

令和 5 年 6 月 13 日現在

機関番号：12401

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18H02165

研究課題名(和文)植物の環境ストレス応答における生体膜マイクロドメインの構築と機能

研究課題名(英文)Structure and function of membrane microdomains in plant environmental stress response

研究代表者

川合 真紀 (Maki, Kawai-Yamada)

埼玉大学・理工学研究科・教授

研究者番号：10332595

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)：細胞膜は、植物細胞が外界からのシグナルを受容し、細胞内の応答を誘引する場である。脂質二重膜で構成される細胞膜上には受容体等の様々なタンパク質が存在するが、それらは膜上に均一に配置されているのではなく、スフィンゴ脂質とステロールを主要構成成分とする「脂質ラフト」と呼ばれるマイクロドメインに局在し、シグナル伝達の場を構成している。本研究では、モデル植物であるシロイヌナズナを研究対象として、マイクロドメインを構成する脂質の合成経路の解明を行った。また、それらの因子の機能欠損変異体の解析により、植物マイクロドメインの機能が植物の低温応答に必須であることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

動物では、脂質ラフトの異常と疾患との関係性が早くより示され、国内外で盛んに研究が進められてきたのに対し、植物の脂質ラフトに関する知見は乏しい。動物のラフトは主にスフィンゴミエリンとコレステロール等の脂質成分から構成される。しかし、植物にはこれらの脂質成分がほとんど存在せず、その構造や機能は不明であった。本研究では、モデル植物であるシロイヌナズナを用い、植物の脂質ラフトを構成するスフィンゴ脂質の合成系と、その機能の一端を明らかにした。また、本研究により、脂質ラフトの機能が植物の低温応答に必要であることが示された。これらの結果は、今後、低温耐性を有する作物の分子育種の基盤となる知見である。

研究成果の概要(英文)：Plasma membrane is the place where plant cells receive signals from the outside and elicit intracellular responses. Various proteins such as receptors and channels are reported to localize on the cell membrane. The sphingolipid- and sterol- enriched functional microdomains, known as lipid raft, is a universal organization principle for cellular membranes in plants. To elucidate the biological function of plant microdomains in environmental stress responses, we analyzed the sphingolipid synthetic pathway of *Arabidopsis thaliana*, a model plant. Studies on T-DNA insertion mutants for sphingolipid-related genes demonstrated that desaturation of sphingolipids is essential for the cold response of *Arabidopsis*.

研究分野：植物細胞分子生物学

キーワード：スフィンゴ脂質 シロイヌナズナ 不飽和化

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物の細胞膜は、細胞の外と内を物理的に区画化し、外的なシグナルを受容して細胞応答を引き起こす場である。細胞膜上には、様々な環境シグナルを受容するための受容体タンパク質、イオンの流入に寄与するポンプやチャネル、シグナル伝達のためのキナーゼ等の機能タンパク質が多数存在することが知られているが、これらは、膜上にランダムに配置されているのではなく、機能単位毎に集合したユニットを構成していると近年考えられるようになった。これが生体膜マイクロドメインであり、種々の機能タンパク質をスフィンゴ脂質とステロールがパッキングした「脂質ラフト」と呼ばれる構造である。植物の環境ストレス応答は、作物の成長や収量に大きな影響を及ぼす要因である。しかしながら、環境ストレスの受容から細胞応答のシグナル伝達に至る分子メカニズムの詳細は不明である。

我々のこれまでの研究から、植物における過酸化水素やメナジオンなどの活性酸素薬剤によるストレス誘導性細胞死の制御において、小胞体膜タンパク質である Bax Inhibitor-1 (BI-1) が、酸化ストレス応答に関与することを明らかにした。BI-1 を植物細胞で高発現させると、過酸化水素やメナジオン、サリチル酸などの酸化ストレス薬剤に対し、耐性を付与する (Kawai-Yamada et al. PNAS, 2001; Matsumura et al. Plant J, 2003; Kawai-Yamada et al. Plant Cell, 2004)。また、小胞体膜上で BI-1 がカルシウムシグナル伝達因子であるカルモジュリンと相互作用し (Ihara-Ohori et al. Plant Phys, 2007)、電子伝達因子であるシトクロム b5 (Cb5) を介して脂肪酸ヒドロキシル化酵素である FAH (fatty acid hydroxylase) の制御をおこなう (Nagano et al. Plant J, 2009; Nagano et al. Plant Phys, 2012) など、BI-1 を介した細胞応答の機構を動植物を通して初めて見出した。また、その後、FAH に加えて脂肪酸伸長酵素である ELO (elongase)、スフィンゴ脂質不飽和化酵素 SLD (desaturase) についても、Cb5 との相互作用を介して、BI-1 による活性制御を受ける可能性が示されており、BI-1 は酸化ストレス応答性の脂質代謝制御因子として小胞体膜上でこれら酵素の活性を制御している可能性があると考えた。FAH や ELO の産物である超長鎖ヒドロキシ脂肪酸は、スフィンゴ脂質を構成する。

スフィンゴ脂質は細胞膜上で脂質ラフトを構成する機能を持つ他、細胞死変異体の原因遺伝子がスフィンゴ脂質の代謝酵素であることや、FAH の機能が低下したイネで、いもち病抵抗性が変化する (Nagano et al. Plant Cell, 2016) など、植物のストレス応答機構において重要な役割を果たしていると考えられる。このような学術的背景を基に本研究を行った。

2. 研究の目的

細胞膜は、植物細胞が外界からのシグナルを受容し、細胞の応答を誘引する場である。脂質二重膜で構成される細胞膜上には受容体等の様々なタンパク質が存在するが、それらは膜上に均一に配置されているのではなく、スフィンゴ脂質とステロールを主要構成成分とする「脂質ラフト」と呼ばれるマイクロドメインに局在し、シグナル伝達の間を構成していることが分かってきた。酸化ストレス薬剤を用いた脂質ラフトのリピドミクス解析やプロテオーム解析から、環境ストレス応答において、細胞膜マイクロドメインが植物の応答を決定する重要な場となっていることが強く示唆されている。しかしながら、環境ストレスの受容と脂質ラフトの組換え、引き続きシグナル伝達の分子機構の詳細は不明である。本研究では、植物細胞膜マイクロドメインの構造と環境ストレス応答における役割を解明することを目的として研究を行う。

3. 研究の方法

本研究では、環境ストレス応答時の細胞膜マイクロドメインの再構築におけるスフィンゴ脂質代謝系の役割と、ストレス応答におけるマイクロドメインの機能を解明する。先行研究により、複数のスフィンゴ脂質代謝に関与する因子 (FAH, SLD, ELO) の単離が行われ、それらの遺伝子破壊 / 高発現システムの整備が行われ、これらがメチルピオロゲン等の酸化ストレス薬剤やエリシターに対する感受性が変化している事が示された。本研究では、これらの遺伝子破壊 / 高発現システムを用いて表現型解を行った。また、スフィンゴ脂質不飽和化酵素として、本研究では新たに ADS に注目し、この T-DNA 挿入変異体を手入・整備し、研究に用いた。さらに、これらと他のスフィンゴ脂質不飽和化酵素との二重変異体も作出し、研究に使用した。また、生化学的解析として、脂肪酸分析には GC-MS を、スフィンゴ脂質分子種の解析には LC-MS/MS を用いた。

4. 研究成果

(1) スフィンゴ脂質改変植物系統の作出

スフィンゴ脂質はマイクロドメインを構成する成分であり、膜機能を調整する上で非常に重要な役割を果たしている。マイクロドメインを構成するスフィンゴ脂質のうち、植物特異的な LCB 8 位 cis 型不飽和結合の生物学的意義を明らかにするため、cis 型を多く含むイネを研究対象とし、内在性 SLD の機能破壊による cis 型構造の欠損を試みた。まず OsSLD をコードする遺伝子のコード領域内の 2 か所をターゲットとしたゲノム編集を試みた。アグロバクテリウムを介したイネカルスの形質転換、選抜及び再分化の結果、複数の形質転換体種子を得ることができた。この中からターゲット配列に変異が導入された個体を探した結果、ヘテロ接合型に変異が生じ

ている個体が得られた。そこで、この系統の後代でホモ接合体を探索したが、OsSLD 欠損固体は得ることができなかった。このため、OsSLD への変異導入は、後代へ安定に受け継がれないものと考えられた。

一方、異性体比の改変によりイネの LCB 8 位 cis 異性体を減少させる試みとして、不飽和結合を多く持つシロイヌナズナの SLD (AtSLD1) をトウモロコシ *Ubi-1* プロモーター下に高発現するコンストラクトをイネ野生型に導入し、それぞれ 2 系統のホモ導入系統を確立した。そこで、既に作成されていたイネ SLD (OsSLD) の高発現系統と AtSLD1 高発現系統を用いて以降の解析を行うこととした。

まず、SLD 高発現系統における LCB 組成の変化を調べるため、各系統から総 LCB を調整し、LC-MS/MS を用いて分子組成を解析した。その結果、9 種類の構造の異なる LCB 分子がそれぞれ検出された。総 LCB に対する各分子種の割合を求めた結果、野生型に対して OsSLD の高発現体では t18:0 が減少し、t18:1 が増加した。この結果から、OsSLD の高発現によりイネ内生の飽和型 LCB である t18:0 の 8 位不飽和化が促進されたことが示された。一方、AtSLD を高発現系統とした系統では、t18:0 の大部分が t18:1 へと不飽和され、t18:1 は全 LCB の 64% とコントロール系統の約 3 倍に増加した。このことから、AtSLD は OsSLD より高い t18:0 8 位不飽和化活性を持つと考えられた。また、8 不飽和結合の cis/trans 異性体比を求めた結果、本来 cis 型が優性であるイネの LCB 8 位の不飽和化を trans 型優性型に変化させていることが示された。

(2) ストレス反応における細胞膜マイクロドメインの役割の解明

(1) で得られたスフィンゴ脂質 LCB 8 不飽和化の cis/trans 比を変化させたイネ系統における細胞膜マイクロドメインの変化を、総スフィンゴ脂質のリピドミクスと細胞膜流動性解析により評価した。

まず、LC-MS/MS により植物の主要クラスである GlcCer と GIPC の全分子種を定量し、検出された分子種を LCB の構造ごとに分類した。その結果、SLD 高発現体では GIPC の t18:0 が t18:1 に変換されているが、その変化は AtSLD1 高発現系統の方が大きいことがわかった。一方で、GlcCer 総量および LCB 組成には大きな影響は認められなかった。これらの結果から、総 LCB 分析で示された不飽和型 LCB の増加は、イネで本来不飽和度の高い GlcCer ではなく、GIPC に含まれる飽和型 t18:0 の t18:1 への変化を引き起こしていると考えられた。また、AtSLD1 高発現における d18:3 の cis/trans 比の変化は、GlcCer において起こっていると考えられた。このようなスフィンゴ脂質の変化がストレス応答に重要とされる膜の流動性に影響を与えるかを調べるため、di-4ANEPPDHQ を用いたイメージング手法により解析を行った。その結果、cis 型が増加した OsSLD 高発現系統と trans 型が増加した AtSLD 高発現系統の両方においてコントロール系統よりも高い細胞膜流動性が検出された。また、LCB 8 位の不飽和化の細胞膜流動性への寄与度は trans 型よりも cis 型の方が大きいことが示唆された。そこで、これらの変化がストレス応答性に変化を与えるかを調べるため、アルミニウム耐性を調べた。根を 50 μ M 塩化アルミニウムで 24 時間処理し、根の伸長度によって評価した結果、OsSLD 高発現系統ではコントロールと同程度の感受性を示したのに対し、AtSLD 高発現系統ではより高いアルミニウム感受性を示した。アルミニウム応答遺伝子の発現解析、低温耐性試験の結果などを総合すると、スフィンゴ脂質 LCB8 位の不飽和化は、アルミニウム耐性に影響を与えたが、膜の流動性とストレス耐性は単純な相関関係にはなく、その他の要因も加わり、総合的に植物のストレス応答性が決定されていることが示された。

(3) マイクロドメイン構築の分子機構の解明

外的シグナルに応答したマイクロドメイン構築の分子機構の主要因子に迫るため、関連酵素の変異体や高発現系統が揃っているシロイヌナズナで研究を行った。シロイヌナズナでは SLD1 が大部分の LCB 不飽和化を担っており、その欠損変異体 *sld1* では、低温下で葉のアントシアニン蓄積が低下し、長期の低温処理によって白化にいたることを示した。

一方、セラミドの脂肪酸 n-9 位を不飽和化する酵素として ADS が同定されている。そこで、SLD1 と ADS2 の二重変異体変異体 (*sld1ads2*) を作成し、低温応答性を調べた結果、これら 2 つの不飽和化酵素を同時に欠損した *sld1ads2* 変異体では、低温に応答したアントシアニンの蓄積や低温耐性が著しく低下することが明らかになった。一般的に膜脂質の不飽和結合は生体膜の流動性を高め低温耐性に寄与することが知られているが、スフィンゴ脂質セラミド骨格の不飽和結合がどのような機構で低温耐性に寄与するかはわかっていない。そこで、*sld1ads2* 変異体の低温馴化応答を調べた。植物体を無菌播種し、22 $^{\circ}$ C で 2 週間育てた後、低温馴化処理として 4 $^{\circ}$ C で 1 週間おいた。その後、凍結ストレスを与え、低温馴化処理の有無の効果を調べた。その結果、低温馴化を行わずに凍結処理を行った際には、野生型、*sld1sld2*、*sld1ads2* は同等にダメージを受けていたが、低温馴化処理を行った場合には、野生型と *sld1sld2* に比べ、*sld1ads2* 二重変異体ではより凍結耐性が低下しており、低温馴化過程で既にある程度の損傷を受けている可能性が考えられた。そこで代表的な低温馴化反応である適合溶質の蓄積が *sld1ads2* で変化しているかを解析した。その結果、典型的な低温代謝応答は二重変異体でもほぼ正常に起きていることが示され、これらとは異なる部分で差異が生じていることが示された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計13件（うち査読付論文 13件／うち国際共著 3件／うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Nagano Minoru, Ueda Haruko, Fukao Yoichiro, Kawai-Yamada Maki, Hara-Nishimura Ikuko	4. 巻 15
2. 論文標題 Generation of Arabidopsis lines with a red fluorescent marker for endoplasmic reticulum using a tail-anchored protein cytochrome b5 -B	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	6. 最初と最後の頁 1790196 ~ 1790196
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2020.1790196	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 Nagata Kenji, Ishikawa Toshiki, Kawai-Yamada Maki, Takahashi Taku, Abe Mitsutomu	4. 巻 148
2. 論文標題 Ceramides mediate positional signals in Arabidopsis thaliana protoderm differentiation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 194969
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.194969	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 Jing Beibei, Ishikawa Toshiki, Soltis Nicole, Inada Noriko, Liang Yan, Murawska Gosia, Fang Lin, Andeberhan Fekadu, Pidatala Ramana, Yu Xiaolan, Baidoo Edward, Kawai Yamada Maki, Loque Dominique, Kliebenstein Daniel J., Dupree Paul, Mortimer Jenny C.	4. 巻 5
2. 論文標題 The Arabidopsis thaliana nucleotide sugar transporter GONST2 is a functional homolog of GONST1	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Direct	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) 10.1002/pld3.309	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 該当する
1. 著者名 Hasi Rumana Yesmin, Miyagi Makoto, Morito Katsuya, Ishikawa Toshiki, Kawai-Yamada Maki, Imai Hiroyuki, Fukuta Tatsuya, Kogure Kentaro, Kanemaru Kaori, Hayashi Junji, Kawakami Ryushi, Tanaka Tamotsu	4. 巻 166
2. 論文標題 Glycosylinositol phosphoceramide-specific phospholipase D activity catalyzes transphosphatidylolation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Journal of Biochemistry	6. 最初と最後の頁 441 ~ 448
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jb/mvz056	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 Sato Masaya, Nagano Minoru, Jin Song, Miyagi Atsuko, Yamaguchi Masatoshi, Kawai-Yamada Maki, Ishikawa Toshiki	4. 巻 9
2. 論文標題 Plant-Unique cis/trans Isomerism of Long-Chain Base Unsaturation is Selectively Required for Aluminum Tolerance Resulting from Glucosylceramide-Dependent Plasma Membrane Fluidity	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 19 ~ 19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9010019	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 Ishikawa T, Fang L, Rennie EA, Sechet J, Yan J, Jing B, Moore W, Cahoon EB, Scheller HV, Kawai-Yamada M, Mortimer JC.	4. 巻 177
2. 論文標題 GLUCOSAMINE INOSITOLPHOSPHORYLCERAMIDE TRANSFERASE1 (GINT1) Is a GlcNAc-Containing Glycosylinositol Phosphorylceramide Glycosyltransferase.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 938-952
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.00396	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 該当する

1. 著者名 Sechet J, Htwe S, Urbanowicz B, Agyeman A, Feng W, Ishikawa T, Dinneny J, Colomes M, Satish KK, Kawai-Yamada M, O'Neill M, Mortimer J	4. 巻 96
2. 論文標題 Suppressing Arabidopsis GGLT1 affects growth by reducing the L-galactose content and borate cross-linking of rhamnogalacturonan II	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1036-1050.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14088	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 該当する

〔学会発表〕 計29件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 6件)

1. 発表者名 工藤大和、宮城敦子、山口雅利、川合真紀、石川寿樹
2. 発表標題 スフィンゴ脂質糖鎖改変シロイヌナズナの表現型の解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 浦野薫、圓山恭之進、大島良美、坂本真吾、石川寿樹、佐藤繭子、豊岡公德、川合真紀、篠崎和子、篠崎 一雄
2. 発表標題 植物のクチクラ形成を調節する乾燥応答ネットワークの解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Yamato Kudo, Atsuko Miyagi, Masatoshi Yamaguchi, Maki Kawai-Yamada, Toshiki Ishikawa
2. 発表標題 Heterologous complementation analysis reveals a distinct function of two glycosphingolipid subclasses in Arabidopsis
3. 学会等名 第62回植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 浦野薫、圓山恭之進、大島良美、坂本真吾、石川寿樹、川合真紀、佐藤繭子、豊岡公德、篠崎和子、篠崎一雄
2. 発表標題 Analyses of transcriptional regulation of cuticular wax accumulation in response to dehydration
3. 学会等名 第62回植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 小川洋祐、石川寿樹、宮城敦子、山口雅利、川合真紀
2. 発表標題 コケ植物独自のスフィンゴ脂質構造を形成する長鎖塩基 8不飽和化酵素の機能解析
3. 学会等名 第37回日本植物細胞分子生物学会（京都）大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤正弥、石川寿樹、長野稔、山口雅利、川合真紀
2. 発表標題 イネのアルミニウム耐性におけるスフィンゴ脂質cis/trans異性体の機能差異
3. 学会等名 第37回日本植物細胞分子生物学会（京都）大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川寿樹、小野田瑞希、川合真紀
2. 発表標題 シロイヌナズナの種子特異的なスフィンゴ糖脂質は種子サイズの制御に関与する
3. 学会等名 第37回日本植物細胞分子生物学会（京都）大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大島良美、鳴海貴子、金子康子、石川寿樹、川合真紀、高木優、光田展隆
2. 発表標題 クチクラ形成を制御する転写因子による種子保存性の改変
3. 学会等名 第37回日本植物細胞分子生物学会（京都）大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川寿樹、川合真紀
2. 発表標題 植物の環境適応においてスフィンゴ脂質の分子進化が果たした意義
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 長野稔、宇川智水、伴野文彦、石川寿樹、山口雅利、深尾陽一朗、川合真紀
2. 発表標題 細胞膜を介した植物免疫制御機構の解析
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 工藤大和、宮城敦子、山口雅利、川合真紀、石川寿樹
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるスフィンゴ脂質糖鎖異常変異体の表現型解析
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 藤田祐樹、石川寿樹、宮城敦子、山口雅利、川合真紀
2. 発表標題 植物に特徴的な2つのセラミド不飽和結合の機能解析
3. 学会等名 第32回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 工藤大和、宮城敦子、山口雅利、川合真紀、石川寿樹
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるスフィンゴ脂質糖鎖異常変異体の機能解析
3. 学会等名 第32回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤正弥、石川寿樹、長野稔、川合真紀
2. 発表標題 グルコシルセラミドの長鎖塩基 8 cis型不飽和結合はイネのアルミニウム 耐性に寄与する
3. 学会等名 第32回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toshiki Ishikawa, Maki Kawai-Yamada
2. 発表標題 A seed-specific glycosyl head of sphingolipids is associated with regulation of seed size in Arabidopsis
3. 学会等名 8th Asian-Oceanian Symposium on Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Masaya Sato, 1Toshiki Ishikawa, 2Minoru Nagano, Atsuko Miyagi, Yamaguchi Masatoshi, Maki Kawai-Yamada
2. 発表標題 8 cis-unsaturated glucosylceramides contribute to aluminum tolerance in rice
3. 学会等名 8th Asian-Oceanian Symposium on Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Minoru Nagano, Yohann Boutte, Adillah Mamode-Cassim, Maki Kawai-Yamada, sebastien Mongrand
2. 発表標題 The Role of Sphingolipids in the Dynamics of Plasma Membrane in Plants
3. 学会等名 The 23ed International Symposium on Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Masaya Sato, Toshiki Ishikawa, Maki Kawai-Yamada
2. 発表標題 Sphingolipid cis/trans unsaturation increases aluminum tolerance in rice
3. 学会等名 The 23ed International Symposium on Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Toshiki Ishikawa, Maki Kawai-Yamada
2. 発表標題 The Evolutionary Journey of Plant-Unique Long-Chain Base Unsaturation
3. 学会等名 The 23ed International Symposium on Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石川寿樹、川合真紀
2. 発表標題 植物におけるスフィンゴ脂質糖鎖構造の多様性形成機構と生物学的意義
3. 学会等名 第36回日本植物細胞分子生物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤田祐樹、石川寿樹、山口雅利、川合真紀
2. 発表標題 植物に特徴的な2つのセラミド不飽和結合の機能比較
3. 学会等名 第36回日本植物細胞分子生物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小川洋佑、石川寿樹、山口雅利、川合真紀
2. 発表標題 コケ植物におけるスフィンゴ脂質 8不飽和化酵素の同定と機能解析
3. 学会等名 第36回日本植物細胞分子生物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤正弥、石川寿樹、山口雅利、川合真紀
2. 発表標題 スフィンゴ脂質長鎖塩基 8不飽和化改変イネの作出と表現型解析
3. 学会等名 第36回日本植物細胞分子生物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 長野稔、Yohann Boutte、Adiilah Mamode-Cassim、Laetitia Fouillen、川合真紀、Sebastien Mongrand
2. 発表標題 スフィンゴ脂質による植物細胞膜ダイナミクスの制御
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石川寿樹、川合真紀
2. 発表標題 植物固有なスフィンゴ脂質糖鎖を形成する糖転移酵素の同定と機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石川寿樹、川合真紀
2. 発表標題 植物型スフィンゴ脂質糖鎖の構造多様性と機能
3. 学会等名 第31回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Minoru Nagano, Yohann Boutte, Adiliah Mamode-Cassim, Laetitia Fouillen, Maki Kawai-Yamada, Sebastien Mongrand
2. 発表標題 植物の細胞膜動態におけるスフィンゴ脂質の役割
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会 名古屋
4. 発表年 2019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

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