

平成 29 年 6 月 9 日現在

機関番号：32682

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26850028

研究課題名(和文) シロイヌナズナキチン受容体CERK1相互作用因子の機能解析および受容体の動態制御

研究課題名(英文) Characterization of CERK1 interacting protein and CERK1 intracellular regulation

研究代表者

出崎 能丈 (Desaki, Yoshitake)

明治大学・農学部・助教

研究者番号：80711647

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：真菌の細胞壁成分であるキチンは、植物の細胞膜上に存在する受容体によって認識され、受容体の細胞内ドメインと相互作用するシグナル伝達系因子を経て、防御応答を誘導する。本研究では、研究代表者が同定したシロイヌナズナのキチン受容体相互作用因子が、キチンで誘導される防御応答の制御に重要な役割を果たすことを明らかとした。また、この相互作用因子が受容体からリン酸化修飾を受けることが明らかとなり、このリン酸化が相互作用因子の活性化に影響することが示唆された。

研究成果の概要(英文)：Chitin is a major component of fungal cell wall and induces various defense responses in plants. After the perception of chitin by the cell surface receptor, chitin-induced immune signaling is activated through the receptor-interacting proteins. In this study, it was revealed that a novel receptor interacting protein, which was identified by this researcher, contributes to chitin-induced defense responses. In addition, this interacting protein was phosphorylated by the CERK1 kinase domain. This phosphorylation was suggested to play a role in activating the interacting protein.

研究分野：農学

キーワード：植物免疫 シロイヌナズナ キチン MAMP

1. 研究開始当初の背景

植物の病害応答機構に関する研究はその農業的および生物学的重要性から様々な研究が進められてきた。中でも微生物が共通して持つ分子パターン(MAMPs)認識に基づく防御応答は、植物の免疫機構において重要な役割を果たしており、注目を集めている分野である(Boller et al., 2009)。

我々の研究グループでは、真菌由来の代表的な MAMP であるキチンに着目し、研究を進め、イネにおいては受容体である CEBiP と受容体様キナーゼである OsCERK1、さらにシロイヌナズナにおいては受容体キナーゼである CERK1 を世界に先駆けて同定してきた(図1, Kaku et al., 2006, Miya et al., 2008, Shimizu et al., 2010)。

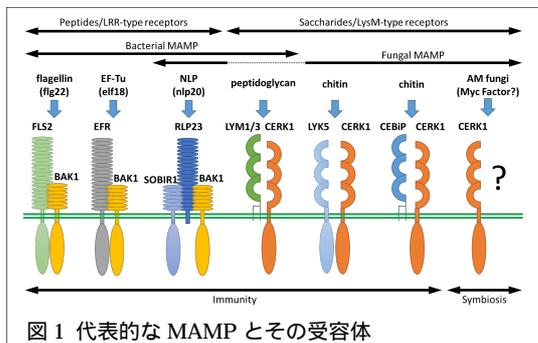


図1 代表的な MAMP とその受容体

イネにおいては細胞内ドメインを持たない CEBiP がキチンを直接結合すると、OsCERK1 と協調してシグナル伝達を起動する。一方で、シロイヌナズナにおいては CERK1 が単独でキチン認識からシグナル伝達の起動までを担うことが可能と考えられている(Shinya et al., 2012)。従って、イネ、シロイヌナズナのいずれにおいても OsCERK1/CERK1 が細胞内シグナル伝達の起点となる分子であると考えられる(図2)。

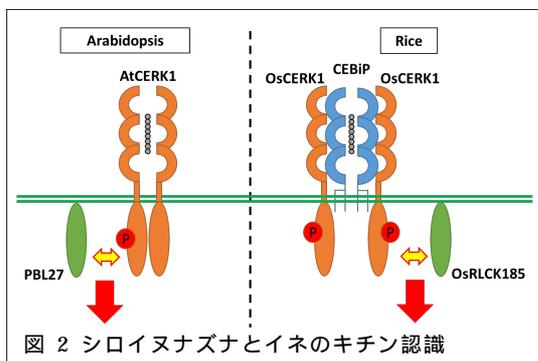


図2 シロイヌナズナとイネのキチン認識

また我々を始めとし、世界の複数のグループの研究から、病原菌が感染の為に免疫応答の抑制およびかく乱に用いるエフェクターはキチンの受容体やその直下の因子を標的としている例が複数報告されており、我々の同定した受容体によるキチン認識が病原菌と植物の攻防の第一線として機能していることが示されている(Gimenez-Ibanez et al.,

2009, de Jonge et al., 2010, Yamaguchi et al., 2013)。さらに、CERK1 や CEBiP ホモログが細菌由来のペプチドグリカン認識や、防御応答と相反する共生応答へも関与することが示されており(Willmann et al., 2011, Nakagawa et al., 2011)、CERK1 は広範囲の植物-微生物相互作用に関与する重要な因子であることが考えられる。しかしながら、キチンを認識した CERK1 がどのように活性化し、シグナル伝達を起動するのか、特に受容体から最初に情報を受け取るべき相互作用因子に関する知見はほとんどなかった。

また病原菌の感染現場においては局所的な防御応答が誘導され、免疫応答に関わる因子が感染部位に集中して機能することが示唆されている。このことや防御応答の負の調節の重要性などから、CERK1 に関しても細胞膜上での量的な調節や局在化の制御を受ける可能性が示唆されてきた。

2. 研究の目的

本研究では、自身の進めてきた先行研究の中で、シロイヌナズナ CERK1 細胞内ドメインの相互作用候補因子として酵母ツーハイブリット法(Y2H法)を用いた解析から単離され、さらに機能欠損変異体を用いた解析からキチン誘導性の防御応答関連遺伝子の発現誘導を負に制御していることが見出された、ユビキチンリガーゼ PUB4 のキチンシグナル伝達における役割を明らかとすることを目標とした。

また、CERK1 の活性化機構の解析の過程で CERK1 がユビキチン化修飾を受けていることを見出し、CERK1 のユビキチン化による制御機構の存在が示唆された。このユビキチン鎖には、CERK1 の分解制御や局在制御に関与すると考えられる複数のユビキチン鎖が含まれていた。このことから CERK1 をユビキチン化する PUB は複数存在し、それぞれが異なる制御を行っていることが考えられた。そこで、Y2H法から得られていた PUB4 以外のユビキチンリガーゼの中から、CERK1 のユビキチン化に関与すると考えられる因子を同定し、CERK1 の分解や細胞内動態制御への関与を検討することとした。

これらによって、キチン受容体直下のシグナル伝達機構と受容体の細胞内動態制御に関わる新たな知見を得ることを目指した。

3. 研究の方法

1) シロイヌナズナキチン受容体 CERK1 相互作用因子 PUB4 のキチン応答制御における役割の解析

これまで進めてきた先行研究の中で PUB4 がキチン誘導性の防御応答関連遺伝子の発現誘導を負に制御していることを見出してきた。そこで、まず複数アレルの *pub4* 変異体を用い、他の防御応答指標(MAPK カスケードの活性化、カロース蓄積、活性酸素生成)に与える影響を評価した。

またこれまでに報告された PUB シリーズは生体内で相同性の高い分子と相補的に機能することが報告されていたことから、PUB4 に関して最も高い PUB2 との二重変異体を作成し、キチン誘導性の防御応答に与える影響を評価した。

上記 および で得られた防御応答指標に関する結果が、PUB4 の変異に由来することを明確にするために、ゲノム断片を導入した PUB4 相補形質転換体を作成し、防御応答指標の解析を行った。

PUB4 のキチンシグナル伝達における機能を明確にするために、真菌および細菌に対する抵抗性検定を行った。

上記 から の研究の過程で、*pub4* 変異体における植物ホルモンの異常蓄積が示唆された。そこで、*pub4* 変異体における植物ホルモンの一斉分析および、マーカー遺伝子の発現レベルの解析を、定量 PCR を用いて行った。

2) PUB4 の細胞内局在解析および in vivo 相互作用解析

植物の成長制御に関する他のグループの報告から、PUB4 は細胞質に局在することが示されていた。しかし、膜タンパク質である CERK1 と相互作用する場合、原形質膜上への局在も考えられる。そこで、*N. benthamiana* 一過性発現系を用い、PUB4 の細胞内局在を解析した。

同じく *N. benthamiana* 一過性発現系を用いた BiFC 法によって、生体内での CERK1 と PUB4 の相互作用を検討した。Y2H 法による解析では、PUB4 は正常な CERK1 細胞内ドメインと相互作用し、キナーゼの活性中心に変異を加えた不活性型の CERK1 細胞内ドメイン (CERK1(KD)-cyt) とは相互作用を示さなかったことから、BiFC 法においても同様に、正常な CERK1 全長および CERK1(KD)全長との相互作用解析を行った。

3) PUB4 による CERK1 のユビキチン化解析

PUB4 のユビキチン化ターゲット候補として CERK1 が想定された。そこで PUB4 による CERK1 のユビキチン化の有無を検討する為、in vitro ユビキチン化アッセイ系を構築した。

PUB4 による CERK1 ユビキチン化の有無を検討した。

4) CERK1 キナーゼドメインによる PUB4 リン酸化解析

受容体キナーゼである CERK1 は PUB4 をリン酸化して制御する可能性が考えられた。大腸菌発現リコンビナントタンパク質を用い、CERK1 細胞内ドメインから PUB4 へのリン酸化の有無を検討した。

CERK1 から PUB4 へのリン酸化が認められたことから、PUB4 のリン酸化部位の同定を LC/MS/MS によって行った。

同定したリン酸化部位を、データベース

を用いた構造予測上に配置し、その機能を推定した結果、CERK1 による PUB4 のリン酸化が PUB4 の活性に寄与することが示唆された。そこで、3) で構築した in vitro ユビキチン化アッセイ系において、リン酸化の意義を評価した。

5) CERK1 をユビキチン化する PUB の探索

われわれの先行研究から、CERK1 が生体内での複数種のユビキチン化修飾を受けることが見出されていた。このことから、PUB4 以外にも複数の PUB が CERK1 のユビキチン化に関与することが考えられた。そこで、すでに Y2H スクリーニングから得られていた相互作用候補因子が CERK1 ユビキチン化に関与するかを in vitro ユビキチン化アッセイ系によって検討した。

6) CERK1 のユビキチン化による制御機構の解析

ユビキチン化による量的制御の可能性を検討するために、CERK1 特異抗体を用いた CERK1 検出系を構築した。

上記 の実験を補完する為にタグ付き CERK1 を発現する形質転換体の作出を行った。

細胞内局在解析に向けて GFP タグ付き CERK1 形質転換体の作出を行った。

PUB4 および CERK1 をユビキチン化する新規 PUB の変異体背景に、タグ付き CERK1 を発現する形質転換体を作成した。

4. 研究成果

1) シロイヌナズナキチン受容体 CERK1 相互作用因子 PUB4 のキチン応答制御における役割の解析

複数アレルの *pub4* 変異体および相同性の高い PUB2 との二重変異体を用い、すでに明らかとなっていたキチン誘導性の活性酸素生成以外の防御応答指標に対する PUB4 の機能を解析した。その結果、PUB4 は指標とした防御応答によって正と負の異なる方向に制御することが示唆された。また、作出したゲノム断片を導入した形質転換体を用いて相補実験を行ったところ、これまで *pub4* 変異体で示された表現型が、PUB4 の変異に由来するものであることが示された。さらに、*pub4* 変異体を用いて、真菌および細菌に対する抵抗性検定を行った。その結果から、真菌抵抗性に関しては PUB4 が正に寄与すること、一方で細菌に対する抵抗性には負に制御することが示された。ここまでの結果は、PUB4 がキチン誘導性の防御応答および病原菌に対する抵抗性において、機能する重要な因子であることを示している。

防御応答の指標によって PUB4 の機能が異なるように見える原因について検討した結果、*pub4* 変異体では一部の遺伝子発現が、定常状態から亢進していることが示唆され、防御応答に関与する植物ホルモンの異常蓄積が疑われた。そこで、*pub4* 変異体における植

物ホルモンの内在量を、一斉分析によって解析した。その結果、*pub4* 変異体では、定常状態から1つのホルモンの高蓄積が示唆された。そこで、このホルモンに対するマーカーとして広く用いられている遺伝子の発現レベルを定量PCRによって解析した。結果、マーカー遺伝子の定常状態からの高発現が確認され、一斉分析の結果を裏付けた。このことから、*pub4* 変異体における植物ホルモンの異常蓄積が一部の防御応答指標に影響を及ぼした可能性が強まった。

また、*pub4* 変異体で、PUB4 の本来の機能とは異なる異常な植物ホルモンの蓄積が生じ、一部の防御応答指標に影響を与えたという知見は、PUB4 以外の遺伝子を対象とした場合にも起こり得る現象であり、関連分野に注意すべき課題を提唱した。

2) PUB4 の細胞内局在解析および *in vivo* 相互作用解析

N. benthamiana 一過性発現系を用いた解析から、GFP 融合型の PUB4 が、先に報告されていた細胞質だけでなく、原形質膜にも存在することが示された。

次に BiFC 法による解析からは PUB4 と CERK1 が生体内でも相互作用をすることが確認された。またこの相互作用が活性型の CERK1 とのみ認められ、不活性型の CERK1 (KD) とは相互作用を示さなかった。このことは PUB4 がキチンを認識して活性化した CERK1 と相互作用することを示唆した。

3) PUB4 による CERK1 のユビキチン化解析

CERK1 ユビキチン化解析に向けて、PUB4 および CERK1 (WT/KD) 細胞内ドメインの大腸菌発現系を構築した。構築された発現系から得られた PUB4 のリコンビナントタンパク質を用い、*in vitro* ユビキチン化アッセイ系の構築を行った。結果、PUB4 の自己ユビキチン化を検出することができるようになったが、この際共存した CERK1 のユビキチン化は確認されなかった。しかし、本研究で用いた実験系では、PUB4 に適したユビキチン化関連酵素 (E2) が用いられているとは限らず、CERK1 をユビキチン化するか否かを断定することはできない。PUB4 が CERK1 をユビキチン化するかに関しては今後の課題の1つである。

4) 3) で構築した発現系で作製した CERK1 細胞内ドメインおよび PUB4 タンパク質を用いて、*in vitro* のリン酸化アッセイを行ったところ、PUB4 が CERK1 によってリン酸化修飾を受けることが示された。そこでこのリン酸化部位を LC/MS/MS によって同定したところ、リン酸化による PUB4 の活性制御が示唆された。そこで、構築した *in vitro* ユビキチン化アッセイ系を用いて、CERK1 によるリン酸化が PUB4 の活性に与える影響を評価した。その結果、CERK1 によってリン酸化された PUB4 は、ユビキチン化活性を亢進することが

示された。この PUB4 の活性化が PUB4 の自己ユビキチン化に寄与するのか、トランスユビキチン化に関与するのかについては、今後の課題である。

5) CERK1 をユビキチン化する PUB の探索

研究当初から、CERK1 をユビキチン化する PUB が複数存在することが想定された。本研究の中で *in vitro* ユビキチン化アッセイ系が構築できたことから、Y2H 法で得られていた CERK1 相互作用候補因子である PUB を大腸菌で発現させ、CERK1 に対するユビキチン化の有無を検討した。その結果、1つの PUB が CERK1 をユビキチン化することが示唆された。今後は、詳細なユビキチン化アッセイ、さらに生体内での機能評価を進めて行く必要性がある。

6) CERK1 のユビキチン化による制御機構の解析

CERK1 のユビキチン化による量的制御、動態制御解析の為に必要となる各種タグ付き CERK1 を発現する形質転換体の作出に成功した。また、本研究で研究対象としてきた PUB4 および、CERK1 をユビキチン化すると示唆された新規の PUB、それぞれの変異体背景にもタグ付き CERK1 を発現する形質転換体を作成した。

さらに、これまで長期に渡り研究グループ内で検討してきた、CERK1 特異抗体による生体内の CERK1 を検出する実験系が構築できた。

本研究によって、当初の計画にあった PUB4 のキチンシグナル伝達系における機能の明確化を進め、さらに CERK1 をユビキチン化すると考えられる新規の PUB を同定することができた。また、併せて将来的に研究を深化させるのに必要となる形質転換体の作出まで進めることができたことから、今後、本研究を基とした、より一層の解析が進むことが期待される。

さらに、CERK1 による PUB4 のリン酸化が、PUB4 のユビキチン化活性に関与することが強く示唆されている。このような事例を、リン酸化部位を同定した上に解析をしている例は極めて少なく、今後の発展が期待できる。

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4件)

(1) M. Suzuki, M. Shibuya, H. Shimada, N. Motoyama, M. Nakashima, S. Takahashi, K. Suto, I. Yoshida, S. Matsui, N. Tsujimoto, M. Ohnishi, Y. Ishibashi, Z. Fujimoto, Y. Desaki, H. Kaku, K. Kito, N. Shibyua., (2016) Autophosphorylation of specific threonine and tyrosine residues in *Arabidopsis* CERK1 is essential for the

activation of chitin-induced immune signaling. *Plant and Cell Physiology*, **57**, 2312-2322. (査読あり) DOI: 10.1093/pcp/pcw150

(2) T. Shinya, Y. Hojo, Y. Desaki, J.T. Christeller, K. Okada, N. Shibuya, I. Galis., (2016) Modulation of plant defense responses to herbivores by simultaneous recognition of different herbivore-associated elicitors in rice. *Scientific Reports*, **6**, 32537. (査読あり) DOI: 10.1038/srep32537.

(3) F. Di Lorenzo, A. Palmigiano, A. Silipo, Y. Desaki, D. Garozzo, R. Lanzetta, N. Shibuya, A. Molinaro., (2016) The structure of the lipooligosaccharide from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* the causal agent of the bacterial leaf blight in rice. *Carbohydrate Research*, **427**, 38-43. (査読あり) DOI: 10.1016/j.carres.2016.03.026

(4) M. Kohari, K. Yashima, Y. Desaki, N. Shibuya., (2016) Quantification of Stimulus-induced callose spots on plant materials. *Plant Biotechnology*. **33**, 11-17. (*Co-corresponding) (査読あり) DOI: 10.5511/plantbiotechnology.15.1120a

〔学会発表〕(計 23 件)

(1) 小泉春樹、三浦駿希、小針政輝、鈴木丸陽、澤進一郎、石橋裕子、紀藤圭治、出崎能文、渋谷直人、賀来華江 “ユビキチンリガーゼ PUB4 は CERK1 によるリン酸化を介してシグナル伝達を制御する” 第 58 回日本植物生理学会年会、鹿児島県、鹿児島市 (2017 年 3 月 16 日 ~ 18 日)

(2) 鈴木丸陽、渡邊巧、出崎能文、渋谷直人、賀来華江 “シロイヌナズナ CERK1 の自己リン酸化部位 Y428 はキナーゼの活性化を通じてキチン応答を制御する” 第 58 回日本植物生理学会年会、鹿児島県、鹿児島市 (2017 年 3 月 16 日 ~ 18 日)

(3) 岩瀬良介、島田日加瑠、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “可溶性ペプチドグリカン断片の調製とそのエリクター活性評価” 平成 28 年度植物感染生理談話会、兵庫県、神戸市 (2016 年 8 月 10 日 ~ 12 日)

(4) 松井紗樹、中島正登、三浦駿希、田中優太、大西美帆子、紀藤圭治、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “シロイヌナズナ CERK1 のユビキチン化部位の同定と機能解析” 平成 28 年度植物感染生理談話会、兵庫県、神戸市 (2016 年 8 月 10 日 ~ 12 日)

(5) 吉田一誠、鈴木丸陽、須藤健吉、渋谷匡俊、島田日加瑠、元山記子、高橋昌平、大西美帆子、石橋裕子、出崎能文、賀来華江、紀藤圭治、渋谷直人 “キチン受容体キナーゼ CERK1 の自己リン酸化による制御機構の解析” 平成 28 年度植物感染生理談話会、兵庫県、神戸市 (2016 年 8 月 10 日 ~ 12 日)

(6) 増田善樹、栗原渉、渡邊瞳、関口吉則、

早船真広、出崎能文、西澤洋子、渋谷直人、賀来華江 “イネキチン受容体の動態解析へ向けた実験系構築” 平成 28 年度植物感染生理談話会、兵庫県、神戸市 (2016 年 8 月 10 日 ~ 12 日)

(7) Y. Desaki, S. Takahashi, H. Koizumi, T. Miura, K. Yashima, Y. Ishibashi, K. Kito, M. Narusaka, Y. Narusaka, H. Kaku, N. Shibuya “An E3 ubiquitin ligase, PUB4m regulates immune signaling through the interaction with Arabidopsis CERK1” 17th IS-MPMI, Portland, U.S.A (July 17-21, 2016)

(8) M. Suzuki, K. Suto, M. Shibuya, H. Shimada, N. Motoyama, S. Takahashi, I. Yoshida, M. Ohnishi, Y. Ishibashi, Z. Fujimoto, Y. Desaki, H. Kaku, K. Kito, N. Shibuya “Identification and functional analysis of autophosphorylation sites in Arabidopsis CERK1” 17th IS-MPMI, Portland, U.S.A (July 17-21, 2016)

(9) T. Shinya, Y. Hojo, Y. Desaki, J.T. Christeller, K. Okada, N. Shibuya, I. Galis “Plant defense responses to herbivores involve recognition of independent herbivore-associated molecular patterns in rice” 17th IS-MPMI, Portland, U.S.A (July 17-21, 2016)

(10) 出崎能文、高橋昌平、小泉春樹、三浦駿希、八嶋航平、石橋裕子、紀藤圭治、鳴坂真理、鳴坂義弘、賀来華江、渋谷直人 “シロイヌナズナのユビキチンリガーゼ PUB4 は CERK1 との相互作用を介して免疫応答を制御する” 平成 28 年度日本植物病理学会大会、岡山県、岡山市 (2016 年 3 月 21 日 ~ 23 日)

(11) 八嶋航平、小針政輝、上田貴志、西村いくこ、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “Evaluation of membrane traffic components involved in the MAMP-induced callose deposition in Arabidopsis” 第 57 回日本植物生理学会年会、岩手県、盛岡市 (2016 年 3 月 18 日 ~ 20 日)

(12) 高橋昌平、小泉春樹、三浦駿希、八嶋航平、石橋裕子、紀藤圭治、鳴坂真理、鳴坂義弘、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “An E3 ubiquitin ligase, PUB4, regulates immune signaling through the interaction with Arabidopsis CERK1” 第 57 回日本植物生理学会年会、岩手県、盛岡市 (2016 年 3 月 18 日 ~ 20 日)

(13) Y. Desaki, K. Yashima, M. Kohari, T. Ueda, H. Kaku, N. Shibuya “Membrane traffic components involved in MAMP-triggered callose accumulation in Arabidopsis” 36th New Phytologist Symposium “Cell biology at the plant microbe interface” Munich, Germany (November 29-December 1, 2015)

(14) Y. Desaki, S. Takahashi, K. Yashima, H. Koizumi, T. Miura, H. Ishibashi, K. Kito,

M. Narusaka, Y. Narusaka, H. Kaku, N. Shibuya “Regulation of immune signaling by an E3 ubiquitin ligase that interacts with Arabidopsis CERK1” The 11th US-Japan Scientific Seminar, Takamatsu, Kagawa (October 26-29, 2015)

(15) 高橋昌平、三浦駿希、八嶋航平、鳴坂真理、鳴坂義弘、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “CERK1 と相互作用する E3 ユビキチンリガーゼ PUB4 による免疫シグナリング制御” 平成 27 年度植物感染生理談話会、愛媛県、松山市 (2015 年 8 月 24 日～26 日)

(16) 小針政輝、八嶋航平、上田貴志、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “植物免疫応答としてのカロース蓄積に関わる膜交通系因子の解析” 平成 27 年度植物感染生理談話会、愛媛県、松山市 (2015 年 8 月 24 日～26 日)

(17) 小泉春樹、石橋裕子、紀藤圭治、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “CERK1 によるリン酸化を介した PUB4 の機能制御” 平成 27 年度植物感染生理談話会、愛媛県、松山市 (2015 年 8 月 24 日～26 日)

(18) 高橋昌平、中島正登、八嶋航平、須藤健吉、小泉春樹、三浦駿希、紀藤圭治、鳴坂真理、鳴坂義弘、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “CERK1 と相互作用する E3 ユビキチンリガーゼの機能解析” 第 56 回日本植物生理学会年会、東京都、世田谷区 (2015 年 3 月 16 日～18 日)

(19) 中島正登、渋谷匡俊、田中優太、椎野聖大、紀藤圭治、出崎能文、賀来華江、渋谷直人 “キチン受容体キナーゼ CERK1 のユビキチン化部位の同定と機能解析” 第 56 回日本植物生理学会年会、東京都、世田谷区 (2015 年 3 月 16 日～18 日)

(20) 出崎能文、十文字純一、竹田潤、鈴木丸陽、中島正登、高橋昌平、須藤健吉、八嶋航平、賀来華江、渋谷直人 “CERK1 と相互作用する E3 ユビキチンリガーゼの機能解析” 日本植物学会第 78 回大会、神奈川県、川崎市 (2014 年 9 月 12 日～14 日)

(21) 出崎能文、十文字純一、竹田潤、鈴木丸陽、中島正登、高橋昌平、八嶋航平、須藤健吉、賀来華江、渋谷直人 “CERK1 と相互作用する E3 ユビキチンリガーゼの機能解析” 平成 26 年度植物感染生理談話会、宮城県、仙台市 (2014 年 8 月 6 日～8 日)

(22) Y. Desaki, J. Jumonji, J. Takeda, M. Suzuki, M. Nakashima, S. Takahashi, K. Yashima, K. Suto, H. Kaku, N. Shibuya “Characterization of an Arabidopsis CERK1-Interacting E3 Ubiquitin Ligase” 16th IS-MPMI, Rhodes, Greece (July 6-10, 2014)

(23) 出崎能文、十文字純一、竹田潤、鈴木丸陽、中島正登、高橋昌平、八嶋航平、須藤健吉、賀来華江、渋谷直人 “CERK1 と相互作用する E3 ユビキチンリガーゼの機能解析” 平成 26 年度日本植物病理学会大会、北海道、札幌市 (2014 年 6 月 2 日～4 日)

〔図書〕(計 1 件)

(1) T. Shinya, Y. Desaki, N. Shibuya et al, (Editor: Y. Du, H. Yin) “Research progress in oligosaccharins” Springer, (2016)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

出崎 能文 (DESAKI YOSHITAKE)

明治大学・農学部生命科学科・助教

研究者番号：80711647