

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 10 日現在

機関番号：32660

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2013～2014

課題番号：25660049

研究課題名(和文) 穀物の種子登熟過程におけるオートファジーの役割

研究課題名(英文) Roles of autophagy during seed maturation in crop plants.

研究代表者

朽津 和幸 (Kuchitsu, Kazuyuki)

東京理科大学・理工学部・教授

研究者番号：50211884

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：イネにおいてオートファジー可視化実験系を構築すると共に、ATG遺伝子に変異を持つオートファジー欠損変異株を複数同定した。変異体は、花粉不良に起因するシビアな雄性不稔形質を示した。葯組織のオートファジー動態を電子顕微鏡法により解析した結果、花粉への栄養供給組織であるタペート細胞において、減数分裂後にオートファジーが誘導され、脂肪滴の分解を含めた花粉への栄養供給に重要な役割を担うことが判明した。受精後の種子登熟過程にオートファジーが関与する可能性を検証するため、タペート特異的プロモーターや誘導性プロモーターを用いて、葯で一時的にATG遺伝子を発現させる形質転換体の作出を試みた。

研究成果の概要(英文)：We isolated several knockout mutants defective in ATG genes and found that autophagy is induced in postmeiotic tapetum cells specifically at the uninucleate stage during pollen development and is essential for postmeiotic anther development in rice. The mutant showed complete sporophytic male sterility, failed to accumulate lipidic and starch components in pollen grains at the flowering stage, showed reduced pollen germination activity, and had limited anther dehiscence. Lipidomic analyses suggested impairment of editing of phosphatidylcholines and lipid desaturation in the mutant during pollen maturation. In order to further analyze the possible involvement of autophagy during seed maturation, we attempted to construct transgenic plants applying a tapetum-specific promoter and an inducible promoter to express ATG genes in tapetum for complementation.

研究分野：植物分子生理学

キーワード：オートファジー イネ 脂質代謝 花粉形成 雄性不稔 種子登熟 葯 タペート

1. 研究開始当初の背景

(1) 細胞内の大規模分解系であるオートファジー(細胞内自食作用)の実行に関与する ATG (Autophagy-related) 遺伝子群は、多くの真核生物に保存され、共通の機能を果たしている。中でも、ATG8 はオートファゴソームマーカーとして、植物を含む真核生物に普遍的に有用であり、これまでに、モデル植物であるシロイヌナズナ、イネや、細胞内の分子動態の観察に適したタバコ培養細胞 BY-2 において、緑色蛍光タンパク質 (GFP) やその改変タンパク質と ATG8 群との融合タンパク質を用いることで、植物のオートファジー動態について解析が進められて来たが、植物細胞における簡便なオートファジー可視化系の構築は遅れていた。

(2) オートファジーは、真核生物に普遍的な細胞内の分解機構であり、生体内の栄養のリサイクルに大きく寄与している。一方、酵母、線虫、ショウジョウバエやマウス等の多様な生物において、オートファジーが発生・変態や分化において、栄養供給を含めて重要な役割を果たすことが知られている。しかし、モデル植物シロイヌナズナの対応する遺伝子の変異体は、正常に胚発生、発芽、子葉の発達、根の伸長、花芽形成、種子生産を遂行でき、正常な生活環を示す。一方、本研究の基礎となった研究代表者・研究分担者グループの研究により、穀物イネにおいては、オートファジー欠損株の交配検定・表現型解析から、花粉を含めた雄性生殖器官の発達過程において、重要な役割を果たすことを見出した。しかし、雄性器官の葯におけるオートファジーの具体的な役割に関しては不明であった。また種子登熟過程における機能も未解析となっていた。

2. 研究の目的

(1) 植物細胞における、薬剤・顕微鏡観察不要の定量性を伴った簡便なオートファジー可視化システムの構築

(2) 穀物イネの生殖器官発達におけるオートファジーの役割解明

(3) 穀物イネの種子登熟過程におけるオートファジーの役割解明

3. 研究の方法

(1) タバコ培養細胞 BY-2 を利用し、オートファジー可視化マーカーである ATG8 を基盤にした、オートファジー特異的プローブの開発。

(2) イネにおけるオートファジー欠損変異株を複数利用し、電子顕微鏡法を用いた、微細構造解析、そして脂質・ホルモン等のオミクス解析により、オートファジーの機能を検証

(3) イネにおけるオートファジー欠損変異株は、ほぼ完全不稔に近い表現型を示すことから、受精後の種子登熟過程におけるオートファジー機能を解析するため、不稔原因となる花粉発達、受精ステップの障壁を回避した解析ツールの作出・および脂質・ホルモンのオミクス解析により、オートファジーの機能を検証

4. 研究成果

(1) 蛍光タンパク質の発色団は、プロトンの有無により波長特性が変化し、酸性 pH で蛍光が弱まることが知られている。オワンクラゲの改変 GFP タンパク質のうち、YFP はとりわけ pH 感受性が高く、pH インジケータとして、しばしば用いられている。一方で、サンゴに由来する DsRed およびその変異体シリーズ (mRFP1 等) はプロトン感受性が低い。そのため、低 pH においても消光しないことが知られており、GFP や YFP と DsRed 等をタンデムに連結した融合タンパク質を用いて、生体内での pH 変化観察に利用されている。そこで、mRFP1 と YFP および NtATG8a をタンデムに連結した融合タンパク質 (mRFP1-YFP-NtATG8a) を設計した。

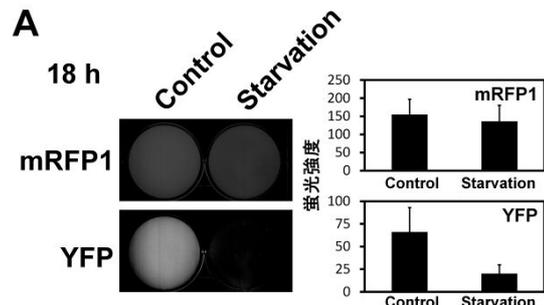


図1: 顕微鏡フリーの簡便なオートファジーフラックスの測定系の構築

HA タグを付加した上記プローブ (HA-mRFP1-YFP-NtATG8a) を発現させたタバコ BY-2 株を作成し、オートファジー誘導時の細胞内動態について解析した。共焦点レーザー顕微鏡を用いて、オートファジーを誘導し、細胞を観察した結果、細胞質と核質の mRFP1 と YFP 両方の蛍光強度が減少し、液胞内において mRFP1 蛍光のみが強く検出された。これらの結果は、細胞質と核質の mRFP1 と YFP 蛍光強度の減少、および液胞内の mRFP1 蛍光強度の増大の追跡が、オートファジックフラックスをモニターするための優れた指標となることを示唆している。

これらの結果は、(1) RFP/YFP の Ratio 変化がオートファジー経路に特異的に変化すること、(2) Ratio の増大は、オートファジックフラックス検出における、良い指標となること、(3) 細胞懸濁液の蛍光強度を測定するだけで、オートファジックフラックスを、極めて簡便に検出可能であることを示して

り、植物細胞における定量性を伴った簡便なオートファジー可視化系の構築に成功した(図1)。

本手法は、植物細胞内のオートファジー動態変化だけでなく、様々な刺激に対するオートファジーの定量的解析や、オートファジー制御化合物のハイスループットスクリーニングに有効と期待される。併せて同定される抑制剤に関しても、作用点を検証することで、未解明な部分が多い、植物のオートファジー実行過程や制御機構を解明する上でも、有用であると想定される。

(2) 電子顕微鏡法により、葯の各組織のオートファジー動態を解析した結果、花粉成熟過程で、花粉に栄養や表面構造の材料を供給する組織であるタペート層において、減数分裂期後にオートファジーが誘導されることが明らかになった。オートファジー欠損変異体では、タペート層にオートファジーが観察されず、さらに脂肪滴の分解が、野生型と比べて顕著に遅延していた。

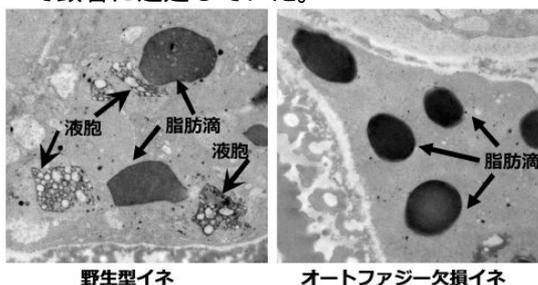


図2：イネタペート層における脂肪滴の分解

脂質に関連した代謝産物を網羅的に解析したところ、トリアシルグリセロール(TAG)が減少していた。TAGは脂肪滴の主成分であり、エネルギーの原料である。加えてオートファジー欠損変異株では、ジアシルグリセロール(TAG生合成の中間産物)、ホスファチジルグリセロール、ホスファチジルエタノールアミンの減少と、遊離脂肪酸の増加も観察された。これらの結果から、タペート層及び花粉を含む葯内の脂質代謝にオートファジーが重要であり、イネオートファジー変異株では、TAG合成に必要な物質の供給に異常が生じた可能性が考えられる。成熟葯における脂質代謝にも異常が生じることが判明した。

オートファジー欠損変異体では、タペート層の崩壊が抑制され、一部が残存し続いていた。近年、動物では、オートファジーがプログラム細胞死(PCD)に関与する可能性が議論されているが、今回の研究により、植物であるイネにおいて、花粉成熟期のタペート細胞の細胞死(分解)過程で、オートファジーが重要な役割を果たす可能性が示唆された。

今回の研究から、イネのオートファジーが、花粉の成熟や脂質代謝、タペート層の崩壊に重要な役割を果たすことが明らかになった。この成果は、穀物の生殖器官の形成、PCDの制御等を解明する上で重要な一歩であると

同時に、本研究で得られた新しい細胞質雄性不稔形質は、作物の品種改良(ハイブリッド育種)の分野でも重要な知見であり、他の商業作物(ムギ類、豆類)における普遍性の検証も含めて、今後の研究が期待される。

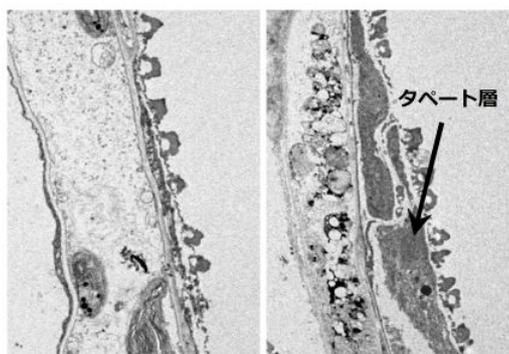


図3：イネのオートファジー欠損変異体におけるタペート層の残存

(3) 受精後の種子登熟過程におけるオートファジー機能を解析するため、不稔原因となる花粉発達、受精ステップ障壁の回避を目指し、タペート特異的プロモーターや誘導性プロモーターを用いて、変異体葯で一時的に*OsATG7*遺伝子を発現させる形質転換体の作出を試みた。形質転換イネの作出には成功したが、葯での*OsATG7*cDNA発現が確認出来なかったことから、cDNA部分を全て*OsATG7*ゲノム領域へと変更し、変異体へ導入した。今後、葯での発現および稔性を調査する予定である。一方、稔性回復に関しては上記とは異なるアプローチとして、栽培条件の検討も進めた。その結果、稔実率は低いものの、恒常的に稔実種子を得ることに成功した。今後、研究を継続し、種子登熟過程におけるオートファジー機構の役割を、脂質・糖代謝に焦点を絞り、解析を進める予定である。

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24件)

Izumi M., Hidema J., Wada S., Kondo E., Kurusu T., Kuchitsu K., Makino. , Establishment of monitoring methods for autophagy in rice reveals autophagic recycling of chloroplasts, *Plant Physiology*, 査読有, 167巻, 2015, 1307-1320

DOI: 10.1104/pp.114.254078

村田隆、稲田のりこ、朽津和幸、測定装置としての顕微鏡を用いた生物機能の解析、*バイオイメージング*, 査読有, 23巻, 2014, 11

花俣繁、来須孝光、朽津和幸、継物のオートファジー動態の簡便な定量解析、*バイオイメージング*, 査読有, 23巻, 2014, 23-27

Kaya H. Iwano M, Takeda S, Kanaoka MM, Kimura S, Abe M, Kuchitsu K., Apoplastic

ROS production upon pollination by RbohH and RbohJ in Arabidopsis., *Plant Signaling & Behavior*, 査読有, 10 巻, 2015, e989050
DOI: 10.4161/15592324.2014.989050.

Karkonen A, Kuchitsu K, Reactive oxygen species in cell wall metabolism and development in plant, *Phytochemistry*, 査読有, 112 巻, 2015, 22-32

DOI: 10.1016/j.phytochem.2014.09.016

Hamada H, Kurusu T, Nokajima H, Kiyoduka M, Yano K, Kuchitsu K, Regulation of xylanase elicitor-induced expression of defense-related genes involved in phytoalexin biosynthesis by a cation channel OsTPC1 in suspension-cultured rice cells., *Plant Biotechnology*, 査読有, 31 巻, 2014, 329-334

DOI: 10.5511/plantbiotechnology.14.0805b

Hanamata S, Kurusu T, Kuchitsu K, Roles of autophagy in male reproductive development in plants., *Frontiers in Plant Science*, 査読有, 5 巻, 2014, 457

DOI: 10.3389/fpls.2014.00457

Kishimoto T, Yamazaki H, Saruwatari A, Murakawa H, Sekozawa Y, Kuchitsu K, Price WS, Ishikawa M, High ice nucleation activity located in blueberry stem bark is linked to primary freeze initiation and adaptive freezing behavior of the bark., *AoB PLANTS*, 査読有, 6 巻 2014, plu044

DOI: 10.1093/aobpla/plu044

来須孝光 朽津和幸, 穀物の花粉・種子形成の新たな仕組み, *科学フォーラム*, 査読無, 31 巻, 2014, 26-29

Yamamoto N., Takano T., Tanaka K., Ishige T., Terashima S., Endo C., Kurusu T., Yajima S., Yano K., Tada Y., Comprehensive analysis of transcriptome response to salinity stress in the halophytic turf grass

Sporobolus virginicus., *Frontiers in Plant Science*, 査読有, 6 巻, 2015, e241

DOI: 10.3389/fpls.2015.00241

Tada Y., Komatsubara S., Kurusu T., Growth and physiological adaptation of whole plants and cultured cells from a halophyte turf grass, *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth under salt stress., *AoB Plants*, 査読有, 6 巻, 2014, plu041

DOI: 10.1093/aobpla/plu041

Kazama D., Kurusu T., Mitsuda N., Ohme-Takagi M., Tada Y., Involvement of elevated proline accumulation in enhanced osmotic stress tolerance in Arabidopsis conferred by chimeric repressor gene silencing technology., *Plant Signaling & Behavior*, 査読有, 9 巻, 2014, e28211

DOI: 10.4161/psb.28211

[学会発表](計 98 件)

朽津和幸, *Frontiers in plant calcium*

signaling, 日本植物生理学会シンポジウム, 2015 年 03 月 16 日~2015 年 03 月 18 日, 東京農業大学世田谷キャンパス(東京都)

橋本 研志, 朽津和幸, ROS-Ca²⁺ signaling networks in Arabidopsis and Marchantia, 日本植物生理学会シンポジウム, 2015 年 03 月 16 日~2015 年 03 月 18 日, 東京農業大学世田谷キャンパス(東京都)

和田慎也, 林田泰和, 泉正範, 来須孝光, 花俣繁, 朽津和幸, 牧野周, 石田宏幸, イネの栄養成長と老化葉の窒素リサイクルにおけるオートファジーの役割の解析, 日本植物生理学会, 2015 年 03 月 16 日~2015 年 03 月 18 日, 東京農業大学世田谷キャンパス(東京都)

泉 正範, 日出間 純, 和田 慎也, 近藤 依里, 来須孝光, 朽津和幸, 牧野 周, 石田 宏幸, イネにおけるオートファジーモニタリング系の構築と葉緑体タンパク質分解における機能評価, 日本植物生理学会, 2015 年 03 月 16 日~2015 年 03 月 18 日, 東京農業大学世田谷キャンパス(東京都)

来須孝光, 陶 文紀, 花俣 繁, 岡咲 洋三, 二平 耕太郎, 北畑 信隆, 小嶋 美紀子, 永田 典子, 榊原 均, 斉藤 和季, 多田 雄一, 朽津和幸, イネの花粉形成および代謝制御におけるオートファジーの役割, 日本植物生理学会, 2015 年 03 月 16 日~2015 年 03 月 18 日, 東京農業大学世田谷キャンパス(東京都)

Kurusu T, Kuchitsu K, Roles of autophagy during male reproductive development and metabolism in rice., *The 2nd International Symposium on Plant Environmental Sensing*., 2015 年 03 月 13 日~2015 年 03 月 15 日, 産業技術総合研究所 臨海副都心センター(別館)(東京都)

Kazuyuki Kuchitsu, How do plants live?: Signal perception, transduction and information processing in plants., *京都大学数理解析研究所シンポジウム Symposium on Quantum Fields in Dynamical Nature on the occasion of Professor Izumi Ojima's retirement*, 2015 年 03 月 06 日~2015 年 03 月 06 日, Kyoto University, North Campus, Maskawa Hall (京都府)

来須孝光, 朽津和幸, オルガネラ分解の作動機構, 「生命新生」会議, 2015 年 02 月 10 日~2015 年 02 月 10 日, 近畿大学東京センター(東京都)

陶文紀, 花俣繁, 来須孝光, 小関泰之, 小野聖二郎, 野々村賢一, 朽津和幸, イネの約の花粉成熟過程におけるオートファジーと脂肪滴の動態解析, シンポジウム「RNA 科学のこれから—その可能性と展望」, 2014 年 12 月 22 日~2014 年 12 月 22 日, 東京理科大学葛飾キャンパス・図書館大ホール(東京都)

二平耕太郎, 来須孝光, 高橋章夫, 岡咲

洋三、安藤大智、佐谷南海子、北畑信隆、花俣繁、小嶋美紀子、榊原均、斉藤和季、朽津和幸、イネの感染防御応答及び脂質代謝におけるオートファジーの役割の解析、シンポジウム「RNA科学のこれから—その可能性と展望」、2014年12月22日~2014年12月22日、東京理科大学葛飾キャンパス・図書館大ホール(東京都)

朽津和幸、植物の総りのイメージング、イメージングフロンティアシンポジウム2014、2014年12月20日~2014年12月20日、東京理科大学野田キャンパス(千葉県)

陶文紀、朽津和幸、イネの葯の花粉成熟過程におけるオートファジーと脂肪滴の動態解析、イメージングフロンティアシンポジウム2014、2014年12月20日~2014年12月20日、東京理科大学野田キャンパス(千葉県)

二平耕太郎、朽津和幸、イネの感染防御応答及び脂質代謝におけるオートファジーの役割の解析、イメージングフロンティアシンポジウム2014、2014年12月20日~2014年12月20日、東京理科大学野田キャンパス(千葉県)

朽津和幸、オートファジー、活性酸素による植物の細胞機能制御、「生命新生」会議、2014年12月17日~2014年12月17日、近畿大学東京センター(東京都)

Kuchitsu K, Regulation of plant immunity, stress responses, development and reproduction by ROS-Ca²⁺ signaling networks and autophagy, 8th International Symposium on nanomedicine: Fusion of Nanomedicine and Molecular Science of Photosynthesis, 2014年12月04日~2014年12月04日、愛媛大学城北地区(愛媛県)

来須孝光、岡咲洋三、陶文紀、二平耕太郎、花俣繁、北畑信隆、永田典子、小嶋美紀子、榊原均、斉藤和季、多田雄一、朽津和幸、イネの生活環および脂質代謝制御におけるオートファジーの役割、第27回植物脂質シンポジウム、2014年11月28日~2014年11月29日、静岡市産学交流センター(静岡県)

陶文紀、来須孝光、岡咲洋三、二平耕太郎、花俣繁、小谷野智子、北畑信隆、永田典子、斉藤和季、朽津和幸、イネの雄性生殖器官発達におけるオートファジーの役割、日本分子生物学会ワークショップ「植物細胞に眠るフロンティア:オルガネラ研究のすすめ」、2014年11月26日~2014年11月26日、パシフィコ横浜(神奈川県)

朽津和幸、イネの生殖・脂質代謝の制御におけるオートファジーの役割、第8回オートファジー研究会、2014年11月10日~2014年11月11日、シャトレゼガ

トーキングダムサッポロ(北海道)

朽津和幸、Regulation of plant immunity, stress responses, development and reproduction by ROS-Ca²⁺ signaling networks and autophagy, Finnish-Japanese Joint Seminar 2014: Design of Superior Machinery of Light Energy Conversion in Photosynthetic organisms, 2014年10月09日~2014年10月14日、北海道定山渓ホテルミリオネ(北海道)

陶文紀、花俣繁、野口祐平、小谷野智子、来須孝光、朽津和幸、イネの雄性生殖器官におけるオートファジーの役割、第8回細胞壁ネットワーク研究会合同大会、2014年09月30日~2014年09月30日、阿蘇プラザホテル(熊本県)

⑳ Kuchitsu K, Regulation of plant reproduction and immunity by ROS-Ca²⁺ signaling and autophagy, 中央研究院セミナー、2014年09月18日~2014年09月18日、Academia Sinica(中華民国)

㉑ 二平耕太郎、来須孝光、高橋章、安藤大智、佐谷南海子、北畑信隆、花俣繁、前田哲、森昌樹、小嶋美紀子、榊原均、朽津和幸、イネの感染防御応答におけるオートファジーの役割の解析、日本植物学会第78回大会、2014年09月13日~2014年09月13日、明治大学生田キャンパス(神奈川県)

㉒ 来須孝光、陶文紀、岡咲洋三、二平耕太郎、花俣繁、小谷野智子、北畑信隆、小嶋美紀子、永田典子、榊原均、斉藤和季、多田雄一、朽津和幸、イネの花粉発達過程におけるオートファジーの新たな役割、日本バイオイメージング学会第23回学術集会、2014年09月04日~2014年09月06日、大阪大学吹田キャンパス(大阪府)

㉓ 来須孝光、岡咲洋三、二平耕太郎、花俣繁、陶文紀、北畑信隆、小嶋美紀子、榊原均、斉藤和季、多田雄一、朽津和幸、イネの生活環および脂質代謝の制御におけるオートファジーの新たな役割、第32回日本植物細胞分子生物学会大会・シンポジウム、2014年08月21日~2014年08月21日、アイーナ・いわて県民情報交流センター(岩手県)

㉔ 来須孝光、朽津和幸、イネの花粉形成におけるオートファジーの新たな役割、イネ遺伝学・分子生物学ワークショップ2014、2014年07月11日~2014年07月12日、東京大学弥生キャンパス(東京都)

㉕ Kuchitsu K, Regulation of plant reproduction and immunity by ROS signaling and autophagy, ZMBP Seminar, 2014年06月27日~2014年06月27日、チュービンゲン大学(ドイツ)

㉖ Kuchitsu K, Regulation of plant reproduction and immunity by ROS signaling and autophagy, Max Planck Institute for Plant Breeding Research Seminar, 2014年06月26日~2014年06月26日、Max Planck Institute for Plant Breeding Research(Germany)

⑳ 二平耕太郎・来須孝光・高橋章・安藤大智・佐谷南海子・花俣繁・北畑信隆・前田哲・森昌樹・小嶋美紀子・榊原均・朽津和幸、イネの感染防御応答におけるオートファジーの役割の解析、平成 26 年度日本植物病理学会大会、2014 年 06 月 02 日～2014 年 06 月 02 日、札幌コンベンションセンター（北海道）

〔図書〕(計 5 件)

Kurusu T, Higaki T, Kuchitsu K, Springer, Plant Programmed Cell Death, 2015、印刷中

Nara M, Miyakawa T, Tanokura M, Kuchitsu K, Shimizu T, Morii H, Protein Research Foundation., Peptide Science 2014, 2015, 369(235-236)

〔その他〕

〔アウトリーチ活動〕(全て朽津和幸担当)

2014.11.22-23、東京理科大学サイエンス夢工房公開実験イベント

2014.11.15、東京理科大学セミナーハウス地域公開講座(市民向実験・観察講座)

2015.11.8、グローバルサイエンスキャンパス(高校生向講義、実験)

2014.11.2、発酵文化シンポジウム(市民向講演)

2014.10.19、葛飾区民大学(市民向講演)

2014.10.1、高校生研究室体験(千葉県立柏南高等学校)

2015.8.22、サイエンスリーダーズキャンプ

2015.8.8、東京理科大学サイエンス夢工房公開実験イベント

2014.8.8、東京理科大学生涯学習センター公開講座

2014.8.7、東京理科大学サイエンス夢工房公開実験イベント

2015.7.24-26、東京理科大学親子科学教室(親子向け実験講座)

2014.6.10、高校生研究室体験(埼玉県立春日部高等学校)

2014.5.31、東京理科大学生涯学習センター公開講座

2014.5.17 東京理科大学生涯学習センター公開講座

〔報道関連〕

2014.4.4 化学工業日報 東京理科大など 8 機関、イネの花粉形成で重要な仕組み発見 細胞内自食作用が関与 高品質品種育成へ成果 東京理科大学 朽津和幸教授ら

2014.4.8 科学技術振興機構(JST)サイエンスポータル科学ニュース イネ花粉形成にオートファジー必要 東京理科大学 朽津和幸教授

2014.4.9 マイナビニュース イネ花粉形成にオートファジー必要

2014.4.15 日刊工業新聞 イネの花粉形

成：細胞内自食作用が関与 東京理科大学 朽津和幸教授

2014.4.15 日刊工業新聞 Business Line イネの花粉形成、細胞内の自食作用が必須 - 東京理科大が発見 東京理科大学 朽津和幸教授

2014.4.17 日本農業新聞 水稻の花粉形成：細胞の分解必要：東京理科大など共同研究 東京理科大学 朽津和幸教授

2014.5.6 日刊工業新聞 花粉管伸長のメカニズム解明 東京理科大

2014.5.6 日刊工業新聞 WEB 東京理科大、花粉管伸長のメカニズム解明

2014.5.16 中国新聞(広島)夕刊 イネ正常成長自食作用関与 朽津和幸東京理科大学教授ら。

2014.5.19 静岡新聞 イネ花粉に自食作用関与 朽津和幸東京理科大学教授ら。

2014.5.19 北海道新聞(札幌)夕刊 コメの実りに自食作用必要 朽津和幸東京理科大学教授ら。

2014.6.9(第 785 号) 日経バイオテク 超解像やラマンで技術革新 2 光子が医療分野で普及へ

〔ホームページ等〕

6. 研究組織

(1)研究代表者

朽津 和幸 (KUCHITSU Kazuyuki)

東京理科大学・理工学部・教授

研究者番号：50211884

(2)研究分担者

来須 孝光 (KURUSU Takamitsu)

東京工科大学・応用生物学部・助教

研究者番号：50422499