

令和 3 年 6 月 11 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18K05597

研究課題名(和文)CAM型光合成の進化の分子基盤に基づくC3作物へのCAMの付与に関する研究

研究課題名(英文)CAM engineering into C3 crops based on the evolution of CAM photosynthesis

研究代表者

東江 栄 (Agarie, Sakae)

九州大学・農学研究院・教授

研究者番号：50304879

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,600,000円

研究成果の概要(和文)：本研究の最終目標は、CAM(Crassulacean Acid Metabolism：ベンケイソウ型有機酸代謝)にみられる概日リズム制御の分子機構を明らかにし、その知見に基づいてC3型光合成をおこなう作物にCAMを付与し、ストレス耐性を増強させた作物を創出することである。そのために、CAM関連遺伝子の発現を制御するシスエレメント配列及び転写調節因子を同定し、C3植物でのCAMの駆動に必要な因子を明確にする。C3植物のCAM相同遺伝子についても同様に解析し、両者の比較からCAMの概日リズム制御に必要な要因、ひいてはCAM植物が進化の過程で獲得した因子を明らかにする。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、CAM遺伝子の概日リズム制御に関わる転写調節機構を明らかにし、関連するシスエレメント配列及び転写因子をC3植物に導入して、CAM関連遺伝子を概日リズムをもたせて高発現させることを目的とする。CAM植物の鍵酵素遺伝子の転写開始点5'上流を単離しシスエレメント配列を推定した。また、時計遺伝子の発現を制御するプロモーターとCAM関連遺伝子を連結したコンストラクトをC3植物に導入して発現に昼夜の概日リズムを持たせることに成功した。本研究は、CAMの進化過程の分子機構やCAMの生理学的意義の解明といった学術的な意義に加え、ストレス耐性の高い作物の創出といった実用的な意義がある。

研究成果の概要(英文)：The ultimate goal of this study is to generate crops with enhanced stress tolerance by engineering CAM into crops that perform C3 photosynthesis. For this goal, the purpose of this study is to clarify the molecular mechanism of circadian control of carbon metabolisms in CAM (Crassulacean Acid Metabolism), such as cis-elements and transcription factors that control the expression of CAM-related genes. The CAM homologous genes of C3 plants are also analyzed in the same manner, and the regulatory factors necessary for controlling the circadian rhythm of CAM, which are the factors acquired by the CAM plants in the process of evolution.

研究分野：植物生産生理学

キーワード：アイスプラント CAM型光合成 C3型光合成 進化 ストレス耐性

## 様式 C-19, F-19-1, Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

#### 1.1. CAMの付与による作物の炭素代謝の改変

CAM (Crassulacean Acid Metabolism: ベンケイソウ型有機酸代謝) 型光合成は、夜間に気孔を開いてCO<sub>2</sub>を固定し昼に気孔を閉じる日変化を示す。これは概日時計に制御されている。昼間に気孔を閉じるため、他の光合成型に比べ耐乾性が著しく高い。気孔が閉じた状態で有機酸が脱炭酸されて葉内のCO<sub>2</sub>濃度が増加し、ストレス時に発生する活性酸素の生成が抑えられる。この特性を作物に付与できれば、干ばつや塩害等の不良環境下における生産性の向上が期待される。しかし、これまで作物にCAMを付与した例はない。一般にCAM植物の生産性は低いとみなされていた。また、遺伝子の発現に概日リズムをもたせる適当なプロモーターがなかったという技術的な問題もあったためと考えられる。Agave属の植物は、CAM型光合成を行うが、C4植物と同程度の高い生産性を示す。また、夜間に遺伝子の発現を誘導する時計遺伝子のプロモーターが示されており、C3植物にCAMを付与するための状況は整いつつある。

#### 1.2. 作物の光合成を改変するこれまでの研究

C4植物とCAM植物はC3植物から進化した。C4植物とCAM植物の光合成炭素代謝の基本的な構成要素はほぼ同じである。また、C3植物もC4植物やCAM植物と相同な遺伝子を持っている。C3作物にCAMを付与する研究はほとんどないのに対し、C3作物にC4型光合成を付与する研究は多くなされてきた。イネにトウモロコシのC4回路の鍵酵素遺伝子を複数導入した形質転換イネも作出されている。しかし、炭酸固定能を有意に高めるまでには至っていない。一因として、C4光合成は葉肉細胞と維管束鞘細胞の二種の異なる細胞の分業で行われるため、酵素の発現のみならず形態の改変が必要であるためと考えられる。CAMはC3型と同様、葉肉細胞のみで行われるため、C3植物へCAMを付与することはC3植物にC4型光合成を付与するより実現性が高いと考えられる。ただし、関連酵素の昼夜の発現制御が必要となる。

#### 1.3. CAMの概日リズム制御の分子機構を明らかにする取り組み

イネでトウモロコシ遺伝子を高発現できたのは、C4光合成遺伝子の構造や転写調節因子に関する知見を得ていたためである。すなわち、イネはC4光合成相同遺伝子を持つが、プロモーター領域にC4関連遺伝子を高発現させる転写調節因子はあるがシスエレメント配列はないため、イネにトウモロコシのゲノム遺伝子(プロモーター領域、全翻訳領域及びターミネーター領域)を導入することで発現が強く誘導されたと考えられた。CAM植物は進化の過程で概日リズムを制御する転写調節機構を獲得したと考えられるが、詳細は不明である。CAM関連酵素遺伝子の構造や発現様式を調べた例はあるが(Cushman, 2001など)、発現を制御する転写調節因子に関する研究はほとんどない。

以上を踏まえ、本研究で検証する学術的な「問い」を以下のように設定した。

- 1) CAMはどのように進化したのか(獲得したシスエレメント及び転写調節因子は何か)。
- 2) どの因子を改変すればC3植物にCAMを駆動させることができるのか。

### 2. 研究の目的

本研究の最終目標は、CAMにみられる概日リズム制御の分子機構を明らかにし、その知見に基づいてC3植物にCAMを付与し、ストレス耐性を増強させた作物を創出することである。そのために、CAM関連遺伝子の発現を制御するシスエレメント配列及び転写調節因子を同定し、C3植物でのCAMの駆動に必要な因子を明確にする。C3植物のCAM相同遺伝子についても同様に解析し、両者の比較からCAMの概日リズム制御に必要な要因、ひいてはCAM植物が進化の過程で獲得した因子を明らかにする。本研究は、ストレス耐性の高い作物の創出といった実用的な意義に加え、CAMの進化過程の分子機構を明らかにするという学術的な意義がある。

本研究では、CAM遺伝子の概日リズム制御に関わる転写調節機構を明らかにし、CAMの駆動に関連するシスエレメント配列及び転写調節因子を明確にする。これとあわせて、概日リズムを制御するプロモーターとCAM関連遺伝子の翻訳領域を連結したコンストラクトをC3植物に導入して、CAM関連遺伝子を概日リズムをもたせて高発現させることを目的とする。

### 3. 研究の方法

#### 3.1. CAM遺伝子の発現制御因子及び転写調節因子の同定

通性CAM植物アイスプラント(*Mesembryanthemum crystallinum*)及びシロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana*)を供試した。アイスプラント(*M. crystallinum*)はハマミズナ科の1年生草本で、乾燥、塩、強光等のストレスをうけると光合成をC3からCAMに変換する。シロイヌナズナはモデル植物で、C3型光合成を行う。対象とした遺伝子は、ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ(PEPC)、PEPCキナーゼ(PEPCK)、及びNADPリンゴ酸酵素(NADP-ME)等である。PEPCは炭酸固定酵素で、PEPCKはPEPCをリン酸化して活性化する酵素、NADP-MEはリンゴ酸を脱炭酸する酵素であり、それぞれ夕方、真夜中及び正午付近に強く発現する。CAM関連遺伝子の転写調節因子の特定を目的に、転写調節因子結合モチーフデータベース JASPAR (<http://jaspar.genereg.net/>)を用いて、アイスプラント及びシロイヌナズナの PEPCK, PEPC

及び NADP-ME の転写開始点から上流 1,500 bp のプロモーター領域におけるシス配列を推定し、これを認識し結合する転写調節因子と環境ストレス応答との関連を調査した。また関連が推定された転写調節因子の発現の日周パターンを CircadiaNET (<http://viridiplantae.ibvf.csic.es/circadiaNet/>) で調べた。

### 3.2. 概日リズム制御に関わる転写調節因子の導入による CAM の駆動

概日リズムを制御するプロモーターと CAM 酵素遺伝子とを連結し、シロイヌナズナにアグロバクテリウム法を用いて導入した。C3 植物が本来持っている相同遺伝子は CAM への影響を考慮してアンチセンス配列を導入して発現量を低下させる目的でコンストラクトを構築した。導入した遺伝子の転写産物量及び活性等で形質転換体をスクリーニングした。

## 4. 研究成果

本研究は、CAM 植物が進化の過程で獲得した遺伝子発現調節因子を解析し、得られた知見を基に C3 植物への CAM 関連遺伝子の導入を試みた。得られた成果は以下のとおりである。

### 4.1. CAM 遺伝子の発現を制御する転写調節因子の同定

CAM は昼間の脱炭酸と夜間の CO<sub>2</sub> 固定に大別される。アイスプラントは環境ストレスで光合成型を C3 から CAM に変換する。アイスプラントでは CAM 化に伴い、昼間の脱炭酸を担う NADP-リンゴ酸酵素 (NADP-ME) の活性が 11 倍、夜間の CO<sub>2</sub> 固定を担うホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEPC) の活性が 44.8 倍まで上昇する (Holtum and Winter, 1982)。このような酵素活性の増加は遺伝子の発現レベルで制御されていると考えられる。アイスプラントと同様に、環境ストレスで光合成を変換するサンカクハゼラン (*Talinum triangulare*) で報告された乾燥誘導性の転写調節因子 (Barihaus et al., 2016)、及びシロイヌナズナの環境ストレス応答性かつ概日時計の発現制御をうける転写調節因子と相同性の高いアイスプラントの遺伝子を 20 種単離した。この中で、塩によって発現が誘導され、かつ CAM 型遺伝子の発現にみられる日変化と同様な発現パターンを示す転写調節因子遺伝子を 5 種選定した (図 1)。既報でそれぞれの特性

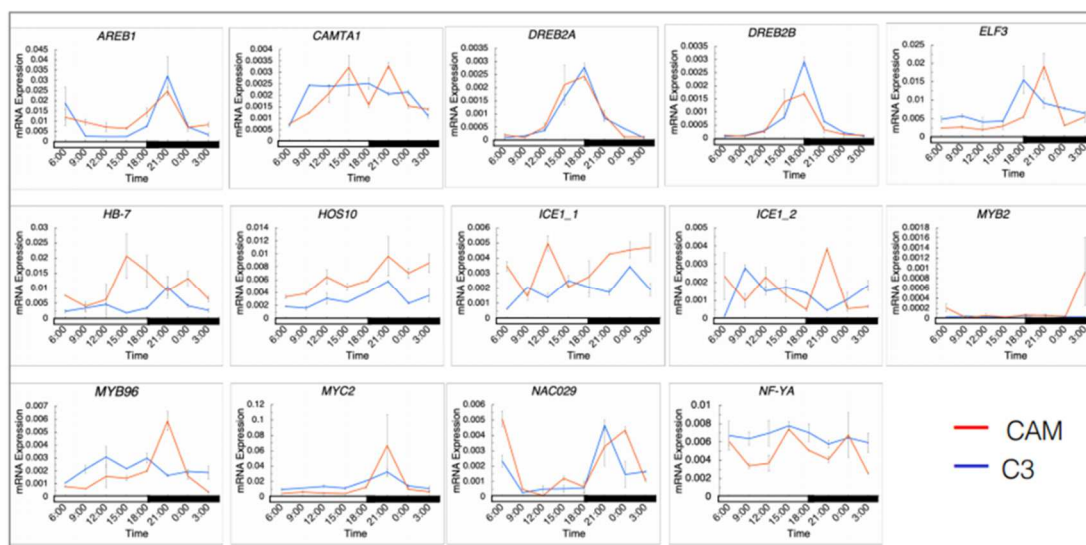


図 1. サンカクハゼラン乾燥誘導性転写調節因子遺伝子と相同性の高いアイスプラント遺伝子の発現。白いバー：日中、黒いバー：夜間をそれぞれ示す。

(ABA 応答性、塩反応性、時計遺伝子、及び概日リズムへの関連性) を調べ、MYB96 及び HB7 をアイスプラント特有の CAM 遺伝子発現制御因子の候補とした。このうち、MYB96 は夜間の発現量が高かった。夜間に発現量が増加するアイスプラント *McPpck1* プロモーターには 4 箇所、及び PEPC 遺伝子 (*McPpc1*) のプロモーターには 5 箇所、MYB96 の結合配列が見出された (図 2)。

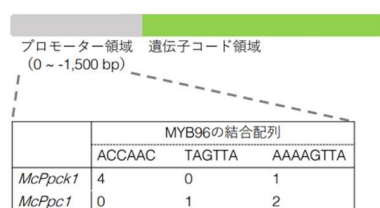


図 2. PEPC 及び PEPC キナーゼのプロモーター領域における MYB96 結合配列の数。

#### 4.2. C3 植物との比較からみた CAM 遺伝子の発現制御因子の同定

先行研究では、アイスプラントの PPCK 遺伝子 (*McPpck*), 及び C3 植物のシロイヌナズナの PPCK 遺伝子 (*Atppck1*) の転写開始点 5' 上流をレポーター遺伝子と連結し、プロトプラストにおける一過性発現解析を行い、これらの発現を制御するシスエレメントを含む領域を推定した。さらに、これらを相互に入れ替えて導入し、夜に発現するアイスプラントの *McPpck* はシロイヌナズナでは昼に発現し、一方、昼に発現しているシロイヌナズナの *Atppck1* はアイスプラントでは昼夜共に低く発現することを見出した。シロイヌナズナはアイスプラントの *McPpck* の夜間の発現に必要な転写調節因子をもたないこと、また、アイスプラントの PPCK を高発現させるシスエレメントがないことが示唆された。

CAM 関連遺伝子の発現調節部位 (シスエレメント及び転写調節因子) の特定を目的に、転写調節因子結合モチーフデータベース JASPAR を用いて、*McPpck1*, *McPpc1*, 及び *McMod1* の転写開始点から上流 1,500 bp のプロモーター領域におけるシスエレメント配列を推定した。*ppck1* の転写開始点 5' 上流のプロモーター領域にはシロイヌナズナで 42 種類、アイスプラントで 35 種類のシスエレメント配列があった。そのうち、16 種がアイスプラント特有のものであった。環境ストレス応答に関与しているものは 3 種類あり、SALT TOLERANCE ZINC FINGER (STZ), AUXIN RESPONSE TRANSCRIPTION FACTOR 3 (ARF3) 及び DOF AFFECTING GERMINATION2 (DAG2) 等であった。STZ は低酸素、強光、アブシジン酸、寒冷、NaCl, 及び乾燥といった環境ストレス応答性因子であり、ARF3 は主にオーキシン応答に関与しているが水分欠乏への応答を正に調節することから、CAM への関与が示唆された。DAG2 は光応答性であるが、寒冷応答にも関与する。*Ppc1* のプロモーター領域にはシロイヌナズナでは 72 種、アイスプラントでは 22 種あり、アイスプラント特有のシス配列は 18 種であった。そのうち、BASIC PENTACYSSTEINE1 (BPC1), DOF AFFECTING GERMINATION2 (DAG2), 及び HOMEBOX12 (HB-12) が環境ストレス応答に関与する。BPC1 は NaCl ストレス応答, DHB-12 は水分欠乏, 浸透圧, NaCl ストレス応答, 及び ABA の応答性に関与する。*Mod1* のプロモーターにはシロイヌナズナで 64 種、アイスプラントで 37 種のシスエレメント配列があった。アイスプラント特有のシスエレメント配列は 16 種であった。そのうち BASIC PENTACYSSTEINE1 (BPC1), CALMODULIN-BINDING TRANSCRIPTION ACTIVATOR2 (CAMTA2), HOMEBOX6 (HB-6) が環境ストレス応答に関与していた。BPC1 は上述したとおりである。CAMTA2 は寒冷、及びアルミニウムイオンへの応答に関与する。また、HB-6 は環境ストレスホルモンである ABA, 及び乾燥応答に関与する。

#### 4.3. 概日リズム制御に関わる転写調節因子の導入による CAM の駆動

朝方及び夕方それぞれ発現量が最大となる時計遺伝子 CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1 (CCA1), 及び TIMING OF CAB EXPRESSION (TOC1) のプロモーターをシロイヌナズナのゲノムから単離し、アイスプラントの PEPC 遺伝子 *McPpc1* 及び PPCK 遺伝子 *McPpck* の cDNA を連結したベクターを構築して C3 植物であるシロイヌナズナに導入し、いずれも野生株より顕著に高く発現する形質転換体を得た (図 3)。発現量は、*Ppc1* はアイスプラントの約 30% 程度、*McPpck* はアイスプラントの約 2 倍であった。しかし、*Ppc1* の活性は非形質転換体と同程度であった。さらに高く発現させるため、*McPpc1*, *McPpck*, 及び NADP リンゴ酸酵素 (*McMod1*) のプロモーター領域及び翻訳領域を含むゲノム遺伝子、及び *McPpc1* の cDNA に *McPpck* のプロモーター、及び *McPpck* の cDNA に *McPpck* のプロモーターを連結した DNA 断片を含むベクターを作成した。さらに、*McPpck* 及び *McPpc1* をもつイネ導入用ベクターを作成した。

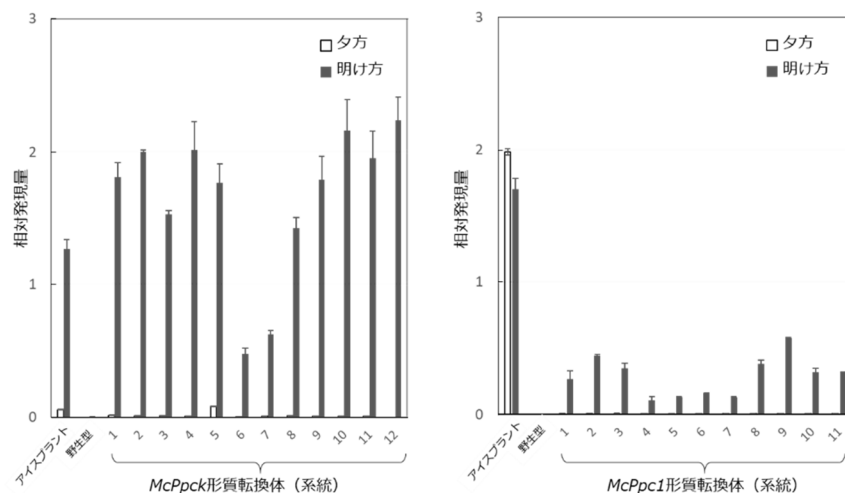


図 3. アイスプラントの PPCK 遺伝子 (*McPpck*) 及び PEPC 遺伝子 (*McPpc1*) を導入したシロイヌナズナ形質転換体の *McPpck* 及び *McPpc1* の発現量。

#### 4.4. ゲノム編集へむけた改変部位の特定

シロイヌナズナとアイスプラントの CAM 関連遺伝子の転写開始点 5' 上流の塩基配列及び転写調節因子の昼夜の発現様式の比較から、ゲノム編集によって改変するシロイヌナズナのシスエレメント配列の特定を試みた。遺伝子の発現を制御する転写調節因子（トランス因子）は、発現を正に制御する場合にはその発現の日周パターンが制御対象の遺伝子と類似し、負に制御する場合には逆相を示すと考えられた。トランス因子と CAM 関連遺伝子の発現の日周パターンを比較し、発現を制御するトランス因子を推定した。JASPAR を用いて、シロイヌナズナの CAM 関連遺伝子のプロモーター領域に存在するシスエレメント配列を調査した。*AtPPCK1* は 118 個、*AtPPDK* は 108 個、*AtTDT* は 110 個、*AtALMT9* は 174 個、*AtRPI* は 104 個のシスエレメント配列があった（図 4）。このうち重複を除いた配列を実際に機能しうるシスエレメント配列とみなした。

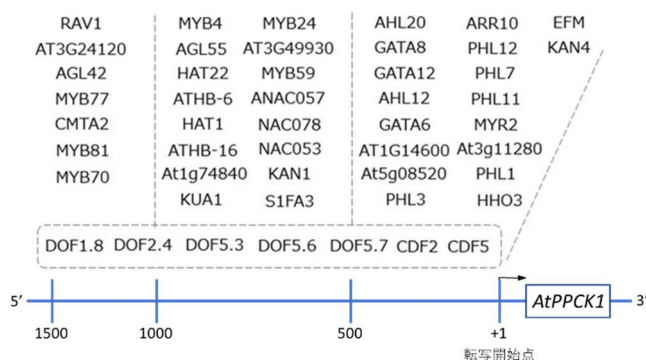


図 4. シロイヌナズナ PPCK 遺伝子 (*AtPPCK1*) のプロモーター領域に存在するシスエレメント配列。

C3 植物のシロイヌナズナの CAM 相同遺伝子 (PPCK をコードする) *AtPPCK1* の発現は CAM 植物とは逆に日中に誘導される。*AtPPCK1* のプロモーター領域には、2 つの光誘導性シスエレメント (GATA8 および GATA12) があつた。GATA8 の認識部位は転写開始点 5' 上流 -456 ~ -464 bp (CTGGATCTG), 及び -483 ~ -491 bp (TAGATCCAA) にあり、GATA12 は、-484 ~ -491 bp (TAGATCCA) にあつた。GATA8 および GATA12 の発現の日周パターンを CircadianNET で調査した。GATA8 をコードする遺伝子 AT3G54810 は、昼間に発現量が最大となるような発現を示した (図 5)。一方、GATA12 をコードする遺伝子 AT5G25830 は、発現に日変化は見られなかつた (データは示さず)。以上のことから、*AtPPCK1* の発現を制御しているトランス因子は GATA8 である可能性が高いと考えられた。

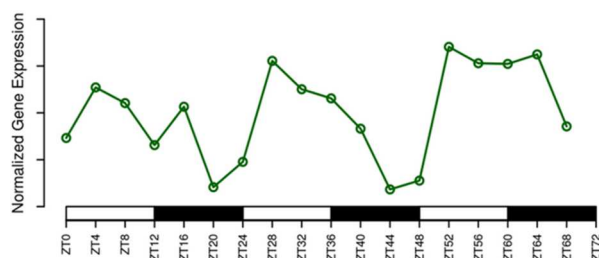


図 5. GATA8 をコードする遺伝子 (AT3G54810) の発現量の日変化 (CircadianNET より)。

既報では、概日時計の制御を受け夕方に発現量が最大となる遺伝子のシスエレメント配列を、朝方に発現量が最大となる遺伝子のシスエレメント CBS (CCA1 Binding Site) モチーフに替えることで、遺伝子の発現時間を夜から昼に変えることに成功している (Todd, P. 2002)。*AtPPCK1* を昼に発現させる転写調節因子と考えられる GATA8 の認識配列 TAGATCCAA, CTGGATCTG を、CBS のモチーフ配列 AAAAATCT に変えることで、*AtPPCK1* の発現時期を昼から夜に変えることができると考えられた。この可否を調べるためにアグロインフィルトレーションを用いた一過的発現解析を行うこととし、*AtPPCK1* プロモーターとレポーター遺伝子を連結したバイナリーベクターを作成した。今後は GATA8 の認識配列を部分特異的変異導入によって CBS のモチーフ配列に替えたベクターを作成しアグロインフィルトレーション法を用いて葉に導入し、*AtPPCK1* の発現する時間の変化を検証する予定である。

概日時計により発現制御を受ける CAM 関連遺伝子の転写調節因子の特定を目的に、DMS-seq 法を適用する。本法は、ゲノムフットプリント法の一つで、ジメチル硫酸 (DMS) によって DNA からメチル化塩基を脱離させた部位をアプリン/アピリミジンエンドヌクレアーゼ (APE1) によって消化し、次世代シーケンサーで解析する方法である。転写調節因子の結合部位は分解されないためシスエレメント配列を特定できる (Umeyama et al., 2017)。アイスプラントに本法を適用した例はなかつたため、本研究では葉身、DMS 濃度、処理方法、APE1 処理の条件を最適化した。



5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 Tran, D. Q., Konishi, A., Cushman, J. C., Morokuma, M., Toyota, M., Agarie, S.	4. 巻 23
2. 論文標題 NaCl-stimulated ATP synthesis in mitochondria of a halophyte <i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Production Science	6. 最初と最後の頁 1-5
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/1343943X.2019.1682462.	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 該当する

1. 著者名 Tran, D. Q., Konishi, A., Cushman, J. C., Morokuma, M., Toyota, M., Agarie, S.	4. 巻 23
2. 論文標題 Ion accumulation and expression of ion homeostasis-related genes associated with halophilism, NaCl-promoted growth in a halophyte <i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Production Science	6. 最初と最後の頁 1-5
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/1343943X.2019.1647788	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 該当する

1. 著者名 Agarie, S., Umamoto, M., Sunagawa, H., Anai, T., Cushman, J. C.	4. 巻 24
2. 論文標題 An Agrobacterium-mediated transformation via organogenesis regeneration of a facultative CAM plant, the common ice plant <i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Production Science	6. 最初と最後の頁 1-5
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/1343943X.2020.1730700	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 該当する

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 0件/うち国際学会 4件）

1. 発表者名 吉田 和貴, 齋藤 和幸, 東江 栄
2. 発表標題 塩生植物アイスプラント ( <i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.) の光合成における好塩性機構の解明
3. 学会等名 第251回日本作物学会講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 RNA-Seqを用いたアイスプラントにおける好塩性に関わる遺伝子の網羅的解析
2. 発表標題 佐藤 稜真, 小西 絢子, Tran Dan Q., Cushman John C., 九州大学大学院 農学研究院研究教育支援センター, 齋藤 和幸, 東江 栄
3. 学会等名 第250回日本作物学会講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐藤 稜真, 小西 絢子, Tran Dan, Cushuman John C., 齋藤 和幸, 東江 栄
2. 発表標題 アイスプラント(Mesembryanthemum crystallinum L.)の好塩性機構におけるミトコンドリアのATP合成
3. 学会等名 第249回日本作物学会講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉田侃生, 砂川春樹, 齋藤和幸, 東江栄
2. 発表標題 CAM 植物における CO2 濃縮機構による活性酸素の発生制御に関する研究
3. 学会等名 第249回日本作物学会講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ryoma Sato, Dan Q. Tran, Ayako Konishi, John C. Cushman, Sakae Agarie
2. 発表標題 NaCl-stimulate ATP synthesis in halophyte
3. 学会等名 The 16th International Joint Symposium between Korea and Japan (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sakae Agarie
2. 発表標題 Halophyte: Mechanisms and Utilization
3. 学会等名 The 16th International Joint Symposium between Korea and Japan (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Dan Quang Tran, Ryoma Sato, Ayako Konishi, John C. Cushman, Masahiro Morokuma, Masanori Toyota, Sakae Agarie
2. 発表標題 NaCl-stimulated expression of genes for ion homeostasis and cell cycle regulation related to the halophilism in a halophyte, Mesembryanthemum crystallinum L.
3. 学会等名 第248回日本作物学会講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Dan Q. Tran, Ayako Konishi, John C. Cushman, Sakae Agarie
2. 発表標題 NaCl-stimulated ATP production in mitochondria of the common ice plant, Mesembryanthemum crystallinum L.
3. 学会等名 第247回日本作物学会講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Dan Tran Quang, Ayako Konishi, Sakae Agarie
2. 発表標題 Halophilism, the promotion of growth by NaCl, in a halophyte Mesembryanthemum crystallinum L.
3. 学会等名 Asia-Pacific conference on life science and biological engineering (国際学会)
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 西川香澄, 一色納菜子, Roearn Siranet, 出瑤子, 東江栄
2. 発表標題 アイスプラントにおけるCAM型光合成遺伝子の発現制御に関する研究
3. 学会等名 第245回日本作物学会講演会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 若林美恵, 山邊栞, 小林聡子, 寺井詩織, 東江栄
2. 発表標題 C3植物へのCAM型光合成の付与に関する研究
3. 学会等名 第245回日本作物学会講演会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kuroda, K., Nishikawa, K., Isshiki, N., Ilde Y., and Agarie, S.
2. 発表標題 Transcriptional regulation of the induction of Crassulacean acid metabolism by salt stress in the common ice plant, <i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.
3. 学会等名 Phytogene symposium X (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Wakabayashi, M., Yamabe, S., Kobayashi, S., Terai, S. and Agarie, S.
2. 発表標題 Expression of the CAM-related genes in the transgenic C3 plants
3. 学会等名 Phytogene symposium X
4. 発表年 2018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
---------	---------