Itoh, T., Tomita, M., Otsuki, S. and Aoki, S. (2011) Pseudo-response regulator (PRR) homologues of the moss *Physcomitrella patens*: insights into the evolution of the PRR family in land plants. *DNA Res* 18: 39-52.

[学会発表] (計 15 件)

1. 山篠貴史, 野本友司, 水野猛 Ambient temperature signal feeds into the circadian clock transcriptional circuitry through the EC nighttime repressor in *Arabidopsis thaliana* 第 55 回日本植物生理学会年会 2014 年 3 月 18-20 日 (富山)
2. 野本友司, 山篠貴史, 水野猛 Temperature signal feeds into the circadian clock through the evening complex to regulate PIF4-dependent temperature-adaptive control of hypocotyl elongation in *Arabidopsis thaliana* 第 55 回日本植物生理学会年会 2014 年 3 月 18-20 日 (富山)
3. 神岡真理, 光田展隆, 大宮あけみ, 山篠貴史, 高木優, 水野猛, 中道範人 高等植物の時計関連遺伝子 PRR5 の発現制御機構の解析 第 55 回日本植物生理学会年会 2014 年 3 月 (富山) 18-20 日
4. 中道範人, 木羽隆敏, 神岡真理, 鈴木孝征, 山篠貴史, 東山哲也, 榊原均, 水野猛 概日時間情報は PRR タンパク質を介して出力現象に伝達する 第 54 回日本植物生理学会年会 2013 年 3 月 21-23 日 (岡山)
5. 神岡真理, 光田展隆, 山溝千尋, 大宮あけみ, 山篠貴史, 高木優, 水野猛, 中道範人 概日時計に関連した PRR5 遺伝子の発現を制御する新規転写因子 第 54 回日本植物生理学会年会 2013 年 3 月 (岡山) 野本友司, 宮地美希, 山篠貴史, 中道範人, 水野猛 日長と気温変化に応答した胚軸や葉身の伸長制御機構 第 54 回日本植物生理学会年会 2013 年 3 月 21-23 日 (岡山)
6. 野本友司, 宮地美希, 山篠貴史, 中道範人, 水野猛 日長と気温変化に応答した胚軸や葉身の伸長制御機構 第 54 回日本植物生理学会年会 2013 年 3 月 21-23 日 (岡山)
7. 山篠貴史, 山脇沙織, 羽喰英美, 中西華代, 中道範人, 水野猛 ゲノム情報を利用したミヤコグサの花成制御機構に関する検証 第 54 回日本植物生理学会年会 2013 年 3 月 21-23 日 (岡山)
8. Kai Ishida, Hanayo Nakanishi, Takafumi Yamashino, Mari Kamioka, Norihito Nakamichi, Takeshi Mizuno Comprehensive insight into the circadian clock of *Lotus japonicas* 第 54 回日本植物生理学会年会 2013 年 3 月 21-23 日 (岡山)
9. 野本友司, 国広篤史, 中西華代, 中道範人, 山篠貴史, 水野猛 シロイヌナズナの概日時計と光周性成長制御 (I): 外的符合モデルとホメオボックス転写因子 ATHB2 第 53 回日本植物生理学会年会 2012 年 3 月 16-18 日 (京都)
10. 久保園沙織, 野本友司, 神岡真理, 中西華代, 中道範人, 山篠貴史, 水野猛 シロイヌナズナの概日時計と光周性成長制御 (II): 外的符合モデルとホルモン応答ネットワーク 第 53 回日本植物生理学会年会 2012 年 3 月 16-18 日 (京都)
11. 石田快, 山篠貴史, 水野猛 ミヤコグサにおける二成分制御系と根粒形成機構 第 53 回日本植物生理学会年会 2012 年 3 月 16-18 日 (京都)
12. 山脇沙織, 石田快, 山篠貴史, 水野猛 ヒネツリガネゴケにおける進化的に保存された光応答転写因子群の解析 第 53 回日本植物生理学会年会 2012 年 3 月 16-18 日 (京都)
13. 中西華代, 堀菜七子, 山篠貴史, 水野猛 ミヤコグサにおける避陰反応と分枝制御 第 53 回日本植物生理学会年会 2012 年 3 月 16-18 日 (京都)
14. Takafumi Yamashino, Takeshi Mizuno Involvement of circadian clock in photoperiodic control of plant growth of *Arabidopsis* 第 53 回日本植物生理学会年会 2012 年 3 月 16-18 日 (京都)
15. Kai Ishida, Takafumi Yamashino, Takeshi Mizuno Current view as to the molecular mechanisms of plant circadian clock with special emphasis on the pseudo-response regulators, PRRs, of *Arabidopsis thaliana* The 13th International EMBL PhD Symposium Nov. 2012 (Heidelberg)

[その他]

ホームページ等

<http://www.agr.nagoya-u.ac.jp/~microbio/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山篠 貴史 (TAKAFUMI YAMASHINO)

名古屋大学・大学院生命農学研究科・助教
研究者番号: 00314005