

令和元年5月31日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2015～2018

課題番号：15H05616

研究課題名(和文) 窒素応答を司る転写因子NLPの機能発現の分子機構

研究課題名(英文) Molecular mechanism underlying the function of plant NLP transcription factors that are master regulators of nitrogen response

研究代表者

小西 美穂子 (Konishi, Mineko)

東京大学・生物生産工学研究センター・特任講師

研究者番号：20642341

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,300,000円

研究成果の概要(和文)：植物は硝酸イオンを窒素源として消費するだけでなく、シグナル分子として活用して硝酸イオンの獲得や利用を担う遺伝子の発現を上昇させる。これまでに、硝酸シグナルがNLP転写因子を活性化して遺伝子発現を引き起こすことを明らかにしていたが、本研究ではその分子機構の詳細な解析を行った。硝酸シグナルがカルシウムイオンシグナリング経路を活性化し、それによってNLP転写因子タンパク質がリン酸化されて活性型となることを示した。また、NLP転写因子同士が相互作用することが遺伝子発現を活性化するために必要であることも明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

現代農業では、窒素肥料を施肥することにより収量の増加を実現している。農業のコストや環境負荷を軽減するためには植物の窒素利用効率を高める必要があるとされており、そのためには植物が窒素を利用する仕組みとその調節機構を理解する必要がある。硝酸イオンはシグナルとして、硝酸イオンの獲得や利用に必要な遺伝子や代謝やホルモン合成などに関わる様々な遺伝子の発現を上昇させる役割を担っており、今回、硝酸シグナルがカルシウムシグナルを介して転写因子NLPの活性を調節する機構が明らかになったことで、植物が窒素の獲得を通じて窒素の利用や代謝、そして成長を調節する仕組みへの理解を深めることができたと考えている。

研究成果の概要(英文)：Plants utilize nitrate not only as a nitrogen source but also as a signaling molecule that induces the expression of genes for nitrate acquisition and utilization. We had previously shown that that nitrate signals induce the gene expression by activating the NLP transcription factors. In this study, we studied this mechanism in detail. We found that nitrate signals activate calcium ion signaling pathway, which in turn leads to the phosphorylation of NLP proteins. The phosphorylated form of NLP proteins is the active form, and activates the gene expression. We also found that the interaction among NLP proteins through their carboxy-terminal PB1 domain is a requisite for the full induction of target genes.

研究分野：植物生理学

キーワード：植物栄養 硝酸シグナル

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

硝酸イオンは多くの植物にとって主要な窒素源の一つであり、作物の収量を増加させるために肥料として用いられる。一方で、硝酸イオンは植物の細胞の中でシグナルとして作用して、硝酸イオンの吸収や同化に必要な遺伝子の発現を上昇させる役割を持つ。すなわち、植物は硝酸イオンを窒素源として消費するだけでなく、硝酸イオンの獲得と利用を促進するためのシグナル分子として活用している。この仕組みを明らかにすることで植物がどのように窒素の利用を調節しているのかを理解する手がかりが得られる。私達は、硝酸シグナルによる遺伝子発現に必要な DNA 配列を同定して、これが特定の転写因子による遺伝子発現誘導によるものであることを示した。さらに、2013 年にこの転写因子が NLP 転写因子であることを同定し、硝酸シグナルが NLP 転写因子を活性化することで遺伝子発現が起こることを示した。また、他の研究グループが、NLP 転写因子の細胞内局在が、硝酸シグナルの有無によって細胞質と核の間で変化することを報告した。そこで浮上した新たな課題が、硝酸シグナルが NLP 転写因子を活性化するという現象の具体的な分子メカニズムを明らかにすることであった。

2. 研究の目的

本研究の目的は、硝酸イオンがシグナルとして NLP を活性化する分子機構、そして NLP 転写因子がその転写活性化能を発揮する機構を明らかにすることである。NLP タンパク質は、3 つの保存性の高いドメインを持っている(図 1、カラー部分)。

硝酸シグナル受信ドメインは NLP 転写因子群に特

異的なドメインであり、NLP 転写因子タンパク質が硝酸シグナル存在下でのみ活性を発揮するよう制御する。このドメインは低分子と結合するモチーフである GAF ドメインと弱い相同性がある。RWP-RK ドメインは DNA 結合ドメインであり、標的 DNA 配列に特異的に結合する。PB1 ドメインは、動物や微生物のタンパク質の解析においてタンパク質間相互作用を担うことが報告されているドメインである。さらに、アミノ末端側のアミノ酸配列の保存性が見られない領域が転写活性化ドメインであることを明らかにしていた。これらのドメインのうち、硝酸シグナル受信ドメインが転写活性化ドメインの活性を制御することで、硝酸シグナル存在下でのみ転写活性化能が発揮される仕組みになっていることを示していた。この過程において分子レベルでどのような変化が起きているのかを明らかにすることが本研究の目的である。また、NLP の活性発現においては、硝酸シグナル伝達経路の上流因子や、転写調節機構の因子との相互作用が必須であるため、NLP と相互作用する因子の探索も行う。



図 1. NLP7 タンパク質の構造

3. 研究の方法

(1) NLP のタンパク質の蓄積または修飾の変動を解析するために、6 コピーの MYC タグまたは GFP タグを付加した NLP を発現するシロイヌナズナ形質転換系統を作成し、硝酸イオンを含まない液体培地で栽培した後、硝酸カリウムを添加する栽培系を構築した。硝酸イオン処理したシロイヌナズナ植物から総抽出液を抽出し、抗 MYC 抗体を用いたイムノプロット解析によって NLP タンパク質を検出した。

(2) 細胞内における局在の観察のためには、NLP タンパク質(の断片)と緑色蛍光タンパク質 GFP の融合タンパク質を発現させるためのプラスミドを作成し、プロトプラストに導入して発現させ、GFP の蛍光を細胞内局在を観察した。

(3) NLP タンパク質と硝酸イオンが直接結合する可能性を検討するために、NLP6 タンパク質の硝酸シグナル受信領域に StrepII タグと His タグを付加した組換えタンパク質を大腸菌内で発現させ、2 種類のタグを用いて精製した。精製したタンパク質を用い、平行透析法により硝酸イオンとの結合の有無を調べた。

(4) NLP と相互作用する因子を探索するためには、酵母 2 ハイブリッドスクリーニング法を用いた。NLP6 と NLP7 の全長、または、アミノ末端側の転写活性化ドメイン(図 1)を除いたものを bait としてスクリーニングを行ない、相互作用因子の候補を探索した。

4. 研究成果

(1) 硝酸イオン添加後 5 分くらいから、NLP7 タンパク質の電気泳動度が変化し、NLP7 タンパク質のバンドが高分子側へシフトすることを見出した(図 2)。抽出液をアルカリホスファターゼで処理するとこのバンドシフトが消失したことから、タンパク質リン酸化によるものであると考えられた。硝酸シグナル受信ドメインにある保存されたセリン残基をアラニンに置換すると、バンドシフトが見られなくなったこと、また硝酸処理時の転写活性化能も顕著に低下したことから、このセリン残基が硝酸シグナル受信時にリン酸化されていると考えられた。NLP6 についても同様の結果が得られた。硝酸シグナルによる遺伝子発現誘導にはカルシウムイオンが関与していることが報告されていたため、次に、阻害剤を用いてカルシウムイオンの影響を調べた。カルシウムイオンチャネルのブロッカーであるランタンイオンやガドリニウムイオンで前処理を行うと、硝酸処理による NLP7 タンパク質のリン酸化の程度が顕著に減少した。また、カルモジュリン拮抗剤である W7 で前処理を行った場合にも同様の効果が見られた。このことから、カルシウムイオンが NLP7 のリン酸化に関与していることが示唆された。さらに、共同研究によ

て、硝酸イオン添加時に細胞内のカルシウムイオン濃度が上昇し、それによって活性化されたカルシウム依存性タンパク質リン酸化酵素 (CPK10、30、32)が、NLP7 のリン酸化を行うことを明らかにした。硝酸シグナルによってカルシウムイオン濃度が上昇するメカニズムや、存在が示唆されるもう一つの分岐経路(後述の(4))など、未解明の点は残るが、以上によって、硝酸シグナルによって NLP 転写因子が活性化される分子機構の大枠を示すことができた。

(2) NLP6 や NLP7 タンパク質は細胞質と核を行き来しており、硝酸イオンがない状態では核外への輸送の方が強くなって細胞質に蓄積すると報告されている。NLP タンパク質は核膜孔を自由に通過できるサイズの上限を超えているため、核内への積極的な移行のためのシグナル配列と、核外への排出のためのシグナル配列を有していると予想された。NLP6 タンパク質をいくつかの断片に分け、それぞれの断片を GFP と融合させて細胞内での局在を観察した。その結果、DNA 結合ドメインが核移行シグナルを持つことが分かった。また、硝酸シグナル受信ドメインは細胞質に局在していたが、ウイルス由来の核移行シグナルを付加すると、核にも局在するようになった。しかし、GFP に核移行シグナルを付加したものが核にのみ局在していたのに対し、硝酸シグナル受信ドメイン-GFP に核移行シグナルを付加したものは細胞質にも局在していたことから、核外への排出は硝酸シグナル受信ドメインの機能によるものであると考えられた。核移行と核外排出のためのシグナルがそれぞれ異なるドメインに存在していたことから、NLP タンパク質の細胞内局在の変動は、これらの組み合わせによって実現していると考えられた。

(3) 次に NLP のリン酸化が細胞内のどこで起きるのか、解析を行った。NLP6 転写因子の硝酸シグナル受信領域のみを他のドメインから切り離して発現させると、硝酸処理によるリン酸化は検出されなかった。一方、核内へ移行できるよう、NLP6 の核移行シグナルとして機能するアミノ酸配列を付加した場合には、硝酸イオン添加後にリン酸化に由来すると思われるタンパク質の移動度の変化が観察された。このことから、NLP 転写因子は核に滞在している間のみ、硝酸シグナルによるリン酸化の対象となると考えられた。硝酸シグナルの最初の受信時には、ほとんどの NLP タンパク質は細胞質に存在しており、核に存在する NLP はごく僅かであると考えられることから、核局在の NLP のみがリン酸化の対象となるのは、硝酸シグナルに対して迅速に応答するという観点からは非効率的に思われる。現時点ではこの理由や意義は不明であるが、細胞内カルシウムイオン濃度の上昇は多様な刺激によっておこる現象であることから、そういった中で硝酸シグナルに対する特異性を担保するためのメカニズムである可能性が推測された。

(4) カルシウムイオンが、CPK を介して硝酸シグナルのセカンドメッセンジャーとして作用することが示されたが、これらの効果は硝酸イオンが無い場合には見られないため、硝酸シグナルの下流で、カルシウムシグナリングとそれ以外の経路の両方が働くことが必要であると考えられた。NLP タンパク質の硝酸シグナル受信領域は、低分子と結合するモチーフである GAF ドメインと弱い相同性が見られたことから、硝酸シグナル受信領域が直接硝酸イオンと結合する可能性を検討することを試みた。まず、大腸菌でシロイヌナズナの様々な NLP タンパク質の硝酸シグナル受信領域の組換えタンパク質を発現させて精製を試みたが、ほとんど発現が見られないか、発現していた場合においては大半が不溶化していた。そこで精製のためのタグを2種類付加した NLP6 の硝酸シグナル受信領域を発現させ、僅かな可溶性画分から精製して、平衡透析法により硝酸イオンとの結合能を調べたが、結合は検出できなかった。ポジティブコントロールとして用いた既知の硝酸イオン結合タンパク質については硝酸イオンとの結合が検出できていたため、少なくとも本研究で用いた組換え NLP6 タンパク質は硝酸イオンと結合していないと判断した。大腸菌で発現させた組換えタンパク質が正常な構造を取っていない可能性もあるため、NLP の硝酸シグナル受信領域に硝酸イオン結合能があるかどうかは判断できなかった。

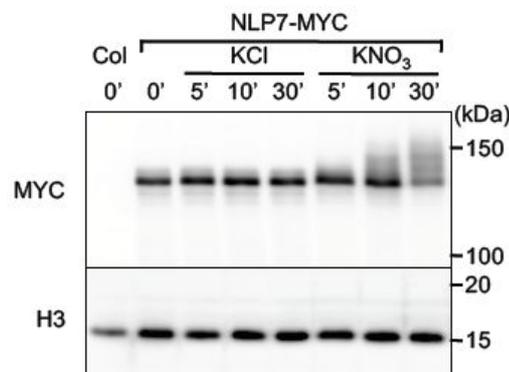


図2. 硝酸イオン添加後の NLP7 タンパク質の電気泳動度の変化。MYC タグを付加した NLP7 を発現している形質転換シロイヌナズナの芽生えに硝酸イオンを添加し、0 から 30 分の間に経時的にサンプリングを行い、抗 MYC 抗体を用いてイムのプロット解析を行った。H3 は Histone H3 で、ローディングコントロール。

(5) 酵母 2 ハイブリッドスクリーニングにより、NLP6 と相互作用する因子の候補として DNA メチル化に関与することが知られている SUVH9 を単離した。そこでシロイヌナズナ細胞内での相互作用の有無を検討した。シロイヌナズナ葉肉プロトプラストにおいてタグを付加した NLP6 と SUVH9 を発現させて硝酸イオン添加と非添加の二条件で培養したのち、NLP6 に付加したタグの抗体を用いて免疫沈降を行なった。その結果、硝酸イオン非添加の場合に NLP6 と SUVH9 の相互作用が検出された。SUVH9 と相同性の高い SUVH2、相同性の低い SUVR2 についても相互作用を調べたところ、SUVH9、SUVH2 とのみ相互作用が見られた (図 3)。NLP7 についても同様の結果が得られた。このことから、硝酸イオンを与えていない状態、すなわち NLP6 と NLP7 が遺伝子発現誘導を行っていない時には SUVH9 や SUVH2 と相互作用している可能性が示唆された。そこで、この相互作用の意義を明らかにするために、*SUVH9* の過剰発現植物や *suvh2 suvh9* 二重変異体を作成して、硝酸処理時の遺伝子発現の変動を調べたが、野生型株と差は見られず、この相互作用の植物体内における役割を示すには至らなかった。

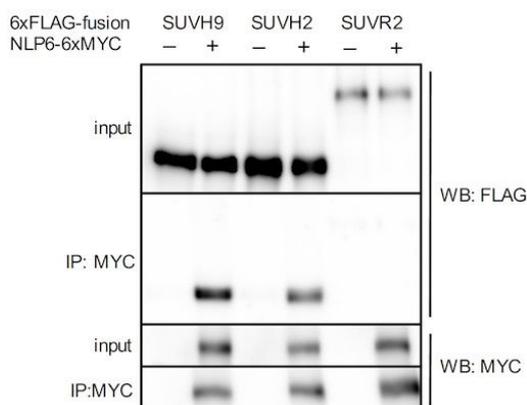
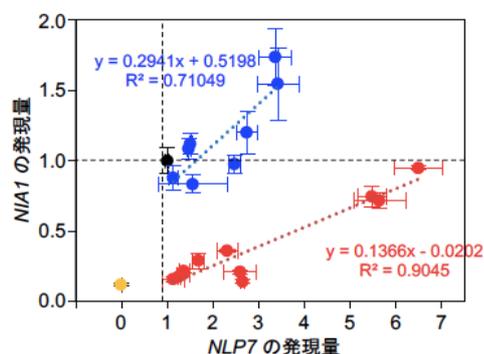


図 3. NLP6 と SUVH9、SUVH2 との相互作用。MYC タグを付加した NLP6 と、FLAG タグを付加した SUVH9/2 または SUVR2 を共発現させ、MYC タグを利用して免疫沈降(IP)を行なった。MYC または FLAG タグを認識する抗体を用いてイムノプロット解析を行い(WB)、回収されたタンパク質を検出した。

(6) 出芽酵母における 2 ハイブリッドスクリーニングにより、NLP7 や NLP6 が様々な NLP タンパク質の PB1 ドメインと相互作用することを見出し、PB1 ドメインを介した相互作用が NLP7 が十分に活性を発揮するために必要であることを示した。NLP6 または NLP7 の全長またはあみの末端側の転写活性化ドメインを除いたもの bait として酵母 2 ハイブリッドスクリーニングを行なったところ、様々なシロイヌナズナ NLP タンパク質の PB1 ドメインをコードする領域を含むクローンが多数得られた。そこで NLP7 の PB1 ドメインを用いて解析したところ、NLP7 タンパク質同士の PB1 ドメインを介した相互作用は、PB1 ドメインに典型的な、保存されたリジン残基とアスパラギン酸・グルタミン酸のクラスターとの相互作用によるものであることが分かった。また、NLP とは無関係なシロイヌナズナタンパク質の PB1 ドメインとは相互作用が見られなかったことから、NLP タンパク質の PB1 ドメイン間の相互作用は特異的なものであると考えられた。そこで、植物体内における NLP タンパク質の PB1 ドメインの役割を評価するために、変異を導入して PB1 ドメイン同士が相互作用できなくなるように改変した NLP7 タンパク質 (以降、変異型 NLP7 と呼ぶ) を、*nlp6 nlp7-1* 二重変異体に導入してその相補能を調べた。野生型 NLP7 を導入した場合と比較すると、変異型 PB1 を導入した場合には地上部新鮮重や標的遺伝子の発現の回復が抑制されていた。導入した NLP7 の発現量と、標的遺伝子である *NIA1* の発現量をプロットすると、野生型の NLP7 と比べて、変異型 NLP7 の活性が顕著に低いことが示され、NLP7 の活性が十分に発揮されるためには、PB1 ドメインを介した相互作用が必要であることが明らかとなった (図 4)。しかしながら、単離細胞を用いた一過的な遺伝子発現アッセイ系においては変異型 NLP7 についても野生型 NLP7 と同程度の活性が見られたことから、PB1 ドメインの役割は、ゲノム DNA からの遺伝子発現には必要であるがこの一過的な遺伝子発現系では必要とされないプロセス、例えばクロマチンリモデリングなどに関与したものであることが推測された。



- 野生型 Col 株
- *nlp6 nlp7-1* 二重変異体
- *nlp6 nlp7-1* に野生型 NLP7 を導入した系統
- *nlp6 nlp7-1* に変異型 NLP7 を導入した系統

図 4. *nlp6 nlp7-1* 二重変異体に導入した NLP7 遺伝子の発現量と、標的遺伝子 *NIA1* の発現量の相関。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 7 件)

- (1) Mineko Konishi, Shuichi Yanagisawa, The role of protein-protein interactions mediated by the PB1 domain of NLP transcription factors in nitrate-inducible gene expression, BMC Plant Biology, 査読有り, vol. 19, 2019, pp.90, DOI:10.1186/s12870-019-1692-3
- (2) Yoshie Maeda, Mineko Konishi, Takatoshi Kiba, Yasuhito Sakuraba, Naoya Sawaki, Tomohiro Kurai, Yoshiaki Ueda, Hitoshi Sakakibara, Shuichi Yanagisawa, A NIGT1-centred

transcriptional cascade regulates nitrate signalling and incorporates phosphorus starvation signals in *Arabidopsis*, *Nature Communications*, 査読有り, vol. 9, 2018, pp.1376, DOI:10.1038/s41467-018-03832-6

- (3) Takatoshi Kiba, Jun Inaba, Toru Kudo, Nanae Ueda, Mineko Konishi, Nobutaka Mitsuda, Yuko Takiguchi, Youichi Kondou, Takeshi Yoshizumi, Masaru Ohme-Takagi, Minami Matsui, Kentaro Yano, Shuichi Yanagisawa, Hitoshi Sakakibara, Repression of nitrogen-starvation responses by *Arabidopsis* GARP-type transcription factor AtNIGT1/HRS1 subfamily members, *The Plant Cell*, 査読有り, vol. 30, 2018, pp.925–945, DOI:10.1105/tpc.17.00810
- (4) Kun-hsiang Liu, Yajie Niu, Mineko Konishi, Yue Wu, Hao Du, Hoo Sun Chung, Lei Li, Marie Boudsocq, Matthew McCormack, Shugo Maekawa, Tetsuya Ishida, Chao Zhang, Kevan Shokat, Shuichi Yanagisawa, Jen Sheen, Discovery of nitrate-CPK-NLP signalling in central nutrient-growth networks, *Nature*, 査読有り, vol. 545, 2017, pp.311-316, DOI:10.1038/nature22077
- (5) Takeo Sato, Shugo Maekawa, Mineko Konishi, Nozomi Yoshioka, Yuki Sasaki Y, Haruna Maeda, Tetsuya Ishida, Yuki Kato, Junji Yamaguchi, Shuichi Yanagisawa, Direct transcriptional activation of *BT* genes by NLP transcription factors is a key component of the nitrate response in *Arabidopsis*, *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 査読有り, vol. 483, 2017, pp.380-386, DOI: 10.1016/j.bbrc.2016.12.135
- (6) Yoshiaki Ueda, Mineko Konishi, Shuichi Yanagisawa, Molecular basis of the nitrogen response in plants, *Soil Science and Plant Nutrition*, 査読あり, vol. 63, 2017, pp.329-341, DOI:10.1080/00380768.2017.1360128
- (7) 小西 美穂子, 生物情報科学・細胞生物学的手法から見えてきた植物栄養応答 1. 植物が硝酸イオンに反応して遺伝子発現を制御するメカニズム, *日本土壌肥料学雑誌*, 査読有り, 87巻, 2016, pp.260-266, https://www.jstage.jst.go.jp/article/dojo/87/4/87_260/_pdf

〔学会発表〕(計 25 件)

- (1) 小西 美穂子, 柳澤 修一, 硝酸シグナルに反応した遺伝子発現誘導における NLP 転写因子の PB1 ドメインの役割, 第 60 回日本植物生理学会年会, 2019
- (2) Pengcheng Guo, Shuichi Yanagisawa, Mineko Konishi, Molecular mechanism underlying feedback regulation of nitrogen response by glutamine in plants, 第 60 回日本植物生理学会年会, 2019
- (3) 斉藤 守秋, 宮城 敦子, 小西 美穂子, 川合 真紀, 柳澤 修一, シロイヌナズナにおける, 硝酸シグナルによる NAD 生合成制御がもたらす広範な代謝動態, 第 60 回日本植物生理学会年会, 2019
- (4) Mineko Konishi, Yoshiaki Ueda, Shuichi Yanagisawa, Roles of the NIGT1-Centered Transcriptional Cascade in the Regulation of Nitrate Uptake and Responses, *Plant and Animal Genome XXVII*, 2019
- (5) 小西 美穂子, 柳澤 修一, 硝酸応答性転写因子 NLP7 における PB1 ドメインの役割の検討, 日本土壌肥料学会 2018 年度神奈川大会, 2018
- (6) 郭 鵬程, 小西 美穂子, 柳澤 修一, 高等植物におけるグルタミンによる窒素利用関連遺伝子の発現抑制機構の解析, 日本土壌肥料学会 2018 年度神奈川大会, 2018
- (7) 斉藤 守秋, 小西 美穂子, 柳澤 修一, NLP 転写因子を介した硝酸シグナルによる NAD 生合成制御メカニズム, 日本土壌肥料学会 2018 年度神奈川大会, 2018
- (8) 沖津 孝幸, 小西 美穂子, 柳澤 修一, 栄養成長におけるシロイヌナズナ NIN-Like Protein 2 の役割, 第 59 回日本植物生理学会年会, 2018
- (9) 斉藤 守秋, 小西 美穂子, 柳澤 修一, シロイヌナズナにおける硝酸シグナルによる NAD⁺ 生合成の制御, 第 59 回日本植物生理学会年会, 2018
- (10) Pengcheng Guo, Mineko Konishi, Shuichi Yanagisawa, Glutamine-induced Repression of a High-affinity Nitrate Transporter Gene Promoter in *Arabidopsis*, 第 59 回日本植物生理学会年会, 2018
- (11) Takayuki Okitsu, Mineko Konishi, Shuichi Yanagisawa, Functional analysis of the NIN-like protein family for transcription factors responsible for nitrate response in *Arabidopsis*, *Taiwan-Japan Plant Biology* 2017, 2017
- (12) Moriaki Saito, Mineko Konishi, Shuichi Yanagisawa, Nitrate may regulate de novo biosynthesis of NAD⁺ in *Arabidopsis*, *Taiwan-Japan Plant Biology* 2017, 2017
- (13) Pengcheng Guo, Mineko Konishi, Shuichi Yanagisawa, Glutamine-induced Repression of a High-affinity Nitrate Transporter Gene, *Taiwan-Japan Plant Biology* 2017, 2017
- (14) 小西 美穂子, 前田 佳栄, 木羽 隆敏, 柳澤 修一, P 欠乏による硝酸イオン吸収抑制の分子機構, 日本土壌肥料学会 2017 年度仙台大会, 2017
- (15) 沖津 孝幸, 小西 美穂子, 柳澤 修一, シロイヌナズナの硝酸応答を担う NLP 転写因子群の機能解析, 日本土壌肥料学会 2017 年度仙台大会, 2017
- (16) 斉藤 守秋, 小西 美穂子, 柳澤 修一, 硝酸シグナルによるシロイヌナズナ NAD⁺ 生合成制御の可能性の検討, 日本土壌肥料学会 2017 年度仙台大会, 2017
- (17) 郭 鵬程, 小西 美穂子, 柳澤 修一, シロイヌナズナ高親和性硝酸イオン輸送体 NRT2.1 遺伝子のグルタミンによる発現抑制, 日本土壌肥料学会 2017 年度仙台大会, 2017
- (18) Mineko Konishi, The Central Role of NLP Transcription Factors in Nitrate Response, 第 58 回日本

植物生理学会年会、2017

- (19) Takayuki Okitsu、Mineko Konishi、Shuichi Yanagisawa、Functional analysis of the NLP family for transcription factors responsible for nitrate response in Arabidopsis、第 58 回日本植物生理学会年会、2017
- (20) Yoshie Maeda、Mineko Konishi、Yasuhito Sakuraba、Takatoshi Kiba、Hitoshi Sakakibara、Shuichi Yanagisawa、The role of NIGT1 transcription factors in nitrate-inducible gene expression、第58回日本植物生理学会年会、2017
- (21) 小西 美穂子、前川 修吾、石田 哲也、柳澤 修一、硝酸シグナルによる NLP 転写因子の翻訳後修飾、日本土壌肥料学会 2016 年度佐賀大会、2016
- (22) 沖津 孝幸、小西 美穂子、柳澤 修一、植物の硝酸応答を担う NLP 転写因子群の機能解析、日本土壌肥料学会 2016 年度佐賀大会、2016
- (23) 前田 佳栄、小西 美穂子、木羽 隆敏、榊原 均、柳澤 修一、硝酸シグナル応答における転写因子群 NIGT ファミリーの役割、日本土壌肥料学会 2016 年度佐賀大会、2016
- (24) 前川 修吾、吉岡 希、小西 美穂子、石田 哲也、加藤 祐樹、佐々木 勇樹、佐藤 長緒、山口 淳二、柳澤 修一、硝酸シグナル応答型転写因子 NLP は BT 群の遺伝子発現制御を介して側根伸長を制御する、日本土壌肥料学会 2016 年度佐賀大会、2016
- (25) Mineko Konishi、Shugo Maekawa、Tetsuya Ishida、Shuichi Yanagisawa、POST-TRANSLATIONAL MODIFICATION OF NLP TRANSCRIPTION FACTOR PROTEINS BY NITRATE、Third International Conference on the Nitrogen Nutrition of Plants: NITROGEN 2016、2016

6 . 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：

ローマ字氏名：

所属研究機関名：

部局名：

職名：

研究者番号（8桁）：

(2)研究協力者

研究協力者氏名：

ローマ字氏名：

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。