

令和 5 年 9 月 22 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02463

研究課題名（和文）植物器官形成の開始位置を決める局所的オーキシン蓄積の確立機構

研究課題名（英文）Establishment mechanism of local auxin accumulation to determine the initiation position of plant organogenesis

研究代表者

深城 英弘（Fukaki, Hidehiro）

神戸大学・理学研究科・教授

研究者番号：80324979

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,200,000円

研究成果の概要（和文）：本研究は、植物器官形成の開始位置を決定する局所的なオーキシン蓄積の確立機構を解明することを目的として、側根形成の開始頻度が顕著に低下するシロイヌナズナ fewer roots (fwr) 変異体の原因遺伝子である低分子量ADP-ribosylation factor (Arf) GTPaseのグアニンヌクレオチド交換因子 (Arf GEF) をコードするGNOMに注目し、fwr変異体とfwrの側根形成能を回復させるfspサプレッサー変異体を用いた生理学的・発生学的解析を行った。その結果、側根形成開始におけるGNOMを介した局所的オーキシン蓄積の確立機構の一部を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物器官の形成開始を決定する局所的なオーキシン蓄積の確立機構を理解することは、植物生理学・発生学分野の進展に大きく貢献することが期待される。本研究は、その機構に関わる新たな細胞内膜輸送系を明らかにする点でインパクトがあるとともに、器官の形成開始位置を調節して農作物・園芸品種の器官形成パターンを改良する技術につながる点においても創造性がある。

研究成果の概要（英文）：To elucidate the establishment mechanism of local auxin accumulation that determines the initiation of plant organogenesis, this research focused on GNOM, which encodes an ADP-ribosylation factor guanine nucleotide-exchange factor (Arf GEF) for the Arf GTPase, and conducted physiological and developmental analyses using the fwr mutant and fsp suppressor mutants that restore lateral root formation in fwr. As a result, we clarified part of the establishment mechanism of local auxin accumulation via GNOM in the initiation of lateral root formation.

研究分野：植物生理学・発生学・遺伝学

キーワード：器官形成 側根形成 オーキシン 細胞内膜輸送 シロイヌナズナ

1. 研究開始当初の背景

維管束植物の葉や花などの側方器官は、茎頂分裂組織で局所的にオーキシンが蓄積する部位に形成される。この局所的なオーキシンの蓄積は、周囲の細胞におけるオーキシン排出輸送体タンパク質 PIN1 の極性をもった局在により制御されている。また、根の側方器官である側根は親根の内鞘組織において局所的にオーキシンが蓄積する部位に形成される。このように植物の側方器官の形成には、隣接する細胞間または組織・器官間におけるオーキシンの分配制御によって、局所的にオーキシンが蓄積すること(オーキシン応答極大の形成)が重要である。しかしながら、オーキシンを適切な部位に蓄積させて器官形成を開始する分子機構は十分には解明されていない。

研究代表者らが独自に単離し、報告したシロイヌナズナ *fewer roots(fwr)* は、低分子量 ADP-ribosylation factor (Arf) GTPase のグアニンヌクレオチド交換因子 (Arf GEF) をコードする *GNOM* 遺伝子のミスセンス変異によって、側根形成の開始頻度が顕著に低下する (図 1A; Okumura et al. 2013)。*GNOM* 遺伝子は、胚致死変異体 *gnom/emb30* の原因遺伝子として知られており、細胞内膜輸送に関与し、オーキシン排出輸送体 PIN1 タンパク質の極性のある局在を制御する (Steinmann et al. 1999)。PIN1 は常に細胞膜に局在しているのではなく、細胞内のエンドソームと細胞膜との間を行き来 (リサイクリング) することで局在が制御されており、GNOM は PIN1 の局在制御やリサイクリングに深く関わることが示されてきた。興味深いことに、*GNOM* 遺伝子の弱アレル変異体 *fwr* では、PIN1 タンパク質の細胞内局在パターンに異常が認められないにもかかわらず、野生型で見られる側根形成開始に伴う局所的なオーキシン応答極大が観察されない (図 1B; Okumura et al. 2013)。これらの結果から、*fwr* では細胞内膜輸送の何らかの異常により、側根形成の開始位置を決定する局所的なオーキシン蓄積が確立できないと考えられる。

近年の解析から、側根の形成位置は、隣接する細胞間での局所的なオーキシン輸送だけでなく、根端でのオーキシン合成および長距離輸送を介した広範囲にわたるオーキシン分配と、それに基づく周期的なオーキシン応答変化によって制御されることが明らかになっている (De Rybel et al. 2012; Xuan et al. 2015; Xuan et al. 2016)。したがって、GNOM は根の局所的もしくは広範囲なオーキシン分配の制御を通して、側根形成開始に必要なオーキシン蓄積の確立に働くことが強く示唆される。しかし、側根形成の開始位置の決定において、どの細胞・組織で働く GNOM が重要なのか、また GNOM の機能にどのような因子が関係するのか、その機構はほとんど明らかにされていない。

そこで研究代表者らは、GNOM を介した局所的なオーキシン蓄積の確立機構を明らかにすることを目的に、*fwr* の側根形成能を完全または部分的に回復させるサプレッサー変異体を EMS 変異原処理した *fwr* 次世代からスクリーニングし、現在までに *fwr suppressor (fsp)* と名付けたサプレッサー変異体を *fsp1* から *fsp6* まで単離し、それらの原因遺伝子 (および原因遺伝子候補) を明らかにした (表 1)。

表 1 *fwr suppressor(fsp)* 変異体とその原因遺伝子

変異体	変異の性質	原因遺伝子(候補)	遺伝子産物の機能
<i>fsp1</i>	劣性	<i>SUR2</i>	CYP83B1、インドールグルコシノレート合成酵素
<i>fsp2</i>	劣性	<i>PIN2</i>	オーキシン排出輸送体、PIN ファミリー
<i>fsp3</i>	劣性	<i>AMSH1</i>	脱ユビキチン化酵素
<i>fsp4</i>	優性	<i>GNOM</i>	Arf-GEF、 <i>fwr</i> とは異なる部位の遺伝子内変異
<i>fsp5</i>	劣性	<i>VAN3</i>	Arf-GAP、GTPase 活性化タンパク質
<i>fsp6</i>	劣性	<i>PH13</i>	VAN3 結合タンパク質 PH10 のホモログ

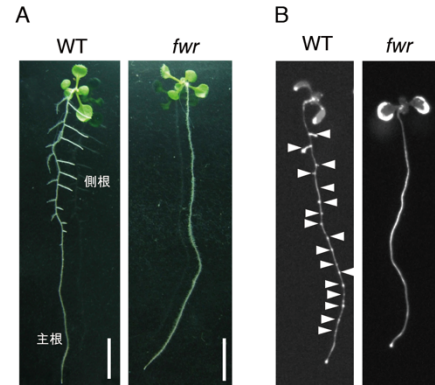


図 1. シロイヌナズナ野生型(WT)と側根形成能が顕著に低下する *fwr* 変異体。(A) 10日目芽生え。バーは1cm。(B)オーキシン応答レポーター *DR5-LUC* の発現。矢じりは側根形成開始部位のオーキシン応答の蓄積を示す。*fwr* 変異体ではオーキシン応答の蓄積が見られない。

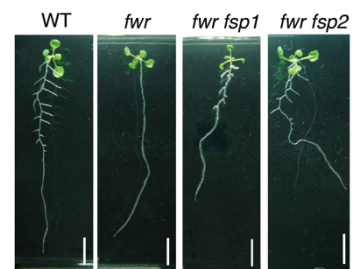


図 2. シロイヌナズナ野生型(WT)と *fwr* 変異体およびサプレッサー変異体 *fwr fsp1* と *fwr fsp2*。*fsp* 変異によって *fwr* の側根形成能が回復する。

FSP 遺伝子群がコードするタンパク質の機能などから、これらの *fsp* 変異は、オーキシンの生合成、あるいはオーキシンの輸送に関係すると考えられる。しかし、これらのサプレッサー変異によって *fwr* の側根形成能が回復する仕組みや、側根形成における *FSP* 遺伝子群の役割、*GNOM* と *FSP* 遺伝子群との遺伝的な相互作用の詳細については、十分に解明されていない。

2. 研究の目的

本研究は、植物の器官形成のモデルとして側根形成に注目し、側根形成能が顕著に低下する *fwr* 変異体と、*fwr* の側根形成能を回復させる *fsp* サプレッサー変異体を用いた生理学的・発生学的・生化学的解析を行うことにより、側根形成の開始位置を決定する *GNOM* を介した局所的なオーキシン蓄積の確立機構を明らかにすることを目的とする。具体的には、1) 側根形成における *GNOM* の組織特異的役割に関する解析、2) *fwr* の側根形成能を回復させるサプレッサー変異体 *fsp1* のオーキシン関連表現型の解析、および3) 側根形成における *GNOM* と Arf GTPase の不活性化に関与する *VAN3/FSP5* および *VAN3* 結合タンパク質ホモログ *PH13/FSP6* との遺伝的相互作用解析、を中心に研究を行った。

3. 研究の方法

1) 側根形成における *GNOM* の組織特異的役割に関する解析

GNOM 遺伝子は後胚発生では植物体全体で発現する。そこで側根形成開始に必要な *GNOM* の発現組織を明らかにするため、*GNOM-GFP* 遺伝子の組織特異的発現による *fwr* 変異体の相補実験を行った。既に *GNOM-GFP* を根全体、あるいは *GNOM* 遺伝子プロモーターで発現させると、*fwr* 変異体の側根形成能を回復させることを確認している。組織特異的プロモーターとして、*SHR* (中心柱)、*SCR* (内皮)、*CO2* (皮層)、*COR* (根全体)、*SMB* (根冠)、*RCH1* (根端分裂組織)、*WER* (表皮) を用い、その下流に *GNOM-GFP* を繋いだキメラ遺伝子を *fwr* 変異体において発現させ、側根形成能の回復の有無を解析した。また、上記の形質転換体においてオーキシン応答レポーター (*DR5:LUC*) の発現パターンを観察し、オーキシン応答の蓄積と側根形成能の回復との相関を調べた。

2) *fwr* の側根形成能を回復させるサプレッサー変異体 *fsp1* の解析

fwr suppressor (*fsp*) 変異体のうち、*fsp1* 変異体 (図2) の原因遺伝子は、インドールグルコシノレート生合成に関わる *SUPERROOT2/CYP83B1* であった。*SUPERROOT2* 遺伝子が欠損した *sur2* 変異体では、インドールグルコシノレート生合成阻害により、オーキシン (IAA) 合成と共通の前駆体であるトリプトファンがオーキシンの生合成経路でより多く利用されるため、内生オーキシンが過剰蓄積する。このことから、*fsp1 fwr* 二重変異体では過剰に蓄積した内生オーキシンによって側根形成が回復すると考えられる。そこで、野生型、*fwr* 変異体、*fsp1* 変異体、*fsp1 fwr* 二重変異体におけるオーキシン応答レポーター *DR5:LUC* の発現パターンを解析するとともに、内生オーキシンの定量解析を行い、*fsp1 fwr* 二重変異体では側根形成開始における局所的オーキシン応答の蓄積が回復するかについて調べた。さらに、植物体における *SUPERROOT2/CYP83B1* 遺伝子の発現パターンを解析した。

3) 側根形成における *GNOM* と Arf GTPase の不活性化に関与する *VAN3/FSP5* および *VAN3* 結合タンパク質ホモログ *PH13/FSP6* との遺伝的な相互作用解析

Arf などの低分子量 GTPase は、不活性な GDP 結合型と活性のある GTP 結合型との間をサイクルして、分子スイッチとして機能する。不活性型 Arf に結合する GDP は、グアニンヌクレオチド交換因子 (GEF) により GTP と交換される。GTP 結合型の Arf はさまざまなエフェクタータンパク質と相互作用して、調節機能を発揮する。GTPase 活性化タンパク質 (GAP) は、Arf による GTP の加水分解を促して、Arf を不活性化する (図3)。これまでに Arf GAP である *VAN3* に生じた

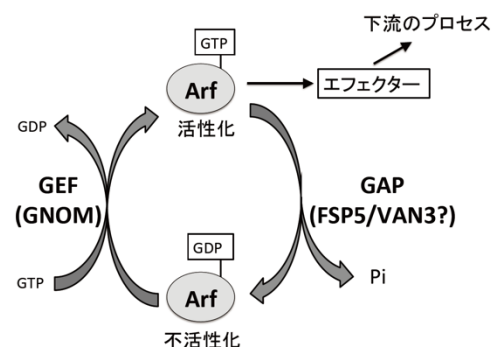


図3. 側根形成開始における Arf-GTPase の制御サイクルモデル

*fsp5*変異がArf GEFであるGNOMの弱アレル変異体*fwr*の側根形成の表現型を回復させることを見出ししており、Arf GTPaseの活性調節による膜交通の制御が側根形成に重要なことが強く示唆される(図3)。また、VAN3結合タンパク質PH10のホモログをコードする*PH13*遺伝子に生じた*fsp6*変異によっても*fwr*の側根形成の表現型が回復する。そこで本研究では、GNOM(GEF)とVAN3(GAP)、および制御因子PH13に依存するArf GTPaseの活性調節が、側根形成開始におけるオーキシン応答極大の確立に関わることを明らかにする目的で、*fsp5 fwr*二重変異体、*fsp6 fwr*二重変異体を用いた相補性試験および表現型解析を行った。

4. 研究成果

1) 側根形成におけるGNOMの組織特異的役割に関する解析

GNOM-GFP 遺伝子の組織特異的発現による*fwr*変異体の相補実験を行った結果、側根形成能を回復させることができたプロモーターは、*SHR*(中心柱)、*SCR*(内皮)、*COR*(根全体)、*RCH1*(根端分裂組織)、*WER*(表皮)であった。一方、*SMB*(根冠)、*CO2*(皮層)をプロモーターとして用いた場合は側根形成能を回復しなかった。そこで、これらの形質転換体においてオーキシン応答レポーターである*DR5:LUC*の発現パターンを観察した。*fwr*の主根ではオーキシン応答が広範囲にわたって高いレベルで分布するのに対して、側根形成を回復させたプロモーター(*SHR*、*SCR*、*COR*、*RCH1*、*WER*)で*GNOM-GFP*を発現させた場合は、主根における側根創始細胞、側根形成開始部位、側根原基のオーキシン応答を可視化する*DR5:LUC*の発現(*DR5:LUC*サイト)が回復した。一方、側根形成能が回復しなかった*SMB*、*CO2*プロモーターを用いた場合は、*DR5:LUC*サイトは回復しなかった。以上の結果から、*fwr*変異体において、根端分裂組織周辺の皮層以外の細胞層でGNOMを発現させると側根形成能が回復することが示された。また、側根形成能の回復に伴い、側根形成開始部位を決定する局所的なオーキシン応答が回復することが示された(Okamura et al., 未発表)。

2) *fwr*の側根形成能を回復させるサプレッサー変異体*fsp1*の解析

側根形成能が回復する*fsp1 fwr*二重変異体において、側根形成開始における局所的オーキシン応答の蓄積が回復するかを明らかにするため、野生型、*fwr*変異体、*fsp1*変異体、*fsp1 fwr*二重変異体において、オーキシン応答レポーター*DR5:LUC*の発現パターンを解析した。その結果、①*fwr*の主根ではオーキシン応答が広範囲にわたって高いレベルで分布するのに対して、*fsp1*の主根では野生型に見られるようなオーキシン応答が分岐予定部位に蓄積することが示唆された。②*fsp1 fwr*二重変異体の主根では、オーキシン応答が広範囲にわたって高いレベルで分布しつつ、オーキシン応答の蓄積部位(*DR5:LUC*サイト)も形成されることが示唆された。③*DR5:LUC*のタイムラプスイメージングにより、*fsp1*変異体では野生型よりも*DR5:LUC*サイトが安定に維持されることが示された。

また、発芽後5日目の芽生えの根における内生オーキシン(IAA)の定量解析を行ったところ、*fsp1 fwr*二重変異体では、野生型や*fwr*変異体よりも高いIAAレベルであった。

さらに、植物体における*SUR2/CYP83B1*の発現パターンを解析するため、*SUR2/CYP83B1pro:GUS-GFP*レポーター系統を作出し、発現パターンを観察した。その結果、根端では*SUR2/CYP83B1*が静止中心、皮層・内皮始原細胞と娘細胞、コルメラ始原細胞を含む根端分裂組織で発現しており、分化領域では内鞘(特に原生篩部に隣接する内鞘)で発現していることがわかった。

これらの結果から、*fsp1 fwr*二重変異体では、*fsp1*変異によって*SUR2/CYP83B1*の発現組織で引き起こされる過剰なIAA生成によって、*fwr*背景においても側根創始細胞の形成に必要な局所的なオーキシン応答が起こったと考えられる。つまり、*SUR2/CYP83B1*を介した代謝経路が側根形成開始のための局所的なオーキシン蓄積部位の安定化に影響を及ぼし、それによって側根の適切な間隔に寄与していることを示唆している(Goto et al., 2023)。

3) 側根形成におけるGNOMとArf GTPaseの不活性化に関与するVAN3/FSP5およびVAN3結合タンパク質ホモログPH13/FSP6との遺伝的な相互作用解析

*fsp5*変異体の原因遺伝子がVAN3かどうかを明らかにするため、*fsp5 fwr*二重変異体にVAN3-*VENUS*遺伝子を導入したところ、表現型が*fwr*型に回復した。また別の*van3-2*変異も*fwr*変異体

の側根形成能を回復させた。これらの結果から *fsp5* の原因遺伝子が *VAN3* であることが示された。上述したように、*fwr* 変異体では側根形成開始部位へのオーキシンの蓄積に異常が生じ、オーキシン応答レポーター *DR:LUC* が根全体で発現する。一方、*fwr fsp5* 二重変異体では側根形成開始部位におけるオーキシンの局所的な蓄積が回復していた。また、Arf-GEFの阻害剤 Brefeldin A (BFA) を用いた実験から、*fsp5* 変異は *fwr* の BFA 高感受性の表現型を抑圧することが明らかとなった。これらの結果から、GNOMを介した側根形成制御に *VAN3* が関与することが遺伝学的に示された。

fsp6 の原因遺伝子が *VAN3* 結合タンパク質 PH10 のホモログをコードする *PH13* 遺伝子かどうかを明らかにするため、*fsp6 fwr* 二重変異体に *PH13* 遺伝子を導入したところ、表現型が *fwr* 型に回復した。また別の *ph13* 変異も *fwr* 変異体の側根形成能を回復させた。これらの結果から *fsp6* の原因遺伝子が *PH13* であることが示された。*fwr fsp5* 二重変異体と同様に、*fwr fsp6* 二重変異体でも側根形成開始部位におけるオーキシンの局所的な蓄積が回復していた。

以上の結果から、GNOMと *VAN3* による Arf GTPase の活性調節が側根形成の開始を決定する局所的なオーキシン蓄積に重要であることが遺伝学的に明らかとなった (Tainaka et al., 未発表)。

<引用文献>

De Rybel et al. (2012) *Curr. Biol.* 20 : 1697-1706

Okumura et al. (2013) *Plant Cell Physiol.* 54: 406-417.

Steinmann et al. (1999) *Science* 286 : 316-318.

Xuan et al. (2015) *Curr. Biol.* 25 : 1381-1388.

Xuan et al. (2016) *Science* 351 : 384-387.

Goto et al. (2023) *Plant Cell Physiol.*: doi.org/10.1093/pcp/pcad084

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計16件（うち査読付論文 14件／うち国際共著 2件／うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Fujiwara M, Goh T, Tsugawa S, Nakajima K, Fukaki H, Fujimoto K.	4. 巻 148
2. 論文標題 Tissue growth constrains root organ outlines into an isometrically scalable shape	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev196253
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.196253	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Olmo R, Cabrera J, Diaz-Manzano FE, Ruiz-Ferrer V, Barcala M, Ishida T, Garcia A, Andres MF, Ruiz-Lara S, Verdugo I, Pernas M, Fukaki H, Del Pozo JC, Moreno-Risueno MA, Kyndt T, Gheysen G, Fenoll C, Sawa S, Escobar C.	4. 巻 227
2. 論文標題 Root-knot nematodes induce gall formation by recruiting developmental pathways of postembryonic organogenesis and regeneration to promote transient pluripotency	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytol.	6. 最初と最後の頁 200-215
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.16521	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yeh CM, Kobayashi K, Fujii S, Fukaki H, Mitsuda N, Ohme-Takagi M.	4. 巻 10
2. 論文標題 Blue Light Regulates Phosphate Deficiency-Dependent Primary Root Growth Inhibition in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Front. Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 1803
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01803	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Jourquin J, Fukaki H, Beeckman T.	4. 巻 182
2. 論文標題 Peptide-Receptor Signaling Controls Lateral Root Development	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiol.	6. 最初と最後の頁 1645-1656
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.19.01317	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 豊倉 浩一, 郷 達明, 深城 英弘	4. 巻 58
2. 論文標題 根が分岐する間隔を調節する低分子分泌ペプチド	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 化学と生物	6. 最初と最後の頁 322-324
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Dubrovsky JG, Fukaki H, Laplaze L, Laskowski M.	4. 巻 10
2. 論文標題 Editorial: Root Branching: From Lateral Root Primordium Initiation and Morphogenesis to Function	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Front. Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 1462
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01462	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Viñches Barro A, Stockle D, Thellmann M, Ruiz-Duarte P, Bald L, Louveaux M, von Born P, Denninger P, Goh T, Fukaki H, Vermeer JEM, Maizel A.	4. 巻 29
2. 論文標題 Cytoskeleton dynamics are necessary for early events of lateral root initiation in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Curr. Biol.	6. 最初と最後の頁 2443-2454
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.06.039	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Goh T, Toyokura K, Yamaguchi N, Okamoto Y, Uehara T, Kaneko S, Takebayashi Y, Kasahara H, Ikegami Y, Okushima Y, Nakajima K, Mimura T, Tasaka M, Fukaki H.	4. 巻 224
2. 論文標題 Lateral root initiation requires the sequential induction of transcription factors LBD16 and PUCHI in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 New Phytol.	6. 最初と最後の頁 749-760
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.16065	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Biswas MS, Fukaki H, Mori IC, Nakahara K, Mano J.	4. 巻 100
2. 論文標題 Reactive oxygen species and reactive carbonyl species constitute a feed-forward loop in auxin signaling for lateral root formation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant J.	6. 最初と最後の頁 536-548
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tbj.14456	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Trinh DC, Lavenus J, Goh T, Boutte Y, Drogue Q, Vaissayre V, Tellier F, Lucas M, Voss U, Gantet P, Faure JD, Dussert S, Fukaki H, Bennett MJ, Laplaze L, Guyomarc'h S.	4. 巻 116
2. 論文標題 PUCHI regulates very long chain fatty acid biosynthesis during lateral root and callus formation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.	6. 最初と最後の頁 14325-14330
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1906300116	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ohbayashi I, Huang S, Fukaki H, Song X, Sun S, Morita MT, Tasaka M, Millar AH, Furutani M.	4. 巻 180
2. 論文標題 Mitochondrial Pyruvate Dehydrogenase Contributes to Auxin-Regulated Organ Development	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Physiol.	6. 最初と最後の頁 896-909
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.01460	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 深城英弘, 豊倉浩一, 郷 達明	4. 巻 54
2. 論文標題 側根形成の制御機構に関する研究の新展開	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 植物の生長調節	6. 最初と最後の頁 129-136
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Toyokura K, Goh T, Shinohara H, Shinoda A, Kondo Y, Okamoto Y, Uehara T, Fujimoto K, Okushima Y, Ikeyama Y, Nakajima K, Mimura T, Tasaka M, Matsubayashi Y, Fukaki H.	4. 巻 48
2. 論文標題 Lateral Inhibition by a Peptide Hormone-Receptor Cascade During Arabidopsis Lateral Root Founder Cell Formation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Dev. Cell	6. 最初と最後の頁 64-75
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.devcel.2018.11.031	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Orosa-Puente B, Leftley N, von Wangenheim D, Banda J, Srivastava AK, Hill K, Truskina J, Bhosale R, Morris E, Srivastava M, Kumpers B, Goh T, Fukaki H, Vermeer JEM, Vernoux T, Dinneny JR, French AP, Bishopp A, Sadanandom A, Bennett MJ.	4. 巻 362
2. 論文標題 Root branching toward water involves posttranslational modification of transcription factor ARF7	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 1407-1410
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.aau3956	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Ishimaru Y, Hayashi K, Suzuki T, Fukaki H, Prusinska J, Meester C, Quareshy M, Egoshi S, Matsuura H, Takahashi K, Kato N, Kombrink E, Napier RM, Hayashi KI, Ueda M.	4. 巻 177
2. 論文標題 15 Jasmonic Acid Inhibits Auxin-Induced Lateral Rooting Independently of the CORONATINE INSENSITIVE1 Receptor	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Physiol.	6. 最初と最後の頁 1704-1716
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.00357	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Goto C, Ikegami A, Goh T, Maruyama K, Kasahara H, Takebayashi Y, Kamiya Y, Toyokura K, Kondo Y, Ishizaki K, Mimura T, Fukaki H.	4. 巻 .
2. 論文標題 Genetic Interaction between Arabidopsis SUR2/CYP83B1 and GNOM Indicates the Importance of Stabilizing Local Auxin Accumulation in Lateral Root Initiation	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 pcad084
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcad084	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計16件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 後藤千恵子, 池上聡, 郷達明, 笠原博幸, 近藤侑貴, 石崎公庸, 三村徹郎, 深城英弘
2. 発表標題 側根形成能が顕著に低下するシロイヌナズナの変異体 fewer roots (fwr) のサブレッサー変異体 fewer roots suppressor 1 (fsp1)の解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会 2021年3月
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 小笹綾香, 後藤千恵子, 郷達明, 近藤侑貴, 石崎公庸, 三村徹郎, 深城英弘
2. 発表標題 発光レポーター遺伝子を用いた側根プレバタニング変異体の単離と解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会 2021年3月
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 深城英弘
2. 発表標題 側根形成におけるオーキシン作用の二面性
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 2020年3月
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小笹綾香, 郷達明, 石崎公庸, 三村徹郎, 深城英弘
2. 発表標題 発光レポーター遺伝子を用いた側根プレバタニング変異体の単離と解析
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 2020年3月
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西丸陸, 青木優佳, 豊倉浩一, 篠田明德, 郷達明, 石崎公庸, 三村徹郎, 深城英弘
2. 発表標題 側根形成を負に制御するTOLS2ペプチド応答性が変化する変異体の解析
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 2020年3月
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西丸 陸, 青木 優佳, 豊倉 浩一, 篠田 明德, 郷 達明, 石崎 公庸, 三村徹郎, 深城 英弘
2. 発表標題 TOLS2ペプチドによる側根形成関連遺伝子の発現制御に異常を示す変異体の解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会 2019年9月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小笹 綾香, 郷 達明, 石崎 公庸, 三村 徹郎, 深城 英弘
2. 発表標題 レポーター遺伝子を用いたシロイヌナズナ側根プレパターニング機構の解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会 2019年9月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hidehiro Fukaki
2. 発表標題 TOLS2/PIPL3 peptide-RLK7 receptor cascade regulates lateral root spacing during Arabidopsis lateral root founder cell formation
3. 学会等名 第23回国際植物生長物質会議(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西丸陸, 青木優佳, 豊倉浩一, 篠田明德, 郷達明, 石崎公庸, 三村徹郎, 深城英弘
2. 発表標題 シロイヌナズナ側根形成を抑制するTOLS2 ペプチドによる遺伝子の発現制御に異常を示す変異体の解析
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会 2019年3月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊倉浩一, 郷達明, 坂根雅人, Yrjo Helariutta, 柿本辰男, 工藤洋, 深城英弘
2. 発表標題 シロイヌナズナとミチタネツケバナにおける根の皮層形成の分子機構の比較
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会 2018年9月
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西丸 陸, 青木 優佳, 雨川 智美, 豊倉 浩一, 篠田 明德, 郷 達明, 石崎 公庸, 三村 徹郎, 深城 英弘
2. 発表標題 シロイヌナズナ側根形成を抑制するTOLS2ペプチドに対する応答異常変異体の解析
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会 2018年9月
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 田井中 芳樹, 郷 達明, 石崎 公庸, 三村 徹郎, 深城 英弘
2. 発表標題 シロイヌナズナ側根形成能が顕著に低下するfewer roots変異体のサプレッサー変異体の解析
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会 2018年9月
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 後藤千恵子, 池上聡, 郷達明, 笠原博幸, 近藤侑貴, 石崎公庸, 三村徹郎, 深城英弘
2. 発表標題 側根形成能が顕著に低下するシロイヌナズナ変異体 fwr とその抑圧変異体 fsp1 の解析
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会 2021年9月
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤千恵子, 池上聡, 郷達明, 笠原博幸, 近藤侑貴, 石崎公庸, 三村徹郎, 深城英弘
2. 発表標題 内生オーキシン量を増加させる fsp1/sur2 変異が fwr/gnom 変異体の側根形成能を回復させる
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 2022年3月23日
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 後藤千恵子, 池上聡, 郷達明, 笠原博幸, 近藤侑貴, 石崎公庸, 三村徹郎, 深城英弘
2. 発表標題 SUR2 はシロイヌナズナにおいて側根形成のための局所的なオーキシン分布を微調整する
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 2023年3月
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Chieko Goto, Akira Ikegami, Tatsuaki Goh, Hiroyuki Kasahara, Yumiko Takebayashi, Yuji Kamiya, Koichi Toyokura, Yuki Kondo, Kimitsune Ishizaki, Tetsuro Mimura, and Hidehiro Fukaki
2. 発表標題 SUPERROOT2-dependent Fine-tuning of Local Auxin Distribution for Arabidopsis Lateral Root Formation
3. 学会等名 The 33rd International Conference on Arabidopsis Research 2023年6月
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

神戸大学大学院理学研究科生物学専攻・深城研究室ウェブサイト
http://www.research.kobe-u.ac.jp/fsci-fukaki/fukaki/fukaki_laboratory.html
神戸大学大学院理学研究科生物学専攻・理学部生物学科ウェブサイト(教員紹介)
<http://www.edu.kobe-u.ac.jp/fsci-biol/faculty/fukaki.html>

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	郷 達明 (Goh Tatsuaki) (80511419)	奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・助教 (14603)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携研究者	後藤 千恵子 (Goto Chieko) (00792269)	神戸大学・理学研究科・学術研究員 (14501)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------