

平成30年6月6日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07274

研究課題名(和文) イネの窒素によるヒストンのアセチル化を介した光合成の制御に関する研究

研究課題名(英文) Control of photosynthesis through the acetylation of histone by nitrogen in rice

研究代表者

斉藤 和幸 (Saitou, Kazuyuki)

九州大学・農学研究院・准教授

研究者番号：00215534

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：イネのRubisco小サブユニット遺伝子OsRBCS3の発現量は窒素により約15倍に増加したが、OsRBCS5遺伝子の発現量の増加は約2倍であった。これは、OsRBCS3はOsRBCS5と比較して窒素による転写活性の増加の程度が大きいためであった。また、OsRBCS3では転写の活性化に関わるヒストンH3のN末端より9番目リジンのアセチル化レベル及び4番目リジンのトリメチル化レベルの窒素による上昇がOsRBCS5よりも大きかった。以上の結果より、OsRBCS3遺伝子とOsRBCS5遺伝子の窒素による発現はヒストンH3の修飾レベルにより制御されていることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：The expression level of a Rubisco small subunit gene, OsRBCS3, increased approximately 15-fold by the supply of nitrogen. The increase in the expression level of OsRBCS5 gene was about 2-fold. This is because the degree of increase in transcription activity by nitrogen is larger in OsRBCS3 than OsRBCS5. In OsRBCS3, the increase in trimethylation level of the fourth lysine from the N terminus of histone H3 and acetylation level of the ninth lysine, which are involved in the activation of transcription, by nitrogen was greater than OsRBCS5. On the other hand, the dimethylation level of the ninth lysine from the N terminus of histone H3, which is involved in transcription suppression, was lowered by supply of nitrogen in OsRBCS3, while it did not change in OsRBCS5. These results suggest that the nitrogen expression of the OsRBCS3 and OsRBCS5 genes is regulated by the degree of modification of the histone H3.

研究分野：植物生産生理学

キーワード：イネ 光合成 窒素 Rubisco ヒストン修飾 アセチル化

1. 研究開始当初の背景

イネは、ムギやダイズと並び、世界の主要な食糧原であり、今後予想される人口増加に伴う食糧確保という点において、非常に重要な作物の1つである。イネは、他の植物同様に、土壤中から多量の元素を吸収している。その元素の1つである窒素は、核酸やタンパク質などの合成に不可欠である。従来の稲作体系においては、高い収量を得る為に、多量の窒素肥料を与えることで植物体を大きく生育させてきた。しかし、過剰な窒素肥料の投入が土壌汚染や水質汚染などの環境問題を引き起こしている。そのため、窒素肥料の投入量を減少させても収量が減少しない品種、つまり低窒素環境適応型のイネ品種の作出が求められている。

窒素はタンパク質合成に必須な元素であり、植物体に吸収された窒素の多くは光合成関連タンパク質の合成に使われる。特に葉内では ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) が多く存在し、この Rubisco はカルビン・ベンソン回路の CO₂ 固定反応を触媒する酵素である。イネの葉身では窒素含量と Rubisco 含量には正の比例関係がみられ (Makino ら 1984)、窒素施用量を減少させると葉身の Rubisco 含量が低下し、光合成能力の低下につながる。低窒素投入でも収量を維持できる、低窒素環境適応型イネを作り出すためには、窒素が Rubisco 量を制御するメカニズムを明らかにする必要がある。

遺伝子発現調節メカニズムとして近年、クロマチン構造とヒストン修飾が関心を集めている。真核生物の DNA はヒストンと呼ばれるタンパク質に結合し、安定したクロマチン構造をとっている。ヒストンタンパク質は H2A、H2B、H3、H4 の 4 種類のヒストンタンパク質が集まって 8 量体を形成し、その周りに約 150 塩基対の DNA が巻き付いて、ヌクレオソームを構築している。ヌクレオソームはクロマチン構造の最小単位である。クロマチン構造の凝集程度が転写の活性の制御要因としての機能を持つことが報告されている (Li ら 2007)。また、ヌクレオソームのヒストンタンパク質 N 末端領域は、いくつかのヒストン修飾酵素の標的として、アミノ酸残基の一部にメチル化、アセチル化、リン酸化、ユビキチン化等の化学修飾を受ける (Bhaumik ら 2007, Kouzarides 2007, Bartova ら 2008, Yang and Seto ら 2008)。特に、ヒストン N 末端領域のリジン (K) 残基の修飾は、遺伝子の発現の活性化と抑制において、特定の機能を持っている (Kurdistani と Grunstein 2003, Pokholok ら 2005)。さらに、これらの化学修飾は、遺伝子発現や転写関連因子との親和性等、数々のクロマチン機能の制御に関わっていることが証明されつつある (Lee ら 1993, Jenuwein and Allis 2001, Bernstein ら 2007, Kouzarides 2007, Zhang ら 2007, Zhang ら

2008)。複数の修飾の組み合わせがそれぞれ特異的な機能を引き出すという仮説は、ヒストンコード仮説 (ヒストンは修飾パターンにより遺伝子発現の調節を行っていると考えられており、このヒストンの修飾パターンは、暗号と見立てヒストンコードと呼ばれる) と呼ばれている (histone code model; Berger ら 2007, Hassan ら 2007, Nelissen ら 2007)。

シロイヌナズナにおいては、光条件の変化が光化学系や光受容体関連遺伝子のクロマチン構造の弛緩、ヒストン H3 のメチル化やアセチル化を引き起こし、それに伴って遺伝子発現量が変化する (Jang ら 2011, Benhamed ら 2006)。トウモロコシにおいても、光合成関連遺伝子の発現の調節因子としてヒストン修飾が働いていることが報告されている (Offermann ら 2006)。加えて、C4 光合成への進化に関してヒストンコードが重要な役割を果たし、光合成関連酵素タンパクの調節に働いているという興味深い報告もある。このように、可逆的な植物の遺伝子発現の調節や進化に関わる発現調節の仕組みとして、遺伝子配列や DNA メチル化などと並び、クロマチン構造とヒストン修飾が注目されており、徐々にその調節機構が明らかになってきていると言える。

しかし、窒素に応答したイネの Rubisco 遺伝子の窒素に応答した発現量変化に関して、クロマチン構造及びヒストン修飾レベルでの調節と、そしてさらに上流の発現調節機構の仕組みは明らかになっていない。そこで、低窒素環境適応型イネの作出の為、これらの仕組みを明らかにする事が望まれている。

2. 研究の目的

イネには 5 コピーの Rubisco 小サブユニット遺伝子 (*OsRBCS1* ~ *OsRBCS5*) が存在し、それぞれが窒素に対して異なる応答性を示す (Miyazaki ら 2013)。その中でも、*OsRBCS3* 遺伝子は窒素施肥によって発現量が顕著に増加するが、*OsRBCS5* 遺伝子ではその増加率が小さい。本研究では、*OsRBCS3* 遺伝子及び *OsRBCS5* 遺伝子に注目し、窒素に応答した発現変化に伴うクロマチン構造とヒストン修飾の変化を明らかにする事を目的とした。

3. 研究の方法

(1) 植物材料と栽培方法

植物材料として、イネ (*Oryza sativa* L.) 品種 日本晴を用いた。滅菌純水中で 1 時間脱気した種子を 0.1% [v/v] ポリオキシエチレンソルビタンモノラウレートを含む 1% 次亜塩素酸ナトリウムで 30 分間攪拌し、滅菌純水で 1 分間の洗浄を 5 回行う事で種子消毒を行った。その後 12 時間日長、室温 25℃、明期の光強度 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、相対湿度 70% に設定したグロースキャビネット内で水耕栽培をした。500 個の種子を蒸留

水に浸して発芽させ、4日目に144個体選抜し、蒸留水でさらに栽培を続けた。播種後7日目に平均的な生育を見せた36個体を選抜し、1/4濃度の水耕液に交換し、7日間水耕栽培を行った。播種後14日目に0.5 mM NH_4NO_3 を含む水耕液あるいは窒素源を含まない水耕液に移し、8 Lあたり6個体で4日間栽培した。播種後18日目に下から第3葉葉身を採取し、蒸留水で洗浄後、全RNAの抽出及びChIP法に用いた。

(2) ChIP法

ChIPは、LowCell# ChIP kit (Diagenode社)を用いて行った。

1回のChIP分として、0.2 ml PCR用マイクロチューブの中で5.5 μl のプロテインAを付着した磁気ビーズに11 μl のBuffer Aを加えて懸濁し、1300rpm, 4で5分間遠心分離して上清液を捨てる作業を2回繰り返した。その後、45 μl のBuffer Aに洗浄した磁気ビーズを5 μl 加えた後、抗RNAポリメラーゼ

抗体と抗ヒストン H3K9me2 抗体では3 μl ずつ、その他の抗体では1 μl ずつ加え、40rpm, 4で2時間ローテイトした。

タンパク質のDNAへの固定化(クロスリンク)をするため、約1.4gの下から第3葉葉身を蒸留水で2回洗い、キッチンタオルで十分水を拭き取った後に5 mm程度に刻み、二重にした三角コーナー用ネットに入れ、150 mlの1%ホルムアルデヒド中にて超音波を与えながら、10分間脱気を行った。2Mのグリシンを9.375 ml加えることで固定反応を止め、1分間攪拌させ、さらに4分間脱気を行った。その後ネットごと150 mlの蒸留水に入れ、5分間の攪拌を3回行った。キッチンタオルで十分に水を拭き取った後、50 ml遠沈管に0.2gずつ小分けし、液体窒素で凍結した後-80で保存した。

クロマチンを調整するため、固定した0.2gの第3葉葉身を乳鉢と乳棒を使って液体窒素中ですりつぶした。Extraction Buffer 1 (0.4M スクロース, 10mM Tris-HCl, pH8.0 及び10mM MgCl_2) 10 mlにつき14.1M 2-メルカプトエタノール 3.55 μl , 7 \times Protease Inhibitor 1428.57 μl を加えたものを50 ml遠沈管に10 ml準備し、すりつぶしたサンプルを入れて攪拌した。攪拌したものを2層のミラクロースで濾過し、4200rpm, 4で20分間遠心分離した後に上清液を捨てた。次に、Extraction Buffer 2 (0.25M スクロース, 10mM Tris-HCl, pH8.0 及び10mM MgCl_2) 1 mlにつき10% Triton X-100 100 μl , 14.1M メルカプトエタノール 0.35 μl , 7 \times Protease Inhibitor 142.86 μl を加えたものでピペッティングにより沈殿を溶かし、12000rpm, 4にて10分間遠心分離し、上清液を捨てる作業を3回繰り返した。その後、Extraction Buffer 3 (1.7M スクロース, 10mM Tris-HCl, pH8.0 及び2mM MgCl_2) 1.5 mlにつき10% Triton X-100 22.5 μl , 14.1M メルカプトエ

タール 0.53 μl , 7 \times Protease Inhibitor 214.29 μl を加えたもの300 μl でピペッティングにより沈殿を溶かし、Extraction Buffer 3 1.5 mlにつき10% Triton X-100 22.5 μl , 14.1M メルカプトエタノール 0.53 μl , 7 \times Protease Inhibitor 214.29 μl を加えたもの300 μl の上に重層した。14000rpm, 4にて45分間遠心分離し、上清液を捨てた。次にProtease Inhibitor mix (P.I. 200 \times) 1.5 μl を加えた300 μl のBuffer Bを加え、ピペッティングによって懸濁した。

DNAを断片化するため、氷中でHandy Sonic UR-20P (トミー精工製)を用いて超音波処理を行った。Power10で、30秒間超音波処理後1分間冷却の処理を1サイクルとして3回行い、14000rpm, 4にて10分間遠心分離し、上清液を採取した。

免疫沈降をするため、抗体を付着させた磁気ビーズを1300rpmでスピンし、氷冷した磁気ラックに1分間置いた。磁気ラックを斜めにして上清液を捨てた。Buffer AにProtease Inhibitor mix (P.I. 200 \times) 0.25 μl を加えて50 μl にしたものを用意し、Protease Inhibitor mix (P.I. 200 \times)を含むBuffer A 43.5 μl に超音波処理後の上清液 6.5 μl を加えて50 μl にし、抗体を付着させた磁気ビーズの入った0.2 ml PCRチューブに入れ40rpm, 4で一晩ローテイトした。抗RNAポリメラーゼ抗体と抗ヒストン H3K9me2 抗体を付着させた磁気ビーズへは、Buffer A 174 μl に超音波処理後の上清液 26 μl を加えて200 μl にした溶液を加えた。0.2 ml PCR用マイクロチューブを氷上の磁気ラックに1分間置き、バッファーを捨てた。さらに、氷冷したBuffer A 50 μl を加えて懸濁し、40rpm, 4で4分間ローテイトした後、再びバッファーを捨てる作業を2回繰り返した。その後、Buffer C 50 μl を加えて懸濁し、40rpm, 4で4分間ローテイトし、スピン後磁気ラックに0.2 ml PCR用マイクロチューブを置き、上清液を捨てた。

DNA-タンパク質複合体に含まれるDNAを分離するため、磁気ビーズの入った0.2 ml PCR用マイクロチューブに0.25 μl のProteinase Kを含むDNA isolation buffer (DIB)を25 μl 加えて、懸濁し、55で15分間インキュベートした。その後、100で15分間インキュベートし、14000rpm, 4で5分間遠心分離した後、上清液を回収した。この回収した上清液に含まれるDNA量をリアルタイムPCR法により定量した。

Input DNAを調整するため、2.5 μl のソニケーション液(DNA濃度10ng/ μl)とDIB 50 μl にProteinase K 0.5 μl を加えた液 47.5 μl を混ぜた。55で15分間インキュベートした後、100で15分間インキュベートを行い、-20で保存した。

4. 研究成果

(1) イネ Rubisco 遺伝子の発現量に及ぼす窒素の影響

発芽処理後、無窒素条件下で 14 日間栽培した後、窒素源を含まない水耕液あるいは 0.5mM NH_4NO_3 を含む水耕液でさらに 4 日間栽培したイネの第 3 葉葉身についての *OsRBCS3* 遺伝子と *OsRBCS5* 遺伝子の mRNA 発現量をリアルタイム PCR 法により比較した。*OsRBCS3* 遺伝子において、窒素に反応した顕著な増加が見られ、0.5mM NH_4NO_3 を含む水耕液で栽培したイネでは窒素源を含まない水耕液で栽培したイネと比較して約 15 倍高かった。一方で *OsRBCS5* 遺伝子は窒素に反応した mRNA 量の増加量は約 2 倍の増加にとどまった。これは、窒素により *OsRBCS3* 遺伝子の発現レベルが大きく高まり、*OsRBCS5* 遺伝子の発現に及ぼす窒素の影響は小さかったとの Miyazaki ら (2013) の報告とよく一致した。

(2) *OsRBCS3* 遺伝子と *OsRBCS5* 遺伝子に対する RNA ポリメラーゼ の結合レベルに及ぼす窒素の影響

発芽処理後、無窒素条件下で 14 日間栽培した後、窒素源を含まない水耕液あるいは 0.5mM NH_4NO_3 を含む水耕液でさらに 4 日間栽培したイネの第 3 葉葉身について、*OsRBCS3* 遺伝子のプロモーター領域、コード領域、遺伝子外領域、*OsRBCS5* 遺伝子のコード領域への RNA ポリメラーゼ の結合レベルを ChIP 法により比較した。エクソン領域への RNA ポリメラーゼ の結合レベルは *in vivo* での転写活性を評価するのに有効であることが報告されている (Li ら 2001)。*OsRBCS3* 遺伝子コード領域への RNA ポリメラーゼ の結合レベルは 0.5mM NH_4NO_3 により有意に増加し、約 12 倍となった。プロモーター領域及び、転写に関わらない遺伝子外領域では NH_4NO_3 による RNA ポリメラーゼ 結合量に変化はなかった。一方で *OsRBCS5* 遺伝子のコード領域への RNA ポリメラーゼ 結合量は、0.5mM NH_4NO_3 により有意に増加したが、その増加は約 1.3 倍にとどまった。この結果は、*OsRBCS3* 遺伝子と *OsRBCS5* 遺伝子の 0.5mM NH_4NO_3 による mRNA 量の増加とよく一致した。このことから、窒素による *OsRBCS3* 遺伝子と *OsRBCS5* 遺伝子の発現誘導は転写活性の上昇を伴っていることが示唆された。

(3) *OsRBCS3* 遺伝子のヒストン H3 レベルに及ぼす窒素の影響

発芽処理後、無窒素条件下で 14 日間栽培した後、窒素源を含まない水耕液あるいは 0.5mM NH_4NO_3 を含む水耕液でさらに 4 日間栽培したイネの第 3 葉葉身について、*OsRBCS3* 遺伝子のプロモーター領域、コード領域、遺伝子外領域におけるヒストン H3 レベルを ChIP 法により比較した。 NH_4NO_3 により、プロモーター領域とコード領域においてヒストン H3 レベルが有意に低下した。このことから *OsRBCS3* 遺伝子では窒素によって、クロマ

チン構造の弛緩が起こることが示唆された。一方、転写に関わらない遺伝子外領域では NH_4NO_3 による H3 レベルの有意な変化は見られなかった。したがって、窒素に反応したクロマチン構造の弛緩が、*OsRBCS3* 遺伝子の転写活性の変化に反映されたものと考えられる。

(4) *OsRBCS3* 遺伝子のヒストン H3 修飾レベルに及ぼす窒素の影響

OsRBCS3 遺伝子のプロモーター領域及びコード領域において、 NH_4NO_3 により H3K4me3、H3K9ac 及び H3K14ac レベルが有意に上昇した。コード領域の H3K9me2 レベルは有意に低下した。一方、転写に関わらない遺伝子外領域では NH_4NO_3 によるヒストン修飾レベルの有意な変化は見られなかった。H3K4me3、H3K9ac 及び H3K14ac は転写の活性化に関わるヒストン修飾であり、H3K9me2 は転写抑制に関わるヒストン修飾である。窒素に反応したヒストン修飾レベルの変化が、*OsRBCS3* 遺伝子の転写活性の変化に反映されたと考えられる。

(5) *OsRBCS3* 遺伝子と *OsRBCS5* 遺伝子の窒素に反応したヒストン H3 修飾レベルの変化の比較

発芽処理後、無窒素条件下で 14 日間栽培した後、窒素源を含まない水耕液あるいは 0.5mM NH_4NO_3 を含む水耕液でさらに 4 日間栽培したイネの第 3 葉葉身について、*OsRBCS3* 遺伝子と *OsRBCS5* 遺伝子のコード領域におけるヒストン H3 レベルを ChIP 法により比較した。 NH_4NO_3 によりクロマチン構造が弛緩した *OsRBCS3* 遺伝子とは異なり、*OsRBCS5* 遺伝子コード領域のヒストン H3 レベルに変化は起こらず、クロマチン構造の凝集程度に変化は起こらなかった。*OsRBCS3* 遺伝子と *OsRBCS5* 遺伝子の窒素に反応したクロマチン構造の変化の違いが、それぞれの遺伝子の転写活性の変化の程度に反映されたと考えられる。

(6) 窒素に反応したヒストン H3 の修飾レベルの変化の比較

OsRBCS5 遺伝子コード領域において NH_4NO_3 により H3K9ac レベルが有意に上昇した。しかし、その上昇程度は *OsRBCS3* 遺伝子のコード領域における H3K9ac レベルの上昇と比較すると小さかった。また、*OsRBCS3* 遺伝子とは異なり、H3K9me2 及び H3K14ac レベルでは、 NH_4NO_3 による有意な変化は見られなかった。*OsRBCS3* 遺伝子と *OsRBCS5* 遺伝子の窒素に反応したヒストン修飾の変化の違いが、それぞれの遺伝子の転写活性の変化の程度に反映されたと考えられる。

(7) 窒素に反応したヒストン修飾を制御するヒストンアセチル化酵素及びヒストン脱アセチル化酵素の探索

発芽処理後、無窒素条件下で 14 日間栽培

した後、窒素源を含まない水耕液あるいは 0.5mM NH_4NO_3 を含む水耕液でさらに 4 日間栽培したイネの第 3 葉葉身について、ヒストンアセチル化酵素およびヒストンアセチルトランスフェラーゼの mRNA 量をリアルタイム PCR 法により比較した。ヒストンアセチル化酵素に関して、窒素に応答して顕著に mRNA 量が増加する酵素はなかった。ヒストンアセチルトランスフェラーゼに関しては、HDA713 が窒素に応答して mRNA 量が有意に減少していた。

<引用文献>

Bártová, E., Krejčí, J., Harnicarová, A., Galiová, G., Kozubek, S. (2008) Histone modifications and nuclear architecture. *Histochemistry. Cytochemistry.* 56: 711-721.

Berger, SL (2007) The complex language of chromatin regulation during transcription. *Nature* 447: 407-412

Benhamed, M., Bertrand, C., Servet, C., Zhou, D., (2006) Arabidopsis GCN5, HD1, and TAF1/HAF2 interact to regulate histone acetylation required for light-responsive gene expression. *The Plant Cell.* 18: 2893-2903.

Bernstein, B.E., Meissner A., Lander E.S. (2007) The mammalian epigenome. *Cell* 128: 669-681

Bhaumik, S.R., Smith, E., Shilatifard, A. (2007) Covalent modifications of histones during development and disease pathogenesis. *The Journal of Molecular Biology.* 14: 1008-1016.

Hassan, A.H., Awad S., Al-Natour Z., Othman S., Mustafa F., Rizvi T.A. (2007) Selective recognition of acetylated histones by bromodomains in transcriptional co-activators. *Biochemical Journal* 402: 125-133.

Jang, I.-C., Chung, P.J., Hemmes, H. (2011) Rapid and reversible light-mediated chromatin modifications of Arabidopsis phytochrome a locus. *Plant Cell* 23: 459-470

Jenuwein, T., Allis C.D. (2001) Translating the histone code. *Science* 293: 1074-1080.

Kouzarides, T (2007). Chromatin modifications and their function. *Cell* 128: 693-705

Kurdistani, S.K., Grunstein, M. (2003) Histone acetylation and deacetylation in yeast. *Molecular and Cellular Biology.* 4: 276-284.

Lee, D.Y., Hayes J.J., Pruss D., Wolffe A.P. (1993) A positive role for histone acetylation in transcription factor access to nucleosomal DNA. *Cell* 72: 73-84

Li, B, Carey M., Workman J.L. (2007) The role of chromatin during transcription. *Cell* 128: 707-719

Ookawa, T., Naruoka, Y., Sayama, A. and Hirasawa, T. (2004) Cytokinin effects on ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and nitrogen partitioning in rice. *Crop Science.* 44: 2107-2115.

Miyazaki, N., Ueno, U., Saitou, K. (2013). Effect of nitrogen on the expression of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase small subunit multigene family members in rice. *Plant Production Science.* 16:37-40

Makino, A., Mae, T., Ohira, K. (1984) Relation between nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves from emergence through senescence. *Plant Cell Physiol.* 25:429-437.

Nelissen, H., Boccardi, T.M., Himanen, K, Van Lijsebettens, M. (2007) Impact of core histone modifications on transcriptional regulation and plant growth. *Critical Reviews in Plant Sciences.* 26:243-263

Pokholok, D.K., Harbison, C.T., Levine, S., Cole, M., Hannett, N.M., Lee, T.I., Bell, G.W., Walker, K, Rolfe, P.A., Herbolzheimer, E., Zeitlinger, J., Lewitter, F., Gifford, D.K., Young, R.A. (2005). Genome-wide map of nucleosome acetylation and methylation in yeast. *Cell* 122: 517-527

Yang, X.J., Seto, E. (2008) Lysine acetylation: codified crosstalk with other posttranslational modifications. *Molecular Cell.* 31: 449-461.

Zhang, X. (2008). The epigenetic landscape of plants. *Science* 320: 489-492

Zhang, K., Sridhar V.V., Zhu J., Kapoor A., Zhu JK (2007). Distinctive core histone post-translational modification patterns in *Arabidopsis thaliana*. PLoS One 11: e1210

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)

齋藤和幸、田中昌吾、中嶋祐基、谷田真由子、上野修、シロイヌナズナにおける Rubisco 小サブユニット遺伝子 RBCS1A のヒストン脱アセチル化酵素 HDA5 との相互作用による発現制御、日本作物学会第 245 回講演会要旨集、査読無、1 巻、2018、169 -169、https://doi.org/10.14829/jcsproc.245.0_169

齋藤和幸、中嶋祐樹、谷田真由子、中尾美紀、喜多夏日、上野修、シロイヌナズナにおける Rubisco 小サブユニット遺伝子、RBCS1A、のヒストン脱アセチル化酵素 HDA5 による発現制御、日本作物学会第 243 回講演会要旨集、査読無、1 巻、2017、216 - 216、https://doi.org/10.14829/jcsproc.243.0_216

中嶋祐基、谷田真結子、中尾美紀、喜多夏日、上野修、齋藤和幸、シロイヌナズナのヒストン脱アセチル化酵素 HDA5 による Rubisco 小サブユニット遺伝子 RBCS1A の発現制御 日本作物学会第 241 回講演会要旨集、査読無、1 巻、2016、196 -196、https://doi.org/10.14829/jcsproc.241.0_196

松尾真理、喜多夏日、齋藤和幸、イネ Rubisco 小サブユニット遺伝子 *OsRBCS3* と *OsRBCS5* の窒素供給に応答した発現制御とヒストン H3 のリジン修飾、日本作物学会第 241 回講演会要旨集、査読無、1 巻、2016、194 -194、https://doi.org/10.14829/jcsproc.241.0_194

[学会発表](計 4 件)

齋藤和幸、シロイヌナズナにおける Rubisco 小サブユニット遺伝子 RBCS1A のヒストン脱アセチル化酵素 HDA5 との相互作用による発現制御、日本作物学会、2018

齋藤和幸、シロイヌナズナにおける Rubisco 小サブユニット遺伝子、RBCS1A、のヒストン脱アセチル化酵素 HDA5 による発現制御、日本作物学会、2017

中嶋祐基、シロイヌナズナのヒストン脱アセチル化酵素 HDA5 による Rubisco 小サブユニット遺伝子 RBCS1A の発現制御 日本作物

学会、2016

松尾真理、イネ Rubisco 小サブユニット遺伝子 *OsRBCS3* と *OsRBCS5* の窒素供給に応答した発現制御とヒストン H3 のリジン修飾、日本作物学会、2016

[その他]

ホームページ等

<http://www.agr.kyushu-u.ac.jp/lab/shokusei/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

齋藤 和幸 (SAITOU Kazuyuki)

九州大学・大学院農学研究院・准教授

研究者番号：00215534

(2) 研究分担者

()

研究者番号：

(3) 連携研究者

()

研究者番号：

(4) 研究協力者

()