

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 29 日現在

機関番号：13901

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2013～2014

課題番号：25650094

研究課題名(和文) DNA複製における岡崎フラグメントの非対称的分布は細胞分化と関連しているか

研究課題名(英文) Correlation between asymmetric DNA replication and asymmetric cell division

研究代表者

町田 泰則 (Machida, Yasunori)

名古屋大学・理学(系)研究科(研究院)・特任教授

研究者番号：80175596

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)：本研究では、シロイヌナズナの葉の発生過程で裏側化している細胞から表側細胞が分化する際の非対称分裂におけるETT遺伝子の非対称な発現抑制と親細胞のDNA複製における非対称性(リーディング鎖とラギング鎖複製という非対称性)との間に相関があるかどうかを調べた。そのために、わずかに表側化が阻害されているas2変異体に、両鎖それぞれの複製反応に関連している種々の遺伝子の変異を導入し、二重変異体を作成し、表側化の阻害の程度を調べた。その結果、ラギング鎖複製に関わる遺伝子変異の場合には、僅かに表側化が阻害され、複製の開始に関わる遺伝子変異などの場合には表側化とETT発現抑制が顕著に阻害されることがわかった。

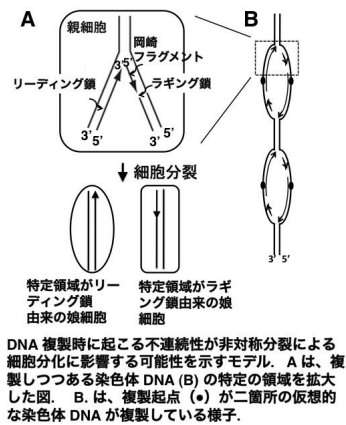
研究成果の概要(英文)：Using *Arabidopsis thaliana*, we examined whether, upon development of the adaxialized daughter cell from abaxialized cells, repression of expression of ETT gene, which is the abaxial determinant of leaves, might be correlated with discontinuous DNA replication of the lagging strand during division of the parental cell. To this end, we introduced mutations of various genes, which are involved in replication of the leading and lagging strands, and the replication initiation of genome, into the as2 mutant to generate double mutants with various combinations of as2 and those of replication genes. We have examined efficiencies of repression of adaxial development observing leaf phenotypes of the double mutants. The preliminary results have shown that mutations of genes for replication of the lagging strand only slightly affected on repression of ETT expression and that of the leaf adaxialization. Those of genes for replication initiation, however, significantly repressed the adaxialization.

研究分野：植物分子発生学

キーワード：シロイヌナズナ 細胞分化 分化の鍵遺伝子 遺伝子転写 岡崎フラグメント 不連続的DNA複製

1. 研究開始当初の背景

多細胞生物では、一般的には受精卵が細胞分裂と細胞分化を繰り返すことにより、異なる組織と器官が出現する。このような細胞分化が起こる仕組みの一つが、非対称分裂である。



これは、細胞分裂とカップルして二つの娘細胞がそれぞれ異なる形質を獲得するような分裂である。異なる細胞が生まれる分子論的基礎は、二つの娘細胞で異なる遺伝子が発現することであるが、遺伝子発現におけるこのような非対称性が生まれる仕組みについては、まだ不明な点も多い。

一方、二本鎖DNAの複製においては、図に示すように、一方(5'→3'方向)は連続的に他方(3'→5'方向)は岡崎フラグメント(OF)の合成により不連続的に合成されるという非対称性を示す(Machida et al. PNAS 1977; Okazaki et al. Cold Spring Harbor Symposium Book 1979)。最近の酵母を用いた研究により、複製後のクロマチンの再構成の際に、OFの長さや位置が、ヌクレオソームの単位の長さに対応していることがわかった(Smith & Whitehouse, Nature 483: 434, 2012)。クロマチンの構築が遺伝子発現パターンにも影響することは、すでに知られている。複製後のクロマチンの再構築過程がその後の染色体構造に影響を与える可能性がある。これらの知見を基礎に、私は、親細胞のDNA複製の連続性と不連続性という非対称性が、娘細胞における特定の遺伝子の転写に影響を与える可能性を検討する価値があると考えた。

私は、このような考え方を、これまで我々が研究してきた植物の葉の裏・表分化や幹細胞からの葉の形成の仕組みの解明に持ち込むことを提案した。シロイヌナズナの葉の発生においては、まず裏側化した細胞が分化し、そこから表側化した細胞が分化すると言われている。我々はいくつかの実験データから、この過程は非対称分裂であると考えている。すでに我々は、裏側化している細胞では裏側化遺伝子 *ETTIN* (*ETT*) が発現しているが、表側化する時には *ETT* が抑制される必要があることを報告した(Iwasaki et al. *Development* 2013)。そこで、*ETT* が発現し、裏側化している親細胞におけるDNAの不連続複製と細胞分裂後の娘細胞(表側化した細胞)における *ETT* 発現

の抑制との間に関連性があるかどうかを検討することを提案した。

2. 研究の目的

私は、岡崎フラグメント(OF)として合成されるDNA鎖と娘細胞における転写の鋳型となるDNA鎖との相関を調べるために、*ETT* 遺伝子座を研究することにした。我々の研究室では、胚形成過程で形成される茎頂のメリステム細胞(幹細胞)から葉が発生するときに抑制されるホメオボックス遺伝子(クラス1 *KNOX* 遺伝子)も研究している。しかし、今回は変異体の表現型観察が容易である、葉の裏・表に関わる *ETT* 遺伝子の抑制についてまず研究することにした。

当初は、まず始めに娘細胞(表になる細胞)における *ETT* 遺伝子座の転写の鋳型DNA鎖が、親細胞で複製されるときに不連続的に(OF合成を介して)複製されるかどうかを調べることを計画していた。その後、*ETT* 遺伝子の転写との関連性を調べる計画であった。しかし、これらの過程に関わっている細胞が極わずかである可能性がわかったので、生化学的な解析より、まず遺伝学的な研究を優先し、この問題に対する示唆を得ることにした。つまり、OFの合成や連結に関わっている遺伝子の変異体が *ETT* の発現抑制に影響を与えるかどうかを研究することにした。これまでの我々の研究により、*ETT* 遺伝子の発現抑制に失敗すれば、表側分化が阻害され、裏側化した棒状の葉が形成されることがわかっている。このような表現型解析により、OFの形成と *ETT* 遺伝子の発現抑制、表の分化抑制との関連性を研究することにした。

3. 研究の方法

具体的には、*ETT* の転写レベルの抑制がわずかに低下している *asymmetric leaves2* (*as2*) 変異体に OF 合成に関わる遺伝子の変異あるいはその連結に関わっている種々の遺伝子変異を導入し、裏側化した棒状の葉が形成される頻度を測定した。使用したシロイヌナズナの変異体を下記の表に示す。

表 1. 使用したシロイヌナズナ変異体

変異体名	酵素	作用
<i>incurvata2</i> (<i>icu2</i>)	DNA polymerase α	プライマー RNA 合成 ラギング鎖合成
<i>pold1</i>	DNA polymerase δ	ラギング鎖合成
<i>pold2</i>	DNA polymerase δ	
<i>pold3</i>	DNA polymerase δ	
<i>pold4</i>	DNA polymerase δ	
<i>rnaseh2a</i>	RNAse H	プライマー RNA 除去
<i>fen1</i>	FEN1	プライマー RNA 除去
<i>lig1a</i>	DNA ligase	岡崎フラグメント連結

<i>lig1b</i>		
<i>pole1</i>	DNA polymeraseε	リーディング鎖合成
<i>pole2</i>	DNA polymeraseε	リーディング鎖合成
<i>pcna</i>	PCNA	両鎖合成の安定性
<i>rfc</i>	Replication factor C	両鎖合成の安定性
<i>fas2</i>	CAF-2	染色体再構築

また、DNA複製の初期過程を阻害するアフィディコリン(DNAポリメラーゼαの阻害剤)、ヒドロキシウレア(リボヌクレオチドレダクターゼの働きを阻害し、DNA合成の前駆体であるdNTP量を減少させる試薬)の効果も調べた。

4. 研究成果

表1に示したような変異を交配により *as2* に導入し、本年4月の現在、全ての変異についてF2種子を採取するところまで進んできた。部分的にはF3種子を採取し、葉の表現型解析を行い、予備的ではあるが表2に示す結果を得た。特に *as2 icu2* 二重変異体と *as2 rfc* 二重変異体では、裏側化した棒状葉が有為な頻度で形成されたことは注目に値する。また、これらの二重変異体では *ETT* 転写レベルが4倍に上昇した。つまり、二重変異体では *ETT* の発現抑制が減弱したと考えられる。この結果は、DNA複製やその開始反応と *ETT* 抑制との間に何らかの関係があることを示す。

さらに、興味深いことには、*as2* 変異体をアフィディコリンとヒドロキシウレアで処理すると、高い頻度で裏側化した棒状葉が形成された。この結果も、DNA複製の開始が葉の表側分化にとって重要であることを示唆している。

表 2. 実験の進捗状況と予備的結果

変異体名	酵素	実験結果
<i>incurvata2 (icu2)</i>	DNA polymeraseα	F2 種子採取 F3 で有為に棒状葉
<i>pold1</i>	DNA polymeraseδ	F2 種子採取
<i>pold2</i>	DNA polymeraseδ	F3 種子採取
<i>pold3</i>	DNA polymeraseδ	F3 種子採取 極低 頻度裏側化棒状葉
<i>pold4</i>	DNA polymeraseδ	F3 種子採取
<i>rnaseh2a</i>	RNAse H	F3 種子採取 極低 頻度裏側化棒状葉
<i>fen1</i>	FEN1	F2 採取後 F3 採取不可
<i>lig1a</i>	DNA ligase	F3 種子採取
<i>lig1b</i>		F2 種子採取
<i>pole1</i>	DNA polymeraseε	F2 種子採取
<i>pole2</i>	DNA polymeraseε	F2 種子採取
<i>pcna</i>	PCNA	F2 種子採取
<i>rfc</i>	Replication factor C	F2 種子採取 F3 で有為に棒状葉
<i>faciata2 (fas2)</i>	CAF-2	95%棒状葉(論文9)

一方、今回の結果はまだ予備的ではあるが、不連続複製と *ETT* 発現抑制および葉の裏・表分化との間に何らかの関連性がある可能性も示している。ラギング鎖合成が適切に進行することが表側分化に関係している可能性もあるが、さらに慎重な解析が必要であろう。

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12件)

Machida, C., Nakagawa, A., Kojima, S., Takahashi, H. and Machida, Y.: The complex of ASYMMETRIC LEAVES (AS) proteins plays a central role in antagonistic interactions of genes for leaf polarity specification in Arabidopsis. *WIREs Developmental Biology* accepted (2015).

Saito T, Fujikawa H, Haga N, Suzuki T, Machida Y, Ito M.: Genetic interaction between G2/M phase-specific transcription factor MYB3R4 and MAPKKK ANP3 for execution of cytokinesis in Arabidopsis thaliana. *Plant Signal. Behav.* 2015 Mar 25:0. [Epub ahead of print]

Ito, M. and Machida, Y.: Reprogramming of plant cells induced by 6b oncoproteins from the plant pathogen Agrobacterium. *J. Plant Res.* 2015 Feb 19. [Epub ahead of print]

Kawamoto, N., Sasabe, M., Endo, M., Machida, Y., and Araki, T.: Calcium-dependent protein kinases responsible for the phosphorylation of a bZIP transcription factor FD crucial for the florigen complex formation. *Sci Rep.* 2015 Feb 9; 5: 8341 1-9 doi: 10.1038/srep08341.

Ishibashi N, Kitakura S, Terakura S, Machida C, Machida Y.: Protein encoded by oncogene 6b from Agrobacterium tumefaciens has a reprogramming potential and histone chaperone-like activity. *Front Plant Sci.* 2014 Oct 28; 5:572 1-7 doi: 10.3389/fpls.2014.00572. eCollection 2014. Review

Sasabe, M., Ishibashi, N., Haruta, T., Aki Minami, A., Kurihara, D., Higashiyama, T., Nishihama, R., Ito, M., and Machida, Y.: The carboxyl-terminal tail of the stalk of Arabidopsis NACK1/HINKEL kinesin is required for its localization to the cell plate formation site. *J. Plant Res.* 2014 vol.128 327-336 Dec 14. [Epub ahead of print]: DOI 10.1007/s10265-014-0687-2.

Sasabe, M. and Machida, Y.: Signaling pathway that controls plant cytokinesis. In *Signalling Pathways in Plants*: ed. by Yasunori Machida, Chentao Lin & Fuyuhiko Tamanoi, THE ENZYMES, vol. 35, Burlington: Academic Press (2014), pp. 145-165. doi: 10.1016/B978-0-12-801922-1.00006-3.

Araki, S., Kato, K., Suzuki, T., Okumura, T., Machida, Y., and Ito, M.: Cosuppression of NtmybA1 and NtmybA2 causes downregulation of G2/M phase-expressed genes and negatively affects both cell division and expansion in tobacco. *Plant Signal. Behav.* Oct 29;9(1) (2013) doi:pii: e26780. [Epub ahead of print]

Ishibashi, N., Machida, C. and Machida, Y.: ASYMMETRIC LEAVES2 and FASCIATA2 cooperatively regulate the formation of leaf adaxial-abaxial polarity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biotechnology* 30, 411-415 (2013). DOI: 10.5511/plantbiotechnology.13.0513a

Murata, T., Sano, T., Sasabe, M., Nonaka, S., Higashiyama, T., Hasezawa, S., Machida, Y., and Hasebe, M.: Mechanism of microtubule array expansion in the cytokinetic phragmoplast. *Nat Commun* (2013) Jun 17;4: 1967. doi: 10.1038/ncomms2967.

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., and 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* 140,1958-1969 doi: 10.1242/dev.085365 (2013)

Takahashi, H., Iwakawa, H., Ishibashi, N., Kojima, S., Matsumura, Y., Prananingrum, P., Iwasaki, M., Takahashi, A., Ikezaki, M., Luo, L., Kobayash, T., Machida, Y., and Machida, C.: Meta-analyses of microarrays of *Arabidopsis* asymmetric leaves1 (as1), as2 and their modifying mutants reveal a critical role of the ETT pathway in stabilization of adaxial-abaxial patterning and cell division during leaf development. *Plant Cell Physiol.* 54(3), 418-431 (2013)

[学会発表] (計 46 件)

Machida C, Luo L, Keta S, Kurihara D, Ishibashi N, Sasabe M, and Machida Y.: Epigenetic regulator ASYMMETRIC LEAVES2 protein presented around nucleoli and required for establishment leaf adaxial cell

differentiation consistently forms speckles during mitosis, 5th International Conference on Arabidopsis Research (ICAR), University of British Columbia in Vancouver, Canada, July 28-August 1, 2014.

Nakagawa A, Takahashi H, Ito T, Kojima S, Machida Y., and Machida C.: Chemical genetic analyses infer that AS1-AS2 controls cell division through ETTIN in leaf adaxial-abaxial and medio-lateral patterning, 5th International Conference on Arabidopsis Research (ICAR), University of British Columbia in Vancouver, Canada, July 28-August 1, 2014.

Ito T, Vial-Pradel S, Takeda E, Nakagawa A, Iwasaki M, Machida Y. and Machida C.: Epigenetic regulator AS1-AS2 is involved in gene body DNA methylation of ETTIN in establishment of leaf adaxial-abaxial polarity in *Arabidopsis thaliana*, 5th International Conference on Arabidopsis Research (ICAR), University of British Columbia in Vancouver, Canada, July 28-August 1, 2014.

Takahashi H, Nakagawa A, Ishibashi N, Kojima S, Machida Y. and Machida C.: Knowledge-based bioinformatic analyses of microarrays predict that epigenetic regulator AS1-AS2 controls cell division through ETTIN in leaf adaxial-abaxial patterning, 5th International Conference on Arabidopsis Research (ICAR), University of British Columbia in Vancouver, Canada, July 28-August 1, 2014.

Ishibashi N, Machida Y., Kojima S, Kojima M, Sakakibara H, Takahashi H, and Machida C.: AS2 and BOB1 synergistically regulate cytokinin levels and the establishment of leaf adaxial-abaxial polarity through the ETT/ARF3-IPT3 pathway in *Arabidopsis thaliana*, Auxins and Cytokinins in Plant Development International Symposium 2014, Hotel Pyramida, Prague, Czech Republic, June 29-July 4, 2014.

Kojima S, Takahashi H, Ishibashi N, Handayani A, Matsumura Y, Machida Y. and Machida C.: ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1) and AS2 regulate the expression of AtIPT3 through AUXIN RESPONSE FACTOR3/ ETTIN function during leaf development in *Arabidopsis thaliana*, Auxins and Cytokinins in Plant Development International Symposium 2014, Hotel Pyramida, Prague, Czech Republic, June 29-July 4, 2014.

町田泰則: 植物に特徴的な細胞分裂の分子機構の研究, 2015年日本植物生理学会賞・受賞講演, 東京農業大学百周年記念講堂、東京都, 2015年3月17日

笹部美知子、桧垣匠、大和田理恵、相田治寿、西田結花、馳澤盛一郎、町田泰則: 植物の細胞板形成を支える分子メカニズム、第 56 回日本植物生理学会年会、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都、2015 年 3 月 16 日~18 日

石橋奈々子、町田千代子、町田泰則: シロイヌナズナの BOBBER1 と FASCITA2 は葉の発生において協調的に機能する、第 56 回日本植物生理学会年会、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都、2015 年 3 月 16 日~18 日

小島晶子、石橋奈々子、香田佳那、小嶋美紀子、高橋広夫、榊原均、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの葉の向背軸性の確立における AS1-AS2-ETT 経路を介したサイトカイニン合成遺伝子の制御、第 56 回日本植物生理学会年会、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都、2015 年 3 月 16 日~18 日

伊藤卓馬、中川彩美、石橋奈々子、高橋広夫、小島晶子、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの葉の向背軸形成における AS1-AS2 による KRP5 遺伝子発現の抑制機能の解明、第 56 回日本植物生理学会年会、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都、2015 年 3 月 16 日~18 日

町田泰則、松村葉子、石橋奈々子、氣多澄江、小島晶子、町田千代子: シロイヌナズナの葉の表・裏分化における AS2-AS1 複合体と核小体の役割、第 37 回日本分子生物学会年会、パシフィコ横浜、横浜市、2014 年 11 月 25 日~27 日

中川彩美、高橋広夫、伊藤卓馬、小島晶子、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの葉の軸形成における ETTIN 制御ネットワークの解明、日本植物学会第 78 回大会、明治大学生田キャンパス、川崎市、2014 年 9 月 12 日~14 日

小島晶子、石橋奈々子、小嶋美紀子、高橋広夫、香田佳那、榊原均、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの葉の発生において AS1・AS2 はサイトカイニン合成を制御する、日本植物学会第 78 回大会、明治大学生田キャンパス、川崎市、2014 年 9 月 12 日~14 日

Luong Qui Toan, 氣多澄江、舟橋明華、中川彩美、石橋奈々子、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの AS1-AS2 が関わる葉の軸形成における DNA ポリメラーゼ α の役割の解明、日本植物学会第 78 回大会、明治大学生田キャンパス、川崎市、2014 年 9 月 12 日~14 日

町田泰則、Luo Lilan, 石橋奈々子、笹部美知子、町田千代子、鈴木崇紀: 葉形成に関わる ASSYMMETRIC LEAVES2 タンパク質による核内スペckル形成に必要な領域、日本植物学会第 78 回大会、明治大学生田キャンパス、川崎市、2014 年 9 月 12 日~14 日

川本望、笹部美知子、遠藤求、町田泰則、荒木崇: フロリゲン複合体形成を制御するタンパク質キナーゼの同定、日本植物学会第 78 回大会、明治大学生田キャンパス、川崎市、2014 年 9 月 12 日~14 日

町田泰則、松村葉子、大林祝、杉山崇高、石橋奈々子、サエスーヴァスケス・ジュリオ、小島晶子、町田千代子: シロイヌナズナの AS1:AS2-ARF3 経路はリボソーム RNA 前駆体のプロセッシング阻害による葉の向背軸性の崩壊を防ぐ、第 55 回日本植物生理学会大会、富山大学、富山市、2014 年 3 月 18 日~20 日

中川彩美、高橋広夫、高橋真理、伊藤卓馬、小島晶子、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの AS1-AS2-ETT 経路による葉の向背軸分化のメカニズムの解明、第 55 回日本植物生理学会大会、富山大学、富山市、2014 年 3 月 18 日~20 日

高橋真理、中川彩美、山崎真巳、斉藤和樹、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの葉の向背軸性の確立における Type IB DNA トポイソメラーゼの役割の解明、第 55 回日本植物生理学会大会、富山大学、富山市、2014 年 3 月 18 日~20 日

21 Luong Quy Toan, 浅井俊晴、氣多澄江、中川彩美、石橋奈々子、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの AS1-AS2 遺伝子が関わる葉の初期発生分化における DNA 複製関連因子の役割解明、第 55 回日本植物生理学会大会、富山大学、富山市、2014 年 3 月 18 日~20 日

22 小島晶子、石橋奈々子、小嶋美紀子、高橋広夫、香田佳那、榊原均、町田泰則、町田千代子: シロイヌナズナの葉の発生初期における AS1・AS2-ETT 経路によるサイトカイニン合成の制御、第 55 回日本植物生理学会大会、富山大学、富山市、2014 年 3 月 18 日~20 日

23 町田千代子、ヴィアル・ブラデル・シモン、岩崎まゆみ、中川彩美、高田絵莉、伊藤卓馬、町田泰則: シロイヌナズナの葉の向背軸極性分化における AS1-AS2 による ETTIN 遺伝子の gene body DNA メチル化制御、第 55 回日本植物生理学会大会、富山大学、富山市、2014 年 3 月 18 日~20 日

24 町田泰則: 植物細胞の分裂と分化、2013 年度北海道植物学会および総会、北海道大学理学部 5 号館大講堂、札幌市、2013 年 12 月 12 日

25 石橋奈々子、町田千代子、町田泰則: シロイヌナズナの CAF-1 構成因子と NudC オルソログ BOBBER1 の地上部幹細胞組織の形成・維持における役割、第 36 回日本分子生物学会年会、神戸ポートアイランド、神戸市、2013 年 12 月 3 日~6 日

26 町田泰則: 細胞板形成の研究: 植物微小管モータータンパク質の発見と制御のしくみ、日本植物学会第 77 回大会、北海道大学高等教育推進機構、札幌市、2013 年 9

月 14 日 (第 10 回日本植物学会学術賞授賞講演)

- 27 笹部美知子、西村慎吾、松永幸大、町田泰則：細胞質分裂を制御する MAP キナーゼにリン酸化されるキネシタンパク質の機能解析、日本植物学会第 77 回大会、北海道大学高等教育推進機構、札幌市、2013 年 9 月 13 日～15 日
- 28 石橋奈々子、町田千代子、町田泰則：シロイヌナズナ茎頂メリステムの形態形成と葉の向背軸性の確立機構との関係、日本植物学会第 77 回大会、北海道大学高等教育推進機構、札幌市、2013 年 9 月 13 日～15 日
- 29 高橋真理、中川彩美、山崎真巳、斉藤和季、町田泰則、町田千代子：シロイヌナズナの葉の向背軸形成におけるトポイソメラーゼの役割 1、日本植物学会第 77 回大会、北海道大学高等教育推進機構、札幌市、2013 年 9 月 13 日～15 日
- 30 川本望、笹部美知子、遠藤求、町田泰則、荒木崇：FD-FT 複合体形成を制御するタンパク質キナーゼの探索、日本植物学会第 77 回大会、北海道大学高等教育推進機構、札幌市、2013 年 9 月 13 日～15 日
- 31 町田泰則：アグロバクテリウム T-DNA による植物器官不全と細胞増殖異常の仕組み、第 31 回日本植物細胞分子生物学会大会 (シンポジウム「アグロバクテリウムによる単子葉形質転換法---20 年の歩みと今後の展開」)、北海道大学高等教育推進機構、札幌市、2013 年 9 月 10 日～12 日
ほか 15 件

〔図書〕(計 2 件)

Machida, Y.: Edited THE ENZYME: *Signalling Pathways in Plants*. Burlington: Academic Press, vol. 35(2014)

町田泰則、岡田清孝、山本興太郎: 「高校生物解説書」監修, 講談社 (2014)

〔産業財産権〕

なし

〔その他〕

ホームページ等

発生メカノ・セル・バイオロジー

<http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/~yas/dmcb/indexjp.html>

伊藤研究グループ(Plant Growth & Development)

http://www.agr.nagoya-u.ac.jp/~bunka/ito_title%20page.html

6 . 研究組織

(1)研究代表者

町田 泰則 (MACHIDA Yasunori)

名古屋大学・大学院理学研究科・特任教授
研究者番号：80175596

(2)研究分担者

伊藤 正樹 (ITO Masaki)

名古屋大学・大学院生命農学研究科・准教授

研究者番号：10242851