

令和 5 年 6 月 12 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H02857

研究課題名(和文) 高CO<sub>2</sub>環境を伝達する長距離シグナル候補タンパク質の機能解明と人為的改変研究課題名(英文) Study of candidate proteins for a long-distance signal that transmits elevated CO<sub>2</sub> environments and engineering of the proteins for improved CO<sub>2</sub> responses

研究代表者

徳富 光恵(宮尾光恵)(Miyao-Tokutomi, Mitsue)

東北大学・農学研究科・教授

研究者番号：70181980

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：高CO<sub>2</sub>環境を伝達する長距離シグナルの候補タンパク質がシグナルとして機能するか検討した。候補タンパク質が器官間を移動でき、イネ葉身で産生されたのち基部に輸送される可能性が示された。しかし、候補タンパク質と協同的に働くと予想していた代謝物は高CO<sub>2</sub>処理で増えないことがわかり、当初想定していた仮説の検証には至らなかった。候補タンパク質をイネ葉身で過剰発現させても、生育はほとんど影響を受けず、高CO<sub>2</sub>応答と同様の表現型も観察されなかった。これは、候補タンパク質単独ではシグナルとして機能できないこと、翻って、変異を導入した候補タンパク質の過剰発現で高CO<sub>2</sub>応答のみを改変できる可能性を示している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

2002年に高CO<sub>2</sub>環境を伝達する長距離シグナルの存在が提唱されたが、未だシグナルの実体は明らかにされていない。我々は、イネを材料に、高CO<sub>2</sub>応答の初発反応の解析系を世界に先駆けて確立した。この解析系を用い、シグナル候補とされていた物質(e.g., 高CO<sub>2</sub>環境下で過剰産生される炭水化物、植物ホルモン)は直接的なシグナルではないことを示し、本研究課題で提唱した仮説にたどり着いた。残念ながら仮説の実証には至らなかったが、本研究課題で作製した候補タンパク質過剰発現イネを用いることによって、シグナルの実体の解明が大きく進み、変異導入によるイネの高CO<sub>2</sub>応答の改変に結びつくものと期待される。

研究成果の概要(英文)：We investigated if candidate proteins for a long-distance signal that transmits elevated CO<sub>2</sub> environments could act as the signal in rice plants. We found that the proteins were secreted extracellularly to move to tissues/organs distant from the site of synthesis, and that they likely moved from leaf blades to a basal part including developing leaves and the shoot apex in rice plants. Although we expected the candidate proteins to function in coordination with a metabolite, the level of the metabolite was not increased by elevated CO<sub>2</sub> treatment. Thus, our hypothesis has not yet been proven. On the other hand, overexpression of the candidate protein in rice leaves did not cause phenomena occurring under elevated CO<sub>2</sub>, an indication that the candidate protein alone could not act as the signal. This observation implies that modification of the protein might alter responses to elevated CO<sub>2</sub>, leaving the growth of rice plants unaffected.

研究分野：植物生理学、植物栄養学

キーワード：高CO<sub>2</sub>応答 葉の発達段階 シグナル伝達 イネ

## 1. 研究開始当初の背景

CO<sub>2</sub> は光合成の基質であり、植物を高 CO<sub>2</sub> 環境で育成すると、成長が促進され子実収量も増大する。しかし、高 CO<sub>2</sub> 環境下では、植物の順化反応により、期待されるほどには生産性は増大しない<sup>1,2</sup>。多くの植物では高 CO<sub>2</sub> 環境下で個葉の葉面積が拡大するが、イネでは縮小することが知られている<sup>2</sup>。高 CO<sub>2</sub> による葉面積の縮小を解除できれば、イネの生産性向上に大きく貢献できると期待される。

高 CO<sub>2</sub> 環境が長距離シグナルで伝達されることは知られていた<sup>3-5</sup> が、その実体は未解明であった。我々は、日本型イネ・日本晴の高 CO<sub>2</sub> 応答を詳細に解析し、窒素栄養が充分であっても、高 CO<sub>2</sub> 環境では新たに展開する葉の面積が縮小することを見いだした（葉身長と葉身幅が減少）<sup>6</sup>。葉身長の減少は、発達ステージが P4 の幼葉（完全展開葉 = P6）が、葉身幅の減少はさらに若い P3 葉が高 CO<sub>2</sub> 環境を感知し引き起こされることがわかり、高 CO<sub>2</sub> 環境シグナルの作用点、すなわち、解析ターゲットを特定することができた（図 1）<sup>6</sup>。引き続き、高 CO<sub>2</sub> 処理の短縮化に取り組み、1 日間の高 CO<sub>2</sub> 処理（実質的に明期 14 時間の高 CO<sub>2</sub> 処理）で葉面積の縮小が引き起こされることを見いだした。これにより、高 CO<sub>2</sub> 応答の初発反応解析のためのターゲット（部位と時間）を絞り込むことができた。

長距離シグナルの送り手である P6 葉、および、シグナルの受け手である P4 葉のトランスクリプトーム解析の結果、シグナルとして機能すると予想される 2 種類の低分子量タンパク質の発現が高 CO<sub>2</sub> 処理で促進されることがわかった。

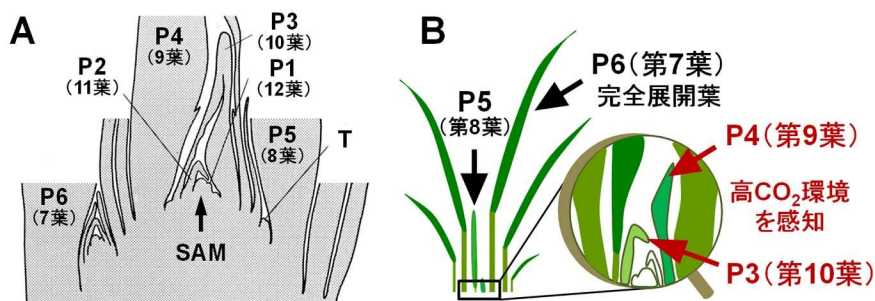


図 1. イネのシュート頂端部の葉の配置と特定された高 CO<sub>2</sub> 環境の作用点。(A) 栄養成長期のシュート頂端部の縦断面。P1~P6, 葉の発達ステージ (P6 = 完全展開葉); SAM, 茎頂分裂組織; T, 分げつ芽。「稲学大成」より。(B) 高 CO<sub>2</sub> 環境の作用点。第 7 葉完全展開時に高 CO<sub>2</sub> 処理を開始すると、第 9 葉（高 CO<sub>2</sub> 処理開始時点で P4 ステージ）以降の葉身が短くなり、第 10 葉（高 CO<sub>2</sub> 処理開始時点で P3 ステージ）以降の葉身が狭くなる。

## 2. 研究の目的

本研究の目的は、1) トランスクリプトーム解析で見いだした 2 種類の低分子量タンパク質が高 CO<sub>2</sub> 環境を伝達する長距離シグナルとして機能するのか検証するとともに、2) 本タンパク質への変異導入でイネの高 CO<sub>2</sub> 応答を改変できるか検討することである。本研究では主に 1) の検証を中心に研究を進めた。また、2) の変異導入に先立って、当該タンパク質を過剰発現する組換えイネを作製し、その生理解析を行った。

## 3. 研究の方法

### (1) イネの高 CO<sub>2</sub> 処理

窒素欠乏の効果を排除し高 CO<sub>2</sub> の効果のみを調べるため、窒素充分条件 (0.5 g N/plant; 標準窒素量は 0.3 g N/plant) で、大気 CO<sub>2</sub> 濃度 (400 ppm) と高 CO<sub>2</sub> 濃度 (1000 ppm) でイネを土耕栽培した<sup>6</sup>。CO<sub>2</sub> 付与装置付きグロースチャンバーを用い、明期 14 時間、28 /23、相対湿度 60~70% で栽培した。まず植物を大気 CO<sub>2</sub> 濃度で栽培し、第 7 葉が完全展開した時点 (7.0 葉期) で高 CO<sub>2</sub> 処理を開始した。高 CO<sub>2</sub> 処理には高純度液化炭酸ポンペ (99.999%) を用い、明期開始 30 分前 (5:30) にグロースチャンバーの CO<sub>2</sub> 濃度設定を 1000 ppm に上げた<sup>7,8</sup>。なお、暗期には葉身の気孔が閉じているため、気孔が開く明期でのみ高 CO<sub>2</sub> 濃度の大気がイネ葉身に吸収される<sup>6</sup>。

### (2) RNA 抽出用組織のサンプリング

明期開始後 7 時間と 13.5 時間 (明期終了 30 分前) にサンプリングを行った。高 CO<sub>2</sub> 環境を伝達するシグナルの流路に沿って、完全展開葉 (第 7 葉 = P6) の葉身と葉鞘、茎頂と発達中

の葉を含む基部を採取した。葉身は先端から 1/3 の部位（長さ 5 cm）、葉鞘は中央部（長さ 5 cm）を採取した。基部のサンプリングにあたっては、地上部から第 6 葉以下の下位葉を取り除いたのち、基部（長さ 1-1.5 cm）を採取した。得られた組織は液体窒素で即時凍結し、-80 で保存した。

### (3) RNA の抽出と RT-qPCR 解析

凍結保存した組織から抽出、精製した全 RNA を用い、RT-qPCR 解析を行った。プライマーは、Rice Annotation Project Database（RAP-DB；<https://rapdb.dna.affrc.go.jp/index.html>）の転写産物配列情報をもとに、Primer3（<http://bioinfo.ut.ee/primer3-0.4.0/>）で設計した。ゲノム DNA を除去した全 RNA 標品から cDNA を合成し、TB Green Premix Ex Taq（タカラバイオ）とプライマーセット存在下で PCR 反応を行い、増幅した DNA を蛍光検出した。イネ GAPDH 遺伝子を正規化のための標準として用い、比較 Ct（cycle threshold）法で相対発現量を計算した。

### (4) グリセロール 3-リンの定量

組織から 80%エタノールを用いて代謝産物を抽出<sup>6</sup>し、グリセロール 3-リン酸比色定量キット（BioVision, CA, USA）で定量した。

## 4. 研究成果

高 CO<sub>2</sub> 環境を伝達するシグナルの送り手である P6 葉（第 7 葉）と、受け手である P4 葉（発達中の第 9 葉）のトランスクリプトーム解析（マイクロアレイ解析）により、短時間（7 時間、13.5 時間）の高 CO<sub>2</sub> 処理により P6 葉での発現が大きく上昇する遺伝子の上位 25 個に、2 種類の低分子量の脂質転移タンパク質（lipid transfer protein; LTP）遺伝子が含まれることがわかった。これら 2 種類の LTP 遺伝子の発現は P4 葉では変化しないこと、これら LTP は細胞外への分泌のためのシグナルペプチドをもつことから、高 CO<sub>2</sub> 環境を伝達する長距離シグナルとして機能すると考え、この仮説の検証を行った。

### (1) 2 種類の低分子量タンパク質遺伝子の発現様式の解析

2 種類の LTP はタイプ 1 に属す（以下、LTP1a, LTP1b と表記）。LTP1a と LTP1b はタンパク質としてほぼ同等であり、シグナルペプチドが除かれた成熟タンパク質のアミノ酸配列は、LTP1b で C 末端のアミノ酸残基が 2 個欠落している以外は同一である。RT-qPCR 解析により、第 7 葉（P6）葉身での LTP1a の発現は、トランスクリプトーム解析の結果と同様、7 時間の高 CO<sub>2</sub> 処理で約 2 倍に促進された。13.5 時間の処理後には、発現促進は認められなかった。また、第 7 葉葉鞘と、未発達葉を含む基部では大きな発現促進は認められなかった。一方、LTP1b の発現は、葉身、葉鞘、および、基部において、ほとんど高 CO<sub>2</sub> 処理で促進されなかった。この実験では、最上位葉である第 7 葉が完全展開した時点で CO<sub>2</sub> 処理を施している。しかし、この段階では、第 7 葉葉身の光合成系は完全には発達していない（光合成速度は最大値の約 90%）。そこで、光合成系が完全に発達し、一部老化が始まっているものの、活発に光合成を行っている下位葉（第 6 葉）葉身で解析を行ったところ、LTP1a の発現は 7 時間の高 CO<sub>2</sub> 処理で約 2 倍に、13.5 時間の処理で約 10 倍に促進されることがわかった。第 6 葉葉身での LTP1b の発現は、7 時間の処理では変化しなかったが、13.5 時間の処理で 2 倍以上に促進された。以上のように、高 CO<sub>2</sub> 処理による葉身での LTP1a, LTP1b 発現の増大率が第 7 葉より下位の第 6 葉で大きいことが明らかにされた。葉身から基部に LTP1a, LTP1b タンパク質が輸送されると想定すると、輸送されるタンパク質の産生には第 7 葉葉身より第 6 葉葉身の寄与が大きいと考えられる。なお、さらに下位の第 5 葉、第 4 葉の葉身で産生された LTP1a, LTP1b タンパク質も基部に輸送されると予想されるが、実験に用いた生育段階（7.0 葉期）の第 5 葉、第 4 葉は葉面積が小さく、老化も始まっていることから、基部への LTP1a, LTP1b 輸送への寄与は第 6 葉に比べるとかなり小さいと考えられる。

### (2) 2 種類の低分子量タンパク質の動態

#### タバコを用いた一過的発現系による解析

アグロバクテリウム・インフィルトレーション法により、CaMV 35S プロモーター制御下、LTP1a-GFP あるいは LTP1b-GFP キメラタンパク質をタバコ（*Nicotiana benthamiana*）成熟葉で一過的に発現させた（東北大学農学研究科・高橋英樹教授との共同研究）。インフィルトレーション 4 日後に観察したところ、成熟葉のアグロバクテリウム感染部位以外でも GFP 蛍光が観察された。また、発達中の上位葉でも、弱いながらも GFP 蛍光が観察された。抗 GFP 抗体を用い上位葉のウェスタンブロットング解析を行った。その結果、成熟葉で GFP を発現させても上位葉で GFP は検出されなかったが、LTP1-GFP キメラタンパク質を発現させると上位葉で GFP が検出されることがわかった。以上の結果から、タバコにおいて LTP1a, LTP1b タンパク質は組織間、器官間を移動することが確認された。

イネ LTP1a プロモーター制御下で同様の実験を行ったが、アグロバクテリウム感染部位で弱い GFP 蛍光が観察されただけだった。これは、単子葉植物であるイネ由来の LTP1a プロ

モーターが双子葉植物であるタバコ内で十分に発現できなかったためと考えられる。

#### ウェスタンブロットリング解析

LTP1a, LTP1b タンパク質に共通で、他の LTP1 タンパク質と異なるアミノ酸配列に対応するオリゴペプチドを 3 種類合成し、それぞれの抗体を作製した。得られた 3 種類の抗体すべてが LTP1a, b 特異的に交差反応を示したが、抗体価がもっとも高い抗体を用いウェスタンブロットリング解析を行った。本抗体を用いると、LTP1a, b タンパク質の前駆体 (10.6 kDa) とシグナルペプチドが除かれた成熟タンパク質 (9.3 kDa) を検出できる。シグナルの送り手である第 7 葉 (P6) 葉身では、前駆体と成熟タンパク質バンドがともに検出された (バンド強度は、成熟タンパク質 > 前駆体)。7 時間の高 CO<sub>2</sub> 処理により、これら 2 つのバンドの強度が約 2 倍に増大した。増大率は成熟タンパク質バンドより前駆体バンドの方が大きく、2 つのバンド強度はほぼ同じとなった (前駆体 : 成熟体 = 1:1)。第 7 葉 (P6) 葉身での LTP1b 遺伝子の発現は高 CO<sub>2</sub> 処理でほとんど変わらないことから、2 つのバンド強度の増大は、高 CO<sub>2</sub> 処理で誘導された LTP1a 遺伝子の発現に起因すると考えられる。

第 7 葉葉鞘では、成熟タンパク質バンドに比べ前駆体バンドが相対的に多く (前駆体 : 成熟体 = 4~5:1) 7 時間の高 CO<sub>2</sub> 処理で 2 つのバンド強度がともに増大した。基部では逆に、前駆体バンドに比べ成熟タンパク質バンドが多く (前駆体 : 成熟体 = 1:10) 高 CO<sub>2</sub> 処理によって成熟タンパク質バンドがさらに増大することがわかった。葉鞘と基部では、LTP1a, LTP1b 遺伝子ともに高 CO<sub>2</sub> 処理で発現は大きく促進されないことから、葉鞘と基部で観察された高 CO<sub>2</sub> 処理による LTP1 バンド強度の増大は、葉身で合成、プロセスされ、細胞外に分泌された LTP1 成熟タンパク質が、篩管を通して葉鞘と基部に移動したためと考えられる。

#### (3) 低分子量タンパク質の機能メカニズムの検討

シロイヌナズナにおいて、LTP のひとつである DIR1 (defective in induced resistant 1 ; タイプ 1 とは異なるタイプ d の LTP) がグリセロール 3-リン酸 (G3P) と協同的に働き、病原体の全身獲得抵抗性 (systemic acquired resistance; SAR) のシグナル伝達に関与することが報告されている<sup>9,10</sup>。イネも DIR1 に相同な遺伝子を 2 個もっているが、これらの遺伝子発現は高 CO<sub>2</sub> 処理で促進されなかった。そこで、LTP1a と LTP1b が、シロイヌナズナの DIR1 同様、G3P と協同的に働き高 CO<sub>2</sub> 環境を伝達する可能性を検討した。

#### 高 CO<sub>2</sub> 処理による G3P 含量の変動

シロイヌナズナにおいては、病原菌接種により緑葉での G3P 含量が大きく増大し、葉柄滲出物中の G3P も増大する<sup>10</sup>。7 時間、13.5 時間の高 CO<sub>2</sub> 処理後の第 7 葉 (P6) 葉身の代謝物を抽出し、メタボローム解析 (GC-TOF/MS) を行った (筑波大学・草野都教授との共同研究)。7 時間の高 CO<sub>2</sub> 処理後の G3P 含量は大気 CO<sub>2</sub> 処理とほぼ同じだったが、13.5 時間の処理で大気 CO<sub>2</sub> 処理の約 80% に低下した。これは予想との逆の結果である。市販の G3P 定量キットを用いた酵素カップル法で、さまざまな組織の G3P 含量を調べた。最上位展開葉 (P6) 葉身では、上述のメタボローム解析の結果と同様、13.5 時間の高 CO<sub>2</sub> 処理で G3P 含量が低下する傾向が認められたが、発達中の上位葉 (P5, P4) では高 CO<sub>2</sub> 処理で G3P 含量の有意な変化は認められなかった。また、湿潤遠心法で最上位展開葉の葉身からアポプラストを抽出し定量を試みたが、G3P 含量は酵素カップル法の検出限界以下で、定量できなかった。

そこで、G3P の産生に関与する酵素 GDPD (glycerophosphodiester phosphodiesterase) 遺伝子群の発現を調べたところ、高 CO<sub>2</sub> 処理により P6 葉葉身での発現は促進されるが、G3P の添加で発現が大きく抑制されることがわかった<sup>8</sup>。これは、葉身では G3P 含量が低く保たれていること、すなわち、高 CO<sub>2</sub> 環境で G3P が産生されても、速やかに代謝されるか他の器官に移動することを示唆している。

#### 低分子量タンパク質遺伝子の発現に対する G3P 添加の効果

高 CO<sub>2</sub> 処理による葉身での G3P 含量の増大が LTP1a, LTP1b 遺伝子の発現促進の引き金になる可能性を検討するため、1 mM G3P 溶液を葉身先端部から吸引させる G3P 添加実験を行った (7 時間、13.5 時間吸引)。P6 葉では G3P を添加しても 2 つの LTP1 遺伝子の発現は変化せず、G3P 自体は LTP1a, LTP1b 遺伝子発現促進の引き金にならないことが明らかにされた。

本研究開始時点までに、最上位展開葉 (P6) 葉身に G3P (0.1 mM, 1 mM) を吸引、添加すると、高 CO<sub>2</sub> 処理同様、P4 葉の葉身が短くなり、P3 葉の葉身が狭くなることがわかってきた。また、高 CO<sub>2</sub> 処理で P6 葉葉身での LTP1a, LTP1b 遺伝子の発現が促進されることから、シロイヌナズナで報告されている病原体の全身獲得抵抗性同様、LTP1 と G3P が協同的に働くと考え研究を進めてきた。LTP1a, LTP1b タンパク質ともに、細胞外に分泌され、組織間、器官間を移動することを証明できたが [研究成果(2)]、残念ながら、LTP1 と G3P の協同性を確認するには至らなかった。

#### (4) 低分子量タンパク質過剰発現イネの作製と解析

本研究では、LTP1 への変異導入でイネの高 CO<sub>2</sub> 応答を人為的に改変することを最終目標のひとつとしている。変異導入に先立って、LTP1 過剰発現イネを作製し、過剰発現がイネの生育に悪影響を及ぼさないか検討した。

高 CO<sub>2</sub> 処理でより顕著な発現促進を示す *LTP1a* 遺伝子の cDNA を、緑色組織特異的に高発現を促すイネ *Cab* プロモーター制御下で発現させた。遺伝子導入が確認された 32 系統の T0 世代 (再分化当代) すべてで、葉身での *LTP1a* 発現量が増大し、最大で非組換えイネの 1000 倍以上に達した。また、ペプチド抗体を用いたウェスタンブロットング解析により、*LTP1a* タンパク質量は非組換えイネの 200-300 倍にまで達することがわかった。T0 世代では、導入した *LTP1a* 遺伝子の発現が高いほど生育が悪くなる傾向が認められた。そこで、種子 (T1 世代) が採種できた系統のうち、導入遺伝子の発現量が低く、かつ、導入遺伝子が 1 遺伝子座に挿入されていると予想される系統 (T1 世代葉身での *LTP1a* 発現量の分離比から判定) を選抜し、そのうちの 1 系統を用いて生理解析を行った。

選抜系統の T1 世代 36 個体を栽培し、葉身での導入遺伝子の発現量から、ヌル個体 (相対発現量 < 3)、ヘテロ接合体と思われる個体 (相対発現量 = 700-1200)、ホモ接合体と思われる個体 (相対発現量 > 1500) を選び、大気 CO<sub>2</sub> 条件下での生育を比較した。相対発現量が高いグループでは生育 (葉齢の進み) がわずかに遅い個体が増える傾向が認められた。また、*LTP1a* を過剰発現させても、葉面積 (葉身長と葉身幅を計測) の縮小は認められなかった。この結果は、*LTP1a* 単独では高 CO<sub>2</sub> 処理のように葉面積の縮小を引き起こさないこと、翻って、変異を導入した *LTP1a* の過剰発現で大気 CO<sub>2</sub> 濃度下での生育を変化させずに高 CO<sub>2</sub> 応答のみを改変できる可能性を示している。

研究期間内に *LTP1a* 過剰発現イネの高 CO<sub>2</sub> 応答の解析には至らなかったが、本組換えイネを用いることによって、*LTP1a* タンパク質のシグナルとしての機能検証が大きく進むものと期待される。

## 引用文献

- Long, S.P., Ainsworth, E.A., Rogers, A. and Donald, O.R. (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55: 591-628
- Makino, A. and Mae, T. (1999) Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Physiol.* 40: 999-1006
- Sims, D.A., Luo, Y. and Seemann, J.R. (1998a) Importance of leaf versus whole plant CO<sub>2</sub> environment for photosynthetic acclimation. *Plant Cell Environ.* 21: 1189-1196
- Lake, J.A., Woodward, F.I. and Quick, W.P. (2002) Long-distance CO<sub>2</sub> signalling in plants. *J. Exp. Bot.* 53: 183-193
- Araya, T., Noguchi, K. and Terashima, I. (2008) Manipulation of light and CO<sub>2</sub> environments of the primary leaves of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) affects photosynthesis in both the primary and the first trifoliolate leaves: involvement of systemic regulation. *Plant Cell Environ.* 31: 50-61
- Tsutsumi, K., Konno, M., Miyazawa, S.-I. and Miyao, M. (2014) Sites of action of elevated CO<sub>2</sub> on leaf development in rice: Discrimination between the effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deficiency. *Plant Cell Physiol.* 55: 258-268
- Kim, Y., Takahashi, S. and Miyao, M. (2022) Relationship between reduction in rice (Nipponbare) leaf blade size under elevated CO<sub>2</sub> and miR396-GRF module. *Plant Signal. Behav.* 17: 2041280
- Kim, Y., Takahashi, S., Obayashi, H. and Miyao, M. (2023) Role of glycerophosphodiester phosphodiesterase in rice leaf blades in elevated CO<sub>2</sub> environments. *Plant Biol.* 25: 54-61
- Maldonado, A.M., Doerner, P., Dixon, R.A., Lamb, C.J., Cameron, R.K. (2002) A putative lipid transfer protein involved in systemic resistance signaling in *Arabidopsis*. *Nature*, 419: 399-403
- Chanda, B., Xia, Y., Mandal, M.K., Yu, K., Sekine, K.T., Gao, Q.M., Selote, D., Hu, Y., Stromberg, A., Navarre, D., Kachroo, A., and Kachroo, P. (2011) Glycerol-3-phosphate is a critical mobile inducer of systemic immunity in plants. *Nat. Genet.*, 43: 421-427

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4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 Kim Yonghyun, Takahashi Sumire, Miyao Mitsue	4. 巻 17
2. 論文標題 Relationship between reduction in rice (Nipponbare) leaf blade size under elevated CO2 and miR396-GRF module	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	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） 10.1080/15592324.2022.2041280	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 Kim Yonghyun, Takahashi Sumire, Obayashi Hiroaki, Miyao Mitsue	4. 巻 25
2. 論文標題 Role of glycerophosphodiester phosphodiesterase in rice leaf blades in elevated CO2 environments	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant Biology	6. 最初と最後の頁 54～61
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/plb.13468	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7件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 金容賢, 今野雅恵, 宮尾光恵
2. 発表標題 高CO2環境を伝達するシグナルの探索：解析システムの開発と初発反応の解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高橋すみれ, 金容賢, 宮尾光恵
2. 発表標題 高CO2環境を伝達する長距離シグナル候補タンパク質の解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kim, Y., Takahashi, S. and Miyao, M.
2. 発表標題 Role of lipid transfer protein in the reduction of leaf blade size at elevated CO2 in rice
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 金 容賢, 高橋すみれ, 大林広明, 宮尾光恵
2. 発表標題 高CO2環境で誘導されるイネの脂質輸送タンパク質の移動および機能
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021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
研究分担者	金 容賢 (Kim Yonghyun)  (00871188)	東北大学・農学研究科・助教  (11301)	令和2年4月1日から令和4年1月31日まで

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