

令和 6 年 5 月 28 日現在

機関番号：32658

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20H02891

研究課題名(和文) 可塑性に富むオオムギ光化学系の多様な鉄欠乏順応機構の解明

研究課題名(英文) Various acclimation mechanisms against iron deficiency in plastic photosystems of barley chloroplasts

研究代表者

樋口 恭子 (Higuchi, Kyoko)

東京農業大学・応用生物科学部・教授

研究者番号：60339091

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文)：光合成の光化学反応には大量の鉄が必要であるが、オオムギやソルガムの一部の品種は鉄欠乏により葉の鉄含量が大きく低下しても、光合成速度の低下幅を小さくできる。この鉄欠乏順応機構として、チラコイド膜への鉄配分の増加、タンパク質複合体の再編による、光のエネルギーの利用や電子伝達の調節、を見出した。これらの機構を支配する遺伝子を特定するための分子遺伝学的解析にも着手した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

緑色植物にとって光合成は基盤的な機能であるため、近年はもっぱらモデル植物を用いて光化学系の環境応答の研究が行われ、得られた知見は緑色植物において普遍的であると考えられがちである。しかし植物種により、また系統・品種により、光化学系は多様な順応機構を持つことが明らかになりつつある。また環境要因として光強度、温度、水分条件が良く研究されている一方、電子伝達の触媒である遷移金属の欠乏に対する応答については研究例が少ないのが現状である。緑色植物の多様なエネルギー利用機構を知ることは、人間が行うエネルギー利用のレジリエンスを向上させるのにも貢献するだろう。

研究成果の概要(英文)：Chloroplasts have a high demand for iron (Fe) to perform photosynthesis. Some varieties of barley and sorghum can minimize the reduction in the photosynthetic rate with reduced Fe concentration in the leaves under Fe-deficient conditions. We found two strategies for Fe-deficiency tolerant genotypes of barley: the improvement of electron flow in or around photosystem I through protein complexes with unknown composition, and the effective allocation of Fe to thylakoid membranes. Furthermore, we started QTL analysis to identify the loci controlling the acclimation of photosystems to Fe deficiency.

研究分野：植物栄養生理学

キーワード：鉄 光化学系 電子伝達 タンパク質複合体 オオムギ ソルガム QTL解析 形質転換イネ

1. 研究開始当初の背景

緑色植物体内で最も大量に鉄を必要としているのは光化学系であるにもかかわらず、鉄欠乏耐性機構はもっぱら根からの鉄の獲得機構および地上部への輸送に集中して研究されてきた。これに対し代表者らは、オオムギ品種について光合成鉄利用効率(PIUE)を比較したところ、鉄欠乏時に PIUE を大きく向上させる品種があることを明らかにした(Saito et al. 2021、本課題採択・研究開始後に受理・刊行)。しかし PIUE を向上させる、すなわち葉緑体中の少ない鉄を有効利用して光合成を持続する機構は明らかになっていない。

植物に吸収された余剰の鉄は体内利用効率が時間と共に低下するため、根から直接最新葉に供給された直後の鉄を定量する必要がある。しかし生体内の鉄を、化学形態を維持したまま分別定量する技術は適用範囲が極めて限られている。単細胞のクラミドモナスでは鉄欠乏時の光化学系 I の分解と鉄の回収について研究されているが、鉄栄養状態やチラコイド膜発達の程度が異なる葉肉細胞が混在している葉における鉄のターンオーバーの定量的な解析は報告されていない。

オオムギゲノムには集光アンテナタンパク質として 17 種類もの *HvLhcb1* 遺伝子が存在し、分子系統樹からは、オオムギ属が進化する際に遺伝子重複により *HvLhcb1* ファミリーが拡大されたと推察される。我々が注目する、鉄欠乏のオオムギ葉で優占するホモログ *HvLhcb1.12* は、鉄欠乏により光化学系 I の機能が大きく低下する中で電子伝達を調整し光化学系タンパク質複合体を保護するのに貢献していると予想している。鉄欠乏下で光化学系 II と I の間の電子伝達量を調整するためにシアノバクテリアでは IsiA、ドナリエラでは Tidi、クラミドモナスでは LHCSR3 が誘導される。しかしこれら藻類のアンテナタンパク質はオオムギの *HvLhcb1.12* の祖先分子ではなく、*HvLhcb1.12* は陸上植物の進化過程で独自に獲得されたものと考えられるため、オオムギを用いて解析を進める必要がある。

2. 研究の目的(当初の目的)

本研究により、可塑性に富むオオムギ葉緑体の栄養欠乏に対する順応機構を明らかにする。この目的のために以下の課題を遂行する。

- (1) 高 PIUE を担う QTL の検出
- (2) 新葉への鉄の供給速度と Fe-S クラスター合成経路の調節と光化学系 I 維持の関係
- (3) *HvLhcb1.12* のリン酸化とその環境応答

しかし研究開始後にいくつかの不可抗力の問題が発生し、実験計画の修正を余儀なくされた。

(1) について、研究室が新しい建物に移転したのに伴い、空調の気圧調節が変わり、光合成測定装置内の二酸化炭素濃度が不安定になり、鉄欠乏による光合成速度の低下を正確に定量できなくなった。このことが判明し最終的に対処法を決定できたのは 2023 年半ばであり、QTL 解析のための F₂ の表現型分析は 2023 年度末現在で 1/3 が完了したところである。

(2) について、申請時に 1 号機が完成しデータ取得を進めていたライブオートラジオグラフィ装置(Higuchi et al. 2022 本課題採択・研究開始後に受理・刊行)の開発者(当初分担者)が研究開始後に急逝し、さらに放射性 ⁵⁹Fe の供給が途絶えたため、鉄流入速度のさらなる解析は中断している。一方、タンパク質複合体に含まれる鉄を定量できるようになり、チラコイド膜における鉄のターンオーバーを解析する手掛かりが得られている。

(3) について、長期勤務できる熟練技術員を雇用できない状況では、オオムギの形質転換成功の見込みは薄いと判断した。一方、イネの形質転換も建物の移転に伴う空調の変化が原因の乾燥により成功率が極端に低下した。これが解決したのも 2023 年度に入ってからである。この間、既存の *HvLhcb1.12* 導入イネの表現型の解析を進めていたが、後述するように、エネルギー過剰条件ではイネの *Lhcb1* タンパク質総量の蓄積が抑制されることが分かったため、イネ内在性の *Lhcb1* をゲノム編集でノックアウトしたうえで *HvLhcb1.12* を再導入するべく、*OsLhcb1.1/1.2/1.3* 三重ノックアウトイネの作出に着手している。

上記を踏まえて、以下の研究成果について報告する。不可抗力の問題が生じたものの、適切に研究設計を修正したことで、可塑性に富むオオムギ葉緑体の栄養欠乏に対する順応機構の解明に向けて大きく前進したと考えている。

- (1) チラコイド膜上の鉄局在パターンの、遺伝子型による差異
- (2) 鉄欠乏に強いオオムギ品種 Sarab1 と愛媛裸 1 号それぞれに特徴的な光化学系タンパク質の編成
- (3) *Lhcb1* 増強形質転換イネの解析と *OsLhcb1* ノックアウトイネの作出

3. 研究の方法

(0) 共通の植物材料栽培法

生理・生化学的解析に用いる植物材料は全て水耕栽培により生育させ、栄養成長段階で十分量の葉が得られる大きさになったところで実験に用いた。いずれの植物種も葉が 3、4 枚になったところで、鉄欠乏区は水耕液の鉄濃度を対照区の 1/50~1/10 に下げて 2~3 週間栽培し、黄色~黄緑色(SPAD 値 15~25)の鉄欠乏葉が十分量得られるようにした。

(1) チラコイド膜上の鉄局在パターンの、遺伝子型による差異

① チラコイド膜試料の調製

従来、無傷の葉緑体を精製した後、葉緑体包膜を破裂させ、露出した無傷のチラコイド膜にジギトニン

を添加してストロマチラコイド膜を溶解し、低速で遠心して沈殿からグラナチラコイド膜を回収、その上清からストロマチラコイド膜を回収する、という方法で、タンパク質複合体組成の異なるチラコイド膜領域が分画されている。我々はジギトニンを添加せずとも、葉を破碎した後の低速遠心で沈殿しないチラコイド膜の量がオオムギ品種により異なることを見出し、簡便に、高比重画分(H-Thy、主にグラナチラコイド膜を含む)と低比重画分(L-Thy、主にストロマチラコイド膜を含む)に分けて、以降の解析を進めた。

②シヨ糖密度勾配超遠心

上記①で調製したチラコイド膜試料をβドデシルマルトシドで溶解し、シヨ糖濃度 0.1~1.3M の勾配上に添加し、超遠心により分画した。帯状に分画された光合成色素を目視で識別し、9 つの画分に分割して試料を採取した。

③微量の鉄の定量

鉄は実験環境中からしばしば著量混入する。上記②で分画後の試料に含まれる微量の鉄を定量的に検出するため、容器やピペットチップの内部を希酸と超純水で洗浄し、操作は簡易フード内で行って、供試液を調製した。ファーネス原子吸光により全鉄量を定量した。

④ウエスタン解析

上記②で得られた各画分に含まれる光化学系反応中心タンパク質およびアンテナタンパク質はそれぞれの特異抗体により検出し、画像中のシグナル強度の数値化により、半定量的に光化学系タンパク質の分布を調べた。

(2)鉄欠乏に強いオオムギ品種 Sarab1 と愛媛裸 1 号それぞれに特徴的な光化学系タンパク質の編成

上記(1)②のシヨ糖密度勾配超遠心では鉄を検出するのに必要な量の分画試料が得られるが、目視で画分を採取するために光合成色素を大量に含んでいる必要があり、鉄欠乏により光合成色素量が大きく減少している葉の分析が困難である。そこで、鉄欠乏がチラコイド膜上の光化学系タンパク質の分布に及ぼす影響を調べるため、少量の試料でタンパク質複合体の分画が可能な amphipol-based large-pore clear native-PAGE (以下、CN-PAGE と略す)を、上記(1)①で調製した試料に対して行った。分離された、クロロフィルを含む各バンドがどのようなタンパク質複合体であるのかは、既報との比較により、また CN-PAGE に引き続いて行った SDS-PAGE (2 次元展開)とウエスタン解析により推定・同定した。

(3)Lhcb1 増強形質転換イネの解析と OsLhcb1 ノックアウトイネの作出

①イネの形質転換

オオムギの *HvLhcb1.12* を *HvLhcb1.12* のプロモーターで発現させるために、*HvLhcb1.12pro::HvLhcb1.12ORF* を、対照とするために *HvLhcb1.12pro::OsLhcb1.1ORF*、*HvLhcb1.12pro::OsLhcb1.2ORF*、*HvLhcb1.12pro::OsLhcb1.3ORF* を、アグロバクテリウム法によりイネ品種日本晴に導入した。*OsLhcb1.1/1.2/1.3* 三重ノックアウトイネ作出のために、3 つの *OsLhcb1* で保存された塩基配列を gRNA として GRISPR-Cas9 カセットをアグロバクテリウム法によりイネ品種日本晴に導入した。

②生葉の光合成速度およびクロロフィル蛍光の測定

最新展開葉の中央付近を対象として、LI-6800 (LI-COR 社)で葉面積当たりの光合成速度を、LI-6400 (LI-COR 社)でクロロフィル蛍光を測定した。

③Lhcb1 のリン酸化割合

葉から抽出したタンパク質を SDS-PAGE で分離し、抗 Lhcb1 抗体を用いたウエスタン解析で全 Lhcb1 量を定量した。また、Phos-tag SDS-PAGE法でリン酸化体と非リン酸化体の Lhcb1 を分離後に、抗 Lhcb1 抗体を用いたウエスタン解析で、リン酸化 Lhcb1 量と非リン酸化 Lhcb1 量をそれぞれ評価し、Lhcb1 のリン酸化割合を算出した。

④Lhcb1 mRNA の蓄積量

形質転換イネの葉から RNA を抽出し、導入したオオムギ由来 *HvLhcb1.12*、イネ内在の *OsLhcb1.1*、*OsLhcb1.2*、*OsLhcb1.3* 各遺伝子の ORF 領域の転写産物量を RT-PCR 法で評価した。

⑤77K 極低温クロロフィル蛍光

少量のイネ葉からチラコイド膜を抽出し(上記(1)①の高比重画分に相当)、液体窒素下で 450 nm の励起光を照射した際に試料から発する蛍光を 645~750 nm の範囲でスキャンした。690 nm 付近の PSII 由来の蛍光強度を1とした相対蛍光強度を算出した。

4. 研究成果

(1)チラコイド膜上の鉄局在パターン、遺伝子型による差異

オオムギ(*Hordeum vulgare*)の鉄欠乏に強い品種 Sarab1 (図中では SRB と略)と愛媛裸1号(図中では EHM と略) (Saito et al. 2021)を鉄十分の標準水耕液で栽培し、チラコイド膜の高比重画分(H-Thy、主にグラナチラコイド膜を含む)と低比重画分(L-Thy、主にストロマチラコイド膜を含む)を得た。これらに含まれるタンパク質複合体をシヨ糖密度勾配超遠心で分画し、各画分の総タンパク質量と総鉄量を定量した結果を図1に示す(Saito et al. 2023 の Figure 4 の一部)。図1中の fr.8 にはタンパク質は少なく、鉄を結合している反応中心タンパク質も少ないが、Sarab1 では、高比重、低比重、どちらにおいても、青の棒で示した鉄が多く含まれていた。

ソルガム(*Sorghum bicolor*)は葉の維管束鞘細胞で C₄ 光合成を行う際にオオムギよりも多くの鉄を必要とし、鉄欠乏時に PIUE が上昇する系統は見つかっていないが、鉄欠乏時の PIUE 低下度合いには遺伝子型による違いがあり、B2 系統は鉄欠乏時に PIUE が大きく低下するが、D100 系統はあまり低下

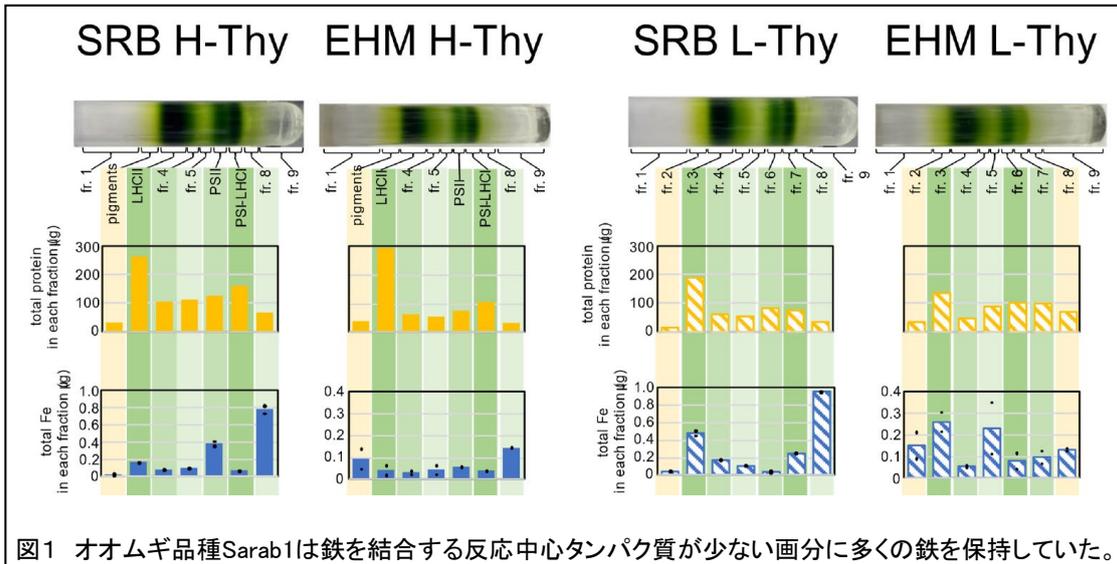


図1 オオムギ品種Sarab1は鉄を結合する反応中心タンパク質が少ない画分に多くの鉄を保持していた。

しない(Saito et al. 2021)。この2系統を鉄十分もしくは鉄欠乏水耕液で栽培し、維管束鞘細胞のチラコイド膜(BS H-Thy)と葉肉細胞のチラコイド膜(MS H-Thy)を分画した。これらに含まれる鉄を定量したところ、鉄栄養状態に関わらず、D100 系統は葉肉細胞に対して維管束鞘細胞に鉄を優先的に配分していることが分かった(図2, Higuchi et al. 2024 in press)。

以上のことから、チラコイド膜への鉄の配分パターンには遺伝子型による違いがあり、それが鉄欠乏耐性に貢献している可能性があることが分かった。

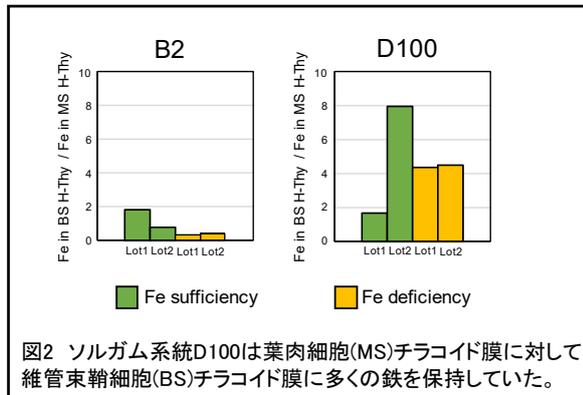


図2 ソルガム系統D100は葉肉細胞(MS)チラコイド膜に対して維管束鞘細胞(BS)チラコイド膜に多くの鉄を保持していた。

(2) 鉄欠乏に強いオオムギ品種 Sarab1と愛媛裸1号それぞれに特徴的な光化学系タンパク質の編成

高比重チラコイド膜(H)と低比重チラコイド膜(L)のタンパク質複合体を CN-PAGE で分画したバンドパターン(図3)は、それぞれ文献のグラナチラコイド膜のパターンとストロマチラコイド膜のパターンに類似していることを確認した。Sarab1では、バンドパターン、

すなわち各複合体の存在比は鉄栄養状態によりほとんど変化しなかった。鉄欠乏時にも PSI コア、PSII コア、アンテナタンパク質 Lhcb1/2 を含む、通常の大サイズの複合体が維持されていた。これは Saito et al. 2023 で、鉄欠乏 Sarab1 は電子伝達可能な PSI タンパク質の割合が他の品種よりも高い、と報告したことと矛盾しない。

一方、鉄欠乏の愛媛裸1号の低比重チラコイド膜では通常みられる大きさのタンパク質複合体が顕著に減少し、光化学系タンパク質の多くが非常に大きな複合体に取り込まれていることが分かった。近年、ストレス下で PSII-PSI 超複合体が形成され、光化学系の保護に貢献すると報告されており、鉄欠乏時に愛媛裸1号で増加する大きな複合体もそのような超複合体である可能性が高い。

上記の(1)と(2)を総合すると、オオムギ光化学系の鉄欠乏順応機構には、Sarab1 型と愛媛裸1号型の少なくとも二通りあると考えられる(図4)。今後は、Sarab1 を材料としてチラコイド膜周辺の鉄のターンオーバーを、愛媛裸1号を材料として新規超複合体の構造および機能の解析を進める。

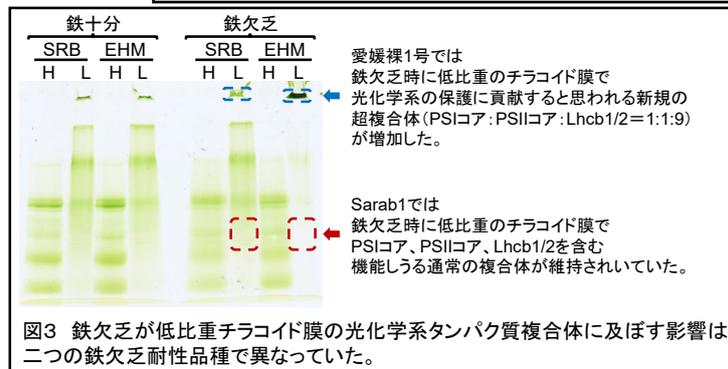


図3 鉄欠乏が低比重チラコイド膜の光化学系タンパク質複合体に及ぼす影響は二つの鉄欠乏耐性品種で異なっていた。

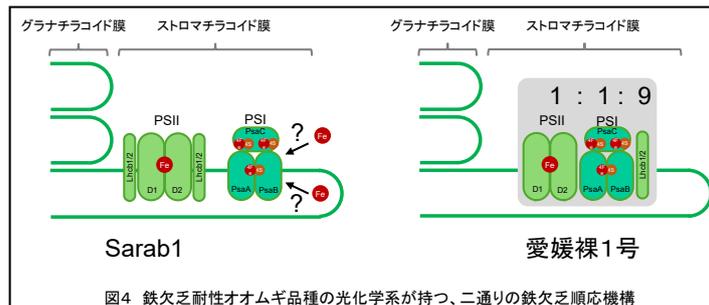
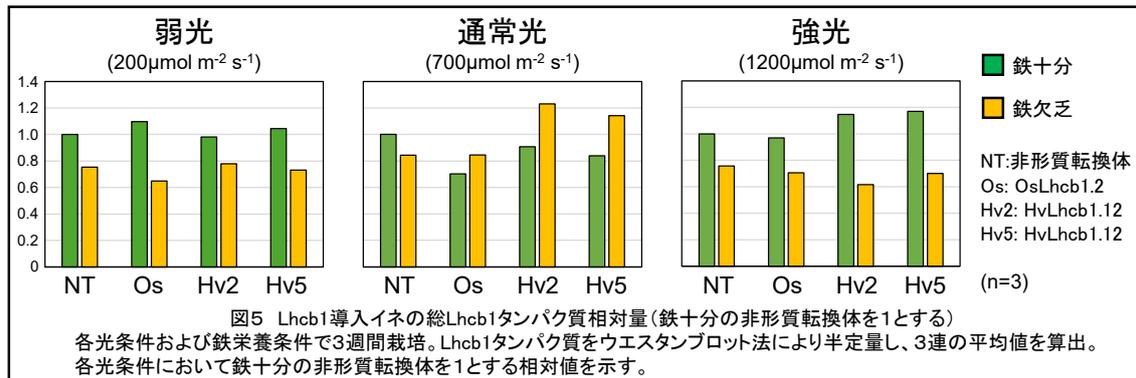


図4 鉄欠乏耐性オオムギ品種の光化学系を持つ、二通りの鉄欠乏順応機構

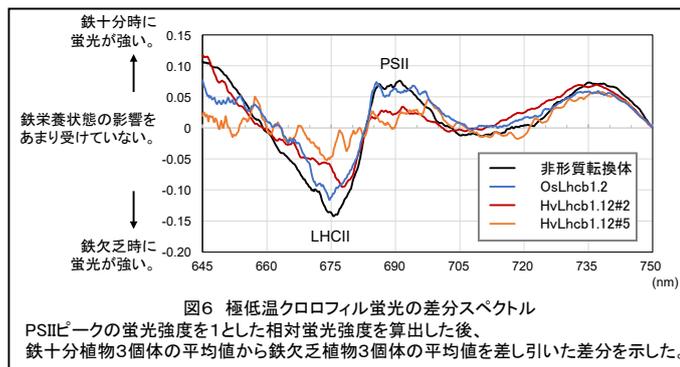
(3) Lhcb1 増強形質転換イネの解析と OsLhcb1 ノックアウトイネの作出

オオムギ品種 Sarab1 は単量体もしくは三量体のアンテナタンパク質 Lhcb1 を持ち、愛媛裸1号では多くの Lhcb1 が超複合体に取り込まれており、上記で述べた二つの鉄欠乏順応機構のいずれにおいても、Lhcb1 が鉄欠乏時のチラコイド膜におけるエネルギー配分調節に重要な役割を果たしている可能性が考えられる。オオムギゲノム上の Lhcb1 ホモログの中でも HvLhcb1.12 は鉄欠乏時に mRNA 蓄積量が多いことが分かっており、N 末端の構造がタンパク質複合体から外れやすい構造であると予想されることから、チラコイド膜上での局在が変化してエネルギー配分を調節するのに有利ではないかと考えている。この HvLhcb1.12 の ORF をオウンプロモーターと共にイネに導入し、HvLhcb1.12 導入イネの表現型の解析を進めてきた。対照株としてイネ内在性 Lhcb1 を用いた、HvLhcb1.12pro::OsLhcb1.1ORF、HvLhcb1.12pro::OsLhcb1.2ORF、HvLhcb1.12pro::OsLhcb1.3ORF 導入イネの解析も同時に進めた。

図5に示すように、通常光・鉄欠乏条件において、HvLhcb1.12 導入イネの総 Lhcb1 量が増加していた (HvLhcb1.12 タンパク質が優占しているかどうかは報告書作成時点で不明)。しかし非形質転換体と比べて HvLhcb1.12 導入イネの最新展開葉の面積当たりの光合成速度やクロロフィル蛍光に有意な変化はなく、地上部・地下部生育量はむしろ有意に低下した。したがって、Lhcb1 タンパク質の存在状態はイネとオオムギで異なり、長期のストレスにさらされたイネでは、予想に反して HvLhcb1.12 はエネルギー配分の調節に有利に働かない可能性が考えられた。



そこで 77K 極低温クロロフィル蛍光スペクトルの測定により、光化学系タンパク質の会合状態に関する情報を得た。鉄十分チラコイド膜の蛍光強度から鉄欠乏チラコイド膜の蛍光強度を差し引いた差分スペクトル(図6)を算出すると、遊離の LHCII 複合体(Lhcb1 を含む)に由来すると考えられる 675nm 付近の蛍光強度差について、いずれのイネ系統においても負のピークが観測された。これは鉄欠乏により遊離の LHCII の割合が増加していることを示す。しかしこの負のピークの高さには系統間差が見られた。非形質転換体でピークが最も大きく、非形質転換体>OsLhcb1.2 導入イネ>HvLhcb1.12 導入イネ#2>HvLhcb1.12 導入イネ#5 の順で、小さくなった。一方、PSII コアに由来すると考えられる 690nm 付近の蛍光強度差について、いずれのイネ系統においても正のピークが観測された。これは鉄欠乏により PSII コアの割合が低下していることを示す。しかし、この正のピークは HvLhcb1.12 導入イネで小さかった。すなわち、HvLhcb1.12 遺伝子の導入で PSII と LHCII の結合が緩むと当初は想定したが、実際には HvLhcb1.12 導入イネでは PSII と LHCII の会合状態が鉄欠乏によりあまり変化しなかったと言える。この理由として、イネとオオムギでは HvLhcb1.12 の挙動が異なる可能性、また下記に述べるように HvLhcb1.12 発現量が長期ストレス下のイネでは低下すること、の 2 点が考えられる。いずれにしても、長期のストレスにさらされた場合には、HvLhcb1.12 導入がイネの葉緑体内で光エネルギー配分の調節に有利に働かない可能性を示している。



しかしこの負のピークの高さには系統間差が見られた。非形質転換体でピークが最も大きく、非形質転換体>OsLhcb1.2 導入イネ>HvLhcb1.12 導入イネ#2>HvLhcb1.12 導入イネ#5 の順で、小さくなった。一方、PSII コアに由来すると考えられる 690nm 付近の蛍光強度差について、いずれのイネ系統においても正のピークが観測された。これは鉄欠乏により PSII コアの割合が低下していることを示す。しかし、この正のピークは HvLhcb1.12 導入イネで小さかった。すなわち、HvLhcb1.12 遺伝子の導入で PSII と LHCII の結合が緩むと当初は想定したが、実際には HvLhcb1.12 導入イネでは PSII と LHCII の会合状態が鉄欠乏によりあまり変化しなかったと言える。この理由として、イネとオオムギでは HvLhcb1.12 の挙動が異なる可能性、また下記に述べるように HvLhcb1.12 発現量が長期ストレス下のイネでは低下すること、の 2 点が考えられる。いずれにしても、長期のストレスにさらされた場合には、HvLhcb1.12 導入がイネの葉緑体内で光エネルギー配分の調節に有利に働かない可能性を示している。

強光鉄欠乏条件では Lhcb1 導入により Lhcb1 の mRNA が分解されることも分かった。今後は、ストレスが少ない栽培条件下で十分に Lhcb1 を蓄積させたイネに短期のストレスを与え、HvLhcb1.12 がストレス回避に有利に働くかどうかを調べる必要がある。また、イネ内在性 Lhcb1 とオオムギの HvLhcb1.12 が共存するイネでは考察が複雑になるので、イネの3つの Lhcb1 をノックアウトしたイネに HvLhcb1.12 を導入することが、HvLhcb1.12 の異所発現解析には望ましい。これらの Lhcb1 改変イネとオオムギで光化学系タンパク質複合体の構成を比較することにより、オオムギ固有の光化学系調節機構が浮き彫りになるだろう。現在、CRISPR-Cas9 により OsLhcb1 のノックアウト株作出を進めており、既に OsLhcb1.1 と 1.2 がホモで、1.3 がヘテロで変異型になったイネが得られている。

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 Akihiro Saito, Kimika Hoshi, Yuna Wakabayashi, Takumi Togashi, Tomoki Shigematsu, Maya Katori, Takuji Ohyama and Kyoko Higuchi	4. 巻 12
2. 論文標題 Barley cultivar Sarab 1 has a characteristic region on the thylakoid membrane that protects photosystem I under iron-deficient conditions	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 2111
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/plants12112111	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 Kyoko Higuchi, Sara Taniguchi, Daiki Ishii, Akihiro Saito	4. 巻 in press
2. 論文標題 An iron-deficiency tolerant genotype of sorghum effectively localizes iron to the thylakoid membranes of the bundle sheath cells	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	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） なし	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 Higuchi Kyoko, Kurita Keisuke, Sakai Takuro, Suzui Nobuo, Sasaki Minori, Katori Maya, Wakabayashi Yuna, Majima Yuta, Saito Akihiro, Ohyama Takuji, Kawachi Naoki	4. 巻 11
2. 論文標題 “Live-Autoradiography” Technique Reveals Genetic Variation in the Rate of Fe Uptake by Barley Cultivars	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 817～817
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/plants11060817	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 Akihiro Saito, Shotaro Shinjo, Daiki Ito, Yuko Doi, Akira Sato, Yuna Wakabayashi, Juma Honda, Yuka Arai, Tsubasa Maeda, Takuji Ohyama and Kyoko Higuchi	4. 巻 10
2. 論文標題 Enhancement of photosynthetic iron-use efficiency is an important trait of <i>Hordeum vulgare</i> for adaptation of photosystems to iron deficiency	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 234
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/plants10020234	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 -

〔学会発表〕 計19件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 齋藤彰宏、山崎拓実、山梨公暉、樋口恭子
2. 発表標題 鉄欠乏オオムギの光化学系I損傷と機能回復の品種間差異
3. 学会等名 日本土壌肥料学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 上山舜平、齋藤彰宏、鹿内勇佑、樋口恭子
2. 発表標題 オオムギ集光性クロロフィル結合タンパク質HvLhcb1.12導入イネの、異なる光条件における光化学系の鉄欠乏順応の解析
3. 学会等名 日本土壌肥料学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 繁松伴希、齋藤彰宏、鹿内勇佑、樋口恭子
2. 発表標題 オオムギ品種エヒメハダカ1とSarab1の鉄十分条件と鉄欠乏条件におけるチラコイド膜上の光化学系タンパク質組成の比較
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 小林岳央、齋藤彰宏、鹿内勇佑、樋口恭子
2. 発表標題 鉄欠乏条件下で生育した様々なオオムギ品種におけるPSI低温蛍光スペクトルの短波長シフト
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 齋藤 彰宏、中野 快、山田 涼子、鹿内 勇佑、樋口 恭子
2. 発表標題 鉄欠乏オオムギ葉から得られた、Clear Native-PAGEで分離された系Iと系IIを含む超複合体の基本性質
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 Akihiro Saito, Hiroshi Hisano, Takuji Ohyama, Kyoko Higuchi
2. 発表標題 Multiple physiological mechanisms and factors responsible for proper photosynthesis in barley under iron-deficient conditions
3. 学会等名 the 20th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 樋口恭子、栗田圭輔、酒井卓郎、鈴井伸郎、佐々木実莉、香取摩耶、若林優奈、間嶋勇太、齋藤彰宏、大山卓爾、河地有木
2. 発表標題 明所におけるライブオートラジオグラフィ装置を用いた葉への鉄流入速度のリアルタイム計測
3. 学会等名 日本土壌肥料学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 齋藤彰宏、古幡真由子、小林岳央、久野裕、樋口恭子
2. 発表標題 光合成鉄利用効率を指標としたオオムギ品種サラブ1×ムサシノムギQTL解析の立ち上げ
3. 学会等名 日本土壌肥料学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 齋藤彰宏、山田涼子、松崎卓大、角木柊平、樋口恭子
2. 発表標題 鉄欠乏オオムギ葉のストロマメラではPSI-PSII megacomplexが増加する
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 繁松伴希 星紀美果 齋藤彰宏 樋口恭子
2. 発表標題 オオムギ品種エヒメハダカ1とSarab1のチラコイド膜における光化学系タンパク質の分布の比較
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 樋口 恭子、星 紀美果、富樫 巧、今井 祐貴、齋藤 彰宏、大山 卓爾
2. 発表標題 鉄欠乏がオオムギ光化学系のタンパク質と鉄の分配に及ぼす影響の品種間差
3. 学会等名 日本土壌肥料学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 樋口恭子、星紀美果、富樫巧、齋藤彰宏、大山卓爾
2. 発表標題 鉄利用効率の高いオオムギ品種サラブ1のチラコイド膜における鉄とタンパク質の分配の特徴
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 齋藤 彰宏、古幡 万由子、久野 裕、大山卓爾、樋口恭子
2. 発表標題 オオムギの光合成鉄利用効率を鉄欠乏環境で上昇させる要因の生理・遺伝学的解析
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 樋口恭子、若林優奈、齋藤彰宏、大山卓爾
2. 発表標題 鉄欠乏条件におけるオオムギLHCIIタンパク質リン酸化の遺伝的変異
3. 学会等名 日本土壌肥料学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 齋藤彰宏、若林優奈、香取摩耶、本田樹真、間嶋勇太、新城翔太郎、伊藤大樹、大山卓爾、樋口恭子
2. 発表標題 鉄欠乏下で光合成鉄利用効率の違いを生むオオムギ葉緑体内の分子機構
3. 学会等名 日本土壌肥料学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 若林優奈、齋藤彰宏、大山卓爾、樋口恭子
2. 発表標題 鉄欠乏オオムギのLhcb1、Lhcb2リン酸化割合の品種間差
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 樋口恭子、佐々木実莉、香取摩耶、栗田圭輔、酒井卓郎、鈴木伸郎、河地有木、齋藤彰宏、大山卓爾
2. 発表標題 鉄欠乏時のオオムギ新葉へのFe流入速度とSUF経路の下方制御との関係
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 若林優奈、齋藤彰宏、大山卓爾、樋口恭子
2. 発表標題 鉄欠乏イネにおけるオオムギ由来HvLhcb1.12の機能
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 齋藤彰宏、角木柊平、大山卓爾、樋口恭子
2. 発表標題 鉄欠乏ストレスを受けたオオムギ葉が構築する光化学系超複合体の解析
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

鉄が欠乏する不良土壌でも育つオオムギの変異を解明
<https://www.nodai.ac.jp/news/article/plants/>

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	齋藤 彰宏 (Saito Akihiro) (10610355)	東京農業大学・応用生物科学部・助教 (32658)	
研究分担者	栗田 圭輔 (Kurita Keisuke) (10757925)	国立研究開発法人日本原子力研究開発機構・原子力科学研究部門 原子力科学研究所 物質科学研究センター・研究職 (82110)	
研究分担者	鈴井 伸郎 (Suzui Nobuo) (20391287)	国立研究開発法人量子科学技術研究開発機構・高崎量子応用研究所 量子バイオ基盤研究部・上席研究員 (82502)	
研究分担者	酒井 卓郎 (Sakai Takuro) (70370400)	国立研究開発法人日本原子力研究開発機構・原子力科学研究部門 原子力科学研究所 物質科学研究センター・研究主幹 (82110)	2020年6月30日に本人が逝去し科研費応募資格を喪失したため削除。

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