

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 6 日現在

機関番号：63904

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25291066

研究課題名(和文)根粒形成とメリステム形成の共通制御基盤の解明

研究課題名(英文)Elucidation of common regulatory mechanisms for nodule and meristem development

研究代表者

川口 正代司(Kawaguchi, Masayoshi)

基礎生物学研究所・共生システム研究部門・教授

研究者番号：30260508

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,700,000円

研究成果の概要(和文)：マメ科植物の根粒形成は、根からシュートへ伝達される「根由来シグナル」とシュートから根に伝達される「シュート由来シグナル」より制御されている。本課題において、ミヤコグサのCLE-RSペプチドが糖修飾されていること、システミックに根粒形成を抑制すること、HAR1受容体と直接結合すること、根からシュートへと遠距離移行しうることを共同研究により明らかにし、「根由来シグナル」の分子実体であると結論づけた。一方、CLE-RS過剰発現体やhar1変異体を用いた網羅的なホルモン分析から「シュート由来シグナル」の候補物質としてサイトカイニンを特定するとともに、茎頂メリステム制御との共通基盤を明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Root nodules are controlled by the root-to-shoot-to-root negative feedback loop called autoregulation of nodulation (AON). In *Lotus japonicus*, AON is mediated by CLE-RS genes and the receptor kinase HAR1 that functions in the shoot. However, the mature structures of CLE-RS peptides and the molecular nature of CLE-RS/HAR1 signaling remain elusive. In this project we show that CLE-RS2 is a post-translationally arabinosylated glycopeptide derived from the CLE domain. Chemically synthesized CLE-RS glycopeptides cause significant suppression of nodulation and directly bind to HAR1 in an arabinose-chain-dependent manner. In addition, CLE-RS2 glycopeptide produced in the root is found in shoot xylem sap. We thus propose that CLE-RS glycopeptides are the long sought mobile signals responsible for the initial step of AON. In addition we show that, CLE-RS-HAR1 signaling activates the production of cytokinins in shoots, which have an SDI-like capacity to systemically suppress nodulation.

研究分野：植物発生遺伝学

 キーワード：根粒形成 遠距離シグナリング 糖修飾ペプチド 根由来シグナル シュート由来シグナル 茎頂メリ
 ステム サイトカイニン ミヤコグサ

1. 研究開始当初の背景

マメ科植物と根粒菌の相互によって誘導される共生窒素固定器官・根粒は、植物の可塑性な発生研究のモデルとして非常に興味深い器官である。根粒形成の誘導因子は根粒菌が分泌する Nod ファクター(リポキチンオリゴ糖)であり、Nod ファクターはサイトカイニンシグナリングを介して根の皮層細胞に分裂を誘導し根粒原基を形成する。また、Nod ファクターは遠距離シグナル物質を介した全身的な負の制御系を駆動し、根粒の過剰形成を抑制する。これを根粒形成のオートレギュレーション(AON)と呼ぶ。根粒形成と AON の分子メカニズムを明らかにするために、申請者は日本に自生するマメ科のモデル植物ミヤコグサを用いて共生変異体の大規模スクリーニングを行い、これまでに Nod ファクターシグナル伝達や根粒形成制御に必要とされる26の遺伝子座を特定してきた。

その中の *har1* 根粒超着生変異体は、接ぎ木実験によりシュートで機能し、「シュート由来シグナル」が合成できない変異体であることを明らかにした。原因遺伝子を特定したところ *HAR1* は LRR 型レセプターキナーゼをコードしており、シロイヌナズナでは茎頂メリステム(SAM)の形成を負に制御する *CLAVATA1* (*CLV1*)と最も高い相同性が検出された。また、根粒の超着生のみならず SAM が *clv1* 変異体のように肥大化した *klavier* 変異体の解析から、*KLAVIER* は *HAR1* と同様にシュートで機能し、原因遺伝子はシロイヌナズナの SAM を制御する RPK2 受容体型キナーゼと最も高い相同性を示すことを見出した。さらに茎頂メリステムの維持に関わるとされる *CLV2* 遺伝子のミヤコグサにおける機能解析を行ったところ、*CLV2* も SAM の維持のみならず、根粒形成制御に働いていることを見出した。これらの知見は、根粒と茎長メリステムという全く異なる発生現象の制御系において、共通の制御因子が複数関わっていることを意味している。

一方、*HAR1* 等の受容体のリガンドは根からシュートへと発信される「根由来シグナル」であることが想定される。申請者はミヤコグサのゲノム情報から「根由来シグナル」の有力候補として短いペプチドをコードする *CLE-RS1*, *CLE-RS2* を発見した。*CLE-RS1/RS2* の発現は、ミヤコグサ根粒菌の Nod ファクターにより根で顕著に誘導され、*HAR1*, *KLAVIER* 依存的にシステム的に根粒形成を強く抑制することから、シュートで機能する *HAR1* や *KLAVIER* に受容されると考えられる。また *HAR1*, *KLV* は *CLE-RS1/RS2* ペプチドを受容することによって、「シュート由来シグナル」を合成すると考えられる。

2. 研究の目的

本研究では以上の背景と進捗状況を踏まえ、次の3点を研究目的とした。

- (A) 根からシュートへの遠距離シグナル伝達の解明
- (B) シュートから根への遠距離シグナル伝達の解明
- (C) 根粒形成とSAMの共通制御因子よりなる発生制御システムの解明

3. 研究の方法

(A) 根からシュートへの遠距離シグナル伝達の解明について
ミヤコグサから特定した *CLE-RS1/RS2* ペプチドの活性型分子構造の特定と *HAR1*, *KLV* 受容体との結合実験を行う。また *CLE-RS1/RS2* ペプチドの根からシュートへの遠距離移行を証明する。

(B) シュートから根への遠距離シグナル伝達の解明について
シュート由来シグナルのバイオアッセイ系を構築するとともに、網羅的なホルモン分析等により *HAR1* の下流で合成される因子を探索する。またシュート由来シグナルを根で受容する *Kelch motif* を持った F-box タンパク質 TML 遺伝子の分子機能を解明する。

(C) 根粒形成とSAMの共通制御因子よりなる発生制御システムの解明について
シュート由来シグナルの候補物質をミヤコグサの葉や SAM に投与することによって影響を解析する。Nod ファクターはサイトカイニンシグナル伝達を活性化させることが知られているため、サイトカイニンシグナル伝達と *CLE-RS1/RS2* を介した全身制御系の関連を明らかにする。

4. 研究成果

(A) 根からシュートへの遠距離シグナル伝達の解明について
ミヤコグサの *CLE-RS1*, *-RS2* 遺伝子を根で過剰発現するとシステム的に根粒形成は抑制されるが、それらのペプチドを人工合成し、葉の切り口から与えても根粒の数は全く減少しない。1 mMの高濃度でも全く抑制効果が認められなかった。ここで *CLE-RS* ペプチドが翻訳後修飾を受け、活性型となる可能性が考えられた。

ミヤコグサの毛状根とシロイヌナズナ形質転換体の実生の液体培養により液体中に分泌される産物を調べてみると、7位のヒドロキシプロリンがアラビノース化された *CLE* ペプチドが検出された。そこで名大松林博士らの協力によりアラビノース修飾された *CLE-RS1*, *-RS2* が合成され、このペプチドを人工合成し子葉の切り口から与えたところ、100 nMの濃度で根粒形成をシステム的に抑制する生理活性があることが示された。さらに *HAR1* との相互作用を調べてみると、アラビノース鎖のない *CLE* ペプチ

ドはヨードラベルされた糖修飾CLE-RSペプチドとHAR1の結合を阻害しなかったが、アラビノース修飾されたCLE-RSペプチドは阻害した。このことから、アラビノース修飾されたCLE-RSペプチドがHAR1のリガンドであることが明らかとなった。

糖修飾されたCLEペプチドは根からシュートへと長距離伝達されるかについて調べた。ダイズの胚軸から毛状根を誘導し、そこにミヤコグサのCLE-RS2を発現させ、後にダイズ導管液を回収しLC-MS/MSで分析した。その結果、導管液中にアラビノース修飾されたミヤコグサのCLEペプチドが検出された。糖修飾を受けたCLE-RS2ペプチドが、器官間を長距離移行しうることをはじめて示すことに成功した。以上の結果から、アラビノース修飾を受けたCLE-RSペプチドが、「根由来シグナル」の分子の実体の有力候補と考えられた。

また、根粒形成の正の制御因子である転写因子NINがCLE-RS1, RS2のプロモーター領域に直接結合することで転写を活性化し、HAR1を介した全身制御系を駆動することを明らかにした。NINは根粒形成を誘導するとともに、全身的な負の制御系を駆動していたのである。

(B) シュートから根への遠距離シグナル伝達の解明について

「シュート由来シグナル」の分子の実体を秋からするために、理研の榊原博士らの協力を得てAON作動時の網羅的な植物ホルモンの分析を行った。用いたのはCLE-RS1, -RS2を過剰発現した形質転換体、野生型、*har1*変異体である。各種ホルモン分析の結果、サイトカイニンの前駆体であるN6-(2-isopentenyl)adenine riboside 5'-phosphates (iPRPs)の内生量が、CLE-RS1, -RS2を過剰発現した形質転換体で野生型より多く、逆に*har1*変異体で少ないという相関データが得られた。サイトカイニンは細胞分裂を誘導し、根粒形成の正の制御因子として機能することが知られているが、予期せぬことに、根粒形成を抑制する「シュート由来シグナル」の候補として浮かび上がってきた。

次にミヤコグササイトカイニンの投与実験を行った。根に局所的に与える実験では、皮層の細胞分裂を誘導し根粒原基を形成することが示されている。人工サイトカイニンのBAPを子葉の切断面から与えると、システム的に根粒形成の抑制活性を示した。続いて*tml*変異体にBAPを与えると、根粒形成の抑制は全く検出されず、むしろ若干増えるという結果が得られた。さらにサイトカイニン合成の鍵遺伝子である*IPT3*の発現を調べてみると、根粒菌の感染によって*IPT3*が葉でシステム的に誘導されること、その発現部位はHAR1が発現する篩部と同じであること、シュートにおける*IPT3*の誘導は*har1*変異体では観察されないことなど、SDIをサイトカイニンと考えても矛盾しない結果が得られた。

サイトカイニンは葉から根へと遠距離移行するのであろうか。13C, 15Nでラベル化したサイトカイニンを子葉の切り口から与え、根への移動が調べられた。ラベル化サイトカイニン及びその代謝産物は、投与してから4時間以降に根の先端部に蓄積していた。以上の知見をまとめると、CLE-RSペプチドを受けたHAR1が葉でサイトカイニンの合成を促進し、それが根に伝達され、TMLを介して根粒形成を抑制していると考えられた。

(C) 根粒形成とSAMの共通制御因子よりなる発生制御システムの解明について

根粒形成とSAMの誘導にはサイトカイニンが必要である。サイトカイニンの投与は根に皮層細胞の分裂と肥大を誘導しpseudonoduleを形成することが知られており(Arora et al. 1959)、エンドウの根では核内倍加を誘導することも報告されている(Torrey 1961, Libbenga and Torrey 1973)。さらにENODなどのearly nodulin遺伝子の発現を誘導するのみならず、皮層細胞分裂から根粒原基を誘導する。一方、カルスからのシュート再生にはSAMの形成が必要であり、比較的高濃度のサイトカイニンが必要である。また形態上の共通性も観察される。根粒原基もSAMもドーム型構造をしているからである。

根粒形成の自己制御であるオートレギュレーションの現象は1952年に報告されたが、SAMにも同様な自己制御機構が古くから知られている。これはSAMのsurgicalな切除による再生現象に基づく(Pilkington 1929, Sussex 1964)。laser ablationによりマトのWUSを発現するCZ領域の細胞を除去する実験も行われている。レーザー照射後1日目では打ち抜かれたCZ領域の周辺領域でWUSが発現し、4日目に新たなメリステムセンターが再生する(Reinhardt et al. 2005)。WUSはCLEペプチドを誘導し、CLEはWUSの発現を強く抑制するフィードバックループを形成しているので、WUSの除去はCLEペプチドを介したnegative feedback loopを弱め、WUSの発現を誘導すると思われる。以上の現象はSAMによるSAMの制御、すなわちSAMのオートレギュレーションとも呼べる現象である。

このことに気付き、SAMの自己制御的な現象を自己組織的なfeedback modelを導入した数理モデル解析によって再検討した。これまでSAMパターン形成において、細胞分裂による領域拡大での増殖モードが重要であり、それはWUS-CLV3相互制御のパラメータに依存して4種類に分類できることを示して来た(Fujita et al. 2011)。そこで増殖モードがどのような機構で制御されているのかを調べるために、空間条件を離散空間から連続空間に変更し、空間の刻み値を時間依存的に変化させることにより領域拡張の効果を検証した。その結果、パラメータにより定義される“パターン形成の強さ”に依存して増殖モードが変化することが明らかになった。つまり“パターン形成の強さ”が

大きくなるにつれて、fluctuation mode、emergence mode、division mode、elongation modeへと変化することが明らかになった。

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 32 件)

Nagae, M., Parniske, M., Kawaguchi, M., and Takeda, N. (2016). The thiamine biosynthesis gene *TH1* promotes nodule growth and seed maturation. *Plant Physiol.* *172*, 2033-2043. doi: 10.1104/pp.16.01254. 査読有り

Nagae, M., Parniske, M., Kawaguchi, M., and Takeda, N. (2016). The relationship between thiamine and two symbioses: root nodule symbiosis and arbuscular mycorrhiza. *Plant Signal. Behav.* *11*, e1265723. doi: 10.1080/15592324.2016.1265723. 査読有り

Nishida, H., Handa, Y., Tanaka, S., Suzaki, T., and Kawaguchi, M. (2016). Expression of the CLE-RS3 gene suppresses root nodulation in *Lotus japonicus*. *J Plant Res.* *129*, 909-919. doi: 10.1007/s10265-016-0842-z. 査読有り

Tsuzuki, S., Handa, Y., Takeda, N., and Kawaguchi, M. (2016). Strigolactone-induced putative secreted protein 1 is required for the establishment of symbiosis by the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Mol. Plant Microbe Interact.* *29*, 277-286. doi: 10.1094/MPMI-10-15-0234-R. 査読有り

Yano, K., Aoki, S., Liu, M., Umehara, Y., Suganuma, N., Iwasaki, W., Sato, S., Soyano, T., Kouchi, H., and Kawaguchi, M. Function and evolution of a *Lotus japonicus* AP2/ERF family transcription factor that is required for development of infection threads. *DNA Res.* 2016 Dec 27. doi: 10.1093/dnares/dsw052. 査読有り

Horst, R.J., Fujita, H., Lee, J.S., Rychel, A.L., Garrick, J.M., Kawaguchi, M., Peterson, K.M., and Torii, K.U. (2015). Molecular framework of a regulatory circuit initiating two-dimensional spatial patterning of stomatal lineage. *PLoS Genet.* *11*, e1005374. doi: 10.1371/journal.pgen.1005374. 査読有り

Okamoto, S., Suzuki, T., Kawaguchi, M., Higashiyama, T., and Matsubayashi, Y. (2015). A comprehensive strategy for identifying long-distance mobile peptides in xylem sap. *Plant J.* *84*, 611-620. doi: 10.1111/tj.13015. 査読有り

Sugiyama, A., Fukuda, S., Takanashi, K., Yoshioka, M., Yoshioka, H., Narusaka, Y.,

Narusaka, M., Kojima, M., Sakakibara, H., Shitan, N., Sato, S., Tabata, S., Kawaguchi, M., and Yazaki, K. (2015). Molecular characterization of LjABCG1, and ATP-binding cassette protein in *Lotus japonicus*. *PLoS ONE* *10*, e0139127. doi: 10.1371/journal.pone.0139127. 査読有り

Takeda, N., Handa, Y., Tsuzuki, S., Kojima, M., Sakakibara, H., and Kawaguchi, M. (2015). Gibberellin regulates infection and colonization of host roots by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Signal. Behav.* *10*, e1028706. doi: 10.1080/15592324.2015.1028706. 査読有り

Suzaki, T., Yoro, E., and Kawaguchi, M. (2015). Leguminous plants: inventors of root nodules to accommodate symbiotic bacteria. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* *316*, 111-158. doi: 10.1016/bs.ircmb.2015.01.004. 査読有り

Handa, Y., Nishide, H., Takeda, N., Suzuki, Y., Kawaguchi, M., and Saito, K. (2015). RNA-seq transcriptional profiling of an arbuscular mycorrhiza provides insights into regulated and coordinated gene expression in *Lotus japonicus* and *Rhizophagus irregularis*. *Plant Cell Physiol.* *56*, 1490-1511. doi: 10.1093/pcp/pcv071. 査読有り

Takeda, N., Handa, Y., Tsuzuki, S., Kojima, M., Sakakibara, H., and Kawaguchi, M. (2015). Gibberellins interfere with symbiosis signaling and gene expression and alter colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* *167*, 545-557. doi: 10.1104/pp.114.247700. 査読有り

Fukushima, K., Fujita, H., Yamaguchi, T., Kawaguchi, M., Tsukaya, H., and *Hasebe, M. (2015) Oriented cell division shapes carnivorous pitcher leaves of *Sarracenia purpurea*. *Nat. Commun.* *6*, 6450. doi: 10.1038/ncomms7450. 査読有り

Suzaki, T., and Kawaguchi, M. (2014). Root nodulation: a developmental program involving cell fate conversion triggered by symbiotic bacterial infection. *Curr. Opin. Plant Biol.* *21*, 16-22. doi: 10.1016/j.pbi.2014.06.002. 査読有り

Sasaki, T., Suzaki, T., Soyano, T., Kojima, M., Sakakibara, H. and Kawaguchi, M. (2014). Shoot-derived cytokinins systemically regulate root nodulation. *Nat. Commun.* *5*: 4983. doi: 10.1038/ncomms5983. 査読有り

Soyano, T., Hirakawa, H., Sato, S., Hayashi, M., and Kawaguchi, M. (2014). NODULE INCEPTION creates a long-distance negative feedback loop involved in homeostatic regulation of nodule organ

- production. *Proc Natl Acad Sci USA* *111*, 14607-14612. doi: 10.1073/pnas.1412716111. 査読有り
- Suzaki, T., Ito, M., Yoro, E., Sato, S., Hirakawa, H., Takeda, N., and Kawaguchi, M. (2014). Endoreduplication-mediated initiation of symbiotic organ development in *Lotus japonicus*. *Development* *141*, 2441-2445. doi: 10.1242/dev.107946 査読有り
- Yoro, E., Suzaki, T., Toyokura, K., Miyazawa, H., Fukaki, H., and Kawaguchi, M. (2014). A positive regulator of nodule organogenesis, NODULE INCEPTION, acts as a negative regulator of rhizobial infection in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* *165*, 747-758. doi: 10.1104/pp.113.233379. 査読有り
- Wakabayashi, T., Oh, H., Kawaguchi, M., Harada, K., Sato, S., Ikeda, H., and Setoguchi, H. (2014). Polymorphisms of E1 and GIGANTEA in wild populations of *Lotus japonicus*. *J. Plant Res.* *127*, 651-660. doi: 10.1007/s10265-014-0649-8. 査読有り
- Kojima, T., Saito, K., Oba, H., Yoshida, Y., Terasawa, J., Umehara, Y., Suganuma, N., Kawaguchi, M., and Ohtomo, R. (2014). Isolation and phenotypic characterization of *Lotus japonicus* mutants specifically defective in arbuscular mycorrhizal formation. *Plant Cell Physiol.* *55*, 928-941. doi: 10.1093/pcp/pcu024. 査読有り
- 21 Kikuchi, Y., Hijikata, N., Yokoyama, K., Ohtomo, R., Handa, Y., Kawaguchi, M., Saito, K., and Ezawa, T. (2014). Polyphosphate accumulation is driven by transcriptome alterations that lead to near-synchronous and near-equivalent uptake of inorganic cations in an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* *204*, 638-649. doi: 10.1111/nph.12937. 査読有り
- 22 Chungopast, S., Hirakawa, H., Sato, S., Handa, Y., Saito, K., Kawaguchi, M., Tajima, S., and Nomura, M. (2014). Transcriptomic profiles of nodule senescence in *Lotus japonicus* and *Mesorhizobium loti* symbiosis. *Plant Biotechnol.* *31*, 345-349. doi: 10.5511/plantbiotechnology.16.0905a. 査読有り
- 23 Fujita, H., Aoki, S., and Kawaguchi, M. (2014). Evolutionary dynamics of nitrogen fixation in the legume-rhizobia symbiosis. *PLoS ONE* *9*, e93670. doi: 10.1371/journal.pone.0093670. 査読有り
- 24 Tisserant, E., Malbreil, M., Kuo, A., Kohler, A., Symeonidi, A., Balestrini, R., Charron, P., Duensing, N., dit Frey, N. F., Gianinazzi-Pearson, V., Gilbert, B., Handa, Y., Herr, J., Hijri, M., Koul, R., Kawaguchi, M., Krajinski, F., Lammers, P., Masclaux, F. G., Murat, C., Morin, E., Ndikumana, S., Pagni, M., Petitpierre, D., Requena, N., Rosikiewicz, P., Riley, R., Saito, K., Clemente, H. S., Shapiro, H., van Tuinen, D., Bécard, G., Bonfante, P., Paszkowski, U., Shachar-Hill, Y., Tuskan, G. A., Young, J. P. W., Sanders, I. R., Henrissat, B., Rensing, S. A., Grigoriev, I. V., Corradi, N., Roux, C., and Martin, F. (2013). The genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insights into the oldest plant symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* *110*, 20117-20122. doi: 10.1073/pnas.1313452110. 査読有り
- 25 Okamoto, S., Shinohara, H., Mori, T., Matsubayashi, Y., and Kawaguchi, M. (2013). Root-derived CLE glycopeptides control nodulation by direct binding to HAR1 receptor kinase. *Nat. Commun.* *4*, 2191. doi: 10.1038/ncomms3191. 査読有り
- 26 Takeda, N., Tsuzuki, S., Suzaki, T., Parniske, M., and Kawaguchi, M. (2013). *CERBERUS* and *NSP1* of *Lotus japonicus* are common symbiosis genes that modulate arbuscular mycorrhiza development. *Plant Cell Physiol.* *54*, 1711-1723. doi: 10.1093/pcp/pct114. 査読有り
- 27 Miyata, K., Kawaguchi, M., and Nakagawa, T. (2013). Two distinct *EIN2* genes cooperatively regulate ethylene signaling in *Lotus japonicus*. *Plant Cell Physiol.* *54*, 1469-77. doi: 10.1093/pcp/pct095. 査読有り
- 28 Tameshige, T., Fujita, H., Watanabe, K., Toyokura, K., Kondo, M., Tatematsu, K., Matsumoto, N., Tsugeki, R., Kawaguchi, M., Nishimura, M., and Okada, K. (2013). Pattern dynamics in adaxial-abaxial specific gene expression are modulated by a plastid retrograde signal during *Arabidopsis thaliana* leaf development. *PLoS Genet.* *9*, e1003655. doi: 10.1371/journal.pgen.1003655. 査読有り
- 29 Suzaki, T., Ito, M., and Kawaguchi, M. (2013). Genetic basis of cytokinin and auxin functions during root nodule development. *Frontiers in Plant Science* *4*, 42. doi: 10.3389/fpls.2013.00042. 査読有り
- 30 Fujita, H. and Kawaguchi, M. (2013). Pattern formation by two-layer Turing system with complementary synthesis. *J. Theor. Biol.* *322*, 33-45. doi: 10.1016/j.jtbi.2013.01.008. 査読有り
- 31 Murakami, Y., Yokoyama, H., Fukui, R., and Kawaguchi, M. (2013). Downregulation of *NSP2* expression in developmentally young regions of *Lotus japonicus* roots in response to rhizobial inoculation. *Plant Cell Physiol.* *54*, 518-27. doi:

- 10.1093/pcp/pct008. 査読有り
32 Suzaki, T., Kim, C.S., Takeda, N., Szczyglowski, K., and Kawaguchi, M. (2013). TRICOT encodes an AMP1-related carboxypeptidase that regulates root nodule development and shoot apical meristem maintenance in *Lotus japonicus*. *Development* 140, 353-361. doi: 10.1242/dev.089631. 査読有り

〔学会発表〕(計4件)

西田帆那、半田佳宏、田中幸子、壽崎拓哉、川口正代司、第57回日本植物生理学会「根粒形成を負に制御する新たなCLEペプチドの同定」2016/3/18-3/20 岩手大学(青森県盛岡市)
川口正代司、COLD SPRING HARBOR ASIA Conference(招待講演)「Arabinosylated CLE peptides mediate global control of nodulation」2014/4/21-4/25 Cold Spring Harbor Asia (China)
Masayoshi Kawaguchi, 18th International Congress on Nitrogen Fixation「CLE peptide signaling in long-distance control of nodulation」2013/10/16 フェニックスシーガイアリゾート(宮崎県宮崎市)
川口正代司、平成25年度植物感染生理談話会「CLEペプチドを介した根粒形成の遠距離制御機構」2013/8/20 北陸粟津温泉法師(石川県小松市)

〔図書〕(計4件)

川口正代司、葉と根のオートレギュレーションによる根粒形成の遠距離制御、化学と生物(日本農芸化学会)2016年、54巻2号、94-101.
Soyano, T., and Kawaguchi, M. (2014). Systemic regulation of root nodule formation. In *Advances in Biology and Ecology of Nitrogen Fixation*, Ohyama, ed. (In Tech), 89-109.
Kawaguchi, M. (2014). Genes for autoregulation of nodulation. In *The Lotus japonicus Genome*, S. Tabata and J. Stougaard, eds. (Springer), 73-78.
Kawaguchi, M. and Sandal, N. (2014). Wild accessions and mutant resources. In *The Lotus japonicus Genome*, S. Tabata and J. Stougaard, eds. (Springer), 211-220.

〔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://www.nibb.ac.jp/miyako/p/blog.htm>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

川口 正代司(Kawaguchi, Masayoshi)
基礎生物学研究所・共生システム研究部門・教授

研究者番号: 30260508

(2) 研究分担者 なし

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

寿崎 拓哉(Suzaki, Takuya)
基礎生物学研究所・共生システム研究部門・助教

研究者番号: 40575825

武田 直也(Takeda, Naoya)

基礎生物学研究所・共生システム研究部門・助教

研究者番号: 60571081

(4) 研究協力者

岡本 暁(Okamoto, Satoru)

征矢野 敬(Soyano, Takashi)

藤田 浩徳(Fujita, Hironori)

(基礎生物学研究所・研究員)

佐々木 武馬(Sasaki, Takema)

養老 瑛美子(Yoro, Emiko)

高原 正裕(Takahara, Masahiro)

西田 帆那(Nishida, Hanna)

(総合研究大学院大学・基礎生物学専攻・大学院生)

森 友子(Mori, Tomoko)

田中 幸子(Tanaka, Sachiko)

(基礎生物学研究所・技術職員)

松林 嘉克(Matsubayashi, Yoshikatsu)

(名古屋大学・生命理学研究科・教授)

岡本 暁(Okamoto, Satoru)

(名古屋大学・生命理学研究科・研究員)

篠原 秀文(Shinohara, Hidefumi)

(名古屋大学・生命理学研究科・助教)

榊原 均(Sakakibara, Hitoshi)

林 誠(Hayashi, Makoto)

(理化学研究所・環境資源科学研究センター・グループリーダー)

小嶋 美紀子(Kojima, Mikiko)

(理化学研究所・環境資源科学研究センター・技師)