

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 12 日現在

機関番号：32658

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2013

課題番号：24780060

研究課題名(和文)集光機能の改良に基づく無機栄養ストレス耐性作物の創出

研究課題名(英文)Generation of transformants showing mineral-stress tolerance based on the modification of light-harvesting function

研究代表者

齋藤 彰宏 (Saito, Akihiro)

東京農業大学・応用生物科学部・助教

研究者番号：10610355

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円、(間接経費) 1,050,000円

研究成果の概要(和文)：鉄は葉緑体の電子伝達系の構成因子であり、安定した光合成を可能にする。仮に鉄が長期的に欠乏すると、葉緑体の電子伝達が異常となり、最終的に光酸化ストレスによって細胞死が起こる。本研究では、鉄欠乏オオムギの光合成機能の最適化を担う必須因子HvLhcb1.12に着目した。HvLhcb1.12は集光性アンテナタンパク質の一種であるが、そのN末端側には多数のリン酸化部位が存在する。本遺伝子をイネに導入した結果、過剰光条件下での収量が野生型のイネより約25%増加し、光酸化ストレスの回避に貢献することが示された。

研究成果の概要(英文)：There are many iron-containing proteins working in photosynthetic electron transport chain so that iron deficiency causes the imbalance in the electron transport between photosystem II (PS II) and PSI. We have recently found that iron-deficiency specifically induces a gene of the LHCII family that encodes a homolog of Lhcb1 in barley (*Hordeum vulgare*), a plant that is tolerant to Fe deficiency. In this study, we demonstrate that a large proportion of HvLhcb1 was stably phosphorylated and located adjacent to PSI rather than PSII under Fe-deficient conditions. These results suggested that the phosphorylation of HvLhcb1 in Fe-deficient barley induces the disconnection of the antenna from the PSII core and migration of the protein to PSI, resulting in the optimization of the electron transport rate. Finally, we genetically engineered rice plants to express the HvLhcb1 gene and evaluated whether the gene confers tolerance to plants and/or improves plant productivity under various environments.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：植物栄養・土壌学

キーワード：オオムギ 集光性アンテナタンパク質 鉄欠乏 強光 形質転換 耐性作物 タンパク質リン酸化

1. 研究開始当初の背景

葉緑体は細胞内の鉄の大部分を集積し、それらをチラコイド膜上の電子伝達鎖で利用している。チラコイド膜上には電子伝達に關与する光化学系 II (系 II) と光化学系 (系 I) が存在するが、このうち鉄の大部分は系 I の構成因子として利用される。このため、鉄が不足すると系 II に対して、系 I が大きく減少し、光化学系間の量比バランスが著しく崩れる。結果的に鉄欠乏に陥った植物では、光合成機能の低下のみならず、深刻な光阻害を引き起こす。この光阻害とは、強烈な光酸化ストレスに起因する光化学系の損傷のことで、最終的に細胞は死にいたる。

これに対して、われわれの注目するイネ科オオムギ (*Hordeum vulgare* L.) は 1 か月以上完全に鉄を与えずに水耕栽培しても光阻害を起こさず、新葉の展開や炭素同化を維持する、という驚異的な鉄欠乏耐性を示す (Higuchi, Saito et al. Soil Sci. Plant Nutr., 2011)。

こうしたオオムギ葉における鉄欠乏耐性因子の一つとして、申請者らはこれまでに集光性アンテナ遺伝子 *Lhcb1* のホモログ遺伝子 (*HvLhcb1.12*) を同定し、このタンパク質が光エネルギーを熱として放散することで、鉄欠乏下の光酸化ストレスを回避することを突き止めている (Saito et al. 2010b)。

本来、*Lhcb1* タンパク質は光合成色素であるクロロフィル *a/b* やキサントフィル類を結合し、光エネルギーを系 II 反応中心複合体に伝達するという基幹的役割を担う。また、過剰な光エネルギーを受けると、熱エネルギーに変換して散逸する能力も備えている。すなわち、*Lhcb1* は光捕集量の調節的な役割を担うことが以前から知られていた。しかしながら、養分欠乏の植物葉における熱放散機構については、その存在自体がほとんど分かっておらず、光化学系間の量比バランスが異常な鉄欠乏状態でどのように *Lhcb1* が過剰光の散逸に貢献するのことは全く不明であった。

そこで、オオムギの *Lhcb1* タンパク質に依存した光化学系の環境適応機構を解明することで、農業上有用となる無機栄養ストレス耐性作物の創出につながると考え、本申請課題を実施することにした。

2. 研究の目的

本研究では、貧栄養環境でも生き延びられるオオムギの性質に着目し、オオムギ葉における光酸化ストレス回避機構を解析している。特に、この適応機構の根幹を担う集光性アンテナ *HvLhcb1* 遺伝子ファミリーの分子制御機構の全容を明らかにし、農業上重要な養分欠乏ストレス耐性作物の開発につながることを最終的な目的とした。

3. 研究の方法

(1). *HvLhcb1* タンパク質高次構造の解析

Lhcb1 は単量体・三量体・凝集体など、いくつもの異なる高次構造を取る (Barros and Kühlbrandt, BBA, 1787, 753-772, 2009)。このような構造変化には、*Lhcb1* のリン酸化 Thr 残基やアセチル化 Lys 残基を含む N 末端 25 残基程度の配列が重要とされる。鉄欠乏で誘導されるオオムギ *Lhcb1* 遺伝子は N 末端側の配列が特殊であることが分かっており (Saito et al. 2010b)、これが高次構造に影響を与えることが示唆された。そこで、オオムギ細胞内における *Lhcb1* の高次構造を調べるとともに、その構造変化に關与する翻訳後修飾や *Lhcb1* アイソフォームの構成変化を解析することにした。また、高次構造の変化が *Lhcb1* のチラコイド膜偏在性に与える影響についても評価した。

(2). *HvLhcb1* 遺伝子の転写制御の解析

オオムギは多数の *HvLhcb1* ホモログを持つ。これらは、鉄欠乏に対して発現誘導型・発現抑制型・恒常発現型の 3 種類に大別できる (Saito et al., 2010b)。オオムギは鉄欠乏になると、*HvLhcb1* ホモログの発現量を個別に変動させることで、おそらく鉄欠乏下で熱放散効率の高いタイプの *Lhcb1* を優勢にすることが示唆された。

このようなサブファミリー全体での転写制御の重要性を明らかにするために、上記 3 タイプの *Lhcb1* のプロモーター領域の配列を取得して、鉄欠乏下で発現誘導を担う領域と抑制を担う領域を推定することにした。さらに、後述(3)のイネのアッセイ系を利用して、鉄欠乏応答性を変化させる *HvLhcb1* 転写因子の解析を試みた。

(3). *HvLhcb1* 導入イネアッセイ系の構築

オオムギに多数存在する *Lhcb1* 遺伝子の欠損変異株を単離・作成することは不可能であるため、*OsLhcb1* 変異株を材料に、3 つの内在性 *OsLhcb1* の三重欠損株を作成し、個別の *HvLhcb1* タンパク質の機能評価を可能とする実験系の構築を試みることにした。各 *HvLhcb1* 遺伝子の機能、および熱放散による光阻害回避状態を定量評価した。

4. 研究成果

(1) *Lhcb1* の高次構造と翻訳後修飾の解析

【*HvLhcb1.12* タンパク質の検出と定量】

オオムギは多数の *HvLhcb1* ホモログを持つ。興味深いことに、長期の鉄欠乏条件下ではこれらのホモログのうち *HvLhcb1.12* 遺伝子の発現が大きく上昇することを明らかにしている。しかし、タンパク質レベルで実際に *HvLhcb1.12* アイソフォームが増加するかどうかは分かっていなかった。そこで、等電点電気泳動と SDS-PAGE による二次元電気泳動で *HvLhcb1* アイソフォームの分離条件を検討した。その後、分離した各スポットを nano-LC-MS/MS 質量分析計によってアミノ酸配列を決定した結果、タンパク質レベルでも

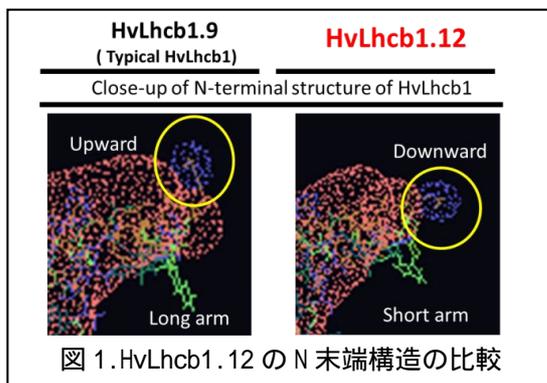
鉄欠乏下で HvLhcb1.12 が増加し、全 HvLhcb1 の中で優勢となることが確認できた。

【HvLhcb1 タンパク質の構造と遍在性】

次に、HvLhcb1 のオオムギ葉緑体内での制御を解析するために、単離した葉緑体からチラコイド膜を精製し、さらにグラナとストロマラメラへと分画を行った。その結果、鉄欠乏オオムギ葉に由来する HvLhcb1 の大部分は光条件にかかわらず単量体として存在し、それらがストロマラメラ側に多く存在することを明らかにした。本来、HvLhcb1 は三量体として系 II 反応中心に結合し、主にグラナ膜間に配置されるタンパク質であることを踏まえ、鉄欠乏オオムギでは、HvLhcb1 の配置や機能を劇的に改変するために、タンパク質構造の変化を伴う何らかの制御機構を誘導していることが示唆された。

【HvLhcb1.12 タンパク質の立体構造】

そこで、鉄欠乏誘導性の HvLhcb1.12 遺伝子がコードする Lhcb1 タンパク質の構造と他の HvLhcb1 アイソフォームの一次構造および高次構造を比較解析した。その結果、HvLhcb1.12 では、他の HvLhcb1 アイソフォームに比べて推定上のリン酸化部位 (Ser/Thr 残基) が、N 末端側に多数集中して存在した。また、HvLhcb1.12 タンパク質の高次構造を三次元モデル化した結果、ストロマ側に突出する負電荷の N 末端配列が、他の HvLhcb1 アイソフォームに比べて短いこと、さらにその突出部位がストロマ側ではなくチラコイド内腔側を向いていることが明らかになった。この N 末端の突出構造は LHCII 間の結合に必須であることが知られており、今回示された構造モデルに従えば、HvLhcb1.12 を多く含む LHCII では、互いの結合力が著しく低下すると考えられる。このことは、鉄欠乏下で LHCII 三量体が激減し、単量化しやすいという実験結果と矛盾しない (図 1)。



【HvLhcb1 のタンパク質翻訳後制御】

上記の結果を受けて、HvLhcb1 が高度にリン酸化されている可能性を想定し、リン酸化 Lhcb1 の検出を試みた。しかしながら、集光性アンテナタンパク質は互いに分子量が極

めて近いために、リン酸化 Lhcb1 単独での解析法は高等植物で確立されていない。ごく最近になって、リン酸化 Lhcb1 抗体を使用した検出法がシロイヌナズナで提案されたが、この抗体はシロイヌナズナの Lhcb1 配列を基に作られており、配列が大きく異なるオオムギ Lhcb1 アイソフォームの定量実験に利用することは現実的ではない。

そこで、本申請課題ではリン酸基補足化合物である Phos-tag を利用し、リン酸化 Lhcb1 と非リン酸化 Lhcb1 を電気泳動法で分離するという新しい実験方法を採用した。この結果、リン酸化 Lhcb1 と非リン酸化タンパク質の両方を別々のバンドとして Lhcb1 特異抗体で検出することに成功し、リン酸化 Lhcb1 を確実に定量できる新手法が確立できた。

図 2 は、鉄十分条件と鉄欠乏条件のオオムギを、それぞれ、暗所 (D)、弱光 (LL)、生育光 (GL)、強光 (HL) 条件に馴化した後、チラコイド膜を生成して、リン酸化 Lhcb1 (P-Lhcb1) と非リン酸化 Lhcb1 (Lhcb1) を検出した画像である。CBB 画像は泳動量がそろっていることを示す。この結果、鉄欠乏下では、鉄十分条件と比較して、広範囲の光条件でリン酸化 Lhcb1 (P-Lhcb1) 量が増加することが明らかになった (Saito et al., 2014)。また、鉄欠乏下では暗所でも Lhcb1 が高度にリン酸化されていたことから、光条件に依存しない未知のリン酸化制御機構が存在することが示唆された。

興味深いことに、HvLhcb1 のリン酸化は系 II からシトクロム b_6f への電子伝達を阻害する DBMIB 処理で完全に阻害された。このことから、鉄欠乏下での Lhcb1 リン酸化はシトクロム b_6f の還元状態が関与することが明らかになった。鉄欠乏でシトクロム b_6f の還元状態を暗所でも維持する仕組みは不明であるが、これが HvLhcb1 の恒常的なリン酸化に貢献していると考えられる。

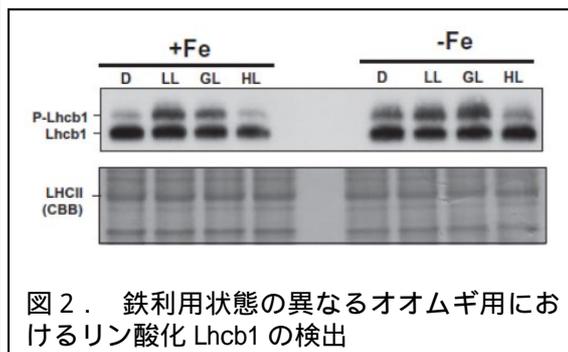


図 2. 鉄利用状態の異なるオオムギ用におけるリン酸化 Lhcb1 の検出

なお、研究計画段階で予想していた Lhcb1 のアセチル化状態の変化についても解析したが、HvLhcb1 構造とアセチル化状態の間に明確な関連性は認められなかった。これらのことから、HvLhcb1 はシトクロム b_6f を介したリン酸化状態の制御のみで、その挙動を変化させていると結論づけた。

【HvLhcb1 タンパク質の重要性の検証】

これまでの研究では、鉄欠乏オオムギ体内で HvLhcb1 が光阻害の維持にどの程度重要であるか詳細に解析されていなかった。そこで、HvLhcb1 タンパク質の蓄積が少ない変異体である *Chlorina-101*, *-109*, *-122* の3系統で鉄欠乏下での Lhcb1 の光保護機能を定量的に明らかにすることにした。

まず、葉緑体の翻訳阻害剤リンコマイシンで処理した鉄欠乏葉を強光条件に置き、光化学系の II 反応中心 D1 の消長を追跡した結果、鉄欠乏条件下で生育させた Lhcb1 蓄積異常株はわずか 15 分の処理で D1 は半分以下に減少して深刻な光阻害を発症した。このとき、同条件下で栽培した鉄欠乏の野生株では 120 分まで D1 の大部分を維持した。一方、鉄十分条件下では野生型株と変異株の差は見られなかった。

また、鉄欠乏条件下で栽培を行った結果、Lhcb1 蓄積異常変異体では処理 1 週間以降に新葉にネクロシス様の褐変が現れた (図 3)。これらの結果から、HvLhcb1 が鉄欠乏オオムギの耐性に重要であることが改めて裏付けられた。

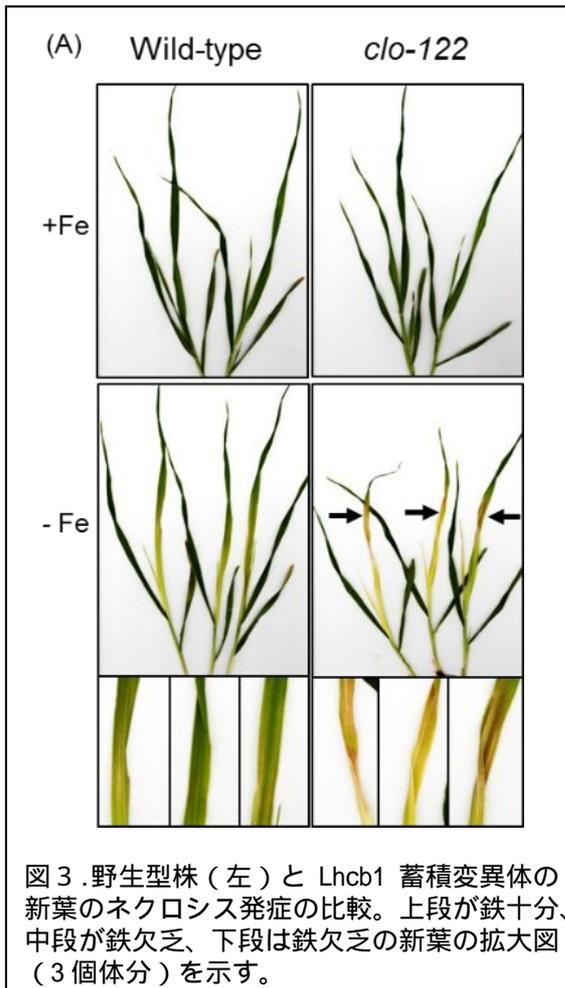


図 3 野生型株 (左) と Lhcb1 蓄積変異体の新葉のネクロシス発症の比較。上段が鉄十分、中段が鉄欠乏、下段は鉄欠乏の新葉の拡大図 (3 個体分) を示す。

(2) HvLhcb1 遺伝子の発現制御解析

HvLhcb1.12 遺伝子の環境応答性について広く解析を行い、鉄欠乏や低温など光酸化ストレスが発生する条件下で発現することを明

らかにした。さらに、HvLhcb1.12 遺伝子の 1.9 kb の上流プロモーター配列を GUS 遺伝子と融合してイネに導入した結果、鉄栄養状態にかかわらず、恒常的に GUS の発現が確認された。このことから、オオムギ体内での発現制御がイネ体内での制御と異なることが示唆された。オオムギの HvLhcb1 上流配列の比較については、イネでの解析は困難であり、今後他の方法で検証が必要と考えられた。

本申請課題の間に、オオムギの全ゲノム解読が完了し、これまで不明であったオオムギの HvLhcb1 ホモログ数や全長配列が明らかになった。興味深いことに、オオムギには 17 種類もの HvLhcb1 遺伝子が存在することが判明した。これら新たに見つかったホモログの特殊性については更なる解析が必要である。

(3) HvLhcb1 導入イネの解析

当初、OsLhcb1 三重欠損イネにオオムギの HvLhcb1 を導入する予定であったが、イネの OsLhcb1 遺伝子欠損株 (Tos17 株、T-DNA 株) は得られず、三重欠損株は作出できなかった。そこで実験の方針を転換し、HvLhcb1.12 遺伝子を野生型イネへ導入して、得られたイネ形質転換株の光合成能力や収量を解析することにした。まず、内在性の OsLhcb1.1、OsLhcb1.2、OsLhcb1.3 と発現量を比較したところ、導入した HvLhcb1.12 はイネ内在性の OsLhcb1 と同等以上で恒常的に高発現した。また、この遺伝子導入によって、Lhcb1 全体量、および系 II アンテナサイズは約 25% 上昇した。さらに、リン酸化 LHCII 総量が 25%~30% 増加し、導入した HvLhcb1.12 が高効率でリン酸化されることが示唆された。加えて、Native-PAGE 解析により、光化学系の蛋白質複合体の構造にも変化が認められ、LHCII-PSII 複合体と思われるバンドの一部が消失して、より高分子のバンドが増加した。このことは、オオムギ由来の HvLhcb1 の増加によって、光化学系複合体タンパク質の相互作用が変化することが示唆された。

次に、光環境が一定ではない自然光下や、栄養ストレス条件下で HvLhcb1.12 導入イネの収量がどのように変化するか、定量的に評価を進めた。その結果、強光条件下で非形質転換イネと HvLhcb1.12 導入イネを比較すると、乾物重量は形質転換株で 25% 増加、穂数も 30% 増加し、これに伴い全初重も最大 28% まで有意に増加した。一穂粒重については、形質転換イネの系統間で差があったが、概ね非形質転換株と同程度であった。したがって、全初重の増加は主に栄養成長期の光合成機能の強化によって、分けつ数と穂数が増加したことに起因することが明らかになった。

まとめると、HvLhcb1.12 導入により、イネの強光適応能力の向上が期待できることが示された。

(4) 総括

本申請課題を通して、オオムギ体内で

HvLhcb1 が栄養欠乏条件下で光酸化ストレス回避に働く分子機構の一端を明らかにできた。オオムギは鉄欠乏に陥ると、HvLhcb1 アイソフォームの種類を転写レベルで入れ替え、リン酸化残基を多数有する HvLhcb1.12 を増量させる。これにより、LHCII 全体の高次構造変化が促進されると考えられる。このような構造変化により、系 II 反応中心から HvLhcb1 が脱離し、エネルギー散逸量 (NPQ) が増加するとともに、系 II での光エネルギーの獲得量が低下する。この一連の変化を経て、鉄欠乏で減少する系 I と系 II の間の励起エネルギーバランスが適正化され、光阻害も回避できるものと考えられる。

一方で、HvLhcb1.12 やリン酸化そのものがオオムギの光阻害回避にどの程度貢献しているかについてはさらなる研究が必要である。この検証作業には、HvLhcb1.12 や LHCII キナーゼ遺伝子の RNAi 株の作成が必要である。現在、複数のオオムギ品種を取り寄せ、形質転換体の作出を試みている。

また、オオムギ由来の HvLhcb1 導入イネの解析では、強光条件下で本遺伝子の収量改善効果が確認できた。このことは光酸化ストレスを回避できる作物の創出という目的にも合致する。しかし一方で、鉄欠乏条件下のイネは野生型株と同様に深刻な生育阻害を示し、収量改善効果は確認できなかった。このことはおそらく、葉緑体の集光機能の改善以前に、根圏の鉄獲得機能 (ムギネ酸合成・分泌機能) の改善も併せて行わなくてはならないことを示唆している。

今後は、本課題で得られた多くの結果を踏まえ、鉄栄養ストレスのみならず、様々な無機栄養ストレス条件下に応用可能な集光機能の改善策を提案したいと考えている。

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 2 件)

Akihiro Saito, Mizuho Shimizu, Hitomi Nakamura, Shoko Maeno, Eitaro Miwa, Kyoko Higuchi and Kintake Sonoike, Fe deficiency induces phosphorylation and translocation of Lhcb1 in barley thylakoid membranes, FEBS Letters, 2014, Volume 588, Issue 12, 2042-2048. 査読有

Kyoko Higuchi, Jun Iwase, Yoshifumi Tsukiori, Daiki Nakura, Nahoko Kobayashi, Hidenori Ohashi, Akihiro Saito and Eitaro Miwa, Early senescence of the oldest leaves of Fe-deficient barley plants may contribute to phytosiderophore release from the roots, Physiologia Plantarum, 2014, 10.1111/ppl.12175. 査読有

[学会発表] (計 19 件)

富澤隆章、齋藤彰宏、樋口恭子
鉄欠乏オオムギ光化学系の含鉄タンパク質蓄積パターンの特徴 (PF036)
第 55 回 日本植物生理学会年会
2014.03.18 ~ 2014.03.19
富山大学 五福キャンパス

小川智美、齋藤彰宏、樋口恭子
鉄欠乏オオムギの葉緑体における鉄の分布 (PF037)
第 55 回 日本植物生理学会年会
2014.03.18 ~ 2014.03.19
富山大学 五福キャンパス

岩瀬潤、月居住史、名倉大貴、齋藤彰宏、三輪睿太郎、樋口恭子
鉄欠乏オオムギにおけるソース・シンクの代謝適応応答 (PF041)
第 55 回 日本植物生理学会年会
2014.03.18 ~ 2014.03.19
富山大学 五福キャンパス

樋口恭子、小林奈保子、内田裕也、齋藤彰宏
鉄欠乏オオムギ下位葉の老化に伴って早期に発現が誘導される遺伝子の解析 (PF084)
第 55 回 日本植物生理学会年会
2014.03.18 ~ 2014.03.19
富山大学 五福キャンパス

樋口恭子、尾畑玲、齋藤彰宏
鉄欠乏耐性作物オオムギにおけるスーパーオキシドディスムターゼ (SOD) の鉄欠乏による誘導 (PF225)
第 55 回 日本植物生理学会年会
2014.03.18 ~ 2014.03.19
富山大学 五福キャンパス

齋藤彰宏、加藤克紀、中島朋美、三輪睿太郎、樋口恭子
光ストレス誘導型 HvLhcb1 遺伝子を導入したイネの収量改善効果 (ポスター賞受賞)
日本土壌肥料学会 2013 年 年次大会
2013.09.11~2013.09.13
名古屋大学・東山キャンパス

樋口恭子、岩瀬潤、月居住史、名倉大貴、大橋英典、齋藤彰宏、三輪睿太郎
イネ科作物の鉄欠乏適応と同化産物分配パターンの関係
日本土壌肥料学会 2013 年 年次大会
2013.09.11~2013.09.13
名古屋大学・東山キャンパス

Jun Iwase, Daiki Nagura, Yoshihumi Tsukiori, Akihiro Saito, Eitaro Miwa, Kyoko Higuchi
Supply of assimilates by old leaves

contributes to barley growth under Fe deficiency
17th International Plant Nutrition Colloquium (IPNC-2013)
2013.08.19~2013.08.22
Istanbul Convention and Exhibition Center, Istanbul, Turkey

Kyoko Higuchi, Akihiro Saito
Comprehensive mechanism for adaptation of barley to Fe deficiency
17th International Plant Nutrition Colloquium (IPNC-2013)
2013.08.19~2013.08.19
Istanbul Convention and Exhibition Center, Istanbul, Turkey

Akihiro Saito, Katsuki Kato, Shoko Maeno, Tomoko Nakajima, Eitaro Miwa, Kyoko Higuchi, Ectopic expression of photooxidative stress-inducible barley gene, Lhcb1, in rice affects growth and photosynthetic responses.
17th International Plant Nutrition Colloquium (IPNC-2013)
2013.08.19~2013.08.22
Istanbul Convention and Exhibition Center, Istanbul, Turkey

Akihiro Saito, Kyoko Higuchi, Kintake Sonoike, Phosphorylation of Lhcb1 mediated by cytochrome *b₆f* is crucial for photosynthetic acclimation of Fe deficiency in barley. 16th International Congress on Photosynthesis Research
2013.08.11~2013.08.15
Hyatt Regency at the Arch, St.Louis, MO, USA

齋藤彰宏・片瀬莉子・前野祥子・中島朋美・三輪睿太郎・樋口恭子
鉄栄養状態で変動するオオムギ集光性アンテナ Lhcb1 アイソフォームの解析(PF027)
第 54 回日本植物生理学会年会
2013.03.21~2013.03.23
岡山大学 津島キャンパス

齋藤彰宏・加藤克紀・清水瑞穂・中村仁美・三輪睿太郎・樋口恭子
光酸化ストレス応答性のオオムギ集光性アンテナ HvLhcb1.12 の機能解析
日本植物学会 第 76 回大会
2012.09.15~2012.09.17
兵庫県立大学 書写キャンパス

岩瀬潤・齋藤彰宏・三輪睿太郎・樋口恭子
鉄欠乏条件下におけるオオムギの各ソース葉からシンク器官への転流
日本土壌肥料学会 2012 年 年次大会
2012.09.04~2012.09.08

鳥取大学 鳥取キャンパス

齋藤彰宏・加藤克紀・清水瑞穂・中村仁美・三輪睿太郎・樋口恭子
オオムギ由来の集光性アンテナを導入したイネ形質転換体の栄養ストレス適応
日本土壌肥料学会 2012 年 年次大会
2012.09.04~2012.09.08
鳥取大学 鳥取キャンパス

Kyoko Higuchi, Akihiro Saito,
Allocation of assimilated C in barley grown under Fe-deficient condition
16th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (ISINIP-2012)
2012.06.17~2012.06.21
UMass Conference Center, Amherst, MA, USA

Kyoko Higuchi, Akihiro Saito,
Metabolic adaptation to Fe deficiency in barley.
16th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (ISINIP-2012)
2012.06.17~2012.06.21
UMass Conference Center, Amherst, MA, USA

Akihiro Saito, Katsuki Kato, Mizuho Shimizu, Hitomi Nakamura, Kyoko Higuchi, Functional validation of a long-term iron deficiency-inducible Lhcb1 isoform in transgenic rice plants.
16th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (ISINIP-2012)
2012.06.17~2012.06.21
UMass Conference Center, Amherst, MA, USA

Akihiro Saito, Katsuki Kato, Mizuho Shimizu, Hitomi Nakamura, Kyoko Higuchi, Photoadaptation and quality control of photosystem II in Fe-deficient barley leaves.
16th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (ISINIP-2012)
2012.06.17~2012.06.21
UMass Conference Center, Amherst, MA, USA

〔その他〕
ホームページ等
<http://www.nodai.ac.jp/app/original/02shokubutsu/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

齋藤 彰宏 (SAITO, Akihiro)
東京農業大学・応用生物科学部・助教
研究者番号：10610355