

平成21年 6月23日現在

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2007～2008

課題番号：19580072

研究課題名（和文） 窒素固定共生系における根粒菌のバクテロイド化の分子メカニズム

研究課題名（英文） Molecular mechanisms of bacteroid differentiation in legume-Rhizobium symbiosis

研究代表者

河内 宏 (Kouchi Hiroshi)

独立行政法人 農業生物資源研究所 植物科学研究領域 特任上級研究員

研究者番号：50391561

研究成果の概要：

これまでに分離されたいくつかのミヤコグサ Fix-変異体を対象に、マクロアレイ解析によって、それぞれの変異体を特徴付ける宿主植物側の遺伝子発現プロファイルを明らかにした。これらの結果と、変異体根粒の詳細な内部構造の観察を通じて、根粒菌の細胞内共生体(バクテロイド)化に関わる宿主因子について考究した。また、新規の Fix-変異体の遺伝分析を行い、複数の新規 Fix-遺伝子をクローニングすることに成功した。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	2,100,000	630,000	2,730,000
2008年度	1,400,000	420,000	1,820,000
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農芸化学・植物栄養学・土壌学

キーワード：窒素固定、植物・微生物間共生、バクテロイド、ミヤコグサ、Fix-変異体

1. 研究開始当初の背景

近年、モデルマメ科植物のゲノム解析とそれに基づく研究基盤整備が進んだ結果、マメ科植物と根粒菌・菌根菌の共生に関して大きな研究の進歩が生み出されつつある。とくに我が国において、モデル植物ミヤコグサのゲノム研究基盤整備が行われ、その基盤の上に、根粒菌の共生シグナル分子の認識・受容や初期相互作用に関わる宿主植物遺伝子の単離、それらの機能解析で世界をリードする研究成果が生まれている。しかし、初期の相互認識やシグナル伝達因子の解析に比べると、具体的な感染プロセス(感染糸形成)や根粒形成、また根粒菌の細胞内共生体(バクテロイド)化、細胞内共生する根粒菌の窒素固定活性を制御する宿主遺伝子の研究は遅れており、これらの研究なしには窒素固定共

生の有効利用の道は開けないと考えられる。

2. 研究の目的

マメ科植物と根粒菌の共生による窒素固定は、高等植物と微生物という2種の生物の相互作用による複雑な生物現象である。本研究では、根粒菌シグナル物質(Nod ファクター)の受容やその直下のシグナル伝達系の解析の前進を踏まえ、こうした初期応答に引き続く窒素固定共生の成立機構を解明することを目指し、バクテロイド化の実体解明とそれに関わる宿主因子の機能解明を目指す。そのため、根粒形成、細胞内共生ともに一見正常に行われるものの、窒素固定活性を発現しない植物 mutant (Fix 変異体) を材料として、これらの変異体におけるバクテロイド分化(不全)の実態を、形態観察のみではな

く、分子レベル・遺伝子レベルで詳細に解析する。これによって、変異の原因遺伝子のクローニング・機能解析とあわせ、根粒菌のバクテロイド化の機構と、それをコントロールする宿主植物側からの主要なチェックポイントを明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

これまでに分離され、その共生形質が報告されているミヤコグサ Fix-変異体は限られている。すなわち、本研究開始時点では、Sst1、Ign1、Sen1、Fen1、Ljsym105 で、いずれもミヤコグサから分離され、このうち Sst1 および Ign1 については遺伝子クローニングも報告された。また、Sen1、Fen1 についても最近、原因遺伝子のクローニングに成功したが、未だ公表には至っていない。本研究では、Ign1、Sen1、Fen1 を主な対象として、cDNA マクロアレイによる包括的な遺伝子発現プロファイルと比較解析するとともに、各変異体に形成される根粒の内部構造を光学顕微鏡、および電子顕微鏡によって観察し、主にバクテロイドおよびまたはシンビオゾームの分化・発達と、Fix-根粒の特徴である早期老化 (premature senescence) の様相を中心にして、種々の Fix-変異体の表現形質を詳細に検討した。植物材料はミヤコグサ (B-129, Gifu)、用いた根粒菌は *Mesorhizobium loti* MAFF303099 株、または Tono 株である。

4. 研究成果

(1) Fix-変異体根粒の遺伝子発現プロファイル

我々は先に、ミヤコグサの、根粒を含む各器官に由来する EST およそ 12 万配列から、重複を省いて選抜された約 19,000 クローンをスポットした cDNA マクロアレイを作成し、それを用いてミヤコグサ根粒形成過程の包括的な遺伝子発現プロファイリングを行った (Kouchi et al., 2004)。本研究では、同じリソースを用い、メンブレンへの Spotting の方法を改良し、精度と再現性を高めた cDNA アレイを再構築し、これを用いて、野生型根粒、ign1、sen1、fen1 など各 Fix-変異体根粒の遺伝子発現プロファイル調べた。比較の対象として、 Δ nifH 菌 (ニトロゲナーゼの構造遺伝子を欠損する株) によって形成された Fix-根粒を解析の対象に含めた。

根粒形成はきわめてダイナミックな遺伝子発現変動を伴うことがわかっており、とくに根粒で特異的に発現が誘導される遺伝子は nodulin 遺伝子と呼ばれている。これらのうち発現量の増大のおおきなもの約 350 クローンを選び、非感染根での発現量を 1 としたときの、野生型根粒および Δ nifH を含む各 Fix-根粒における相対的な発現パターンを図1に示した。

この結果から明らかなように、nodulin 遺伝子の発現プロファイルは全体として Δ nifH 菌による根粒を含む Fix-根粒と野生型根粒の間できわめて類似していた。すなわち、これら根粒特

異的な遺伝子の発現誘導が、窒素固定活性の有無よりも、むしろ根粒器官形成のプログラムと密接に結びついていることがわかる。

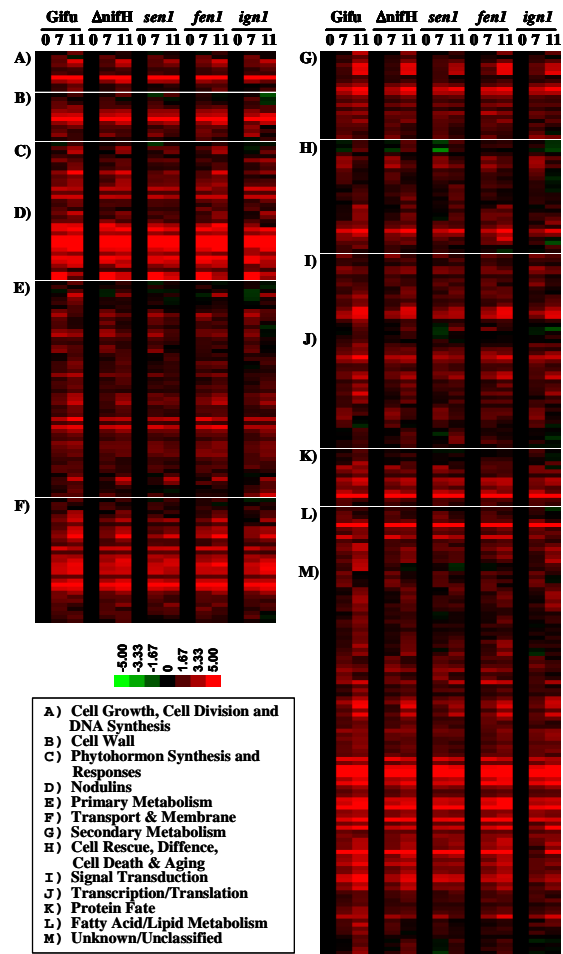


図1 根粒特異的な遺伝子の発現プロファイル。およそ 350種類の遺伝子について、機能分類し、クラスター分析を行った。数字は接種後日数。結果は野生型根粒を 1 とする log2 対数表示に基づく。

しかしながら、野生型根粒との比較において、各 Fix-根粒の遺伝子発現パターンを詳しく比較すると、それぞれの変異体ごとに特徴的な遺伝子発現の変動が認められた。根粒菌接種後 7 日目の根粒での変動は全体として少なく、 Δ nifH 根粒では、野生型根粒に比べて有意に変動する遺伝子は認められなかった。Sen1 変異体でも、変動はきわめて小さく、一方、Fen1、Ign1 変異体根粒ではそれぞれに特徴的な遺伝子発現変動が認められた。野生型根粒ではすでに十分に高い窒素固定活性が発現する接種後 16 日目根粒では、それぞれの変異体において大規模な遺伝子発現の変動が認められた。しかし、 Δ nifH 根粒での変動遺伝子の数は少なく、窒素固定活性が発現しないということ自体は、宿主細胞側の遺伝子発現パターンに大きな影響を与えていないことが明らかになった。Sen1 (Suganuma et al., 2003) および Ign1 (Kumagai et al., 2007) はともに窒素固定活性をほとんど完全

に欠くが、Fen1 変異体根粒は弱い窒素固定活性を示す (Imaizumi-Anraku et al., 1997; Kawaguchi et al., 2002)。16 日目についてみると、 Δ nifH 根粒での有意な発現変動を示す遺伝子の多くは、他の Fix-変異体の結果にも含まれており、とくに sen1 根粒ではほとんど完全に包含していた。その上に、それぞれの Fix-根粒に特異的な変動遺伝子が見いだされた(図2)。

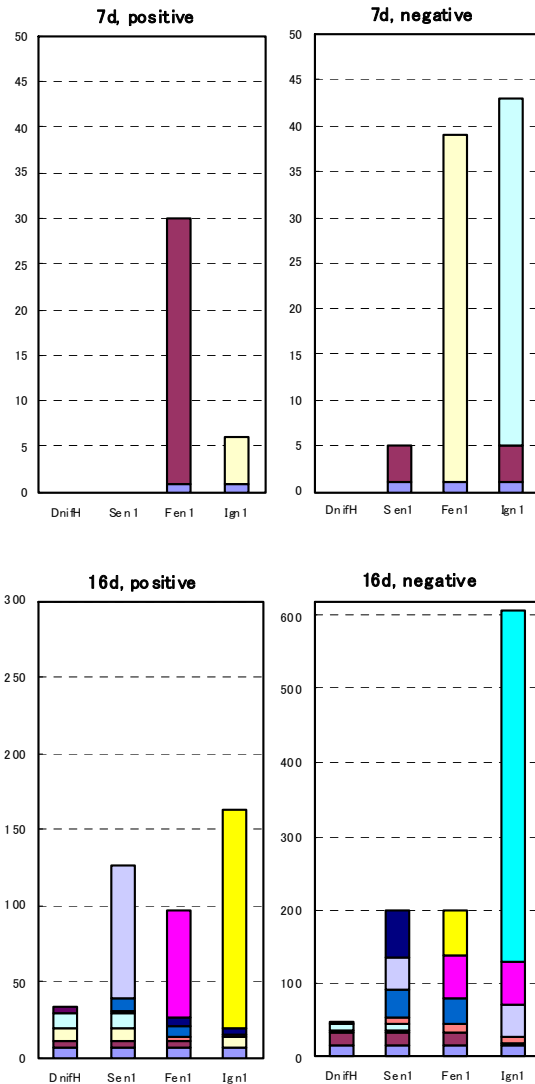


図2 Fix-根粒における発現変動遺伝子の分布。野生型根粒に比べて有意な変動を示す EST の総数を示してある。各図における同一色は同一の遺伝子群を示す。

Ign1 変異体は他の変異体に比べて著しく急速なシンビオゾーム/バクテロイドの崩壊、さらに根粒感染細胞の崩壊 (早期老化: premature senescence) を示す。従って ign1 変異体根粒においてもっとも著しい遺伝子発現変動 (とくに抑制的変動) が起こっているという事実は、こうした早期老化の急速な進行と結びついている可能性が高い。

G	D	S	F	I	GeneID	Annotation
					MWM005g11 r	L-asparaginase [Glycine max]
					GNF067g08	L-asparaginase [Glycine max]
					MPD090h08 f	L-asparaginase [Glycine max]
					GNF017h08	putative L-asparaginase [Oryza sativa]
					GNF021a08	
					GNF077g09	
					GNF071h01	cysteine protease 1 [Trifolium repens]
					GNF032f12	
					GENL006c02	CwfJ-like family protein [Arabidopsis thaliana]
					GNF010b08	putative purple acid phosphatase precursor
					MPD016b07 f	carboxypeptidase type III [Theobroma cacao]
					MPD083g06 f	probable carboxypeptidase C (EC 3.4.16.5)
					GNF037h07	cysteine proteinase
					GNF089d01	cysteine protease 8 [Trifolium repens]
					MPD022a11 f	probable carboxypeptidase C (EC 3.4.16.5)
					MPD009d04 f	carboxypeptidase Y-like protein
					MPD077a03 f	probable carboxypeptidase C (EC 3.4.16.5)
					MPD002b05 f	Vignain precursor (Cysteine proteinase)
					GNF052h06	Mtn21 [Medicago truncatula]

G	D	S	F	I	GeneID	Annotation
					GENF045b12	expressed protein [Arabidopsis thaliana]
					MWM064e04 r	oxygenase-related [Arabidopsis thaliana]
					MWM066c03 r	glutamate-rich protein [Lotus japonicus]
					GNF043f02	serine carboxypeptidase S10 family protein
					GNF042f11	Nj21 [Lotus japonicus]
					GNF018g11	
					MWM199f06 r	Thiazole biosynthetic enzyme, chloroplast precursor
					MWM158a01 r	glutamyl-tRNA reductase precursor [Glycine max]
					GNF097d01	unknown [Glycine max]
					MWM024e08 r	expressed protein [Arabidopsis thaliana]
					MWM056a08 r	hemoglobin - Trema tomentosa
					MWL080e04 r	nodule-enhanced sucrose synthase [Pisum sativum]
					GNF069g12	carbonic anhydrase [Lotus japonicus]
					MWM222c03 r	AG-motif binding protein-1 [Nicotiana tabacum]
					MWL061g01 r	expressed protein [Arabidopsis thaliana]
					MWM080d10 r	hypothetical protein - tomato
					GENF004e06	beta-amylase PCT-BMY1 [Solanum tuberosum]
					GNF029d01	expressed protein [Arabidopsis thaliana]
					MPDL073a06 f	Sucrose synthase (Nodulin-100)
					MWM213a10 r	transferase family protein [Arabidopsis thaliana]
					MWM249h09 r	
					MWM191g12 r	hypothetical protein F18B13.24 [imported]
					GENF015b04	expressed protein [Arabidopsis thaliana]
					MPD014d11 f	unknown [Arabidopsis thaliana]
					GNF022d08	
					GNF071h08	
					GNF086b12	DEAD box RNA helicase [Pisum sativum]
					GNF098g07	expressed protein [Arabidopsis thaliana]
					GENF031d01	GD5L-motif lipase/hydrolase family protein
					GNF038h11	pectinesterase (EC 3.1.1.11) precursor - mung bean
					GENF053d04	BTB/POZ domain-containing protein
					MR014e02 f	Isoflavone reductase homolog
					GNF045c06	glycosyl hydrolase family protein 17
					MPD026b08 f	expressed protein [Arabidopsis thaliana]
					GNF091e02	putative chloroplast thiazole biosynthetic protein
					MPD074b02 f	pectinesterase (EC 3.1.1.11) precursor - garden pea
					MPDL019h09 f	putative disease resistant protein rga3
					MWL032c11 r	Asparagine synthetase [glutamine-hydrolyzing] 2
					GENF034e08	Asparagine synthetase [glutamine-hydrolyzing] 2
					GNF010e03	
					MWL071e02 r	cytidine deaminase (CDD)
					MR097c12 f	zinc finger (GCCH-type) family protein
					GENL081a10	hypothetical protein At2g30600 [imported]
					MWM123f07 r	
					MPD011b08 f	expressed protein [Arabidopsis thaliana]

図3 Fix-根粒における主な発現変動遺伝子(16 日目)。G:野生型;D: Δ nifH;S: sen1;F: fen1;I: ign1。色分け表示は図1と同様。

より具体的に、16 日目根粒における発現変動遺伝子の annotation を調べた (図3)。野生型に比べて発現が顕著に増加する遺伝子には、Cysteine protease をはじめとして、分解系の酵素が多く含まれ、これらは根粒の早期老化に対応している。しかし、fen1 変異体根粒では、この傾向は顕著でなく、総じてこの変異体の遺伝子発現プロファイルは他の変異体とは大きく異なっていた。一方、発現が減少するクローンの中には、asparagine synthase, sucrose synthase, carbonic anhydrase など機能既知の nodulin 遺伝子のほか、LjN21 など感染細胞に特異的と思われる nodulin 遺伝子群が含まれていた。

なお、これらの発現変動遺伝子の多くについてリアルタイム RT-PCR によって経時的な

発現経過をしらべたところ、そのほとんどにおいてアレイ解析の結果が確認された。

(2) Fix-変異体根粒の内部構造

次に、これら Fix-変異体に形成された根粒の内部構造について調べた。一般的に、窒素固定活性の弱い（または無い）Fix-変異体根粒は先に述べたように早期老化の兆候を示すが（図4）、その詳細な観察はこれまであまり行われてこなかった。

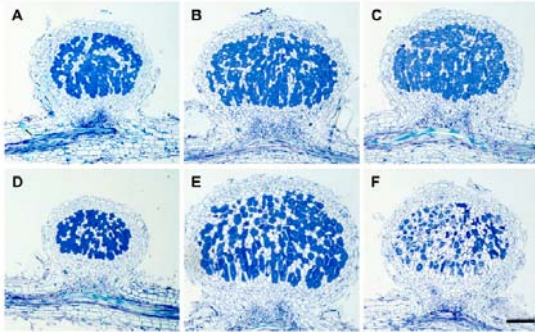


図4 Fix-変異体 *ign1* 根粒における早期老化。上、野生型；下、*ign1*。(A, D)、接種後 14 日目；(B, E)、17 日目；(C, F)、21 日目。Bar=200 μ m

このような早期老化のため、成熟根粒の観察では変異体ごとの特徴を把握できない可能性が高いと判断されることから、窒素固定活性の発現する 10-13 日目よりも早い段階の根粒内部構造を透過型電子顕微鏡により観察することとした。

まず野生型根粒では、根粒菌接種後およそ 7-8 日目には根粒菌の細胞内共生が成立し、根粒の器官形成もほぼ完成する（図5A）。多くの場合、シンビオゾームは1個のバクテロイドを含むが、根粒の肥大成長に伴って複数のバクテロイドを含むものも多くなる。またダイズ根粒などと違い、ミヤコグサ根粒ではシンビオゾーム（ペリバクテロイド）膜（PBM）が、バクテリア細胞壁に近接しており、バクテロイドと PBM の間に空間（peribacteroid space）が明瞭に認められることは少なかった。これに対して、*ign1* 根粒（図5B）や *sym105* (Hossain et al., 2006, 図5C) では 7-10 日目の根粒感染細胞で、シンビオゾームの肥大、形態異常、そして lytic vacuole の存在などが明瞭に観察された。すなわちこれらの変異体では、共生のきわめて初期から細胞内共生の基本単位であるシンビオゾームを中心に共生の破綻が起きていることが明らかである。しかしながら、 Δ nifH 根粒では、ややシンビオゾームの肥大傾向が認められるものの、このような共生の破綻の徴候は認められなかった（図5D）。従って、*ign1* や *sym105* 根粒に認められるこうした細胞内共生の破綻は、単にバクテロイドの窒素固定活性が発揮されないことの結果とは考えられず、むしろその原因である可能性が高い。*Sen1*, *fen1* 根粒では、光学顕

微鏡観察の結果から、早期老化の進行は緩やかであることが認められた。これらの変異体根粒の電子顕微鏡による感染細胞やシンビオゾームの観察は現在続行中である。

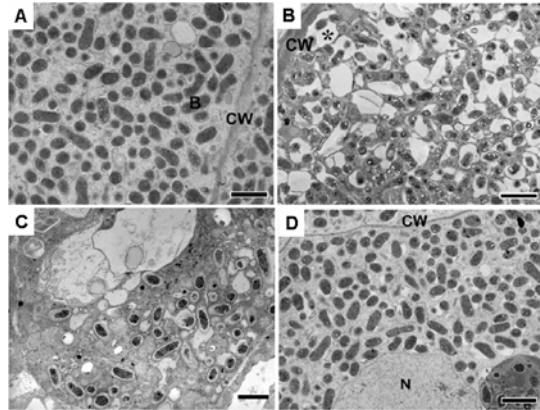


図5 野生型根粒(A, 接種後 10 日目)、*ign1* 根粒(B, 9 日目)、*sym105* 根粒(C, 9 日目)、および Δ nifH 根粒(D, 10 日目)の感染細胞の電子顕微鏡像。Bar=2 μ m

一方で、同様に窒素固定活性をほとんど示さない Fix-変異体でも、*sym105* や *ign1* とは異なって、このような極端な細胞内共生の破綻を示さない場合もある。我々は最近、新たに 2 系統のミヤコグサ Fix-変異体からの遺伝子クローニングに成功したが、そのうちの 1 つ、*sym102* 変異体では 9-10 日目の根粒感染細胞のシンビオゾームやバクテロイドの形態には野生型根粒との違いはほとんど見られない（図6A）。またもう 1 つの変異体である *sym89* では、明らかなシンビオゾームの膨潤やバクテロイドの異常が認められるものの、その様相は *jgn1* や *sym105* の場合とは全く異なっていた。

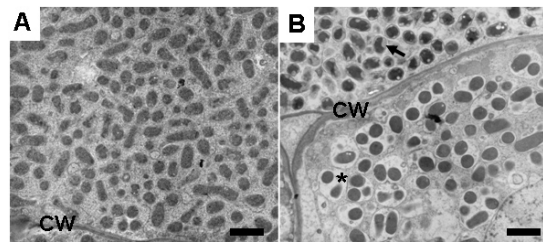


図6 新たに遺伝子クローニングに成功した *Ljsym102*(A) と、*Ljsym89*(B)根粒感染細胞の電子顕微鏡写真。*Sym89* 変異体のバクテロイド異常(矢印)とシンビオゾーム肥大(*印)を示してある。Bar=2 μ m

以上のように、Fix-変異体に形成される根粒は、共生のきわめて初期段階においてシンビオゾームの崩壊など共生の破綻を示すものから、一見して明らかな共生破綻の徴候を示さないものまで、変異体ごとにその表現型の特徴は異なっている。もちろん、根粒の早期老化現象は、多かれ少なかれ、Fix-根粒の共通した特徴であって、窒素固定活性のない、従って宿主植物に対してメリットのない細胞内共生微生物を排除しようと

する植物の適応的な応答という側面を見逃すことはできない。しかしながら、*ign1* 根粒や *sym105* 根粒におけるきわめて急激な細胞内共生の破壊は、これら変異体の原因遺伝子が、根粒菌のバクテロイド化、あるいは共生単位としてのシンビオゾームの形成と維持に直接的な役割を担っていることを強く示唆するものである。*Ign1* 変異体の原因遺伝子はすでに報告したように、病原菌応答における細胞死の制御に関与するタンパク質と共通するドメイン構造を持っていることが明らかになっており、現在その機能解析を続けている。また *sym105* については、現在、遺伝子クローニングの最終段階にある。

(3)新規 Fix-変異体系統の確立とマッピング

ミヤコグサやタルウマゴヤシなどのモデルマメ科植物の共生変異体を用いた分子遺伝学的研究はこれまで、根粒菌の共生シグナル物質 (Nod ファクター) の受容体や、その直下の初期シグナル伝達系に集中しており、具体的な感染プロセス (感染糸形成) や根粒形成のメカニズム、さらには共生菌の窒素固定活性発現に関わる宿主植物側の遺伝子に関する研究はきわめて少ない。様々な実験的証拠から、根粒菌の窒素固定活性の発現が宿主植物との相互作用によって支配されていることは明らかである。このような「機能的共生」の成立に関わる植物・微生物間相互作用の解明のためには、可能な限り多数の Fix-遺伝子座を同定することが必要不可欠の前提である。

そのため、従来の EMS 処理に加えて、培養変異や重イオンビーム照射などの手法を用いて作成したミヤコグサ M2 種子を大規模にスクリーニングし、感染プロセスと根粒器官形成に異常を来した Hist-変異体、および窒素固定活性に異常を示す Fix-変異体系統の確立と遺伝解析を進めた。その結果、これまでに重イオンビーム照射 M2 の約 84,000 系統から、Fix-16 系統、Hist-候補 2 系統をラフマッピングし、新規 Fix-7 系統、Hist-候補 2 系統を同定した。また、新規に EMS 処理されたミヤコグサ MG-20 由来の Fix 変異体候補植物から、12 系統の Hist-変異体候補を得た。また、培養変異によって、1 系統の Hist-、4 系統の Fix-を樹立した。

これらの変異体をミヤコグサ遺伝地図上にラフマッピングし、その結果、新規の変異体と予想されるものについてファインマッピングと遺伝子ウォーキングを行い、Fix-系統については、*Ljsym102*、*Ljsym89* について新たに原因遺伝子を特定することができた。

(4)今後の展開

特定できた Fix-遺伝子について、分子遺伝学的手法、および生化学的手法を駆使してその機能解明を目指す。アレイ解析についてはこんにち、精度が高くまた遺伝子数も多いオリゴアレイがミヤコグサについても利用可能となっており、

これらを用いて、本研究で対象とした変異体のみでなく、本研究開始後に分離された Fix-変異体も含めて、詳細な解析を行いたいと考えている。また、これら Fix-原因遺伝子は、根粒の窒素固定能力の大小に直接関わるものが少なくないと考えられるところから、同定された Fix-遺伝子について、それらの過剰発現が窒素固定活性に与える影響についても解析していく予定である。

(5)引用文献

- Kouchi, H. et al. (2004) Large-Scale Analysis of Gene Expression Profiles during Early Stages of Root Nodule Formation in a Model Legume, *Lotus japonicus*. *DNA Research* **11**:263-274.
- Suganuma N. et al. (2003) The *Lotus japonicus Sen1* gene controls rhizobial differentiation into nitrogen-fixing bacteroids in nodules. *Mol Genet Genomics* **269**: 312-320.
- Kumagai, H. et al. (2007) A novel ankyrin-repeat membrane protein IGN1 is required for persistence of nitrogen-fixing symbiosis in root nodules of *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* **143**: 1293-1305
- Imaizumi-Anraku, H. et al. (1997) Two ineffective-nodulating mutants of *Lotus japonicus* - Different phenotypes caused by the blockage of endocytotic bacterial release and nodule maturation. *Plant Cell Physiology* **38**: 871-881.
- Hossain, Md. S. et al. (2006) A Novel Fix⁻ Symbiotic Mutant of *Lotus japonicus*, *Ljsym105*, Shows Impaired Development and Premature Deterioration of Nodule Infected Cells and Symbiosomes. *Molecular Plant-Microbe Interact.* **19**: 780-788.

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)

- Asamizu, E., Shimoda, Y., Kouchi, H., Tabata, S. and Sato, S. (2008) A positive regulatory role for *LjERF1* in the nodulation process is revealed by systematic analysis of nodule-associated transcription factors of *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* **147**: 2030-2040(査読有)
- Nomura, M., Tan, D.-V., Arunothayanan, H., Asamizu, E., Tabata, S., Kouchi, H. and Tajima, S. (2008) The 5'-end expressed sequence tags of *Lotus japonicus*. *Plant Biotechnology* **25**(2): 173-175(査読有)
- Deguchi, Y., Banba, M., Shimoda, Y., Chechetka, S.A., Suzuri, R., Okusako, Y., Ooki, Y., Toyokura, K., Suzuki, A., Uchiumi,

T., Higashi, S., Abe M., Kouchi, H., Izui, K. and Hata, S. (2007) Transcriptome Profiling of *Lotus japonicus* Roots during Arbuscular Mycorrhiza Development and Comparison with That of Nodulation. *DNA Res.* 14: 117-133(査読有)

Kumagai, H., Hakoyama, T., Umehara, Y., Sato, S., Kaneko, T., Tabata, S. and Kouchi, H. (2007) A novel ankyrin-repeat membrane protein IGN1 is required for persistence of nitrogen-fixing symbiosis in root nodules of *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* 143: 1293-1305(査読有)

[学会発表] (計 10 件)

箱山雅生, 河内宏, 菅沼教生 (2009) 共生窒素固定に必須の宿主因子 第 50 回日本植物生理学会年会 (2009 年 3 月 21 日、名古屋) S10-7

柴田哲, 河内宏, 梅原洋佐 他 (2009) イオンビーム照射変異体を用いたミヤコグサ新規 Fix-変異体の単離 同上 P441

箱山雅生, 河内宏, 菅沼教生 他 (2009) 共生窒素固定に必須なミヤコグサ FEN1 タンパク質の機能解析 同上 1pF14

山谷紘子, 河内宏, 梅原洋佐 他 (2009) マメ科モデル植物ミヤコグサの窒素固定活性発現に関わる変異体 *Ljsym102* の解析 同上 1pF13

矢野幸司, 梅原洋佐, 河内宏 他 (2009) ミヤコグサの感染糸形成に関与する LRR レセプター様キナーゼ ALB1 の解析 同上 1pF12

林正紀, 河内宏, 梅原洋佐 他 (2008) 特定根粒菌株に対して非親和性を示す Rj4 遺伝子保有ダイズ解析 日本育種学会 (2008 年 10 月 11~12 日・彦根)

Md. S. Hossain, 梅原洋佐, 河内宏 他 (2008) ミヤコグサ Fix-変異体 *Ljsym89* の表現型と原因遺伝子の解析 第 49 回日本植物生理学会年会 (2008 年 3 月 20~22 日・札幌) 1pI15

箱山雅生, 河内宏 他 (2007) 共生窒素固定活性を制御する FEN1 の機能解析 植物微生物研究会第 17 回研究交流会 (2007 年 9 月 17 日、鹿児島) 講演要旨集 p107-108

矢野幸司, 梅原洋佐, 河内宏 他 (2007) ミヤコグサの感染糸形成に関与する ALB1 の解析 同上 講演要旨集 p22-23

Md.S. Hossain, 梅原洋佐, 河内宏 他 (2007) ミヤコグサ Fix-変異体 *Ljsym89* の解析とポジショニング 同上 講演要旨集 p18-19

[その他] (計 2 件)

河内宏・今泉(安楽)温子・梅原洋佐 (2008) 「モデル植物を用いた植物-微生物共生研究の最近の進歩」植物感染生理談話会論文集(第 44 号)平成 20 年度植物感染生理談話

会 茨城県常陸大子 2008 年 8 月 7 日
Kouchi, H., (2007) Molecular Genetics of Symbiotic Plant-Microbe Interactions Using a Model Legume, *Lotus japonicus*. In “Induction and genetic Analysis of Agronomically Useful Genes by Mutations”. Gamma Field Symposia, No. 46 p.7-21 (Institute of Radiation Breeding, NIAS)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

河内 宏 (Kouchi Hiroshi)

独立行政法人 農業生物資源研究所

植物科学研究領域 特任上級研究員

研究者番号:50391561

(2) 研究分担者

(3) 連携研究者

梅原洋佐 (Umehara Yosuke)

独立行政法人 農業生物資源研究所

植物科学研究領域 主任研究員

研究者番号:00391558