

令和 5 年 6 月 20 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A)（一般）

研究期間：2018～2021

課題番号：18H03940

研究課題名（和文）植物における硝酸シグナル伝達の総理解

研究課題名（英文）Comprehensive understanding of nitrate signaling in plants

研究代表者

柳澤 修一（Yanagisawa, Shuichi）

東京大学・大学院農学生命科学研究科（農学部）・教授

研究者番号：20222359

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 33,600,000円

研究成果の概要（和文）：硝酸イオンはシグナル伝達物質として機能し、硝酸シグナルに応答した遺伝子発現や代謝バランスなどの変化は硝酸応答と呼ばれる。硝酸応答ネットワークの起点となるNLP転写因子の標的遺伝子の同定と機能解析により、硝酸シグナルの生理的役割の全容に迫った。NLP転写因子の新たな標的遺伝子としてNADH合成経路の鍵酵素アスパラギン酸オキシダーゼ遺伝子やホメオドメイン-ロイシンジッパー型転写因子遺伝子などを同定し、これら遺伝子の機能解析によって、硝酸シグナルが窒素同化だけでなく種々の代謝経路を同調的に制御することが、窒素栄養環境に合わせた成長量の最適化に重要であることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

硝酸シグナルが窒素同化と他の代謝経路を同調的に制御していることが実証され、また、このような同調的制御が植物成長の最適化に重要であることも示されたことから、植物における硝酸シグナルの役割の理解が大きく進んだ。硝酸シグナルの新しい役割として葉緑体と光化学系の維持があることが明らかとなったこと、また、硝酸シグナルの伝達を強化すると光エネルギーの利用向上が起こる可能性があることを示したことは社会的意義も大きい。

研究成果の概要（英文）：In plants, nitrate acts as a signal and induces changes in gene expression profiles, metabolic balances, etc., referred to as nitrate responses. In this study, the physiological roles of nitrate as a signal were investigated by identifying new target genes of NLP transcription factors that govern nitrate responses and clarifying the functions of the new target genes. Identification of the aspartate oxidase gene required for de novo NAD⁺ biosynthesis and two homeodomain-leucine zipper class I transcription factors as direct target genes of the NLP transcription factors revealed that nitrate-dependent coordinated regulation of N assimilation and other metabolic pathways is essential to optimizing growth in response to N nutrient conditions.

研究分野：植物栄養学

キーワード：窒素栄養 硝酸シグナル 窒素応答 遺伝子発現制御 転写因子

1. 研究開始当初の背景

植物にとって窒素は最も多く必要な栄養素の1つであり、植物は土壌中の無機態窒素を吸収・同化することにより、必要とする全ての窒素含有化合物を生合成して成長している。生合成される窒素含有化合物にはアミノ酸、タンパク質、核酸等が含まれており、このため植物が成長に必要なとする窒素量は大きく、植物にとって窒素は極めて欠乏しやすい栄養素である。植物は硝酸イオンあるいはアンモニウムイオンを主たる窒素源として根より吸収しているが、酸化的な陸上環境では硝酸イオンであるとされる。このことと合致して、硝酸イオンをシグナルとした情報伝達機構(硝酸シグナル伝達機構)が、窒素栄養環境に応じて遺伝子発現や代謝バランスを大きく変化させて成長の最適化を図る仕組みを調節していると考えられている。硝酸シグナルに応答した遺伝子発現や代謝バランスなどの変化は硝酸応答と呼ばれ、作物生産に大きな影響を及ぼす要素である。したがって、硝酸シグナル伝達機構と硝酸応答の仕組みの全貌解明は農学的に極めて重要である。これまでに申請者の研究グループは、シロイヌナズナにおける硝酸応答の制御機構の中心因子として NLP 転写活性化因子を同定して、NLP 転写因子が硝酸還元や窒素同化に関わる酵素遺伝子の発現を直接制御しているのみならず、窒素同化関連遺伝子以外の多くの遺伝子も直接の標的遺伝子としている可能性を示唆してきた。さらに、NLP 転写因子の直接の標的遺伝子には NIGT1 転写抑制因子遺伝子が含まれており、窒素環境の変動に合わせた窒素獲得を達成するために NLP 転写因子と NIGT1 転写抑制因子が同じ硝酸輸送体遺伝子(*NRT2.1*)の発現を拮抗的に調節していることを示してきた。NLP 転写活性化因子は陸上植物に広く存在し、全ての陸上植物において硝酸シグナル伝達を担っていると見られることから、NLP 転写因子を起点とした転写調節ネットワークの解析により、植物における硝酸シグナル伝達機構と硝酸応答の仕組みの全貌に迫ることができると考えられた。

2. 研究の目的

本研究は、NLP 転写因子の新規標的遺伝子の同定及びその標的遺伝子の生理的役割の解析により、NLP 転写因子を起点とした転写制御ネットワークを解明して硝酸シグナル伝達の生理的役割の全容に迫り、植物における硝酸シグナル伝達及び硝酸応答の総合的理解を達成することを目的とする。

3. 研究の方法

転写抑制ドメインを付加することにより転写抑制型へと変換した NLP 転写因子を発現している形質転換シロイヌナズナ(NLP 活性抑制株)のトランスクリプトーム解析により、NLP 転写因子が直接制御している遺伝子候補を選抜した。一方で、NLP 活性抑制株のトランスクリプトーム解析結果と NIGT1 過剰発現体のトランスクリプトーム解析結果の比較により、NLP 転写因子によっては直接制御されていないが、硝酸イオン-NLP-NIGT1 転写カスケードによって制御される遺伝子候補を選抜した。選抜された遺伝子は、硝酸シグナル伝達が行われている状態では発現が抑制されていることから、硝酸シグナル伝達が行われていない状態、すなわち窒素栄養が少ない状態で発現が誘導される可能性が高い遺伝子である。次に、種々の解析により、新たな NLP 転写因子が直接制御している遺伝子や硝酸イオン-NLP-NIGT1 転写カスケードによって制御されている遺伝子であることを確立し、これら遺伝子の機能解析を行った。この解析は、各々の遺伝子の機能欠損株や過剰発現株を用いた表現型解析やトランスクリプトーム解析などによって行われた。

4. 研究成果

(4-1) NLP 転写因子により直接制御されている遺伝子の解析

NLP 活性抑制株のトランスクリプトーム解析の結果をもとに NLP 転写因子の新規標的遺伝子候補を選抜し、次に、NLP 活性抑制株や *nlp* 変異体を用いた RT-qPCR 解析を行うことで、*de novo* の NADH 合成経路の鍵酵素アスパラギン酸オキシダーゼの遺伝子(*A0*)とホメオドメイン-ロイシンジッパー型転写因子遺伝子(*HB52*と*HB54*)を NLP 転写因子の新規標的遺伝子候補とした。*A0* 遺伝子については、*A0* プロモーター中の NLP 結合部位を電気泳動移動度シフトアッセイによって同定し、この部位に点変異を持つ変異型 *A0* プロモーターを作製して、次に、*A0* 機能欠損でこの変異型プロモーターの制御下で *A0* 遺伝子が発現させた場合と野生型 *A0* プロモーターの制御下で *A0* 遺伝子が発現させた場合の比較解析を行った。*A0* 遺伝子の機能が完全に欠損すると致死となるが、野生型 *A0* プロモーターを使用した場合でも、変異型 *A0* プロモーターを使用した場合でも、内在性 *A0* 遺伝子がヌル変異のホモ接合体となっている形質転換シロイヌナズナを作出することができた。しかしながら、変異型 *A0* プロモーターを用いた場合は生育不良が観察された。変異型 *A0* プロモーターを用いたことは、新鮮重あたりの NADH や NADPH 含量には大きな影響を及ぼさなかったが、成長量を考慮すると個体あたりの NAD 合成量は半減していた。これにより、硝酸シグナル伝達により *A0* 遺伝子の発現が誘導されて成長量に見合った *de novo* NAD 合成が維持されることはシロイヌナズナの成長に重要であることが示された。次に、作出した形質転換体を用いて、窒素栄養環境を変化させた時の NAP(P) 含量変化を分析するとともに、種々の有

機酸やアミノ酸などを CE-MS を用いて分析し、硝酸シグナルによる A0 遺伝子の発現促進は、硝酸イオンの還元に必要な NADH 含量を上昇させるためではなく、TCA 回路を維持するために重要であることを明らかにし、硝酸シグナルが、窒素同化に直接関わる遺伝子だけでなく種々の代謝酵素遺伝子の発現を同調的に制御することが、植物の成長量の最適化に必要であることを示した。

一方で、HB52 と HB54 転写因子の機能については、HB52 機能欠損変異株と HB54 機能欠損変異株の表現型解析により検討した。HB52 欠損変異株と HB54 欠損変異株はいずれも斑入りの表現型を示し、葉肉細胞の多くで葉緑体の発達の異常が起こっていることを明らかにした。また、HB 転写因子の欠損変異体のトランスクリプトーム解析により、HB 転写因子は葉緑体の発達や機能維持に関わる多くの遺伝子の発現制御に関わっていることを明らかにした。HB 転写因子の機能欠損変異株で最も発現が低下している遺伝子の一つが *VAR2* 遺伝子であったが、*var2* 変異体は斑入りの表現型を示すことが知られていることから、次に、HB 転写因子が *VAR2* 遺伝子を直接制御している可能性をクロマチン免疫沈降法などにより検討し、硝酸イオン-NLP-HB-*VAR2* という制御経路が存在することを示した。*VAR2* 遺伝子産物は葉緑体に局在する FtsH プロテアーゼの FtsH2 サブユニットであり、FtsH プロテアーゼは、過剰な光エネルギーにより損傷を受けた光化学系 II のタンパク質などのチラコイド膜結合型の光合成関連タンパク質の除去を担い、光化学系 II 修復サイクルの中心因子として働いている。そこで、強光条件及び強光かつ低窒素条件で、HB 転写因子の欠損変異体や過剰発現株の表現型解析を行い、硝酸シグナルが NLP 転写因子と HB52 及び HB54 を介して *VAR2* の発現を促進することで強光環境でより多くの光エネルギーを利用することを可能としていることを明らかにした。これにより、硝酸シグナルの新しい役割として、葉緑体と光化学系の維持があることが明らかとなった。特に、重要なこととして、野生型株では光合成による光エネルギーの利用の低下が起こってしまう強光かつ低窒素環境であっても、NLP や HB 転写因子の過剰発現体では光エネルギーの利用低下が起こらないことがわかった。

(4-2) NLP-NIGT1 転写カスケードにより制御される遺伝子の解析

NIGT1 転写抑制因子の過剰発現により発現が誘導され、また、窒素飢餓によっても発現が誘導されることを指標として、NLP 転写因子によって直接制御されていないが、NLP-NIGT1 転写カスケードを介して制御されている制御遺伝子候補として、*SPX* 遺伝子と *Dof1.7* 遺伝子を同定した。*SPX* タンパク質はリン飢餓応答を引き起こす転写活性化因子 PHR 1 の抑制因子であることから、硝酸シグナルのリン欠乏応答への影響を調べ、硝酸シグナルがリン飢餓応答を強化すること、また、窒素欠乏は NIGT1 による *SPX* 遺伝子の発現抑制を解除するので、*SPX* タンパク質による PHR 活性の抑制が強化されることでリンの獲得量を低下させるという分子機構を同定した。一方で、*Dof1.7* 遺伝子の欠損株の表現型解析を行い、この *Dof* 型転写因子も窒素欠乏応答に関わっていることを明らかにした。さらに、*dof1.7* 遺伝子の欠損株のトランスクリプトーム解析により、*Dof1.7* は *NRT2.5* 硝酸輸送体遺伝子の発現を促進する転写因子であることを明らかにした。この発見により、硝酸シグナルは 3 つの経路によって異なる硝酸輸送体遺伝子の発現を制御していることを明らかにした。これまでに、*NRT2.1* 遺伝子は硝酸イオン-NLP ルートと硝酸イオン-NLP-NIGT1 ルートによって窒素栄養の変動に合わせて制御される一方で、窒素飢餓応答遺伝子である *NRT2.4* 遺伝子の発現は NIGT1 ルートによってのみ制御されていることを明らかにしてきたが、今回、同じく窒素飢餓応答遺伝子である *NRT2.5* 遺伝子の発現は、NIGT1 ルートと NIGT1-*Dof1.7* ルートによって制御されていることを示した。窒素飢餓時に *NRT2.5* 遺伝子の発現がより強化されていることを明らかにした。これにより、複数の硝酸シグナル伝達経路が存在することで植物の硝酸態窒素の獲得が巧妙に制御されていることを示唆した。

(4-3) その他の解析

シロイヌナズナには9つのNLP遺伝子(*NLP1-9*)が存在するが、NLP6、NLP7、NLP8以外は解析されていなかったため、他のNLP遺伝子の破壊株の表現型解析を行い、NLP7に加えてNLP2も栄養成長の制御に大きな役割を持つことを明らかにした。また、*nlp2 nlp4 nlp5 nlp6 nlp7 nlp8 nlp9* 7重変異体では、硝酸シグナルに応答した遺伝子発現パターンの変化は起こっていないことを示して、NLP転写因子が硝酸応答のマスターレギュレーターであることを確定させた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 15件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Ueda, Y., Kiba, T., and Yanagisawa, S.	4. 巻 102
2. 論文標題 Nitrate-inducible NIGT1 proteins modulate phosphate uptake and starvation signaling via transcriptional regulation of SPX genes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Journal	6. 最初と最後の頁 448-466
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tbj.14637	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 Ueda, Y., Kadota, K., Tezuka, A., Nagano, A.J., Kadowaki, T., Kim, Y., Miyao, M., and Yanagisawa, S.	4. 巻 227
2. 論文標題 Gene regulatory network for nitrogen deficiency response and its central transcription factors in rice	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologists	6. 最初と最後の頁 1434-1452
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.16627	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 -
1. 著者名 Zhuo, M., Sakuraba, Y., and Yanagisawa, S.	4. 巻 32
2. 論文標題 Jasmonate-activated MYC2-Dof2.1-MYC2 transcriptional loop promotes leaf senescence in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Cell	6. 最初と最後の頁 242-262
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.19.00297	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 Sakuraba, Y., and Yanagisawa, S.	4. 巻 66
2. 論文標題 Effect of phytochrome-mediated red light signaling on phosphorus uptake and accumulation in rice	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Soil Science Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 745-754
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00380768.2020.1842139	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 Maekawa, S. and Yanagisawa, S.	4. 巻 38
2. 論文標題 Functions of ribosome biogenesis factors OLI2 and its interactor BRX1-2 are associated with morphogenesis and lifespan extension in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 117-125
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.1224a	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 木羽隆敏, 小西美穂子, 柳澤修一	4. 巻 92
2. 論文標題 植物における窒素の輸送機構	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 日本土壤肥料学会雑誌	6. 最初と最後の頁 76-91
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.20710/dojo.92.2_76	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 Konishi, M., and Yanagisawa, S.	4. 巻 19
2. 論文標題 The role of protein-protein interactions mediated by the PB domain of NLP transcription factors in nitrate-inducible gene expression	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BMC Plant Biol.	6. 最初と最後の頁 90
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12870-019-1692-3	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 Ueda, Y, and Yanagisawa, S.	4. 巻 12
2. 論文標題 Delineation of Nitrogen Signaling Networks: Computational Approaches in the Big Data Era	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mol. Plant	6. 最初と最後の頁 150-152
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.molp.2019.01.008	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 Ueda, Y. and Yanagisawa, S.	4. 巻 70
2. 論文標題 Perception, transduction, and integration of nitrogen and phosphorus nutritional signals in the transcriptional regulatory network in plants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 J. Exp. Bot.	6. 最初と最後の頁 3709-3717
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erz148	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 Konishi, M. and Yanagisawa, S.	4. 巻 19
2. 論文標題 The role of protein-protein interactions mediated by the PB1 domain of NLP transcription factors in nitrate-inducible gene expression	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BMC Plant Biology	6. 最初と最後の頁 90
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12870-019-1692-3	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 Sakuraba, Y., Kanno, S., Mabuchi, A., Monda, K., Iba, K., and Yanagisawa, S.	4. 巻 4
2. 論文標題 A phytochrome B-mediated regulatory mechanism of phosphorus acquisition	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 1089-1101
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-018-0294-7	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 Maekawa, S., Ueda, Y., and Yanagisawa, S.	4. 巻 9
2. 論文標題 Overexpression of a Brix domain-containing ribosome biogenesis factor ARPF2 and its interactor ARRS1 causes morphological changes and lifespan extension in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Front. Plant Sci	6. 最初と最後の頁 1177
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2018.01177	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 Saito, M., Konishi, M., Miyagi, A., Sakuraba, Y., Kawai-Yamada, M., and Yanagisawa, S.	4. 巻 5
2. 論文標題 Arabidopsis nitrate-induced aspartate oxidase gene expression is necessary to maintain metabolic balance under nitrogen nutrient fluctuation	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Commun Biol.	6. 最初と最後の頁 432
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-022-03399-5	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 Sakuraba, Y., Chaganzhana, Mabuchi, A., Iba, K., and Yanagisawa, S.	4. 巻 4
2. 論文標題 Enhanced NRT1.1/NPF6.3 expression in shoots improves growth under nitrogen deficiency stress in Arabidopsis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Commun Biol.	6. 最初と最後の頁 256
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-021-01775-1	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 Konishi, M., Okitsu, T., and Yanagisawa, S.	4. 巻 72
2. 論文標題 Nitrate-responsive NIN-like protein (NLP) transcription factors perform unique and redundant roles in Arabidopsis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 J. Exp. Bot.	6. 最初と最後の頁 5735-5750
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erab246	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 Ariga T., Sakuraba, Y., Zhuo, M., Yang, M., and Yanagisawa, S.	4. 巻 32
2. 論文標題 The Arabidopsis NLP7-HB52/54-VAR2 pathway modulates energy utilization in diverse light and nitrogen conditions	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Curr. Biol.	6. 最初と最後の頁 5344-5353
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2022.10.024	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 Sakuraba, Y., Mengna, M., and Yanagisawa, S.	4. 巻 73
2. 論文標題 RWP-RK domain-containing transcription factors in the Viridiplantae: biology and phylogenetic relationships	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 J. Exp. Bot.	6. 最初と最後の頁 4323-4337
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erac229	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30件 (うち招待講演 7件 / うち国際学会 4件)

1. 発表者名 Chaganzhana, Yasuhito Sakuraba, Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 An Arabidopsis NRT1.1 allele is a superior allele conferring better nitrogen use under nitrogen-deficient conditions
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 尾上佑真、櫻庭康仁、柳澤修一
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける赤色光シグナル伝達による硝酸獲得の調節機構
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 植田佳明、柳澤修一
2. 発表標題 シロイヌナズナの硝酸応答時におけるNRT2.1の発現パターンの数理モデル
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Mengna Zhuo, Yasuhito Sakuraba, Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 Involvement of Dof1.7 transcriptional repressor in the NIGT1-regulated nitrogen starvation responses in Arabidopsis
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takuto Ariga, Yasuhito Sakuraba, Mineko Konishi, and Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 Analysis of the degradation mechanism of NIN-LIKE PROTEIN (NLP) transcription factors responsible for nitrate responses in plants
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小西美穂子、郭鵬程、柳澤修一
2. 発表標題 グルタミンによるNRT2.1の発現抑制の分子機構
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Mengna Zhuo, Yasuhito Sakuraba, Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 The role of Dof1.7 transcription factor in NIGT1-regulated nitrogen starvation responses in Arabidopsis
3. 学会等名 日本土壤肥料学会 2020年度 岡山大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 有賀琢人、櫻庭康仁、柳澤修一
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける硝酸シグナルによる葉緑体発達制御の可能性の検討
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2020年度 岡山大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 植田佳明、野崎翔平、宮川拓也、木羽隆敏、田之倉優、柳澤修一
2. 発表標題 シロイヌナズナのNIGT1転写因子間の相互作用が標的配列の認識と栄養応答に及ぼす影響
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2020年度 岡山大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 櫻庭康仁、Chaganzahana、馬淵敦士、射場厚、柳澤修一
2. 発表標題 低窒素環境において生育向上をもたらすNRT1.1硝酸輸送体遺伝子プロモーター中の自然突然変異
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2020年度 岡山大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 尾上佑真、櫻庭康仁、柳澤修一
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける赤色光シグナルによる硝酸態窒素獲得の調節機構
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2020年度 岡山大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 柳澤修一
2. 発表標題 硝酸応答とニコチンアミドアデニンジヌクレオチド合成
3. 学会等名 第4回植物栄養研究会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 柳澤修一
2. 発表標題 Transcriptional cascades maintaining the balance of N and P acquisition
3. 学会等名 Nitrogen 2019 The 4th International Symposium on the Nitrogen Nutrition of Plants（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 柳澤修一
2. 発表標題 多様な環境での栄養獲得・利用の最適化のための植物メカニズム
3. 学会等名 岡大植物研共同研究拠点ワークショップ（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 櫻庭康仁、馬淵敦士、射場厚、柳澤修一
2. 発表標題 シロイヌナズナの窒素栄養飢餓応答に 関わるABCタンパク質の機能解析
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2019年度 静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 有賀琢人、小西美穂子、柳澤修一
2. 発表標題 植物の硝酸応答を担うNLP転写因子の分解機構の解析
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小西美穂子、沖津孝幸、柳澤修一
2. 発表標題 シロイヌナズナ硝酸応答性転写因子NLP2のNLP7とは異なる役割
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mengna Zhuo・櫻庭康仁・柳澤修一
2. 発表標題 Possible involvement of Dof1.7 transcription factor in nitrogen-starvation responses in Arabidopsis
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小西美穂子、柳澤修一
2. 発表標題 硝酸シグナルに応答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
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Pengcheng Guo, Mineko Konishi, Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 植物におけるグルタミンを介した窒素応答のフィードバック制御の分子メカニズム
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 斉藤守秋, 宮城敦子, 小西美穂子, 川合真紀, 柳澤修一
2. 発表標題 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
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mineko Konishi, Yoshiaki Ueda and Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 Roles of the NIGT1-centered transcriptional cascade in the regulation of nitrate uptake and responses
3. 学会等名 Plant and Animal Genome XXVII (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Guo Pengcheng, Mineko Konishi, Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 高等植物におけるグルタミンを介した窒素利用関連遺伝子の発現抑制の分子機構
3. 学会等名 土壤肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 斎藤守秋、小西美穂子、柳澤修一
2. 発表標題 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
3. 学会等名 土壌肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小西美穂子、柳澤修一
2. 発表標題 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
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Mengna Zhuo, Yasuhito Sakuraba, Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 Modulation of methyl jasmonate signaling by nitrate-inducible Dof2.1 transcriptional activator in Arabidopsis
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 柳澤修一
2. 発表標題 硝酸シグナル伝達とリン飢餓シグナル伝達の転写カスケードを介したクロストーク
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 櫻庭康仁、柳澤修一
2. 発表標題 赤色光シグナルによる植物栄養獲得の調節
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第4回研究交流会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yoshiaki Ueda, Koji Kadota, Ayumi Tezuka, Atsushi J. Nagano, Taro Kadowaki, Yonghyun Kim, Mitsue Miyao, Shuichi Yanagisawa
2. 発表標題 Nutrient uptake-based phenomics and transcriptomic analyses using diverse rice accessions
3. 学会等名 16th International Symposium on Rice Functional Genomics（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 YANAGISAWA, S.
2. 発表標題 NIGT1-centered Transcriptional Network for the Balanced Acquisition of Nitrogen and Phosphorus
3. 学会等名 The 86th Annual Meeting of the Botanical Society of Japan（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------