

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年5月18日現在

機関番号：82104

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009年度～2011年度

課題番号：21570054

研究課題名（和文） 穂発芽変異体を用いた種子成熟・休眠・発芽分子機構の解明

研究課題名（英文） Molecular mechanism of seed maturation, dormancy and germination using viviparous mutants

研究代表者

中島 一雄（NAKASHIMA KAZUO）

独立行政法人 国際農林水産業研究センター・生物資源・利用領域・主任研究員

研究者番号：90343772

研究成果の概要（和文）：アブシシン酸（ABA）は種子成熟、休眠、発芽の制御など、多くの生理現象を調節している重要な植物ホルモンである。そして、SRK2D、SRK2E、SRK2Iは、ABAによって強く活性化されるシロイヌナズナのSnRK2タンパク質リン酸化酵素である。これらの三重変異体である *srk2d srk2e srk2i* では穂発芽が見られる。この変異体の解析を通じてSRK2D、SRK2E、SRK2Iによる種子成熟・休眠・発芽の制御機構を明らかにした。すなわち、三重変異体種子では、成熟期における生育阻害や、乾燥耐性の低下、休眠能の低下、極めて強いABA非感受性、ABA量の増加が見られた。また、ABI5を含むbZIP型転写因子断片のリン酸化が見られなくなった。マイクロアレイ解析により、これらのタンパク質リン酸化酵素は、広範囲にわたるABA応答性遺伝子の発現制御を通じて、種子成熟、休眠、発芽をコントロールしていることが示唆された。

研究成果の概要（英文）：Abscisic acid (ABA) is an important phytohormone regulating various physiological processes including seed maturation, dormancy and germination. SRK2D, SRK2E and SRK2I are redundant ABA-activated SNF1-related protein kinases 2 (SnRK2s) in *Arabidopsis thaliana*. The triple mutant of the SnRK2 protein kinases (*srk2d srk2e srk2i*) showed viviparous germination. It was sensitive to desiccation and showed severe growth defects during seed development. It exhibited a loss of dormancy, strong ABA-insensitivity, and elevated seed ABA content relative to wild-type seeds. The triple mutant had greatly reduced phosphorylation activity in in-gel kinase experiments using bZIP transcription factors including ABI5. Microarray experiments indicate that SRK2D, SRK2E and SRK2I protein kinases involved in ABA signaling are essential for the control of seed development, dormancy and germination through the extensive control of gene expression.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,500,000	450,000	1,950,000
2010年度	900,000	270,000	1,170,000
2011年度	1,200,000	360,000	1,560,000
年度			
年度			
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・植物生理・分子

キーワード：穂発芽、アブシシン酸、タンパク質リン酸化酵素、SnRK2、bZIP型転写因子

1. 研究開始当初の背景

植物ホルモン ABA は、乾燥などの環境ストレスに対する応答と種子成熟において重要な役割をもつことが知られており、ストレス耐性あるいは種子成熟に関わる多くの遺伝子の発現も制御している (Nakashima and Yamaguchi-Shinozaki, 2006)。乾燥などの環境ストレス応答では、ABA 応答性シスエレメントの ABRE (ABA responsive element) に結合する bZIP (basic leucine zipper) 型転写因子 AREB1 (ABRE-binding protein) などがはたらいており、種子成熟においては AREB1 と相同性が高い ABI (ABA insensitive) 5 や、ABI5 と相互作用する転写因子 ABI3 がはたらいていることが明らかになっている (図 1 ; Furihata *et al.*, 2006; Nakashima *et al.*, 2006)。

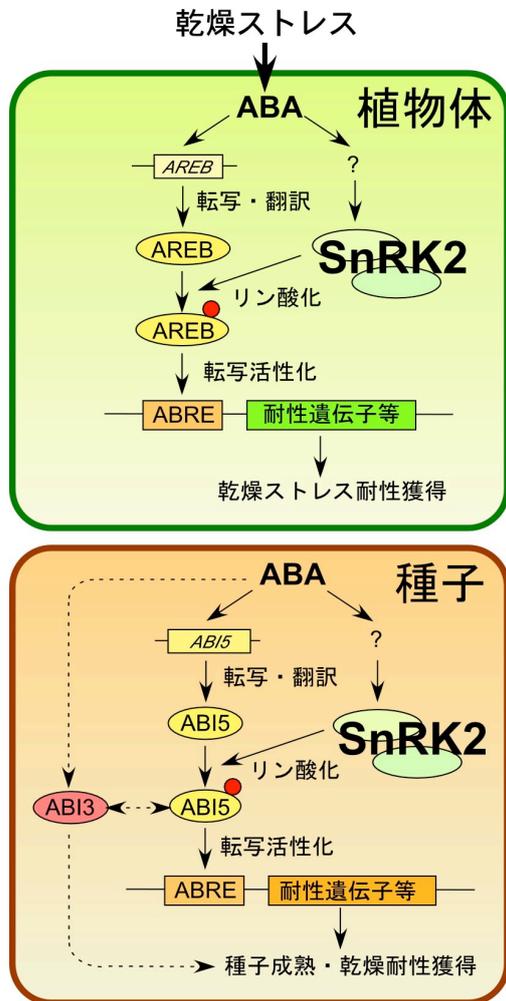


図 1. 植物体および種子における ABA 応答性遺伝子発現ネットワークのモデル図。

最近、AREB1 などの活性化にはリン酸化が必要なこと、リン酸化にはタンパク質リン酸化酵素 SnRK2 が関わっていることが、申請者らのグループ (Furihata *et al.*, 2006) や米国の

グループ (Fujii *et al.*, 2007) などにより明らかにされた (図 1)。イネにおいても同様の制御があることが名古屋大の服部らにより報告されている (服部・小林, 2007)。

私たちは、環境ストレス応答ならびに種子成熟における SnRK2 の役割を明らかにするために、シロイヌナズナを用い、ABA によって強く活性化される相同性が高い 3 種類の SnRK2 (SRK2D、SRK2E、SRK2I) に着目して三重変異体を作成した。その表現型を解析したところ、驚くべきことに、これまで報告がないほど強い穂発芽が見られた (図 2)。このような表現型は、SRK2D、SRK2E、SRK2I の単独、あるいは二重変異体では見られなかった。このことから、SRK2D、SRK2E、SRK2I は、種子成熟・休眠・発芽制御において重要な役割を持っていることが示唆された。



図 2. SnRK2 三重変異体 *srk2d srk2e srk2i* の種子で見られた穂発芽。

2. 研究の目的

本研究課題では、穂発芽変異体を利用して、シロイヌナズナのタンパク質リン酸化酵素 SRK2D、SRK2E、SRK2I が穂発芽をコントロールしている分子機構を解明することを目的とした。特に次の 3 点を明らかにすることを目指した。

(1) 穂発芽変異体の表現型および遺伝子発現の解析

穂発芽を起こす SnRK2 三重変異体種子 *srk2d srk2e srk2i* を用いて、種子成熟、休眠、発芽期の表現型を解析する。さらにこの変異体の種子と、ABA・種子成熟関連変異体 *abi5* 等の種子における遺伝子発現を網羅的に解析し、これらの種子における転写産物の違いを明らかにする。

(2) 穂発芽変異体で変動している遺伝子群の機能解析

穂発芽変異体種子等の遺伝子発現解析の

結果をもとに推定された穂発芽に関わる遺伝子の分子的性状を、変異体、過剰発現・発現抑制組換え体等を用いて明らかにする。

(3) 穂発芽制御に関わる SnRK2 と種子関連 bZIP 型転写因子との関係の解析

穂発芽制御に関わる SnRK2 が ABI5 タンパク質をリン酸化していることを明らかにする。さらに、これまでに見いだされている ABI5 単独の変異体では穂発芽を起こすことがないため、SnRK2 は ABI5 だけを制御しているのではないことが予想される。そのため、種子成熟期に発現している ABI5 以外の ABI5 に相同性が高い bZIP 型転写因子 EEL 等についても分子生物学的解析や変異体解析を行い、SnRK2 との関係性を明らかにする。

3. 研究の方法

シロイヌナズナにおける穂発芽の分子機構を解明するために、初年度は穂発芽を起こす SnRK2 三重変異体種子 *srk2d srk2e srk2i* を用いて、種子成熟、休眠、発芽における表現型を解析する。さらに、この変異体種子と、ABA あるいは種子成熟関連変異体種子における遺伝子発現をマイクロアレイ法で網羅的に解析することにより、穂発芽に関与する因子を明らかにする。

次年度以降は、初年度の結果から推定された穂発芽関連遺伝子群の機能解析と、穂発芽の制御に関わる SnRK2 と種子成熟に関わる bZIP 型転写因子群との関係を解析する。

(1) 穂発芽変異体の表現型および遺伝子発現の解析

① 表現型の解析

・ 穂発芽を起こす三重変異体である *srk2d srk2e srk2i* と関連変異体 (*srk2d*, *srk2e*, *srk2i* およびこれらの二重変異体) において、開花後、莢の成長、種子の成熟がどのように変化するかを、野生型の莢の成長、種子の成熟と比較する。

・ 上記変異体種子および野生型種子を用いて、休眠性と発芽時における ABA 応答性を調べる。他の ABA・種子成熟変異体である *abi5*, *abi3* 等との違いを調べる。

② 遺伝子発現の解析

・ 上記三重変異体種子と ABA・種子成熟関連変異体 *abi5* 等の種子のマイクロアレイ解析を実施し、発現レベルがコントロール種子よりも低下あるいは増加している遺伝子を明らかにする。主要な遺伝子については定量的 RT-PCR 法等により発現レベルを確認する。マイクロアレイ実験結果と既存の発現解析等のデータベース (Genevestigator, PageMan, ATTED II など) を比較し、穂発芽を制御している遺伝子群を推測する。

(2) 穂発芽変異体で変動している遺伝子群の機能解析

① 変異体を用いた解析

・ 初年度の解析結果をもとに推定された穂発芽に関わる遺伝子の分子的性状を明らかにするため、リソースセンターから変異体を取り寄せ、種子成熟、休眠、発芽に関わる表現型を解析し、穂発芽をコントロールしている主要な因子を探索する。

② 形質転換植物を用いた解析

・ 上記因子の機能を明らかにするため、過剰発現体あるいは発現抑制組換え体を作成して種子成熟、休眠、発芽に関わる表現型を解析する。

(3) 穂発芽制御に関わる SnRK2 と種子関連 bZIP 型転写因子との関係の解析

① SnRK2 による種子関連 bZIP 型転写因子のリン酸化実験

・ ゲル内リン酸化実験により ABI5 タンパク質のリン酸化が野生型種子で起きていること、*srk2d srk2e srk2i* 変異体種子では起きていることを明らかにする。

・ ABI5 に相同性が高く種子成熟期に発現している bZIP 型転写因子のリン酸化が野生型種子で起きていること、*srk2d srk2e srk2i* 変異体種子では起きていることを、ゲル内リン酸化実験で調べる。

② 変異体等を用いた新規種子関連転写因子の機能解析

・ 上記の bZIP 型転写因子について、変異体をリソースセンターから変異体を取り寄せ、種子成熟、休眠、発芽に関わる表現型を解析する。

・ 表現型が見られた場合には、他のアレルの解析や相補実験を行い、表現型が変異に寄るものかを検証する。上記変異体を *abi5* 変異体と交配し、種子成熟、休眠、発芽に関わる表現型がさらに強まることか、穂発芽が起きるようにならないかを調べる。

4. 研究成果

(1) 穂発芽変異体の表現型および遺伝子発現の解析

① 表現型の解析

シロイヌナズナのタンパク質リン酸化酵素 SnRK2 の三重変異体 *srk2d srk2e srk2i* は穂発芽 (90%程度の湿度で栽培した植物体で、植物体に付いた莢から発芽) を起こす。この形質は、湿らせた紙上に置いた莢においても再現することができ、野生型種子が発芽しない条件でも三重変異体種子は莢からの発芽が観察された (図 3 G、H)。そして、図 3 および図 4 に示すように、三重変異体では穂発芽に加えて、以下のような表現型が観察された。

・ 種子成熟期における生育阻害

- ・成熟期の莢や収穫した種子における乾燥耐性の低下
- ・種子におけるクロロフィルの蓄積
- ・種子の休眠能の低下
- ・極めて強い ABA 非感受性発芽
- ・種子における ABA 量の増加

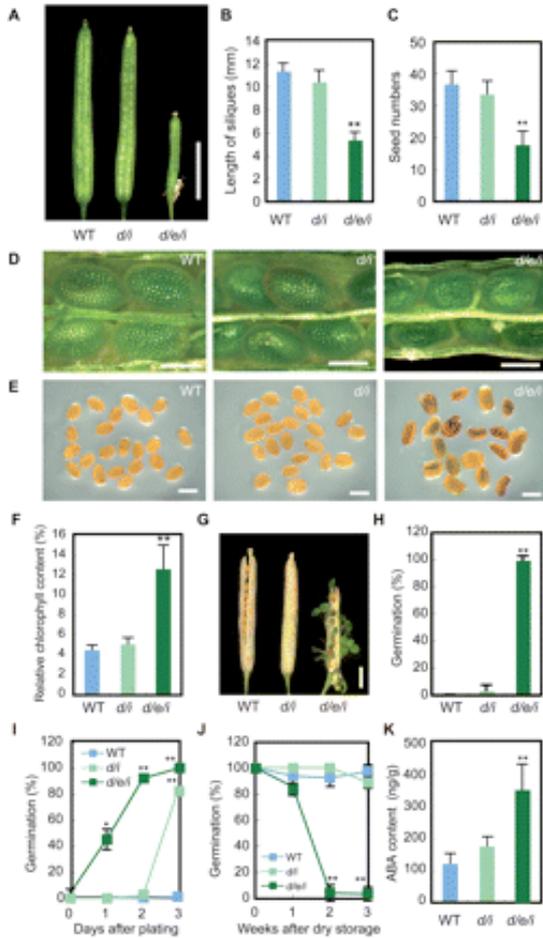


図 3. *srk2d srk2e srk2i* 種子の表現型。(A) 莢の形態。(B) 莢の長さ。(C) 種子の数。(D) 胚の形態。(E) 種子の形態。(F) クロロフィル量。(G) ろ紙で再現された穂発芽。(H) 穂発芽率。(I) 収穫後の発芽。(J) 収穫後の発芽率の変化。(K) 種子中の ABA 量。

これらの表現型は、既知の代表的な ABA シグナル伝達に関わる変異体である *abi1*、*abi2*、*abi3*、*abi4*、*abi5* よりも強かった。これらの表現型は、ABA 応答に関わる重要な形質であり、特に極めて強い ABA 非感受性発芽は、SRK2D、SRK2E、SRK2I が ABA シグナル伝達の重要なポジティブレギュレーターであることを示唆した。

② 遺伝子発現の解析

三重変異体種子では、ABA 誘導性発現を示す遺伝子の発現レベルの低下や、ABA 抑制性発現を示す遺伝子の発現レベルの上昇とい

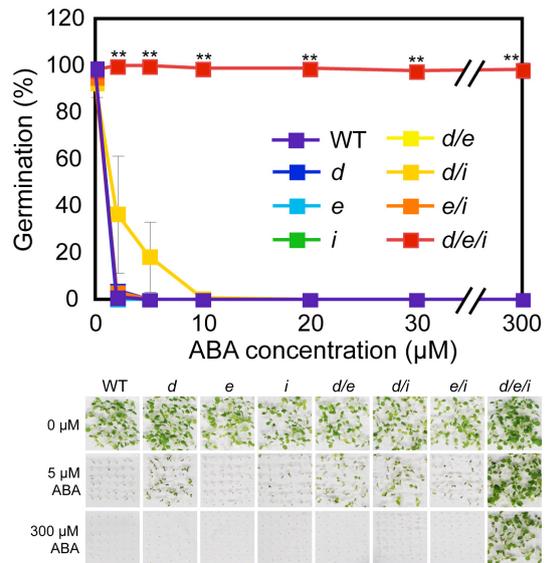


図 4. *srk2d srk2e srk2i* 種子が示した極めて強い ABA 非感受性発芽。

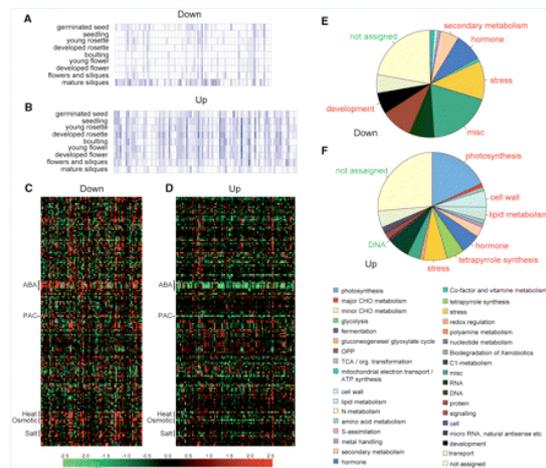


図 5. *srk2d srk2e srk2i* 種子のマイクロアレイ解析。(A) 発現低下遺伝子の組織別発現傾向。種子で発現するものが多い。(B) 発現上昇遺伝子の発現傾向。植物体全体で発現するものが多い。(C) 発現低下遺伝子の誘導性傾向。ABA 誘導性のものが多い。(D) 発現上昇遺伝子の誘導性傾向。ABA 抑制性のものが多い。(E) 発現低下遺伝子のコードするタンパク質の傾向。ホルモン、ストレス関係が多い。(F) 発現上昇遺伝子のコードするタンパク質の傾向。光合成関係が多い。

ったグローバルな遺伝子発現の変化が見られた (図 5)。特に三重変異体種子では、タンパク質脱リン酸化酵素 (PP2C)、LEA タンパク質、熱ショックタンパク質 (HSP) の遺伝子発現レベルの低下が顕著に見られ、光合成、ジベレリン (GA) に関わる遺伝子発現レベルの向上が顕著に見られた。

また、マイクロアレイ解析により、*abi5* 種

子で発現レベルが低下している遺伝子のうち、48%の遺伝子の発現レベルが三重変異体種子でも低下していた(図6)。AtEm1などの代表的遺伝子について発現を調べたところ、三重変異体種子でも *abi5* 種子でも発現レベルが低下していることが確認された。さらに、*abi3* 種子で発現レベルが低下している遺伝子のうち、30%の遺伝子の発現レベルが三重変異体種子でも低下していた。

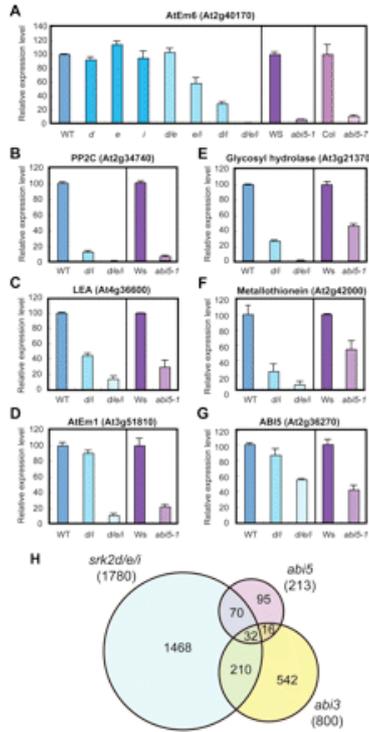


図6. *srk2d srk2e srk2i* 種子と *abi5* 種子等の遺伝子発現解析。(A)~(G) AtEm1 遺伝子等の発現の比較。(H) *srk2d srk2e srk2i* 種子と *abi5* 種子、*abi3* 種子で発現が抑制されている遺伝子の重複を見たベン図。

(2) 穂発芽変異体で変動している遺伝子群の機能解析

① 変異体を用いた解析

・ 前述のマイクロアレイ解析の結果をもとに穂発芽に関わることが推定された代表的遺伝子について、ABRC等のリソースセンターから変異体を取り寄せて、種子成熟、休眠、発芽に関わる表現型を解析したが、穂発芽を起こす変異体は見られなかった。

② 形質転換植物を用いた解析

・ 上記変異体解析において穂発芽表現型が見られなかったことから、形質転換植物の作出は見合わせた。

(3) 穂発芽制御に関わる SnRK2 と種子関連 bZIP 型転写因子との関係の解析

① SnRK2 による種子関連 bZIP 型転写因子のリン酸化実験

野生型種子のタンパク質を用いたゲル内リン酸化実験により、種子において遺伝子発現のレベルが高い AREB タイプの bZIP 型転写因子である ABI5、AREB3、EEL、AtDPBF2 断片のリン酸化が野生型種子で起きていることが確認された(図7)。

srk2d srk2e srk2i 変異体種子のタンパク質を用いたゲル内リン酸化実験では、bZIP 型転写因子である ABI5、AREB3、EEL、AtDPBF2 断片のゲル内リン酸化が見られなくなった

(図7)。単一、あるいは二重変異体種子においては、野生型種子と同様にリン酸化が見られた。以上の結果より、種子発現型 AREB タイプの bZIP 型転写因子である ABI5、AREB3、EEL、AtDPBF2 は、SRK2D、SRK2E、SRK2I によりリン酸化していることが示唆された。

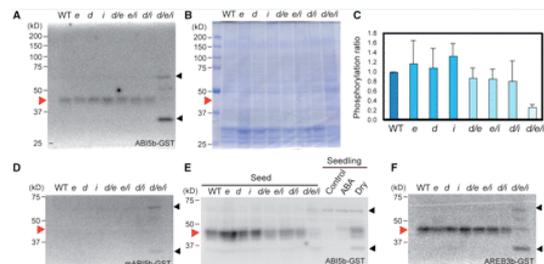


図7. *srk2d srk2e srk2i* 種子のゲル内リン酸化実験。(A) ABI5 断片のゲル内リン酸化イメージ。(B) ゲルのクマジーブルー染色。(C) リン酸化の比率。(D) リン酸化部位変異を導入した ABI5 断片のゲル内リン酸化イメージ。(E) 種子および ABA あるいは乾燥ストレス処理した植物体の ABI5 断片ゲル内リン酸化イメージ。(F) AREB3 断片のゲル内リン酸化イメージ。

② 変異体等を用いた新規種子関連転写因子の機能解析

種子における発現レベルが高い AREB タイプの bZIP 型転写因子である ABI5、AREB3、EEL、AtDPBF2 の変異体の表現型を詳細に調べたが、*srk2d srk2e srk2i* が示すような穂発芽や、強い ABA 非感受性は観察されなかった。ABI5 の変異体に、AREB3、EEL、AtDPBF2 の変異体を掛け合わせて作製した二重変異体を用いて予備的な実験を行ったが、*srk2d srk2e srk2i* が示すような穂発芽や、強い ABA 非感受性は観察されなかった。

一方、シロイヌナズナのプロトプラストを用いた実験系において、種子関連 bZIP 型転写因子 EEL、AtDPBF2、AREB3 が、ABI5 と同様に、ABRE 配列を 10 個含む人工的 ABA 応答性プロモーターの発現を ABA 依存的に

誘導することを示し、これらが ABA 誘導性遺伝子発現を正に調節する因子であることを明らかにした。特に EEL は ABRE 配列をプロモーター上に持つ *AtEm* 遺伝子を負に調節すると報告されているため、EEL を含む bZIP 転写因子の機能については、あらためて検討する必要がある。

以上の結果から、3種類の相同性が高い SnRK2 タンパク質リン酸化酵素である SRK2D、SRK2E、SRK2I は、ABA シグナル伝達の重要なポジティブレギュレーターであり、種子で発現している bZIP 型転写因子 ABI5 等のリン酸化を通じた広範囲にわたる ABA 応答性遺伝子の発現制御により、種子成熟、休眠、発芽をコントロールしていることが示唆された (図 7)。SnRK2 や ABI5 等の bZIP 型転写因子の活性はリン酸化により調節されているが、そのリン酸化を阻害するタンパク質脱リン酸化酵素 (PP2C) の遺伝子発現が、タンパク質リン酸化酵素である SnRK2 により制御されていることは、生物現象のロバストネス (ある系が応力や環境の変化といった外乱の影響によって変化することを阻止する内的な仕組み、または性質のこと) を考えると興味深い。SnRK2 の下流で、複数の bZIP、あるいは他の因子が SnRK2 の標的となり、発芽制御において重要な機能を果たしていることが示唆されたことから、それらのネットワークの解明が今後の課題である。

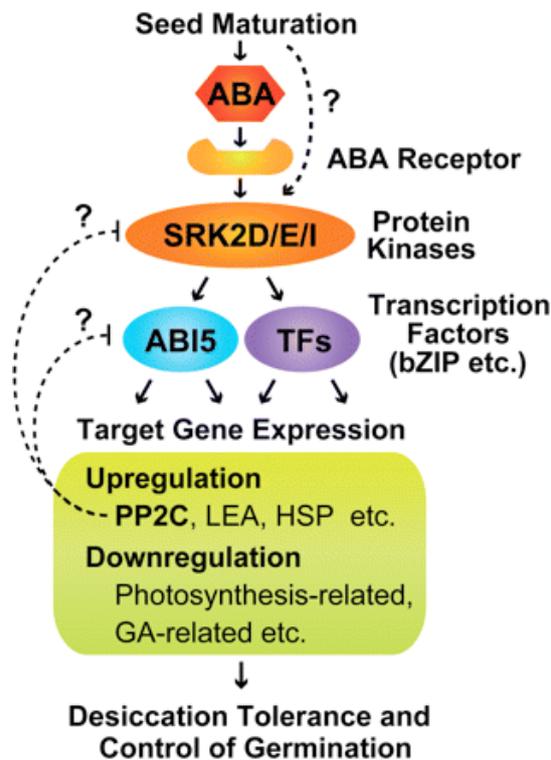


図 7. 種子における SRK2D/E/I の役割を示したまとめ図。

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 4 件)

- ① Nakashima K, Fujita Y, Kanamori N, Katagiri T, Umezawa T, Kidokoro S, Maruyama K, Yoshida T, Ishiyama K, Kobayashi M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Three Arabidopsis SnRK2 protein kinases, SRK2D/SnRK2.2, SRK2E/SnRK2.6/OST1 and SRK2I/SnRK2.3, involved in ABA signaling are essential for the control of seed development and dormancy. *Plant Cell Physiol.* 2009 50:1345-63. 査読有 DOI:10.1093/pcp/pcp083
- ② Fujita Y, Nakashima K, Yoshida T, Katagiri T, Kidokoro S, Kanamori N, Umezawa T, Fujita M, Maruyama K, Ishiyama K, Kobayashi M, Nakasone S, Yamada K, Ito T, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Three SnRK2 protein kinases are the main positive regulators of abscisic acid signaling in response to water stress in Arabidopsis. *Plant Cell Physiol.* 2009 50:2123-32. 査読有 DOI:10.1093/pcp/pcp147
- ③ Umezawa T, Nakashima K, Miyakawa T, Kuromori T, Tanokura M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport. *Plant Cell Physiol.* 2010 51:1821-39. 査読有 DOI:10.1093/pcp/pcq156
- ④ Nakashima K, Takasaki H, Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. NAC transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochim Biophys Acta.* 2012 1819:97-103. 査読有 DOI:10.1016/j.bbagr.2011.10.005

[学会発表] (計 1 3 件)

- ① Nakashima K, Fujita Y, Kanamori N, Katagiri T, Umezawa T, Kidokoro S, Maruyama K, Yoshida T, Ishiyama K, Kobayashi M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Three Arabidopsis ABA-activated SnRK2 protein kinases, SRK2D/SnRK2.2, SRK2E/SnRK2.6/OST1, and SRK2I/SnRK2.3 are essential in ABA-signaling to control seed development and dormancy. The 9th International Plant Molecular Biology Congress 2009 年 10 月 25 日~30 日 St.

- Louis, USA
- ② 藤田泰成、吉田拓也、中島一雄、城所聡、藤田美紀、圓山恭之進、仲宗根尚子、石山賀奈子、小林正智、篠崎一雄、篠崎和子 シロイヌナズナの乾燥ストレス応答に関わる AREB-SnRK2 経路のアブシシン酸シグナル伝達系における役割 第32回日本分子生物学会年会 2009年12月9日~12日 パシフィコ横浜 (横浜市)
- ③ 藤田泰成、吉田拓也、Tory Chhun、佐山博子、中島一雄、城所聡、藤田美紀、圓山恭之進、溝井順哉、篠崎一雄、篠崎和子 乾燥ストレス時の ABA シグナル伝達系における AREB/ABF-SnRK2 経路の役割 第51回日本植物生理学会年 2010年3月19日 熊本大学 (熊本市)
- ④ 中島一雄、藤田泰成、金森紀仁、片桐健、梅澤泰史、城所聡、圓山恭之進、吉田拓也、石山賀奈子、小林正智、篠崎一雄、篠崎和子 シロイヌナズナの ABA シグナリングに関わる SnRK2 タンパク質リン酸化酵素 SRK2D/SnRK2.2、SRK2E/SnRK2.6/OST1、SRK2I/SnRK2.3 は種子成熟・発芽過程で必須である 第51回日本植物生理学会年 2010年3月21日 熊本大学 (熊本市)
- ⑤ 中島一雄、藤田泰成、圓山恭之進、篠崎一雄、篠崎和子 シロイヌナズナの ABA シグナリングに関わる3種の SnRK2 タンパク質リン酸化酵素は種子の成熟と環境ストレス耐性を制御する 第52回日本植物生理学会年 2011年3月22日 東北大学 (仙台市)
- ⑥ 藤田泰成、吉田拓也、Tory Chhun、中島一雄、藤田美紀、城所聡、溝井順哉、篠崎一雄、篠崎和子 シロイヌナズナとイネの水ストレス応答における AREB/ABF-SnRK2 経路の役割 第52回日本植物生理学会年 2011年3月22日 東北大学 (仙台市)
- ⑦ Nakashima, K., Fujita, Y., Kanamori, N., Katagiri, T., Umezawa, T., Kidokoro, S., Maruyama, K., Yoshida, T., Ishiyama, K., Kobayashi, M., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. Three SnRK2 protein kinases are the main positive regulators of ABA signaling in seed development and dormancy in Arabidopsis. The 21st International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2010) 2010年6月6日~10日 パシフィコ横浜 (横浜市)
- ⑧ Fujita, Y., Yoshida, T., Nakashima, K., Nakasone, S., Chhun, T., Kidokoro, S., Fujita, M., Maruyama, K., Mizoi, J., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. AREB/ABF-SnRK2 pathway involved in ABA signaling in response to water stress. The 21st International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2010) 2010年6月6日~10日 パシフィコ横浜 (横浜市)
- ⑨ 中島一雄、藤田泰成、圓山恭之進、篠崎一雄、篠崎和子 シロイヌナズナとイネにおける ABA 受容・シグナル伝達コンポーネント群の乾燥応答性遺伝子発現の解析 第53回日本植物生理学会年 2012年3月18日 京都産業大学 (京都市)
- ⑩ 藤田泰成、吉田拓也、Tory Chhun、関田佐知子、Nang Myint Phyu Sin Htwe、中島一雄、藤田美紀、戸高大輔、城所聡、溝井順哉、篠崎一雄、篠崎和子 シロイヌナズナ、ダイズ、イネの水ストレス応答における AREB-SnRK2 経路の役割 第53回日本植物生理学会年 2012年3月18日 京都産業大学 (京都市)
- ⑪ Nakashima, K., Fujita, Y., Maruyama, K., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. Three SnRK2 protein kinases involved in ABA-signaling function for the control of seed dormancy and abiotic stress tolerance in Arabidopsis. 22nd International Conference on Arabidopsis Research. 2011年6月22日~25日 Wisconsin, USA
- ⑫ Fujita, Y., Yoshida, T., Chhun, T., Nakashima, K., Fujita, M., Kidokoro, S., Mizoi, J., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. Role of AREB-SnRK2 pathway in response to osmotic stress. 4th International Workshop on Plant Abiotic Stress: From Systems Biology To Sustainable Agriculture. 2011年11月17日~19日. Limassol, Cyprus.
- ⑬ Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., Kuromori, T., Umezawa, T., Nakashima, K., Fujita, Y. Plant regulatory systems in drought stress responses. 4th International Workshop on Plant Abiotic Stress: From Systems Biology To Sustainable Agriculture. 2011年11月17日~19日. Limassol, Cyprus.
- [図書] (計1件)
- ① Nakashima, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. Promoters and transcription factors in abiotic stress-responsive gene expression. Pareek, A., Sopor, S.K., and Bohnert, H.J. (eds) Abiotic Stress Adaptation in Plants: Physiological, Molecular and Genomic Foundation. Springer-Verlag Berlin 199-216. 2010. 521.

〔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.jircas.affrc.go.jp/kankoubutsu/seika/seika2009/2009_08.html

http://www.jircas.affrc.go.jp/kankoubutsu/highlights/highlights2009/2009_08.html

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中島 一雄 (NAKASHIMA KAZUO)

独立行政法人 国際農林水産業研究センター

・生物資源・利用領域・主任研究員

研究者番号：90343772