

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 1 日現在

研究種目：特定領域研究

研究期間：2007 ～ 2012

課題番号：19060007

研究課題名（和文） 茎頂メリステム形成の統御系

研究課題名（英文） Regulation mechanisms of shoot apical meristem

研究代表者

田坂 昌生 (TASAKA MASAO)

奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・教授

研究者番号：90176980

研究成果の概要（和文）：オーキシンの偏差分布に関与する *pid* のエンハンサーとして機能する *MACCHI-BOU* (MAB4) は、PIN タンパク質が細胞膜から内部に取り込まれる過程に関与した。また、基本的転写共役因子メディエーターの制御複合体（CDK8 サブユニット）を構成する *AtMed13* (MAB2) は、他のメディエーター構成因子や TPL タンパクの安定性を介して AUX/IAA による ARF の活性化の抑制に寄与していた。茎頂メリステム形成と茎頂メリステムの機能調節に関与する R タンパク質の恒常活性型変異体 *uni-1D* のサプレッサーを多数単離し、その原因遺伝子を次世代シーケンサー等を用いて同定した。ERECTA (ER) 受容体キナーゼもサプレッサーであったが、ER ファミリーの因子群の機能欠損による *uni-1D* 変異の抑圧過程でサイトカニン合成酵素の活性上昇やサイトカニン信号伝達系の活性化の抑圧も生じる事が明らかになった。さらに、内皮から分泌される EPFL 型ペプチドが篩部伴細胞で ERECTA 受容体に受容されるといいう内皮・篩部コミュニケーションが花序の形態制御機構で機能することを明らかにした。そして、ERECTA ファミリー受容体群が、茎頂でのサイトカニンによる幹細胞制御に機能冗長的に関わる知見を得た。

研究成果の概要（英文）：We have isolated the *pid* enhancer mutants, *macchi-bou 2 an4*. MAB4 is a member of NPH3 and function to control the endocytosis of PIN proteins, which is an Auxin efflux carrier. MAB 2 is a member of CDK8 sub-complex to function a transcription repressor worked with Mediator complex. This protein suppressed the ARF transcription factor activity by making big protein complex with AUN/IAA and TOPLESS. We also isolated the enhancer of *uni-1D*, and isolated the enhancer genes by a map base cloning and by using next generation sequencer. One of the enhancers is *erecta (er)*, which expressed without a shoot apical meristem but affected the maintenance of stem cells in it with the two other family members to affect the cytokinin-signaling pathway. ER, which expressed in the phloem, is important for the inflorescence stem elongation and the small peptides EPFL4 and 6 expressed in endoderm cells function as a ligand in this process.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	14,000,000	0	14,000,000
2008年度	14,000,000	0	14,000,000
2009年度	14,000,000	0	14,000,000
2010年度	14,000,000	0	14,000,000
2011年度	14,000,000	0	14,000,000
2012年度	14,000,000	0	14,000,000
総計	84,000,000	0	84,000,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・植物分子生物学・生理学

キーワード：シロイヌナズナ, CC-NB-LRR, 茎頂メリステム, UNI 遺伝子, オーキシシン, MAB4

1. 研究開始当初の背景

高等植物の地上部はシュートの集合体である。

各シュートは先端に茎頂メリステムをもち、それが幹細胞的な性質を保持しながら次々と細胞

を新生し、それらの細胞の固まりが茎と葉の2つの器官を次々と作り出す。受精後の胚発生過程で胚由来の茎頂メリステムが最初に作られ、それに由来する葉と茎との境目の上側（メリステム側；向軸側）に新しく側芽の茎頂メリステムが次々と作られる。更に生殖成長期には側芽メリステムは花リステムに変わって花器官を作る。また、多くの植物は生育状態に応じて植物体に不定芽（茎頂メリステムの一種）を作る。我々はシロイヌナズナを材料に、これらの分裂組織形成で中心的働きをする植物特有の転写因子群 CUC (CUP SHAPED COTYLEDON) 1, 2, 3 を単離してその機能解析を行って来た。これらは、同じ遺伝子ファミリーに属して機能に重複性があるが、これらの原因遺伝子の発現に miRNA による制御の有無があるように、機能にも独自性がある。また、これらの転写因子の下流にホメオボックス型の転写因子 STM (SHOOTMERISTEMLESS) 等が存在し、CUCs の発現制御にオーキシシンが影響を与える事も明らかにした。また、SAM からの器官形成の制御にも植物ホルモンのオーキシシンが関わる。その時に、SAM におけるオーキシシンの濃度勾配を支配するオーキシシンの排出キャリアーである PIN タンパク質が細胞膜に不等分布する事が重要であり、その不等分布の形成に関わる可能性の高い MAB4 タンパク質が我々の研究室で単離された。さらに、SAM の活性が低下し、脇芽が異常に増える *uni-ID* 変異株の原因遺伝子が我々の研究室で単離され、R タンパク質ファミリーの一つに属し、恒常活性型のタンパク質が生成されており、サイトカニン信号伝達系が異常になっている事が明らかになった。

2. 研究の目的

双子葉植物において、最初の茎頂メリステムは胚発生過程に2枚の子葉の間に形成され、これが発芽後に主茎とそれに派生する器官を構築する。一方、各葉の根元に側芽と呼ばれる茎頂メリステムができ、それが成長して枝になる。また、それが変形すると花となる。我々はこれまでに、これら茎頂メリステム形成に関わるキー遺伝子群を解明しその機能を探索してきた。しかし、茎頂メリステム形成制御の分子ネットワークの全体像はまだほとんど明らかにされていない。本研究ではこれを明らかにする事を目的とする。特に、オーキシシンとサイトカニンが形態形成の制御に関わる分子機構の解明をおこなう。

3. 研究の方法

(1) *CUCs* の下流の解析；シロイヌナズナの胚性茎頂メリステムを欠く *cuc1cuc2* の胚、*CUC2* を異所的に発現して子葉上に異所的に不定芽を形成する植物、*CUC2* の発現を人為的に制御できる植物と野生型植物を用いてマイクロアレイ解析等を行い、*CUC2* の直接あるいは間接的に制御される下流候補遺伝子を多数得ている。また、これらの遺伝子の野生株と *cuc1cuc2* の胚発生過程における発現パターンを *in situ hybridization* で調べ、これらが幾つかの категорияに分かれる事を明らかにしていた。そこで、*CUC2* の人為的な発現系を使って直接のターゲット遺伝子を選び出した。また、胚生以降の側芽形成過程や花芽形成過程における発現パターンも調べた。そして、これらの遺伝子の変異株を用いた分子遺伝学的な解析を行った。

(2) オーキシシンの極性を持った分布の構築機構；

① オーキシシン細胞外排出タンパク質 PIN FORMER (PIN)、その調節に関与するキナーゼ PINOID (PID)、およびオーキシシグナル伝達を仲介する転写因子をコードする *MONOPTEROS (MP)* と *MAB4* ファミリー遺伝子群の関係を調べるため、それぞれの変異体において *MAB4* ファミリー遺伝子の発現およびタンパク質の局在を解析した。逆に、*MAB4* ファミリー遺伝子群の多重変異体における *PID* および *MP* の mRNA およびタンパク質の局在解析を行った。また、*MAB4* 相互作用因子の機能欠失変異体を入手もしくは作成し、詳細な表現型解析を行った。これらの因子と *MAB4* および *PIN* との相互作用を分子遺伝学および生化学的手法を用いて確認した。

② オーキシシグナル伝達に関する分子的知見が十分に蓄積されている側根形成過程を解析対象に設定し、CDK8 複合体を構成する *MAB2/AtMED13* および *CRP/AtMED12* の機能解析を行った。CDK8 複合体は転写因子と RNA ポリメラーゼ II を架橋するメディエーターに結合することから、オーキシシグナル伝達に関与する転写因子 *SLR/IAA14*、*ARF7* および *ARF19* と CDK8 複合体の相互作用を調べた。これら転写因子と CDK8 複合体が相互作用するか免疫沈降によって確認した。また、多重変異体の作成や変異体における *ARF7/19* の直接のターゲット遺伝子 *LBD16/29* の発現解析を行った。また、オーキシシグナル伝達に関与し、*AUX/IAA* に直接結合することが報告されている転写コレプレッサー *TOPLESS (TPL)* と CDK8 複合体の関係を、免疫沈降など生化学的手法を用いて調べた。また、多

重変異体を作成し、TPL と CDK8 複合体の遺伝学的関係を解析した。

(3) サイトカニンが SAM 形成で果たす役割；

ER ファミリー遺伝子が *uni-1D* で引き起こされる茎頂 (SAM) の異常並びに側枝分裂組織 (AM) の異常な活性化過程に関与する事が明確になり、そこでサイトカニン合成と信号伝達系が関与する事が既に明らかに成っていた。ER ファミリーは受容体キナーゼであり、そのリガンドの存在が想定された。これまでに ER ファミリーが気孔の発生制御に関わる報告があり、その仕組みでのリガンドとして EPF1 や EPF2 といった互いに似たアミノ酸配列をもつ因子が想定されている。この EPF にはゲノム情報の解析から類似配列を持つ因子群が存在し、計 11 遺伝子からなるファミリーを形成しているの、我々が着目する SAM、AM、前形成層の制御に関わるリガンド候補として、これら 11 遺伝子を解析した。そして、これらの因子による細胞の活性化が植物ホルモン特にサイトカニンの合成と信号伝達を介してどのように SAM に影響を与えるかを分子遺伝学的、細胞生物学的に調べた。

4. 研究成果

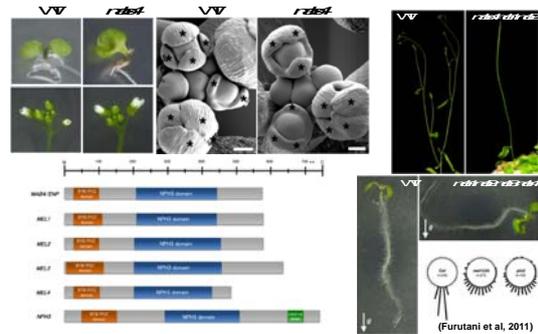
研究のスタート時点では3つのサブテーマで研究を計画し、実行していたが、研究分担者の一人(相田)が平成20年度の中期から **CUCs の下流遺伝子の解析のテーマ**を持って独立し、独自に公募班の班員となった。そのため、平成21年度からは残りの2つのサブテーマの研究を進めている。そして、**2つ目のテーマであるサイトカニンが SAM 形成で果たす役割**に関して平成21年度から研究分担者(打田)を追加してより強力な研究グループを構築した。

(1) **CUCs の下流遺伝子の解析**；茎頂メリステム形成のキー転写因子 *CUCs* の下流で機能する遺伝子群を同定し、それらの多くの胚における発現パターンを調べた。さらに、*CUC2* の直接のターゲット遺伝子候補を多数選び、それらに関する分子遺伝学的な解析を開始した。(平成20年度まで)

(2) **オーキシンの極性を持った分布構築機構の解析**；オーキシンの偏差分布に PIN、PID が関与する事が知られている。本研究は、*pid* のエンハンサーとして *MACCHI-BOU (MAB) 2* と *MAB4* を単離して解析した。

① 重篤な形態異常を示す *MAB4* ファミリー遺伝子群多重変異体 *mab4 mel1 mel2* において PIN1 タンパク質の細胞膜上の存在量が著しく低下し、同時に極性分布も弱まっていた。同様の傾向が

重力屈性に異常を示す *mel1 mel2 mel3 mel4* 四重変異体における PIN2 タンパク質の細胞内局在にもみられた。また、PIN タンパク質は細胞膜とエンドソーム間を再循環するが、多重変異体では野生型に比べ PIN2 タンパク質がより細胞膜から内部に取り込まれていることを確認した。なお、4重変異体で PIN2 タンパク質の細胞膜上での拡散を調べた所、拡散速度は野生株と同様であった。



高等植物の器官形成過程は2つの素過程で構

図1 *mel* 多重変異株の表現型とコードするタンパク質

成される。器官予定領域の中心にオーキシンが蓄積する初期過程と、器官原基中央領域に蓄積したオーキシンを下方に流し落とす過程である。*MAB4* ファミリー遺伝子が2つ目の素過程において中心的な役割を果たすことを明らかにした。さらに、2つ目の素過程はオーキシンに応答して *MAB4* ファミリー遺伝子が発現誘導されることで開始することが示唆された。

② *MAB2* は基本的転写共役因子メディエーターの制御複合体 (CDK8 サブユニット) を構成する *AtMed13* をコードしていた。*meb2* の表現型の解析から、*MAB2* 遺伝子は胚発生初期の胚の分裂パターンの決定やその後の子葉原基の形成および発達において機能することが判り、この異常はオーキシン関連変異体の胚の表現型とよく似ていた。そこで、*mab2* の胚におけるオーキシンマーカーの発現パターンを調べたところ、子葉原基予定領域においてオーキシン応答が弱まっていた。また、酵母 two hybrid 実験から、*MAB2* は他のメディエーター構成因子と相互作用していることが示された。これらの結果から、*MAB2* はシロイヌナズナにおけるメディエーターの制御複合体として、胚発生過程に必須であるオーキシン応答に依存した転写を制御している可能性が示唆された。

さらに、側根形成において、*mab2-1* 変異がオ

一キシン非感受性変異体 *slr-1/iaa14* の側根形成不全の表現型を抑圧すること、MAB2 が側根形成時に *LBD16* 及び *LBD29* の発現を IAA14 と協調して負に制御している可能性が示唆された。また、MAB2 は HDAC などのクロマチン再構成因子と同じ経路で機能していること、MAB2 が TPL タンパク質の安定性の制御を通して、IAA14 による ARF7/19 の活性化の抑制に寄与している可能性が示唆された。

Repression modules of ARF7/19 activity

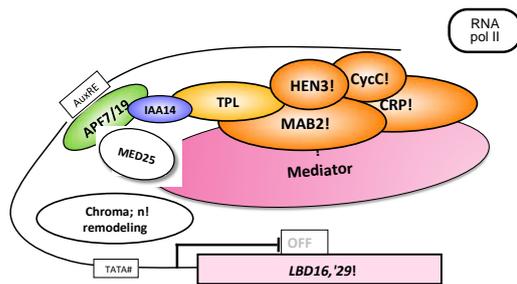


図2 ARF-IAA 転写モジュールの概念図

③ サイトカイニンがSAM形成で果たす役割

茎頂メリステム形成と茎頂メリステムの機能調節に関与するRタンパク質UNIがサイトカイニン信号伝達系を介して多数の腋芽メリステムを誘導する事を既に示していた。そして、恒常的に活性化されたサイトカイニン信号伝達系が抵抗性関連遺伝子の発現制御にも関与する事を示した。さらに、*uni-1D*変異株のサプレッサーを多数単離し、その原因遺伝子を明らかにした。また、サプレッサー変異体の一つに関して次世代シーケンサーを用いた原因定を試み、連鎖解析とSNP解析を同時に行う手法でバッククロスやラフマッピングを経ずに原因変異の同定に成功した。

得られたサプレッサーの一つがERECTA (ER) 受容体キナーゼの機能欠損であった。その解析から、*uni-1D*変異体のSAMの異常にはSAM外部でのERの機能が重要である事が明らかになった。すなわちSAMの制御にはSAM外部から遠隔的に働きかける仕組みが想定される。また、ERにはアミノ酸配列が類似したファミリー遺伝子がさらに2つ (ERL1とERL2) 存在する。これら計3つのERファミリー因子群の機能をすべて欠損させると、*uni-1D*変異体のAMの異常もまた抑圧された。この際にも、ERファミリー因子群のAM外部での

働きがAMの制御に重要であることを示唆する結果が得られている。なお、ERファミリーの因子群の機能欠損による*uni-1D*変異の抑圧過程でサイトカイニン合成酵素の活性上昇やサイトカイニン信号伝達系の活性化の抑圧も生じる事が明らかになった。

さらに、内皮細胞から分泌されるEPFL型ペプチドが篩部伴細胞でERECTA受容体に受容されるという内皮・篩部コミュニケーションが花序の形態制御機構で機能することを明らかにした。そして、ERECTAファミリー受容体群が、茎頂でのサイトカイニンによる幹細胞制御に機能冗長的に関わる知見を得た。また、維管束(前)形成成層の制御に4タイプのペプチド・受容体ペアが協調して働く知見を遺伝学的解析とペプチド投与実験から得た。

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 23 件)

- 1, Uchida N, Sakamoto T, Tasaka M, Kurata T. Identification of EMS-induced Causal Mutations in *Arabidopsis thaliana* by Next-Generation Sequencing. **Methods in Molecular Biology** 2013 in press
- 2, Uchida N, Lee JS, Horst RJ, Lai HH, Kajita R, Kakimoto T, Tasaka M, Torii KU. Regulation of inflorescence architecture by inter-tissue-layer ligand-receptor communication between endodermis and phloem **Proc Natl Acad Sci U S A**. 109 6337-6342 2012
- 3, Nahar MA, Ishida T, Smyth DR, Tasaka M, Aida M. Interactions of CUP-SHAPED COTYLEDON and SPATULA Genes Control Carpel Margin Development in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell Physiol** 53 1134-1143 2012
- 4, Uchida N, Shimada M, Tasaka M. ERECTA-family receptor kinases regulate stem-cell homeostasis via buffering its cytokinin responsiveness in the shoot apical meristem. **Plant Cell Physiol** 54 343-351 2013
- 5, Uchida N, Shimada M, Tasaka M. Modulation of the balance between stem-cell proliferation and consumption by ERECTA-family genes. **Plant Signal Behav.** 7 1-3 2012
- 6, Uchida N, Sakamoto T, Kurata T, Tasaka M Identification of EMS-induced Causal Mutations in A Nonreference *Arabidopsis thaliana* Accession by Whole Genome Sequencing **Plant Cell Physiol.** 52 804-814 2011
- 7, Furutani M, Sakamoto N., Yoshida S., Kajiwara T., Robert H.S., Friml J. and Tasaka M Polar localized NPH3-like proteins regulate polarity and endocytosis of PIN-FORMED, auxin efflux carriers **Development** 138 2069-2078 2011
- 8, Ito J, Sono T, Tasaka M, Furutani M. MACCHI-BOU 2 is required for early embryo patterning and cotyledon

- organogenesis in Arabidopsis. **Plant Cell Physiol.** 52 539-552 2011
- 9, Uchida N and Tasaka M. Intersections between immune responses and morphological regulation in plants **J. Exp. Bot.**, 61 2539-2547 2010
- 10, Hashiguchi Y., Niihama M., Takahashi T., Saito C., Nakano A., Tasaka M. and Morita M.T. Loss-of-function mutations of retromer large subunits suppress the phenotype of *zlg* mutant that lacks Qb-SNARE VTI11 **Plant Cell** 22 159-172 2010
- 11, Kato t., Morita.T.M. Tasaka M. Defects in dynamics and functions of actin filament in Arabidopsis caused by the dominant-negative actin fiz-1-induced fragmentation of actin filament **Plant Cell Physiol.** 51 333-338 2010
- 12, Ikeyama Y., Tasaka M. & Fukaki H. RLF, a cytochrome b5-like heme/steroid binding domain protein, controls lateral root formation independently from ARF7/19-mediated auxin signaling in *Arabidopsis thaliana* **Plant J.** 62 865-875 2010
- 13, Takano S., Niihama M., Smith M.S.H., Tasaka M. and Aida M. *gorgon*, a Novel Missense Mutation in the *SHOOT MERISTEMLESS* Gene, Impairs Shoot Meristem Homeostasis in *Arabidopsis* **Plant Cell Physiol.** 51 621-634 2010
- 14, Karim M.R., Hirota A., kwiatkowska D., Tasaka M and Aida M. A role for *Arabidopsis PUCHI* in floral meristem identity and bract suppression **Plant Cell** 21 1360-1372 2009
- 15, Niihama M., Takemoto N., Hashiguchi Y., Tasaka M. and Morita M.T. ZIP genes encode proteins involved in membrane trafficking of the TGN-PVC / vacuoles. **Plant Cell Physiol.** 50 2057-2068 2009
- 16, Hamaji K., Nagira M., Yoshida K., Ohnishi M., Oda Y., Uemura T., Goh T., Sato M.H., Morita M.T., Tasaka M., Hasezawa S., Nakano A., Nishimura I.H., Maeshima M., Fukaki H., Mimura T. Dynamic aspects of ion accumulation by vesicle traffic under salt stress in *Arabidopsis* **Plant Cell Physiol.** 50 2023-2033 2009
- 17, Fukaki, H. and Tasaka M. Hormone interactions during lateral root formation **Plant Mol. Biol.** 69 437-449 2009
- 18, Zadnikova P., Petasek J., Marhavy P., Raz V., Vandenbussche F., Ding Z., Morita M.T., Tasaka M., Straeten D.V.D., Friml J. and Benkova E. Role of auxin efflux in apical hook development of *Arabidopsis thaliana* **Development** 2009
- 19, Igari K., Endo S., Hibara K., Aida M., Sakakibara H., Kawasaki T. and Tasaka M. Constitutive Activation of a CC-NB-LRR Protein Alters Morphogenesis through the Cytokinin Pathway in Arabidopsis **Plant J.** 55 14-27 2008
- 20, Chung K., Igari K. Uchida N. & Tasaka M. New perspectives on plant defense responses through modulation of developmental pathway **Mol. Cells** 26 107-112 2008
- 21, Koyama T., Furutani M., Tasaka M. and Ohme-Takagi M. TCP transcription factors control the morphology of shoot lateral organs via negative regulation of the expression of boundary-specific genes in Arabidopsis **Plant Cell** 9 473-485 2007
- 22, Furutani M., Kajiwarra T., Kato T., Tremblay S., Stochum C., Torres-Ruis R. and Tasaka M. The gene *MACCHI-BOU4/ENHANCER OF PINOID* encodes a NPH3-like protein and reveals similarities between organogenesis and phototropism at the molecular level **Development** 134 3849-3859 2007
- 23, Hirota A., Kato T., Fukaki H., Aida M. and Tasaka M. The Auxin-regulated AO2/EREBP gene *PUCHI* is required for morphogenesis in the early lateral root primordium of *Arabidopsis* **Plant Cell** 19 2156-2168 2007
[学会発表] (計 34 件)
- 1, Naoyuki Uchida, Masao Tasaka Regulation of plant vascular stem cells by ERECTA-family receptor kinases The 1st European Workshop on Peptide Signalling in Plants The 1st European Workshop on Peptide Signalling in Plants 2013, 01, 08
- 2, Tasaka M. and Uchida N. ER-family genes involved in many processes of aerial morphogenesis The 4th NIBB-MPIPZ-TLL Symposium 愛知県岡崎市 2012 11 19
- 3, Tasaka M ARF-AUX/IAA transcription regulation module mediated lateral root initiation in Arabidopsis AUXIN 2012 Hawaii (USA) 2012, 12, 08
- 4, Masahiko Furutani, Yasukazu Nakano, Masao Tasaka MACCHI-BOU 4 family genes control the inward auxin transport from the L1 layer during organogenesis AUXIN 2012 Hawaii (USA) 2012, 12, 08
- 5, Jun Ito, Hidehiro Fukaki, Masahiko Furutani, Masao Tasaka MAB2 is required for IAA14-dependent transcriptional repression in Arabidopsis lateral root initiation AUXIN 2012 Hawaii (USA) 2012, 12, 08
- 6, Masahiko Furutani, Shuhei Yoshida, Yasukazu Nakano, Masao Tasaka MAB4 subfamily genes involved in auxin-regulated organogenesis 21th International Conference on Arabidopsis Research yokohama (Japan) 2010 0606
- 7, Jun Ito, Takako Sono, Masahiko Furutani, Masao Tasaka MACCHI-BOU2 regulates embryo patterning and cotyledon development via modulation of auxin-responsive transcription 21th International Conference on Arabidopsis Research yokohama (Japan) 2010 0606
- 8, Tasaka M. Auxin mediated lateral root development in Arabidopsis 5th International Symposium on Adventitious Root Formation Madrid Spain 2008 June
- 9, Tasaka M., Igari K., Chung K. & Uchida N. Uni-1D, constitutive active form of a novel CC-NBS-LRR protein, alters morphogenesis through the cytokinin pathway in Arabidopsis 9th International Congress on Cell Biology Seoul Korea 2008 Oct.

10, Furutani M., Nakanishi, K. & Tasaka M. Functional analyses of Arabidopsis MAB4/ENP involved in polar auxin transport International Congress Centrum Berlin Berlin Germany 2008 July

11, Furutani M. & Tasaka M. Functional analyses of Arabidopsis MAB4/ENP involved in polar auxin transport 19th International Conference on Arabidopsis research Montreal Canada 2008 July

12, Takano S., Niihama M., Aida M. & Tasaka M. Analysis of gorgon, a novel mutant defective in shoot apical meristem and organ development 19th International Conference on Arabidopsis research Montreal Canada 2008 July

13 Ikeyama Y. Fukaki H. & Tasaka M. Analysis of the rlr50 Mutant that Shows Reduced Lateral Root Formation in Arabidopsis thaliana 19th International Conference on Arabidopsis research Montreal Canada 2008 July

14, Karim M.R, Hirota A., Tasaka M. & Aida M. PUCHI regulates floral meristem identity and bract suppression in Arabidopsis 19th International Conference on Arabidopsis research Montreal Canada 2008 July

15, Chung K., Igari, K. & Tasaka M. Mode of action of UNI, an Arabidopsis protein that connects defense and morphological signaling 9th International Congress on Cell Biology Seoul Korea 2008 Oct.

16, Furutani M. & Tasaka M. Functional analyses of Arabidopsis MAB4/ENP involved in polar auxin transport AUXIN2008 Morocco 2008 Oct

17, Furutani M., Yoshida S., Tasaka M. The MAB4/ENP family genes involved in auxin-regulated morphogenesis The 20th International Conference on Arabidopsis Research Edinburgh UK 2009 07

18, Uchida N., Igari K., Tasaka M. Evidence for gravity-induced calcium response in Arabidopsis under microgravity condition The 20th International Conference on Arabidopsis Research Edinburgh UK 2009 07

19, Furutani M., Yoshida S., Tasaka M. The MAB4/ENP family genes involved in auxin-regulated morphogenesis ACPD 2009 Czech Republic Prague 2009 07

20, Furutani M., Yoshida S., Tasaka M. The MAB4/ENP family genes involved in auxin-regulated morphogenesis Society for Developmental Biology 68th Annual Meeting California USA 2009 07

21, Uchida N. Analysis of influences of CC-NB-LRR-related signaling on meristem regulation Japan-German Symposium on Evolution and Development Cologne GERMANY 2009 08

22, Tasaka M. MAB4/ENP family proteins involved in Auxin-regulated morphogenesis in Arabidopsis The 9th

International Plant Molecular Biology 2009 Nov. St Louis USA

23, Tasaka M. Auxin mediated lateral root development in Arabidopsis 5th International Symposium on Adventitious Root Formation 2008 June Madrid Spain

24, Tasaka M., Igari, Chung K.K., & Uchida N. Uni-1D, constitutive active form of novel CC-NB-LRR protein altered morphogenesis through cytokinin pathway in Arabidopsis The 9th International Congress on Cell Biology Seoul (Korea) 2008 October

25, Tasaka M. Genetic analysis of the Role of amyloplasts in shoot gravitropism Gordon Research Conferences Biddeford (Boston) 2007 May

[図書] (計 1件)

田坂昌生朝日新聞社植物の生存戦略 234 2007 [産業財産権]

○出願状況 (計 0件)

○取得状況 (計 0件)

[その他]

ホームページ等

<http://bsw3.aist-nara.ac.jp/keihatsu/keihatsu.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

田坂昌生 (TASAKA MASAO)

奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・教授

研究者番号：90179680

(2) 研究分担者

相田光宏 (AIDA MITUHIRO)

奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・特任准教授

研究者番号：90311787

(2007年-2008年)

古谷将彦 (FURUTANI MASAHIKO)

奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・助教

研究者番号：10432593

打田直行 (UCHIDA NAOYUKI)

奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・助教

研究者番号：40467692

(2008年-2012年)