

令和 6 年 5 月 12 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H05274

研究課題名(和文) ペプチドシグナルを介した植物成長の分子機構

研究課題名(英文) Molecular dissection of peptide signaling in plants

研究代表者

松林 嘉克 (MATSUBAYASHI, Yoshikatsu)

名古屋大学・理学研究科・教授

研究者番号：00313974

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 148,100,000円

研究成果の概要(和文)：特定の生命現象に着目して分子を探索するのではなく、分子に着目して現象やしぐみに遡る新しいアプローチによって、植物細胞のストレス応答と成長の切り替えをコントロールする新しいペプチドホルモンPSYとその受容体PSYRの発見、葉の窒素需要を根に伝える篩管移行性ペプチドシグナルCEPDL2の発見、CEPDL2の下流で硝酸トランスポーターNRT2.1を活性化するタンパク質脱リン酸化酵素CEPHの発見、細菌のべん毛を構成する主要タンパク質であるフラジェリンから植物免疫を誘導するペプチドリガンドを切り出すプロテアーゼの発見、などの成果が得られた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究成果は、動物のように動き回ることできない植物が、様々な環境変化に対してどのように適応しているかの一端を解き明かしたものである。ペプチドホルモンPSYの発見は、トレードオフの関係にあるストレス応答と成長能力のバランスの人為的制御につながるブレークスルーであり、CEPDL2やCEPHの発見は、植物の窒素栄養吸収のしくみの理解を飛躍的に深めるものである。フラジェリンから植物免疫を誘導するペプチドリガンドを切り出すプロテアーゼの発見は、植物が病原細菌を認識するしくみを理解する上での重要な手掛かりとなる。いずれの知見も農作物の生産性向上に応用可能である。

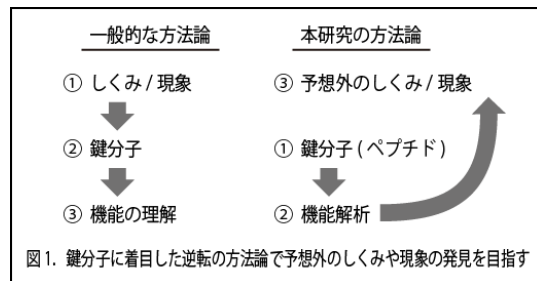
研究成果の概要(英文)：The following results were obtained by a new approach that focuses on molecules and traces them back to mechanisms. (i) the discovery of a novel peptide hormone PSY and its receptor PSYR that controls stress response and growth switching in plant cells; (ii) the discovery of the phloem-mobile peptide signal CEPDL2, which communicates leaf nitrogen demand to the roots; (iii) the discovery of the protein phosphatase CEPH, which acts downstream of CEPDL2 and activates the nitrate transporter NRT2.1; and (iv) discovery of proteases that cleave peptide ligands that induce immune response from flagellin, the major protein constituting the bacterial flagellum.

研究分野：植物分子生理学

キーワード：ペプチドホルモン 受容体キナーゼ 窒素栄養 シロイヌナズナ ストレス応答

## 1. 研究開始当初の背景

生物学では、まず特定の明確な生命現象に注目し、次にこれに関わる鍵分子群の同定を進め、最終的に各分子の機能の理解を通してメカニズムを説明するのが一般的な方法論である。しかし、まず最初に鍵分子候補に着目し、その機能解析を経て、最終的に新たなしくみや生命現象の発見を目指したら、どのような生物学が生まれるだろうか。例えば、既知のペプチドホルモンに見出される配列上の規則性に着目して新規ペプチドホルモンを同定し、予想もしなかった細胞間相互作用を明らかにすることはできないだろうか。あるいは、長距離移行可能な場所で特異的に発現する分子群には、特別な組織間情報伝達シグナルとしての機能が付与されているのではないか。こうした新しい着眼点に基づき、分子の側から生理機能解析を進めれば、予想外のしくみや見過ごされていた生命現象が見えてくる可能性がある(図1)。新規細胞間シグナルの発見は、新しい研究領域開拓の突破口として常に大きなインパクトがあるが、従来の手法の延長線上では新しい分子の同定は難しくなりつつある。そこで、従来とは逆のこの方法論を、ペプチドという高い構造多様性を持つ情報伝達分子候補群に適用し、動物とは異なる独自のシグナリング系を進化させたと考えられる植物を対象として遂行したのが、本研究である。



## 2. 研究の目的

### *In silico* スクリーニングによる新規分泌型ペプチドホルモン探索

我々はこれまでに植物の形態形成や環境応答に重要なペプチドホルモン RGF, CEP, および CIFなどを発見してきた(Matsuzaki *et al. Science* 2010, Tabata *et al. Science* 2014, Nakayama *et al. Science* 2017)。これらの研究では、一部配列が切り出されて成熟型となる短鎖ペプチドホルモンの前駆体ポリペプチドにおいては、分子進化の過程で成熟型配列部分に強い選択圧を受けるために局所的な配列保存性を示すことに着目している。このような構造的特徴を持つ機能未知のペプチド群はまだ残されており、さらなる新規ペプチドホルモンの発見を目指す。また既に同定したペプチドホルモンを含めて、受容体下流の情報伝達機構の解明を行なう。

### 篩管を介した長距離移行性の非分泌型ペプチドシグナル探索

植物では、根から吸収した栄養分を地上部に運ぶ通道組織である道管と、葉から光合成産物などを頂芽や根に送る篩管があるが、両者は長距離情報伝達の間としても重要である。特に、生きた細胞が縦方向につながった篩管では、分子は細胞内を通して運ばれていくため、非分泌型ペプチドが長距離移行することが最近の我々の研究により明らかとなっている(Ohkubo *et al. Nature Plants* 2017)。これは動物には見られない植物にユニークな情報伝達機構である。こうした研究背景に基づき、類似の移行能を持つような篩部特異的な発現を示す非分泌型ペプチド群の探索と作用メカニズムの解析を通して、植物の地上部と地下部のダイナミックな情報のやりとりを明らかにする。

### 受容体固定化ビーズを用いたリガンドフィッシング

植物が認識するペプチドシグナルには外生のもも存在する。病原微生物由来のペプチド断片が植物の病害抵抗性の誘導に寄与する例が知られているが、種間保存性や合成ペプチドを用いたアッセイによって導き出されたエピトープがリガンドとして代用されており、天然リガンド構造が明らかになっていないものがほとんどである。我々は、タバコ培養細胞発現系で発現させた受容体を、タグを介して担体ビーズ上に固定化し、これを用いてリガンドを含むと予想されるクルードサンプル中からリガンド候補を釣り上げる極めて直接的な実験系を確立している。この系を用いて、病原微生物由来のペプチド断片混合物からの外生リガンド同定および受容体認識機構の解明を行なう。

以上のように、本研究は、ペプチドホルモン前駆体における構造的特徴や、受容体への選択的結合、長距離移行の間である葉の篩部での特異的な発現などを指標として新規ペプチドシグナルの探索とその作用メカニズムの解析を進め、植物成長を支える新しいしくみや現象の発見を目指すことを目的としている。

## 3. 研究の方法

### *In silico* スクリーニングによる分泌型ペプチドホルモン探索

短鎖ペプチドホルモンでは、100 アミノ酸程度の前駆体ペプチドから 10~20 アミノ酸程度のペプチドが切り出され、最終的な活性本体(成熟型ペプチド)となる。このタイプのペプチドホルモンの場合、前駆体ペプチド配列において分子進化の選択圧がかかる成熟型ペプチド部分は高度に配列保存され、機能に関係しない他の部分には多くのアミノ酸置換や欠失が蓄積する。この規則性は、多数の植物種における配列を比較すると検出できる。我々は、この手法で形態形成や環境応答に重要なペプチドホルモン RGF, CEP および CIFなどを発見してきたが、類似

の構造的特徴を持つ機能未知のペプチド群はまだ残されており、さらなる新規ペプチドホルモンの探索を進める。候補ペプチドの成熟型構造を決定し、化学合成して機能探索するとともに、タバコ培養細胞発現系で発現させた受容体ライブラリーを用いた結合アッセイにより、受容体を同定する。これらリガンド、受容体双方からのアプローチで機能を解明していく。またこれまでに同定したペプチドホルモンを含め、定量リン酸化プロテオミクスやトランスクリプトーム解析などを中心として、受容体下流の情報伝達機構の解明を進める。

#### 篩管を介した長距離移行性の非分泌型ペプチドシグナル探索

葉の維管束を機械的に採取して得たトランスクリプトームデータや公共データベースに公開されている篩部特異的トランスクリプトームデータから、根のトランスクリプトームデータを差し引くことで、葉の篩部で特異的に発現する遺伝子のリストを得ることができる。この中から、100 アミノ酸程度以下の非分泌型ペプチドをコードするものを選び出して、篩管内長距離移行ペプチド候補を得る。それぞれの GFP 融合タンパクを発現させ、篩管内を長距離移行することを確認した後に、過剰発現株や欠損株を作製して、根の RNA-Seq 解析を中心に機能解析を進める。

#### 受容体固定化ビーズを用いたリガンドフィッシング

これまでに我々は、タバコ培養細胞発現系で発現させた受容体を、タグを介して担体ビーズ上に固定化し、これを用いてリガンドを含むと予想されるクルードサンプル中からリガンド候補を釣り上げる実験系を確立している。この系を用いて、病原微生物由来のペプチド断片混合物からの外生リガンド探索を行なう。シロイヌナズナ培養細胞を菌体と共培養すると、分泌型プロテアーゼにより断片化された菌体由来ペプチドが生成して植物細胞に防御応答を引き起こす。この培養液をサンプルとして受容体固定化カラムを用いた精製を行ない、溶出画分の LC-MS/MS 解析により得られたペプチド配列を化学合成して機能解析を進める。

## 4. 研究成果

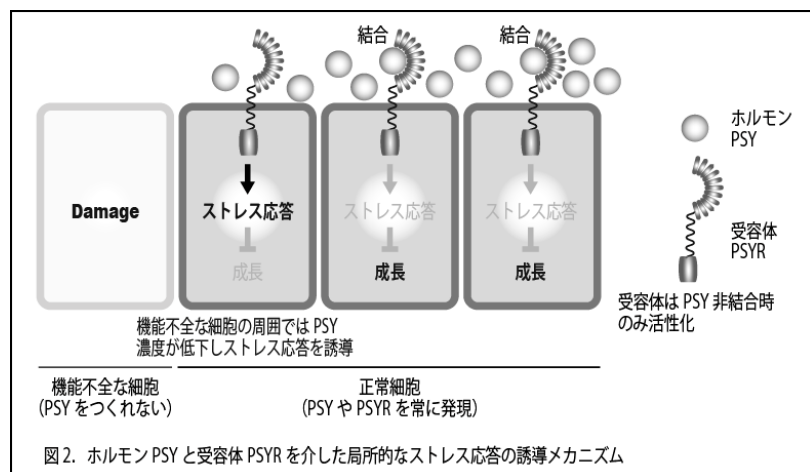
### *In silico* スクリーニングによる分泌型ペプチドホルモン探索

植物細胞のストレス応答と成長の切り替えをコントロールする新しいペプチドホルモンの発見

植物は、自然環境下における病害・温度・塩などのストレスに適応するために、本来は成長に使うエネルギーの一部を状況に応じてストレス応答に回すしくみを持っている。そのため、植物がストレスを受けると、その適応のためにエネルギーが使われ、その代償として成長は抑制される。この概念は「成長とストレス応答のトレードオフ」と呼ばれ、長い研究の歴史があるが、この切り替えに関わる新規ペプチドホルモンを発見した。

翻訳後修飾はエネルギーを消費するため、翻訳後修飾ペプチドは生合成にかかるエネルギーコストを上回るメリット、すなわちホルモン様の生理機能を持っている可能性が高いと考えられる。我々は翻訳後修飾ペプチドのひとつである硫酸化ペプチドを狙ったペプチドミクスにより、2007年にシロイヌナズナ細胞培養液中に18アミノ酸からなる新たなチロシン硫酸化ペプチドを見出していた。Plant peptide containing Sulfated tYrosine (PSY)と命名したこのペプチドを過剰発現または外的投与すると、植物成長が促進されることまでは当時明らかになっていたが、PSYの本質的な機能は不明のままであった。その後、ゲノム情報を利用した新規ペプチドホルモン候補の探索の過程で、PSYはシロイヌナズナに少なくとも9遺伝子存在する大きなファミリーを形成していることが明らかになった。そこで、LRR-RK発現ライブラリーを用いて、PSYと直接結合する受容体を探索したところ、3つのLRR-RKが見出された。しかし、PSY受容体(PSYR)と命名したこの3つの受容体の3重欠損株を作成すると、奇妙な結果が得られた。リガンドである硫酸化ペプチドPSYをシロイヌナズナ野生株や *tpst-1* 変異株(チロシン硫酸化酵素欠損株、リガンド欠損株)に与えると成長が促進されるため、PSYは基本的には成長促進ペプチドであると考えられるにもかかわらず、受容体PSYRの3重欠損株は小さくなるどころか

むしろ野生株よりも成長が促進されるという表現型を示した。トランスクリプトームを中心とした詳細な解析の結果、受容体PSYRはリガンド非存在下で活性化してストレス応答に関わる様々な転写因子群を誘導する代わりに成長を抑制し、PSYが結合するとPSYRが不活性化されてストレス応答が抑制される代わりに成長が促進されるこ



とが明らかとなった。リガンド非存在下で受容体が活性化されることから、通常とは逆の受容体活性化メカニズムである。

リガンドである PSY と受容体 PSYR は植物体全体でほぼ恒常的に発現しており、通常は PSY が結合して PSYR 依存的なストレス応答は抑制されている。一方で、組織の一部がダメージを受けて機能不全になると PSY が生産されなくなるため、ダメージ部位の周辺で PSY の濃度が低下する。これによって PSYR が活性化してストレス応答が誘導されれば、さらなるダメージ部位の拡大を防ぐことができる(図2)。このしくみの優れた点は、ダメージを受けた細胞が積極的に danger signal を出す余裕がないような場合にも、周辺の細胞で自動的にストレス応答を誘導できることにある。実際、PSYR の 3 重欠損株は、塩、高温、病害などのあらゆる環境ストレスに弱くなることが確かめられた。植物は動物のように動き回ることができないため、様々なストレスをその部位で受け止めながら生き抜かなければならない。PSY と PSYR を介したストレス応答システムは、そのために獲得した巧妙なメカニズムのひとつと考えられる。これまで予想もされていなかった植物の環境適応のしくみの存在を明らかにした本成果は *Science* 誌に Research article として掲載された (*Science* 2022)。

### 篩管を介した長距離移行性の非分泌型ペプチドシグナル探索

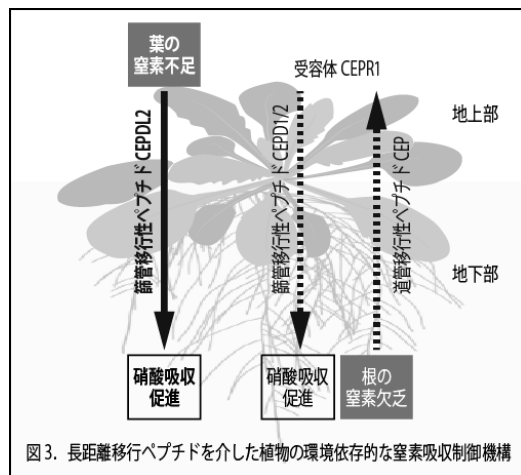
#### 葉の窒素需要を根に伝える篩管移行性ペプチドシグナル CEPDL2 の発見

植物では、葉自身の窒素需要によって、根の窒素吸収が制御されていることが古くから指摘されてきたが、葉で生産されたアミノ酸によるフィードバック抑制という説が根強くあり、葉の窒素需要を根に伝える分子の実体は明らかではなかった。

我々は、これまでに根が局所的な窒素欠乏を感知したときに、根-葉-根の経路を介して他の根に相補的な窒素吸収を指令することを見出していたが、この際に根から葉へ移行するペプチドホルモン CEP の下流で葉から根に移行して情報を伝えるのが篩管移行性シグナル CEPD1 および CEPD2 である(図3)。すなわち、CEPD1/2 は根の窒素欠乏を他の根に伝える役割を担っている。シロイヌナズナには CEPD1/2 と配列が類似したポリペプチドが 21 種類あるが、その多くが葉の篩部特異的な発現を示すなど、篩管移行性シグナルの条件を満たしていた。我々は、これらのひとつ CEPDL2 が、長年の謎であった葉の窒素不足を根に伝える長距離移行シグナルの本体であることを突き止めた。CEPDL2 は高親和性硝酸トランスポーターである *NRT2.1* や *NRT2.2* に加えて、木部への硝酸の積み込みに関わる *NRT1.5* の発現を誘導し、硝酸の取り込みと地上部への輸送を活性化する。葉の篩部で発現した GFP-CEPDL2 は根へ移行し、その蛍光は根の皮層や表皮細胞の核に検出された。

*CEPDL2* の欠損株を硝酸欠乏と十分の中間的な濃度である 3 mM の条件で生育させると、播種後 14 日目程度までは野生株と比較して生育に大きな違いは見られなかったが、生育後期の 21 日目になると、新たに展開する葉が小さくなるなど地上部のサイズの減少が観察された。これは、急激に地上部のバイオマスが増加する栄養生長後期に地上部の窒素需要が増大することを示している。実際、この時期には地上部で *CEPDL2* の発現量が増加した。

さらに、根の窒素欠乏を他の根に伝える過程に関わる *CEPD1/2* と葉の窒素需要を根に伝える *CEPDL2* の両方を欠損する植物では、顕著な硝酸取り込み活性の低下と植物体の著しい矮小化が観察された。一連の *CEPD1/2* および *CEPDL2* の解析から、根における硝酸取り込みが、根圏の窒素状態と葉の窒素需要の双方によって巧妙に制御されていることが明らかになった(図3)。すなわち、根も葉も窒素十分状態の時には葉の窒素需要を伝える *CEPDL2* および根の窒素状態を伝える *CEPD1/2* のいずれの発現も基底レベルであるが、葉の窒素需要が根からの供給を超える場合には、*CEPDL2* を介して根に窒素を要求する。一方、根が窒素欠乏になると *CEP* 経路が活性化されてその受容体 *CEPR1* の下流で *CEPD1/2* が誘導され、さらに葉も窒素不足の場合には、*CEPDL2* も活性化されて根に強く窒素を要求する。この *CEPDL2* の発見により、植物の環境依存的な窒素吸収制御機構を非常にシンプルなモデルで説明できるようになった (*Nature Commun.* 2020)。



#### CEPD1/2/CEPDL2 の下流で硝酸トランスポーター-NRT2.1 を活性化する脱リン酸化酵素の発見

植物の根の細胞表面には硝酸トランスポーターが高レベルで発現しており、これらを介して土壌中の硝酸を細胞内へ吸収しているが、硝酸取り込み量の制御は、トランスポーター遺伝子の転写量だけでなくタンパク質レベルの活性制御も重要であることが示唆されてきた。我々は、

葉から根に移行する窒素要求シグナル CEPD1/2/CEPDL2 の下流で、根において非常に強く発現誘導される PP2C ファミリーのタンパク質脱リン酸化酵素に着目し、その基質を定量リン酸化プロテオミクスにより探索した。その結果、この脱リン酸化酵素 (CEPD-induced phosphatase (CEPH) と命名) が硝酸取り込み輸送体 NRT2.1 の Ser501 を脱リン酸化して、硝酸イオン取り込み活性を ON にする働きをしていることを見出した。逆にリン酸化型 NRT2.1 では硝酸イオン取り込み活性が OFF になっている。CEPH は根の外皮や皮層の細胞質で主に発現し、窒素欠乏に陥ると CEPDs 依存的に発現量が増加する。これまでに CEPDs が NRT2.1 の遺伝子発現レベルを上昇させることは明らかになっていたが、CEPH の誘導を介した脱リン酸化によるタンパク質レベルでの活性化の方が硝酸イオン取り込み調節においてはむしろ主たる経路であることが明らかとなった。

窒素欠乏下ではアミノ酸が枯渇して新規タンパク質合成ができなくなることから、窒素欠乏になってから硝酸イオン輸送体を増やすことは難しいというジレンマがある。一方で、必要以上の硝酸イオンの吸収は毒性のあるアンモニアの蓄積を招くため、オンデマンドに吸収制御を行なう方が望ましい。そこで、植物は窒素が十分あるうちに硝酸イオン輸送体 NRT2.1 をやや多めに合成して不活性化型でストックしておき、窒素不足になった時に CEPH を使って活性化するという先行投資型のシステムを進化させたものと考えられる。CEPH は酵素なので、1 分子で多数の硝酸イオン輸送体 NRT2.1 を活性化することができ、硝酸イオン輸送体そのものを作るのに比べてはるかに省エネである。これまで見過ごされていた効率的な硝酸吸収のしくみを明らかにしたこの成果は *Nature Plants* 誌に掲載され、掲載号の News & Views にも取り上げられた (*Nature Plants* 2021)。

#### 受容体固定化ビーズを用いたリガンドフィッシング

植物は、細菌の鞭毛タンパク質フラジェリンを受容体 FLS2 を介して認識し、免疫応答を開始するが、フラジェリンそのものを認識するわけではなく、flg22 と呼ばれる 22 アミノ酸領域がエリクター活性を示すエピトープであることが知られている。しかし、この部分の合成ペプチドが防御応答活性を示すことは知られているものの、感染時に実際に FLS2 が認識しているリガンドの実体は調べられたことがない。そこで、*Pseudomonas. syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000) とシロイヌナズナ培養細胞を共培養した培養液をサンプルとして、受容体 FLS2 を固定化したカラムを用いたリガンドフィッシングを行なった結果、意外にも 22 アミノ酸 flg22 そのものが単離されてきた。さらに共培養液中でのフラジェリンの断片化パターンを nano LC-MS/MS で精査したところ、22 アミノ酸の flg22 領域を含む断片がかなり特異的に植物側プロテアーゼによって切り出されていることが明らかとなった。この結果は、これまで微生物間における配列保存性や合成ペプチドを用いた生物検定によって推定されていたエピトープに過ぎない flg22 領域について、植物が積極的に切り出して検知するしくみを進化させていることを意味している。これは、当初予見していなかった新たな知見であり、新規性が高いと考えられたことから以下に述べるように flg22 領域を切り出す植物側プロテアーゼの同定研究へと展開した。

#### フラジェリンから flg22 領域を切り出す植物側プロテアーゼの同定

シロイヌナズナ芽生えを液体培養液に浸漬して培養すると、分泌型プロテアーゼを含むアポプラスト成分が培地中に拡散する。この水中培養液に *Pst* DC3000 から調整した鞭毛タンパク質フラジェリンを加えると、防御応答を誘導する 22 アミノ酸エピトープである flg22 領域を含む断片がかなり特異的に切り出されることが見出された。植物は受容体キナーゼ FLS2 を介して flg22 ペプチドを受容するが、flg22 の C 末端側が特に認識に重要であると考えられている。そこで flg22 の C 末端領域を含む 10 アミノ酸ペプチドに蛍光基 (Nma) と消光基 (Dnp) を付加した消光性蛍光基質を合成した。この合成基質は、プロテアーゼで切断されると蛍光を生じる性質を持つ。この基質を用いて、水中培養液に含まれる flg22 の C 末端切断プロテアーゼを探索したところ、2 種類の subtilase が同定された。いずれも植物体全体で恒常的に発現している分泌型プロテアーゼであり、両者の 2 重欠損株では flg22 領域の切り出し活性の顕著な低下が観察された。また、リーフディスクを用いたフラジェリン依存的な ROS 産生アッセイでは、野性株と比較して 2 重欠損株において flg22 領域の切り出し活性の低下によると考えられる ROS 産生の遅れが観察された。この成果は *Nature Commun.* 誌に掲載された (*Nature Commun.* 2024)。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Ogawa-Ohnishi Mari, Yamashita Tomohide, Kakita Mitsuru, Nakayama Takuya, Ohkubo Yuri, Hayashi Yoko, Yamashita Yasuko, Nomura Taizo, Noda Saki, Shinohara Hidefumi, Matsubayashi Yoshikatsu	4. 巻 378
2. 論文標題 Peptide ligand-mediated trade-off between plant growth and stress response	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 175 ~ 180
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.abq5735	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 Matsui Sayaka, Noda Saki, Kuwata Keiko, Nomoto Mika, Tada Yasuomi, Shinohara Hidefumi, Matsubayashi Yoshikatsu	4. 巻 15
2. 論文標題 Arabidopsis SBT5.2 and SBT1.7 subtilases mediate C-terminal cleavage of flg22 epitope from bacterial flagellin	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 3762
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-024-48108-4	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 Yuri Ohkubo, Keiko Kuwata, Yoshikatsu Matsubayashi	4. 巻 7
2. 論文標題 A type 2C protein phosphatase activates high-affinity nitrate uptake by dephosphorylating NRT2.1	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 310-316
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-021-00870-9	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 Ota R, Ohkubo Y, Yamashita Y, Ogawa-Ohnishi M, and Matsubayashi Y	4. 巻 11
2. 論文標題 Shoot-to-root mobile CEPD-like 2 integrates shoot nitrogen status to systemically regulate nitrate uptake in Arabidopsis.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 641
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-14440-8	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 Shinohara Hidefumi, Yasue Naoko, Onuki Tetsuo, Kondoh Yasumitsu, Yoshida Minoru, Matsubayashi Yoshikatsu	4. 巻 2
2. 論文標題 Screening and identification of a non-peptide antagonist for the peptide hormone receptor in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-019-0307-8	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 Toyokura Koichi, Goh Tatsuaki, Shinohara Hidefumi, Shinoda Akinori, Kondo Yuki, Okamoto Yoshie, Uehara Takeo, Fujimoto Koichi, Okushima Yoko, Ikeyama Yoshifumi, Nakajima Keiji, Mimura Tetsuro, Tasaka Masao, Matsubayashi Yoshikatsu, Fukaki Hidehiro	4. 巻 48
2. 論文標題 Lateral Inhibition by a Peptide Hormone-Receptor Cascade during Arabidopsis Lateral Root Founder Cell Formation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Developmental Cell	6. 最初と最後の頁 64 ~ 75.e5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.devcel.2018.11.031	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 Takenaka Yuto, Kato Kohei, Ogawa-Ohnishi Mari, Tsuruhama Kana, Kajiura Hiroyuki, Yagyuu Kenta, Takeda Atsushi, Takeda Yoichi, Kunieda Tadashi, Hara-Nishimura Ikuko, Kuroha Takeshi, Nishitani Kazuhiko, Matsubayashi Yoshikatsu, Ishimizu Takeshi	4. 巻 4
2. 論文標題 Pectin RG-I rhamnosyltransferases represent a novel plant-specific glycosyltransferase family	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 669 ~ 676
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-018-0217-7	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 Yoro Emiko, Nishida Hanna, Ogawa-Ohnishi Mari, Yoshida Chie, Suzaki Takuya, Matsubayashi Yoshikatsu, Kawaguchi Masayoshi	4. 巻 70
2. 論文標題 PLENTY, a hydroxyproline O-arabinosyltransferase, negatively regulates root nodule symbiosis in Lotus japonicus	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 507 ~ 517
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/ery364	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 MATSUBAYASHI Yoshikatsu	4. 巻 94
2. 論文標題 Exploring peptide hormones in plants: identification of four peptide hormone-receptor pairs and two post-translational modification enzymes	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Proceedings of the Japan Academy, Series B	6. 最初と最後の頁 59 ~ 74
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2183/pjab.94.006	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15件 (うち招待講演 15件 / うち国際学会 14件)

1. 発表者名 松林 嘉克
2. 発表標題 Peptide signal-mediated adaptation to spatially and temporally fluctuating environments in plants
3. 学会等名 The 33rd International Conference on Arabidopsis Research (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松林 嘉克
2. 発表標題 Plant adaptation to fluctuating nitrogen environments by long-range mobile peptide signals
3. 学会等名 11th Plant Peptides and Receptors Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松林 嘉克
2. 発表標題 Plant adaptation to fluctuating nitrogen environments by long-range mobile peptide signals
3. 学会等名 Nitrogen2023 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年



1. 発表者名 松林 嘉克
2. 発表標題 Exploring peptide hormones in plants: Identification of five peptide hormone-receptor pairs and two post-translational modification enzymes
3. 学会等名 The 24th International Conference on Plant Growth Substances (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 大久保祐里, 松林嘉克
2. 発表標題 植物の窒素吸収を制御する長距離移行ペプチド群
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会ワークショップ 『不均一環境変動に対する植物の情報統御機構』 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Matsubayashi Y.
2. 発表標題 Receptor kinase signaling in plants: from peptide ligand identification to non-peptide antagonist development.
3. 学会等名 International Symposium on Plant Receptor Kinases and Cell Signaling 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Matsubayashi Y.
2. 発表標題 Long-distance peptide signaling involved in systemic regulation of nitrogen acquisition.
3. 学会等名 The International Plant Growth Substances Association (IPGSA) Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Matsubayashi Y.
2. 発表標題 Long distance peptide signaling mediating nitrogen homeostasis.
3. 学会等名 International Workshop on Plant Membrane Biology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Matsubayashi Y.
2. 発表標題 Long distance peptide signaling mediating nitrogen homeostasis.
3. 学会等名 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 Matsubayashi Y
2. 発表標題 Long distance peptide signaling mediating nitrogen homeostasis.
3. 学会等名 Frontiers in plant environmental response research (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Matsubayashi Y
2. 発表標題 Long distance peptide signaling mediating nitrogen homeostasis.
3. 学会等名 Cold Spring Harbor Asia conference on Plant Cell and Development Biology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Matsubayashi Yoshikatsu
2. 発表標題 Long-distance peptide signaling involved in systemic regulation of nitrogen acquisition
3. 学会等名 Sainsbury Laboratory Symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Matsubayashi Yoshikatsu
2. 発表標題 Long-distance peptide signaling involved in systemic regulation of nitrogen acquisition
3. 学会等名 Frontiers in BioAgricultural Research (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Matsubayashi Yoshikatsu
2. 発表標題 Root-to-shoot and shoot-to-root long-distance mobile peptides mediate systemic regulation of nitrogen acquisition
3. 学会等名 SEB's Annual Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Matsubayashi Yoshikatsu
2. 発表標題 Root-to-shoot and shoot-to-root long-distance mobile peptides mediate systemic regulation of nitrogen acquisition
3. 学会等名 Keystone Symposia, Plant Signaling: Molecular Pathways and Network Integration (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

## 〔図書〕 計3件

1. 著者名 大久保祐里, 松林嘉克	4. 発行年 2021年
2. 出版社 アグリバイオ/北隆館	5. 総ページ数 -
3. 書名 窒素取り込みを制御する長距離移行ペプチド群	

1. 著者名 大久保祐里, 松林嘉克	4. 発行年 2021年
2. 出版社 生化学/日本生化学会	5. 総ページ数 -
3. 書名 植物の窒素栄養吸収制御の巧みなしくみ	

1. 著者名 大久保 祐里, 松林 嘉克	4. 発行年 2020年
2. 出版社 エヌ・ティー・エス	5. 総ページ数 160
3. 書名 生物の科学 遺伝	

## 〔出願〕 計1件

産業財産権の名称 改変植物体	発明者 松林嘉克, 大西真理	権利者 国立大学法人東海国立大学機構
産業財産権の種類、番号 特許、特願2022-164023	出願年 2023年	国内・外国の別 国内

## 〔取得〕 計0件

〔その他〕

細胞間シグナル研究グループHP  
<https://www.bio.nagoya-u.ac.jp/-b2/>

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
研究協力者	大西(小川) 真理  (Ogawa-Ohnishi Mari)		
研究協力者	大久保 祐里  (Ohkubo Yuri)		

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