

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 20 日現在

機関番号：13901
研究種目：基盤研究(B)
研究期間：2012～2014
課題番号：24380062
研究課題名(和文) アジサイのアルミニウム輸送体の機能解明と花色変異

研究課題名(英文) Studies on aluminum transporters from hydrangea

研究代表者
吉田 久美 (Yoshida, Kumi)

名古屋大学・情報科学研究科・教授

研究者番号：90210690

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,000,000円

研究成果の概要(和文)：アジサイガク片からアルミニウム輸送体遺伝子を3種類取得し、その機能を明らかにした。液胞膜型輸送体のHmVALTと細胞膜型のHmPALT1はアクアポリンに、もう一種の細胞膜型であるHmPALT2は、アニオンパーミエースに高い相同性を有した。アジサイの組織における局在を調べたところ、HmVALTとHmPALT2はアジサイの全ての組織で発現し、HmPALT1はガク片だけで発現した。さらに、アルミニウム選択性に重要なアミノ酸残基を特定した。HmVALTをシロイヌナズナに導入するとアルミニウム耐性となった。この成果は将来、地球上の耕地面積の約40%を占める不良酸性土壌での作物生産性の向上に寄与できる。

研究成果の概要(英文)：Hydrangea is tolerant of acidic soils in which toxicity generally arises from the presence of the soluble aluminum (Al) ion. When hydrangea is cultivated in acidic soil, its resulting blue sepal color. The concentration of vacuolar Al in blue sepal cells can reach levels of approximately 15 mM, suggesting the existence of an Al-transport and/or storage system. We identified three transporter genes being responsible for Al hyperaccumulation; one vacuolar membrane-localized Al transporters genes HmVALT and two plasma membrane-localized ones, HmPALT1 and HmPALT2. HmVALT and HmPALT1 are both members of the aquaporin family, HmPALT belongs to anion permease family. The localization of each protein was confirmed. Immunoblotting results indicated that HmVALT and HmPALT2 are expressed all the tissues, but HmPALT2 was only in sepals. The overexpression of HmVALT in Arabidopsis thaliana conferred Al-tolerance and those of HmPALT1, 2 becomes Al-sensitive.

研究分野：生物有機科学

キーワード：アジサイ アルミニウム 液胞型輸送体 アクアポリン 酸性土壌耐性 細胞膜型輸送体 アニオンパーミエース

1. 研究開始当初の背景

アジサイが酸性土壌で青く咲くのは土壌に含まれるアルミニウムイオンが可溶化して根から吸収され、ガクでアントシアニンと錯体を形成するためである。ガク片にはデルフィニジン 3-グルコシド (1) が唯一の色素として存在し、助色素として、クロロゲン酸 (2)、ネオクロロゲン酸 (3)、*p*-クマロイルキナ酸 (4) が共存する。これらの成分を混合すると安定な青色溶液が得られるが、花色変異の仕組みや、Al³⁺の吸収・蓄積機構は不明であった。

申請者は、着色一細胞のミクロ分析手法を確立し、色の違いによる液胞 pH、色素、助色素、Al³⁺含有量を分析した (*Plant Cell Physiol.* 2003, *Biosci. Blochem., Biotech.* 2009)。その結果、細胞が青いほど液胞 pH 値は有意に高く、Al³⁺が増加することがわかった。通常の植物には毒である Al³⁺が、アジサイの有色液胞内では 15 mM 以上もの高濃度で集積し、細胞外のアポプラストではなく、細胞内へ高集積することが実証された (*Biosci. Blochem., Biotech.* 2009)。その上、紫色のアジサイでは細胞の色が多様であることも見いだし、成分の組成比と液胞 pH の違いが細胞の色を決定することを解明した。しかしながら、アルミニウムが細胞内へ取り込まれ、液胞まで到達するまでの分子機構については、不明なままであった。

その上、世界の耕作可能面積のうち 3 割は酸性土壌で耕地不適とされ、Al³⁺の可溶化により根の伸張が阻害され枯死する。従来酸性土壌耐性の研究は、根からの有機酸放出による Al³⁺の吸収抑制が主で (review: Ryan et al. *J. Exp. Bot.*, 2011)、液胞への隔離機構の研究はほとんど行われていない。従って、本 Al 輸送体の機能解明は、酸性土壌耐性研究の上でも極めて重要である。

申請者は独自の遺伝子探索研究により、研究開始直前に、アジサイの青色ガク片から 2 種類の新規アルミニウム輸送体遺伝子 (*HmVALT*, *HmPALT1*) を取得した。両輸送体の働きでガク片液胞へ Al³⁺が貯まるものと考えており、アルミニウムを高蓄積する酸性土壌耐性植物から、Al 輸送体遺伝子が得られたのは初めてであった。

2. 研究の目的

本研究は、新たに得たアルミニウム輸送体遺伝子の発現および遺伝子産物の機能解明を行うことを目的に行った。植物の各組織における輸送タンパク質の発現や細胞内局在を明らかにし、その輸送機能を調べた。また、輸送遺伝子の発現制御機構の解明研究を進めた。輸送タンパク質の機能とイオン選択性などの活性解析については、酵母やモデル植物のシロイヌナズナを用いて、遺伝子導入により調べた。また異種生物に遺伝子導入を行い輸送体タンパク質の大量発現系を構築できれば、多量にタンパク質が入手できる。こ

れを用いれば、結晶化による構造解明や輸送機構解明に資することができ、輸送の実体を精密化学的に解明することが可能となる。そこで、異種発現用の遺伝子コンストラクトの設計と調製を実施した。

さらに、アルミニウムの輸送に関与する新規輸送体遺伝子の取得や、アルミニウム耐性に寄与する新規遺伝子の探索も行った。

3. 研究の方法

3-1) 輸送体遺伝子 (*HmVALT*, *HmPALT1*, *HmPALT2*) の取得

青色アジサイのガク片由来の total RNA を用いて、着色ステージ別 (1-3) のタグのついた完全長 cDNA ライブラリーを作製し、約 12000 個の配列を解読した。解読した約 12000 個の配列情報を用いて、カスタムマイクロアレイを作製し、解析を行った。サンプルは、ステージの 1-3 別に total RNA を用意して解析した。その解析から得られた情報を基にガクの着色ステージが進むにつれて発現が誘導される遺伝子を列挙し、さらにその遺伝子情報から液胞局在の可能性のあるものに絞った。そのうち、何らかの基質を輸送する可能性があるものを 6 個に絞った。

上記で絞った 6 個の遺伝子を pYES2 に挿入し、アルミニウム感受性酵母株 YJL159w 株に導入した。この酵母をアルミニウム含有培地で培養し、増殖の有無で耐性を評価した。アルミニウム耐性となった遺伝子導入酵母については、酵母内のアルミニウム量を測定した。

得られた配列の相同性から、さらに輸送体遺伝子を同様の手法で探索した。

3-2) 輸送体遺伝子 (*HmVALT*, *HmPALT1*, *HmPALT2*) および遺伝子産物の発現解析

HmVALT 遺伝子を蛍光タンパク質との融合タンパクを作るように pRI201-AN に導入し、そのプラスミドを調製した。既知の液胞膜局在である TIP-GFP と共にタマネギにパーティクルガンで打ち込み 21 時間後に共焦点レーザー顕微鏡で観察した。他の取得した遺伝子についても同様の実験を行い、局在解析を行った。

さらに、定量的 RT-PCR と、タンパクレベルでのガクのステージ毎の変化をウェスタンブロットで調べた。

3-3) 輸送体遺伝子産物 (*HmVALT*, *HmPALT1*, *HmPALT2*) の機能解析

アルミニウム輸送能に重要なアミノ酸部位を調べるために、他のファミリータンパクと異なるアミノ酸部位に変異導入を行い、導入した酵母を用いてアルミニウム含有培地での生育を調べ、輸送活性を評価した。

PAL2 において、他の金属の輸送能がある可能性が示唆されたので、各金属の液胞膜金属輸送体欠損酵母株に遺伝子を導入し各々の金属を含んだ固形培地での生育を調べた。

3-4) シロイヌナズナへの輸送体遺伝子の

導入と発現による機能解明

シロイヌナズナに各々の遺伝子を導入し得られた形質転換体をアルミニウム含有培地で育て、耐性を評価した。

4. 研究成果

4-1) 輸送体遺伝子 (*HmVALT*, *HmPALT1*, *HmPALT2*) の取得

液胞型アルミニウム輸送体候補遺伝子として、*HmVALT* を取得した。植物の液胞膜型アクアポリンファミリー (TIP) に属することがわかった。252 アミノ酸残基からなり、2つの NPA モチーフを持っていた。ブドウの TIP3 およびシロイヌナズナの TIP1;3 との相同性はそれぞれ、88%、79%であった。

アクアポリンファミリーに属する細胞膜型の遺伝子を同様の方法で探索した。その結果 *HmPALT1* を取得した。本遺伝子は、304 アミノ酸残基から成り、2つの NPA モチーフを持っていた。ポプラの NIP およびヒマの TIP1;1 との相同性はそれぞれ、84%、82%であった。

さらに酵母を用いてアルミニウム耐性になる細胞膜局在のタンパク質遺伝子を探索した結果、アニオンパーミエース *ArsB/NhaD* ファミリーに属する *HmPALT2* を取得した。206 アミノ酸残基から成るタンパク質であった。

4-2) 輸送体遺伝子産物 (*HmVALT*, *HmPALT1*, *HmPALT2*) の局在解析

HmVALT は液胞膜に、*HmPALT1*、*HmPALT2* は細胞膜に局在することが確認できた。これらのタンパク質がアジサイ組織に存在するかどうかを調べたところ、*HmVALT* は根、茎、葉、ガク片 (ステージ 1-3) の全ての組織で発現が観測された一方、*HmPALT1* は、ガク片 (ステージ 1-3) だけで発現が認められた。いずれも、ステージが進むにつれて、発現量は増加した。*HmPALT2* は、*HmVALT* 同様に、根、茎、葉、ガク片 (ステージ 1-3) の全ての組織で発現が観測された。*HmPALT2* も他のタンパク質同様、ガク片では着色が進むにつれて、発現が増加した。

4-3) 輸送体遺伝子産物 (*HmVALT*, *HmPALT1*, *HmPALT2*) の機能解析

酵母にそれぞれの遺伝子を導入して発現させ、アルミニウム含有培地で培養し、細胞内のアルミニウム量を定量した。

HmVALT (図 1)、*HmPALT1* (図 2) のいずれも、ベクターコントロールと比較して、遺伝子を導入した細胞でアルミニウム含有量が有意に高いことがわかり、いずれも、アルミニウムを運ぶことが示された。

HmPALT2 については、何らかの錯体を形成してアルミニウムを輸送する可能性もあったので、酵母を有機酸非存在下およびクエン酸存在下で培養し、細胞内のアルミニウムを定量した。アルミニウム輸送能は培地の pH で変化することがわかった (図 3)。また、ク

エン酸共存下でもアルミニウムは輸送されたが、輸送能は低かった。

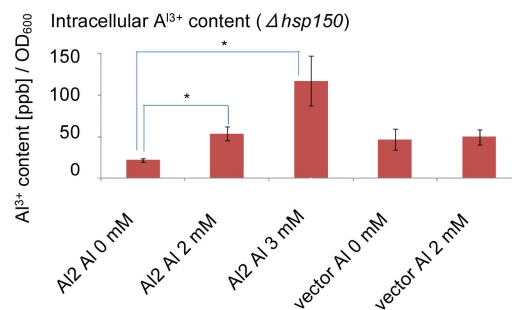


図 1. *HmVALT* を発現させた酵母のアルミニウム含有量。

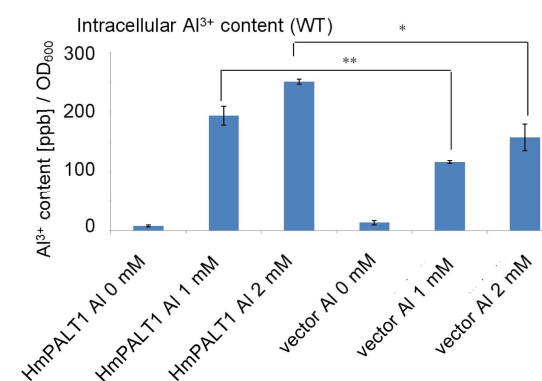


図 2. *HmPALT1* を発現させた酵母のアルミニウム含有量。

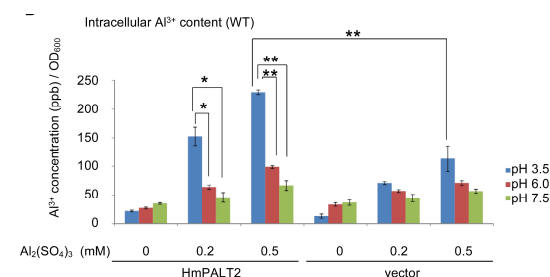


図 3. *HmPALT2* を発現させた酵母のアルミニウム含有量 (クエン酸非存在下)。

アルミニウム選択性に関するアミノ酸を特定する目的で、アミノ酸を変異させた配列の遺伝子を作製して酵母に導入し、輸送活性を調べた。*HmVALT* の 162 番目のロイシンおよび *HmPALT1* の 181 番目に挿入されたグルタミン酸の存在がアルミニウム輸送に重要であることが示唆された。

HmPALT2 が Al 以外の金属の輸送能を持つ可能性が示唆されたので調べた。液体培地で培養して菌体を回収して金属量を測定したところ、いずれも、Ni、Co、Fe、As(III)、Cd は有意に含有量が上がり、Zn は有意に下がっ

たことから、それぞれの金属イオンの取り込みおよび排出が証明された。

4-4) シロイヌナズナへの輸送体遺伝子の導入と発現による機能解明

シロイヌナズナに3種類の遺伝子(*HmVALT*, *HmPAL1*, *HmPAL2*)をそれぞれ導入してアルミニウムを含んだ培地で生育させ、根の伸長を計測してアルミニウム耐性を評価した。

HmPAL1 を単独で発現させると、野生株と比べて根の長さが短く、アルミニウムに感受性となることがわかった。一方、*HmVALT* を発現させると、根の長さは野生株よりも長く、耐性となった。*HmPAL1* と *HmVALT* を共発現させると、根の伸長は *HmVALT* 単独とほぼ同じ程度まで回復した(図4)。

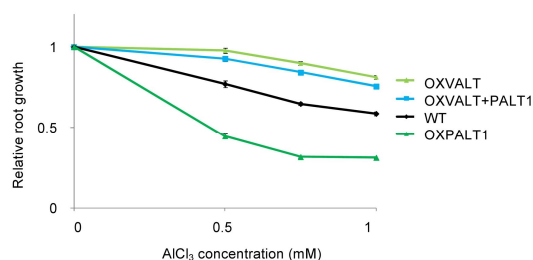


図4. シロイヌナズナを用いたアルミニウム耐性試験 (*HmPAL1* と *HmVALT*) .

HmPAL2 も図4とほぼ同様の結果となった(図5)。これらのことから、*HmVALT* はアルミニウムイオンを液胞へ隔離して毒性を回避し、*HmPAL1*, 2 はアルミニウムを細胞質へ運ぶため感受性になると考えられる。さらに、共発現では、細胞質に運ばれたアルミニウムが液胞へ隔離されるため、耐性が回復すると考えることができる。

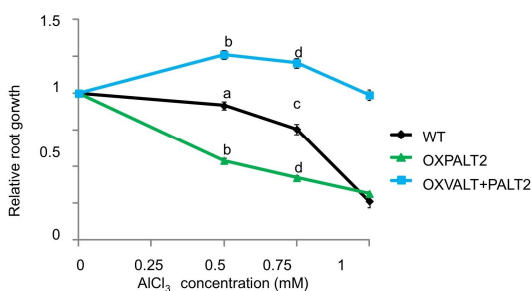


図5. シロイヌナズナを用いたアルミニウム耐性試験 (*HmPAL2* と *HmVALT*) .

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6件)

1. Oyama, K-I., Watanabe, N., Yamada, T., Suzuki, M., Sekiguchi, Y., Kondo, T.,

Yoshida, K.: Efficient and versatile synthesis of 5-O-acylquinic acids with a direct esterification using a p-methoxybenzyl quinate as a key intermediate. *Tetrahedron*, (2014) 査読有.

DOI: 10.1016/j.tet.2014.08.064

2. Mori, M., Ito, D., Miki, N., Kondo, T., Yoshida, K.: Structure of tecophilin, a tri-caffeoylanthocyanin from the blue petals of *Tecophilaea cyanocrocus*, and the mechanism of blue color development. *Tetrahedron*, **70**, 8657–8664 (2014). 査読有. DOI: 10.1016/j.tet.2014.09.046
3. Negishi, T., Oshima, K., Hattori, M., Yoshida, K.: Plasma membrane-localized Al-transporter from blue hydrangea sepals is a member of the anion permease family. *Genes to Cells*, **18**, 341-352 (2013). 査読有. DOI: 10.1111/gtc.12041
4. Yoshida, K., Negishi, T.: The identification of a vacuolar iron transporter involved in the blue coloration of cornflower petals. *Phytochemistry*, **94**, 60-67 (2013). 査読有 DOI:10.1016/j.phytochem.2013.04.017
5. Momonoi, K., Tsuji, T., Kazuma, K., Yoshida, K.: Specific Expression of the Vacuolar Iron Transporter, TgVit, Causes Iron Accumulation of Blue-colored Inner Bottom Segments of Various Tulip Petals. *Biosci. Biotech. Biochem.*, **76**, 319-325 (2012). 査読有 DOI:10.1271/bbb.110708
6. Negishi, T., Oshima, K., Hattori, M., Kanai, M., Mano, Shoji, Nishimura, M., Yoshida, K.: Tonoplast- and Plasma Membrane-localized Aquaporin-family Transporters in Blue Hydrangea Sepals of Aluminum Hyperaccumulating plant. *PLOS ONE*, **7**, e43189 (2012). 査読有 DOI: 10.1371/journal.pone.0043189

[学会発表](計34件)

1. 今井祥平、尾山公一、渡邊紀之、吉田久美：クマリンを合成素子とした 3-oxyoaburagenin の全合成. 日本農芸化学会 2015 年度大会 (岡山) 2015.3.26-29.
2. 林英美、吉田久美、近藤忠雄：未熟黒大豆種皮に含まれる flav-2-en-3-ol3-glucoside の単離とアントシアニンへの変換反応に関する研究. 日本農芸化学会 2015 年度大会 (岡山) 2015.3.26-29.
3. 山田智美、尾山公一、近藤忠雄、吉田久美：合成した助色素類を用いたアジサイ青色錯体の構造研究. 日本農芸化学会 2015 年度大会 (岡山) 2015.3.26-29.
4. 木村友紀、尾山公一、若宮淳志、近藤忠雄、吉田久美：アルキル化フラボノイド類の合成と色素増感太陽電池への応用.

- 日本化学会第 95 春季年会 2015 (千葉)
2015.3.26-29.
5. 田内翔子、大原健史、根岸孝至、津呂正人、吉田久美 : アジサイのアルミニウム処理による組織の Al 量と輸送体の発現量の変動. 第 56 回日本植物生理学会年会 (東京) 2015.3.16-18.
 6. Oyama, K-I., Kondo, T., Yoshida, K. : Synthesis of 3-deoxyanthocyanins. The XXVIIth International Conference on Polyphenols & The 8th Tannin Conference. (Nagoya, Japan) September 2-6, 2014.
 7. Kondo, T., Oyama, K-I., Yoshida, K. : Anthocyanin Chemistry in Flower Color Development. The XXVIIth International Conference on Polyphenols & The 8th Tannin Conference. (Nagoya, Japan) September 2-6, 2014.
 8. Kimura, Y., Oyama, K-I., Kondo, T., Yoshida, K. : Synthetic Studies of Alkylated Flavonoids and their Transformation to the Corresponding Anthocyanidins. The XXVIIth International Conference on Polyphenols & The 8th Tannin Conference. (Nagoya, Japan) September 2-6, 2014.
 9. Hayashi, E., Kondo, T., Yoshida, K. : Studies on Biosynthetic Intermediate of Cyanidin 3-glucoside from Seed Coat of Black Soybean. The XXVIIth International Conference on Polyphenols & The 8th Tannin Conference. (Nagoya, Japan) September 2-6, 2014.
 10. Imai, S., Oyama, K-I., Watanabe, N., Yoshida, K. : Study on Divergent Synthesis of Flavan-3-ol type Polyphenols Using Coumarin as a Building Block. The XXVIIth International Conference on Polyphenols & The 8th Tannin Conference. (Nagoya, Japan) September 2-6, 2014.
 11. Tauchi, S., Ohara, T., Negishi, T., Yoshida, K. : Studies on Color Variation and Al-accumulation in Sepals of Hydrangea macrophylla. The XXVIIth International Conference on Polyphenols & The 8th Tannin Conference. (Nagoya, Japan) September 2-6, 2014.
 12. Yamada, T., Oyama, K-I., Watanabe, N., Suzuki, M., Sekiguchi, Y., Kondo, T., Yoshida, K. : Synthesis of 5-O-Acylquinic Acids Involved in Blue Color Development of Hydrangea Sepals. The XXVIIth International Conference on Polyphenols & The 8th Tannin Conference. (Nagoya, Japan) September 2-6, 2014.
 13. 大原健史、津呂正人、吉田久美 : アジサイカルスの誘導と花色発現に関わる成分及び遺伝子の分析. 園芸学会平成 26 年度春季大会 (つくば) 2014.3.29-30.
 14. 林英美、近藤忠雄、吉田久美 : 黒大豆に含まれるアントシアニン前駆体の単離と構造. 日本化学会第 94 回春季年会 (名古屋) 2014.3.27-30.
 15. 東條謙祐、北原小容子、山下佳子、森美穂子、吉田久美 : ネモフィラ青色花弁色素ネモフィリンの化学構造と発色. 日本化学会第 94 回春季年会 (名古屋) 2014.3.27-30.
 16. 木村友紀、尾山公一、近藤忠雄、内田聡、若宮淳志、吉田久美 : 3-O-メチル化フラボン類とアントシアニン類の合成及び色素増感太陽電池への応用. 日本化学会第 94 回春季年会 (名古屋) 2014.3.27-30.
 17. 中林由香里、根岸孝至、鈴木博視、大嶋篤典、藤吉好則、吉田久美 : アジサイの青色発色に関わる液胞型アルミニウム輸送体の大量発現系の確立. 日本植物生理学会 2014 年度年会 (富山) 2014.3.18-20.
 18. Kimura, Y., Oyama, K-I., Kondo, T., Uchida, S., Wakamiya, A., Yoshida, K. : Synthesis of 3-O-methylflavones and anthocyanidins, their application for dye-sensitized solar cells. Institute for Chemical Research International Symposium 2014 - The Science and Technology of Smart Materials -. (Kyoto, Japan) March 10-12, 2014.
 19. Yoshida, K., Toujo, K., Mori, M., Oyama, K-I., Kondo, T. : Metalloanthocyanin, a Self-assembled Supramolecular Metal-complex Pigment Found in Blue Flower Petals. Institute for Chemical Research International Symposium 2014 - The Science and Technology of Smart Materials -. (Kyoto, Japan) March 10-12, 2014.
 20. 大原健史、吉田久美、津呂正人 : アジサイの組織培養カルスの誘導と成分. 日本農芸化学会中部支部第 168 回例会 (名古屋) 2013.10.12.
 21. 小田桃子、猫橋茉莉、牧野治子、水野祐輔、吉田久美、星野敦、太田垣駿吾、松本省吾、白武勝裕 : 花卉特異のプロモーターを用いたトランスポーターの制御による花きの分子育種. 園芸学会平成 25 年度秋季大会 (盛岡) 2013.9.20-22.
 22. 後藤美樹、吉田久美、鈴木正昭、土居久志 : カルコンおよびフラボンの 11C-標識 PET プローブ化. 第 55 回天然有機化合物討論会 (京都) 2013.9.18-20.
 23. Toujou, K., Kitahara, S., Yamashita, K., Mori, M., Kondo, T., Yoshida, K. : Chemical structure of blue pigment occurring petals of *Nemophila menziesii*. 7th International Workshop on Anthocyanins. (Porto, Portugal) September 9-11, 2013.
 24. 小田桃子、猫橋茉莉、吉田久美、太田垣駿吾、松本省吾、白武勝裕 : 花卉特異のプロモーターを用いた液胞膜鉄イオン

- 輸送体過剰発現トルコギキョウの作出 . 第 31 回日本植物細胞分子生物学会 (札幌) 2013.9.10-12 .
25. Yoshida, K., Negishi, T.: Involvement of vacuolar iron transporter in the blue petal color development of cornflower, *Centaurea cyanus*. Nordic Natural Products Conference 2013, (Turk, Finland) June 3-5, 2013.
 26. Goto, M., Yoshida, K., Suzuki, M., Doi, H. : Pd0-mediated rapid cross-coupling of [¹¹C]CH₃I and benzoylsilane to afford [¹¹C]acetophenone. European Molecular Imaging Meeting-EMIM 2013. (Torino, ITALY) May 26-28, 2013.
 27. 吉田久美: アントシアニンによる青色花の発現機構とNMR、第 38 回NMRユーザーズミーティング (東京) 2012.11.21-22、(大阪)2012.12.4 .
 28. 根岸孝至、吉田久美: アジサイの青色発色に関わるアルミニウム輸送体遺伝子の同定 .植物色素研究会第 24 会集會(熊本) 2012.11.17-18 .
 29. 吉田久美: アントシアニンの光化学特性、第 49 回植物化学シンポジウム (東京) 2012.11.15 .
 30. 渡邊紀之、鈴木昌子、関口由起子、尾山公一、近藤忠雄、吉田久美: 5-0-アシル化キナ酸類の実用的合成 .日本農芸化学会中部支部第 165 回例会 (名古屋) 2012.10.27 .
 31. Yoshida, K., Kimura, Y., Kondo, T., Uchida, S. : Dye-sensitized Solar Cells Using Simple and Complex Anthocyanins. The 7th Aceanian conference on Dye-sensitized and Organic Solar Cells (DSC-OPV7) (Taipei, TAIWAN) October 26-28, 2012.
 32. 根岸孝至、大島健志朗、服部正平、金井雅武、真野昌二、西村幹夫、吉田久美: 青色アジサイのアルミニウム輸送体遺伝子に関する研究 .日本農芸化学会中部支部第 165 回例会(名古屋)2012.10.27 .
 33. Oyama, K., Watanabe, N., Kondo, T., Yoshida, K.: Efficient synthesis of acylquinic acids. XXVI International Conference on Polyphenols. (Florence, ITALY) July 22-26, 2012.
 34. Kondo, T., Kato, R., Oyama, K., Yoshida, K.: Study on transformation reaction of flavonol to anthocyanidin by Clemmensen reduction followed by air oxidation. XXVI International Conference on Polyphenols. (Florence, ITALY) July 22-26, 2012.

〔図書〕(計 2 件)

1. Yoshida, K., Oyama, K.and Kondo, T.; Chemistry of Flavonoids in Color Development. In *Recent Advances in Polyphenol Research, Volume 3*. (Cheyner, V., Sarni-Manchado, P. and Quideau, S.

eds.) Wiley-Blackwell Publishing, Chichester, pp. 99-129. (May 29, 2012).

2. 吉田久美、色素「生物学辞典」(巖佐庸、倉谷滋、斎藤成也、塚谷裕一編)岩波書店、東京、pp.562 (2013.2.26).

〔産業財産権〕
出願状況 (計 0 件)
なし

取得状況 (計 1 件)

名称: アントシアニン類の製造方法及びフラベノール誘導体
発明者: 吉田久美、近藤忠雄、尾山公一
権利者: 名古屋大学
種類: 特許
番号: 5382676
出願年月日: 平成 19 年 12 月 7 日
取得年月日: 平成 25 年 10 月 11 日
国内外の別: 国内

〔その他〕
ホームページ等
Yoshida Laboratory

<http://www.info.human.nagoya-u.ac.jp/lab/yoshida/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

吉田 久美 (YOSHIDA, Kumi)
名古屋大学・大学院情報科学研究科・教授
研究者番号: 90210690

(2) 研究分担者

根岸 孝至 (NEGISHI, Takashi)
名古屋大学・大学院情報科学研究科・博士
研究員
研究者番号: 60547529
(平成 25 年 3 月 31 日まで)

(3) 連携研究者

河合 純 (KAWAI, Jun)
独立行政法人理化学研究所・LSA システム
構築グループ・プロジェクトディレクター
研究者番号: 30391923