

「植物の機能と制御」

平成 13 年度採択研究代表者

岡田 清孝

(京都大学大学院理学研究科 教授)

「植物発生における細胞間シグナリング」

1. 研究実施の概要

植物の個体および器官の形成や受精に到る過程においては、「組織特異的な遺伝子発現」、「領域特異的な細胞の分裂と伸長」、「時間・空間的に制御された細胞の分化」、などいくつかの基本的な問題が指摘され解析が進められている。しかし、「細胞間のシグナル伝達機構が重要な役割を担っている」ことは認識されているものの、シグナルの分子の実体や受容・伝達の分子機構については、ほとんど解明されていない。本研究は、(1)植物器官形成における分裂組織と器官原基の間のシグナル伝達機構、(2)器官の成長にともなう細胞分化に関わる細胞間のシグナル伝達機構、(3)雄性和雌性の配偶体の形成と相互認識における細胞間のシグナル伝達機構、を取り上げ、分子生物学、分子遺伝学、生化学、および細胞学的な解析をおこなって、分子機構を解明し、人工的に制御する方法を見いだすことを目的としている。

研究内容は以下の 2 つの項目に分けられる。

(1) 植物器官形成と細胞分化におけるシグナル伝達機構 について

栄養成長期における植物は、茎頂分裂組織の周辺領域に葉原基を形成する。葉原基が形成される位置には規則性があり、新たに葉原基が形成される位置は、分裂組織の中央領域と既に形成された葉原基の位置によって規定されていると考えられている。葉原基は成長するにともなって、維管束のネットワークを形成し、横方向に平らに展開して裏と表の組織に分化する。これらの過程においては、葉原基が分裂組織との間の相対的な位置を認識していると考えられる。これまでに、主にシロイヌナズナからこれらの制御機構に関わる突然変異体が分離されており、その原因遺伝子も次々と同定されている。その中には、細胞間のシグナル伝達に関わると考えられる遺伝子も含まれているが、シグナル分子や伝達機構についてはほとんど解明されていない。花器官(がく片、花弁、雄しべ、心皮)の形成される位置や対称構造についても同様である。しかし、これらの仮想的な位置情報の分子の実体とその伝達機構については、その重要性が認識されているにもかかわらず、これまでほとんど調べられていない。本研究では、葉や花器官の表・裏や、周縁部など領域決定、葉の左右相称性や器官のサイズと表皮組織のパターン形成などに着目して、シグナル分子や伝達機構を解析する。

(2) 雄性和雌性の配偶体の形成と相互認識における細胞間のシグナル伝達機構について

動物と異なり、植物の配偶体は n 世代の体であって、その中の一部の細胞が配偶子となる。被子植物では、雌雄の配偶体は独立した体を作らず、 $2n$ 世代の植物体の一部として成長する。また、成熟した雄性配偶体(花粉管)が雌しべの組織内を伸長し、誤らずに雌性配偶体(胚嚢)に向かうように花粉管の進行方向を誘導するガイダンス機構があると考えられている。花粉の発芽やガイダンス機構、受精時の雌雄配偶体の認識機構など細胞間の認識と相互作用の機構は、まだよく解明されていない。本研究では、シロイヌナズナの雌性配偶体や雄性配偶体の形成の機構について解析を進める。また、東山グループは、雌性配偶体(胚嚢)が露出したトレニアの *in vitro* 受精系を用いて花粉管誘引の機構を詳細に解析し、誘引活性を示す分子について解析を進める。

2. 研究実施内容

植物器官形成と細胞分化におけるシグナル伝達機構 について以下の解析をおこなった。

- (1) 新たな細胞間シグナル分子の探索。 側生器官の先端-基部、表-裏、中央-周縁、などの軸に依存した成長と分化に、茎頂分裂組織と側生器官の原基との間の細胞間シグナル伝達にペプチド性シグナル分子が関わっているか否かを調べるために、(1)若い花序と花芽の巨大な塊であるカリフラワーの花序の表面組織を集め、細胞外間隙に存在するペプチドとタンパク質を抽出し、二次元ゲル電気泳動で分画して、20kDa 以下の低分子量ペプチドスポットを約 50 種類同定した。また、数十の細胞層を含む最表層とその下の細胞層に含まれる低分子量ペプチドを比較し、最表層に多く存在する約 20 種類についてアミノ酸配列を調べている。(2)カリフラワーの花序の表面組織の細胞外間隙から二次元ゲル電気泳動で分画できない 4kDa 以下の極低分子ペプチドをカラムで分画し、LC-MS/MS を用いたショットガン解析を行っている。これまでに、約 2200 種類のペプチド性 MS/MS シグナルが得られている。(3)カリフラワーの花序を作るシロイヌナズナの *ap1 cal1* 二重突然変異体(カリフラワー突然変異体)の花序から、同様な手法で細胞外間隙に存在する極低分子ペプチドを集め、LC-MS/MS で解析している(岡田グループ・未発表)。
- (2) 細胞間シグナル機構の解析1。 昨年までの解析において、側生器官の裏側組織に特異的に発現する FILAMENTOUS FLOWER (FIL)遺伝子と表側組織に特異的に発現する PHABULOSA (PHB)遺伝子のプロモーターに GFP または YFP をつなぎ、発現領域が重複するか否かを検討したところ、両遺伝子の発現領域は葉原基や若い葉の中央部では重複しないが、周縁部領域で重複して発現することがわかった。しかし、PHB 遺伝子の mRNA は microRNA165/166 によって認識され、切断されることが知られている。そこで、GFP 遺伝子の中に microRNA165/166 によって認識・切断される配列を組み込み、35S プロモーターにつないでシロイヌナズナに導入した。このトランスジェニック植物においては、microRNA が機能する領域では GFP のシグナルが観察ないため、PHB の機能する領域を知ることが出来ると期待された。FIL::YFP 遺伝子を導入したシロイヌナズナと掛け合わせて二重トランスジェニック植物を

作製し、若い葉と原基を観察したところ、GFP シグナルは表側領域で発現し、その領域は FIL 遺伝子の発現領域と重複せず、ギャップもみられなかった(図1)。このような境界は葉原基の初期段階からみられ、成熟葉においては柵状組織と海綿状組織の境界に合致していた。この結果は、FIL 遺伝子と PHB 遺伝子の発現領域を分ける境界(表・裏の領域境界)が葉原基の初期から決まっていること、表と裏の特異的遺伝子の発現領域がこの境界によって分けられており、それが組織分化の境界となっていること、を示すものである。また、PHB と共に表側領域の形成に関わる PHV, REV 遺伝子は、PHB と同様に microRNA165/166 による認識・切断配列を持つことから、これらの遺伝子の発現領域も FIL 遺伝子の発現領域と重複しないと考えられる。これらの結果は、側生器官の形成の極初期から表裏の領域の境界が一意的に決定されていることを示す重要な結果である(岡田グループ・投稿中)。

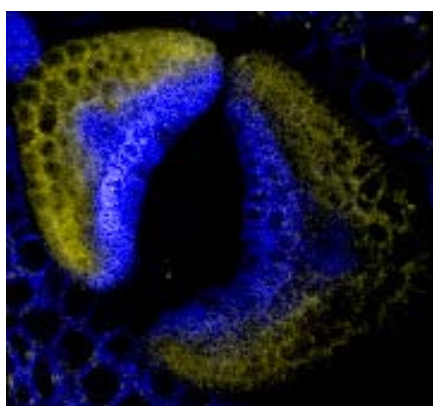


図1 若い葉原基の横断切片。青色は microRNA165/166 によって認識・切断配列を持つ GFP の発現する領域、黄色は FIL プロモーターにつないだ YFP の発現領域を示す。

- (3) 細胞間シグナル機構の解析2。 葉の周縁部の細胞列形成に必要な PRESSED FLOWER (PRS) 遺伝子は、周縁部の細胞で特異的に転写される。この領域特異的な発現制御機構を調べるために、PRS 遺伝子のプロモーター領域を様々に分断して解析した。これまでに、二つのプロモーター領域が関与していることがわかった。また、PRS 遺伝子の発現領域と FIL および PHB 遺伝子の発現領域との関連を再検討したところ、PRS 遺伝子は FIL 遺伝子の発現領域と重複するが、PHB 遺伝子の発現領域と隣接するが重ならないことがわかった。この結果は、PRS 遺伝子が発現し、この遺伝子によって分化する周縁部の細胞列は裏側に属することを示す。(岡田グループ・未発表)。
- (4) 細胞間シグナル機構の解析3。 裏側特異的な発現を示すのに十分な長さの FIL 遺伝子上流領域に GFP をつないで導入したトランスジェニック・シロイヌナズナの種子を EMS で処理し、数百の M2 の中から子葉における GFP の発現パターンが乱れている突然変異体を多数分離した。その中から、#2.0-07-4 突然変異体と#1-63 突然変異体について FIL 遺伝子の発現異常と葉の形質を調べ、変異遺伝子座のマッピングを進めた。(岡田グループ・未発表)。

- (5) 細胞間シグナル機構の解析4。 維管束中の道管および師管細胞は連続していなければ機能できない。道管および師管のパターンが掲載される際には、一続きの管として機能するように細胞間のシグナルが働いていると思われる。維管束パターンが異常になる変異体数十種類を分離し、葉脈が繋がらないものや、道管になる細胞が塊を作るものなどを選んで解析を進めている。葉脈パターン形成に関わる *no vein-1* 突然変異体 (*nov-1*) では最初の2枚のロゼット葉がしばしば葉脈が形成されない。葉脈が見られる場合でも、2次脈以降の維管束がほとんど形成されない。*NOV* は葉の前形成層の形成に必要であること、葉の発生に伴ってダイナミックに変化するオーキシンの蓄積パターン形成に必要であることが示唆された。(岡田グループ・未発表)。
- (6) 細胞間シグナル機構の解析5。 葉は、茎頂メリステムの周辺部の一部の細胞から分化し、向背軸性を獲得しつつ、側方と先端部に向かって生長し、扁平で左右相称的な器官となる。シロイヌナズナの *AS1*, *AS2* 遺伝子は、茎頂メリステムの維持に関わる class 1 *KNOX* の発現抑制に関わり、葉の発生・分化の初期過程で細胞を分化の方向にもっていく機能をもつ。また、*as1*, *as2* 変異体の表現型は極めて類似しているが、転写物の主な蓄積パターンは異なっている(論文投稿準備中)。シロイヌナズナの *AS1*, *AS2* 遺伝子に着目して、その分子的機能解明を行い、*AS1*, *AS2* 間の相互作用、および葉の形態形成に機能する遺伝子間の制御ネットワークを明らかにするために、以下の解析をおこなった。(1) class 1 *KNOX* の多重変異体の解析から *AS1*, *AS2* は、class 1 *KNOX* の発現抑制を介して基部-先端部軸方向の成長に関わっていると考えられた。(2) *as1* 変異体における *AS2* の mRNA とタンパク質量が野生型に比べて高くなっていた。*AS2* の発現は、*AS1* によって制御されていると考えられる。(3) *AS1*, *AS2* と蛍光タンパク質融合体は核内の核小体周縁部に特に強く局在していることがわかった(図2)。(4) *as2* 変異体の亢進変異体が多数得られた。これらの亢進変異体では、葉が背軸化していた。そのうちの一つは、すでに報告されている *RDR6* の変異であった。また、クロマチンの構造変換に関わる遺伝子が複数同定された(論文投稿中)。*AS1*, *AS2* は核内の特定の区画で、クロマチンの構造変換に関与するとともに、small RNA の機能と関連して、葉の向背軸性の確立に関わっていると考えられる。(町田グループ・未発表)。

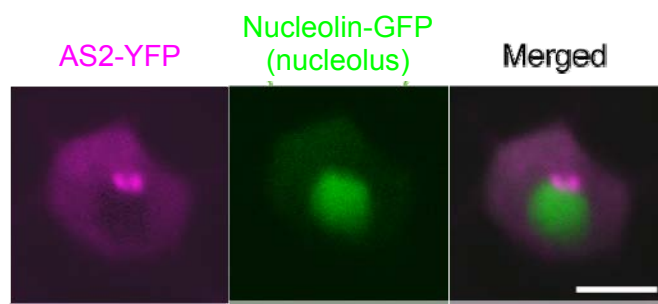


図2 AS2-YFP 融合タンパク質は核小体の周縁に局在する。Bars; 50 μ m

- (7) 細胞間シグナル機構の解析6。 表皮細胞は、胚形成の初期に原表皮として分化する。この発生過程に関わっている遺伝子のうち、*ALE1*, *ACR4*, *ALE2* の遺伝学的、生化学的、細胞

生物学的機能を解析し、表皮細胞分化における細胞間シグナリングを明らかにすることを目的として、我々が開発した TB テスト法を用いて新たに同定した表皮細胞のクチクラの生合成に関与すると考えられる新規遺伝子 *PEL3* の発現解析を行った。胚発生過程の原表皮細胞で特異的に mRNA が検出された。*ale1 ale2* 二重変異体では、*PEL3* の転写物はきわめて弱くしか検出されなかった(町田グループ・未発表)。

- (8) 細胞間シグナル機構の解析7(*erecta erl1 erl2* 3重突然変異体の表皮の表現型の解析)。植物体の器官サイズを決める3つの類似した受容体型キナーゼ遺伝子、*ERECTA*, *ERL1*, *ERL2* がどのようにして気孔のパターン形成と分化をつかさどるのか、そのメカニズムの解析を試みた。3つの受容体型キナーゼ遺伝子の全ての機能が欠損した植物体では気孔が過剰にでき、隣同士かたまる(図3下)。多重変異体を用いた遺伝学的解析から、3つの遺伝子が相乗的に作用する事により、原表皮細胞の非対称分裂、および、気孔の前駆細胞(メリステモイド細胞)の孔辺母細胞への分化の抑制することが示された。以前から気孔の正常な分布に必要であることが知られる *TOO MANY MOUTHS (TMM)* 遺伝子は、*ERECTA* ファミリー遺伝子の働きを制御していることが示唆された(鳥居グループ・未発表)。

- (9) 細胞間シグナル機構の解析8(*ERECTA* ファミリー受容体型キナーゼと気孔形成に関わる受容体様タンパク質との機能のおよび分子間相互作用) *TMM* は細胞内キナーゼ部位を持たない受容体様タンパク質であり、*ERECTA* ファミリーは受容体型キナーゼである。したがって、*TMM* と *ERECTA* ファミリータンパク質は、気孔の分布を決める細胞間シグナルの受容体複合体として働くのかもしれない。本年度は、生細胞イメージングの手法を用いて、これら受容体の分子間相互作用を解析した。具体的には、FRET (Fluorescent Resonance Energy Transfer) および BiFC (Bimolecular Fluorescence Complementation (Split-YFP 法とも呼ばれる)) を行い、共焦点レーザー顕微鏡を用いた。これらの手法は分子間結合を直接測定するものではないが、生きた表皮細胞の細胞膜上で *ERECTA* ファミリー分子と *TMM* 分子が近傍に局在するかどうかを確認できるという利点がある。詳細な解析の結果、*TMM* はホモダイマーを形成しないこと、*TMM* と *ERL1* はヘテロダイマーをつくることが示唆された。この結果は、遺伝学的モデルを裏付けるものである。今後は、生化学的手法(免疫共沈法)も加えて、受容体複合体の解析を更に勧める(鳥居グループ・未発表)。

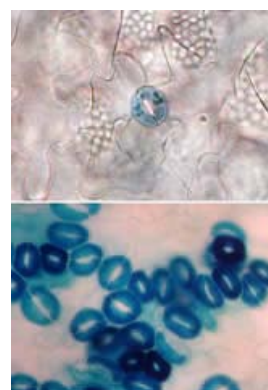


図3 *ERECTA* ファミリー遺伝子は気孔の数と分布を制御する。野生型(上)、*erecta erl1 erl2* 3重突然変異体(下)

- (10) 細胞間シグナル機構の解析9(*ERECTA* ファミリー受容体型キナーゼの下流因子の解析) *yoda* 突然変異体は、極端な矮生と過剰な気孔分化を示すなど、*erecta erl1 erl2* 3重突然変異体とよく似た表現型を示す。*YODA* 遺伝子は動植物の細胞増殖と分化に必要な MAP キナーゼカスケードの最初の因子、MAP キナーゼキナーゼキナーゼ(MAPKKK)をコードする。遺伝学的

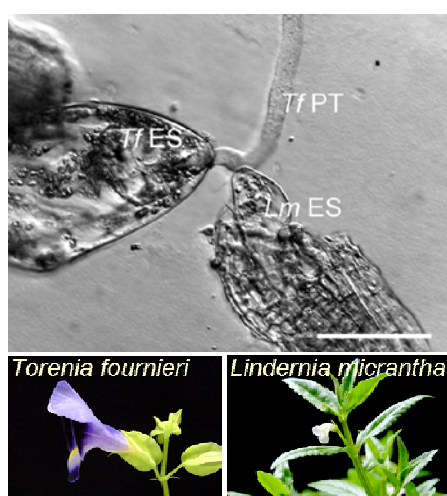
解析の結果、YODA は ERECTA ファミリー受容体型キナーゼの下流で働くことが示唆された（鳥居グループ・未発表）。今後は生化学的手法を用いてシグナル伝達機構の実態に迫る予定である。気孔は植物表面に無数に存在し、高等植物の光合成ガス交換と蒸散に不可欠である。したがって、本研究により明らかになった遺伝子資源をベースとした植物機能の改変は、高等植物の生長のみならず我々人類の繁栄を維持する鍵を握っているかもしれない。

- (11)さらに、この研究目標に関連して、イメージング技術を用いたシグナル伝達および器官形成機構の解析を主として中西グループが担当した。中西グループでは放射性同位体元素で標識した物質を植物に与え、生じた放射線をシンチレータを用いて、光に変換後超高感度カメラを用いて、2次元の位置情報を保持したままリアルタイム画像を取得することにより、Auxinをはじめとする植物ホルモンや光合成産物の糖の転流、無機栄養塩類、重金属などの吸収および植物体内での移動の詳細な解析を行うことを試みた。植物体中での物質がどのように移動しているかをリアルタイムの画像で解析できるようになれば、従来の技術では明らかにすることができなかったより短時間におこる植物の物質輸送、シグナル伝達などのメカニズムをより詳細に解析可能となる。我々は放射性同位体元素で標識した物質を植物に与え、生じた放射線をシンチレータにより光に変換後、超高感度カメラを用い、2次元の位置情報を保持したままリアルタイムに解析可能なリアルタイムトレーサー装置の開発を行った。本年度の研究において、装置の改良により5cm×5cm(解像度 100 μ m)～10cm×20cm(解像度 500 μ m)への視野の拡大を可能とした。これにより、比較的大きな植物組織も含めたリアルタイムトレーサー解析が可能となった。これを用い、大豆幼植物を用いリン酸欠乏時および再びリン酸を供給したときなどにおける植物内でのリン酸の詳細な挙動を解析した。現在トランスポーターの発現を解析しており、遺伝子発現との相互関係を検討している。また、本研究でのシステムの感度が細胞数層の植物切片のラジオアイソトープ(Ca^{2+} 約 1Bq 程度)も検出可能であったため、対象物が細胞レベルの微小组織であってもリアルタイムトレーサー解析が可能であると考えられ、昨年度末より細胞レベルでのリアルタイムトレーサー追跡が可能なマイクロイメージング装置を開発中である。これにより本研究の最終目標である細胞レベルにおけるシグナリング、物質動態解析を明らかにすることが可能なシステムの構築を進めている。

雄性と雌性の配偶体の形成と相互認識における細胞間のシグナル伝達機構については、東山グループが中心となって研究をおこなった。東山グループの研究目的は、トレニア *in vitro* 重複受精系を用いて、花粉管ガイダンスにおける誘引活性の分子の実体について解析を進めるとともに、受精時の精細胞の動きを詳細に解析することである。これまでに花粉管ガイダンスに関わる2つの重要な物質の存在を見出した。一つは助細胞が分泌する種特異性の強い花粉管ガイダンス分子であり、もう一つは助細胞を取り囲んでいる胚珠胞子体組織が分泌する花粉管反応性獲得促進物質(AMOR)である(図4)。本年度はこれらの分子の解析を進めた。また受精時の精細胞の可視化のために形質転換体の作製を進めた。

誘引物質の解析については、助細胞の cDNA ライブラリー作製を進めた。卵細胞や胚嚢の EST

解析が進められる中、助細胞については単離が難しいなど、cDNA ライブラリーの報告はまだない。本年度、助細胞を単離して cDNA ライブラリーの作製を試みた。卵細胞に比べると液胞が大きいなど、効率的な cDNA の増幅は難しかったが、最終的に助細胞 25 個から質のよい cDNA を増幅することに成功した。また、AMOR について、N 末端アミノ酸シーケンシングにむけて花 6 万個の子房を回収するとともに、その性質を調べた。当初 AGP と予想された AMOR は、AGP(s) と複合体をつくりながら子房内の細胞外基質を伝播し、花粉管に作用することが示唆された。活性は 70kDa のペプチドである AMOR が担うことも証明された。また受精の可視化のために、トレニアおよびシロイヌナズナで主に *TUB9* プロモーターを利用した蛍光プローブを導入した形質転換体の作製を進めた。



胚嚢先端にある助細胞が分泌する花粉管ガイダンス分子の活性は、近縁種との間で明確に区別される。胚嚢を包む胚珠の胞子体細胞から分泌される 70kDa タンパク質 AMOR (胚珠組織から分泌される AGP と複合体をつくり花粉管に作用すると考えられる) にも、同様に種の特異性が見られる。

上図は、*Torenia fournieri* の胚珠と近縁種である *Lindernia micrantha* の胚珠を並べ、*T. fournieri* の花粉管がどちらの胚珠に侵入するかを調べた実験。花粉管は同種の胚珠に誘引されるが、*L. micrantha* の胚珠には誘引されない。

図4 種特異的に作用する細胞間シグナリング分子群

3. 研究実施体制

岡田グループ

- ①研究分担グループ長：岡田 清孝（京都大学、教授）
- ②研究項目：「植物器官形成と細胞分化におけるシグナル伝達機構」

町田グループ

- ①研究分担グループ長：町田 千代子（中部大学、教授）
- ②研究項目：「植物器官形成と細胞分化におけるシグナル伝達機構」に関連した
 - (1) 葉の形態形成における *ASI*, *AS2* 遺伝子の機能解析
 - (2) 表皮細胞分化における *ALE1*, *ACR4*, *ALE2* 遺伝子の役割の解明

東山グループ

- ①研究分担グループ長：東山 哲也（東京大学、助手）
- ②研究項目：「雄性と雌性の配偶体の形成と相互認識における細胞間のシグナル伝達機構」

に関連した花粉管ガイダンス分子、配偶体間インターアクションの動態・介在因子の解析

鳥居グループ

- ①研究分担グループ長：鳥居 啓子（ワシントン大学、准教授）
- ②研究項目：「植物器官形成と細胞分化におけるシグナル伝達機構」に関連した植物の器官分化を制御する細胞間シグナル伝達機構

中西グループ

- ①研究分担グループ長：中西 友子（東京大学大学院、教授）
- ②研究項目：「植物器官形成と細胞分化におけるシグナル伝達機構」に関連した「放射性同位体元素標識化合物およびリアルタイムトレーサー解析装置を用いた植物体中の物質動態解析」

4. 主な研究成果の発表（論文発表および特許出願）

（1）論文（原著論文）発表

- Yoshihiro Koshino-Kimura, Takuji Wada, Tatsuhiko Tachibana, Ryuji Tsugeki, Sumie Ishiguro, Kiyotaka Okada: Regulation of CAPRICE transcription by Myb proteins for epidermis differentiation in Arabidopsis. Plant & Cell Physiology 46, 817-826 (2005)
- Linda C. Enns, Masahiro M. Kanaoka, Keiko U. Torii, Luca Comai, Kiyotaka Okada and Robert E. Cleland: Two callose synthases, GSL1 and GSL5, play an essential and redundant role in plant and pollen development and in fertility. Plant Molec. Biol. 58, 333-349 (2005).
- Masahiro M. Kanaoka, Sinisa Urban, Matthew Freeman, Kiyotaka Okada: An Arabidopsis rhomboid homolog is an intramembrane protease in plants. FEBS Letters 579, 5723-5728 (2005)
- Taisuke Nishimura, Takuji Wada, Kotaro T. Yamamoto, Kiyotaka Okada: The Arabidopsis STV1 protein, responsible for translation reinitiation, is required for auxin-mediated organ patterning. The Plant Cell 17, 2940-2953 (2005)
- Tetsuya Kurata, Tetsuya Ishida, Chie Kawabaa-Awai, Masahiro Noguchi, Sayoko Hattorii, Ryosuke Sano, Ryoko Nakasaka, Rumi Tominaga, Yoshihiro Koshino-Kimura, Tomohiko Kato, Shusei Sato, Satoshi Tabata, Kiyotaka Okada, Takuji Wada: Cell-to-cell movement of the CAPRICE protein in the Arabidopsis root epidermal cell differentiation. Development 132, 5387-5398 (2005)
- ¹Terakura, S., ²Kitakura, S., ¹Ishikawa, M., ¹Ueno, Y., ³Fujita, T., ²Machida, C., ⁴Wabiko, H., and ¹Machida, Y (¹ 名大院・生命理学、² 中部大・応用生物、³ 北大、⁴ 秋田県立

- 大). :Oncogene *6b* from *Agrobacterium tumefaciens* induces abaxial cell division at late stages of leaf development and modifies vascular development in petioles. *Plant & Cell Physiol.* accepted 2006
- Shpak E.D., McAbee, J.M., Pillitteri, L.J., Torii, K.U. (2005) Stomatal patterning and differentiation by synergistic interactions of receptor kinases. *Science* **309**, 290–293.
 - Enns, L.C., Kanaoka, M.M., Torii, K.U., Comai, L., Okada, K., and Cleland, R.E. (2005) Two callose synthases, GSL1 and GSL5, play an essential and redundant role in plant and pollen development and in fertility. *Plant Molecular Biology* **58**, 333–349 (This is a cover-photo article of the issue)
 - Woodward, C., Bemis, S.M., Hill, E.J., Sawa, S., Koshiba, T., and Torii, K.U. (2005) Interaction of auxin and ERECTA in elaborating Arabidopsis inflorescence architecture revealed by the activation-tagging of a new member of the YUCCA-family putative flavin monooxygenases. *Plant Physiology*, **139**, 192–203.
 - Nishimura, Y., Yoshinari, T., Naruse, K., Yamada, T., Sumi, K., Mitani, H., Higashiyama, T., Kuroiwa, T. Active digestion of sperm mitochondrial DNA in single living sperm revealed by optical tweezers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 1382–1387. 2006.
 - Mori, T., Kuroiwa, H., Higashiyama, T., Kuroiwa, T. *GENERATIVE CELL SPECIFIC 1* is essential for angiosperm fertilization. *Nature Cell Biol.* 8: 64–71. 2006.
 - Real-time imaging of radioisotope labeled compounds in a living plant
S. Kanno and H. Rai, T. Ohya, Y. Hayashi, K. Tanoi, T. M. Nakanishi
J. Radioanalytical Nuclear Chemistry, accepted

(2) 特許出願

H17 年度出願件数 : 0 件 (CREST 研究期間累積件数 : 7 件)