

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 27 日現在

機関番号：24302

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25291065

研究課題名(和文) 色素体 核コミュニケーションを介した植物機能統御の新機構

研究課題名(英文) Novel mechanisms of the cellular integration through plastid-nuclear communications in plant cells

研究代表者

椎名 隆 (Shiina, Takashi)

京都府立大学・生命環境科学研究科(系)・教授

研究者番号：10206039

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)：植物細胞の色素体(葉緑体)と核の間には、双方向性のシグナルネットワークが存在する。この色素体 核コミュニケーションは、色素体分化の制御や、生物学的および非生物学的ストレス応答で重要な役割を果たしていると考えられる。本研究では、その実態解明を目指し、光合成電子伝達活性による植物免疫応答の制御、Ca<sup>2+</sup>結合タンパク質CASによる葉緑体コード遺伝子の発現制御、また色素体Ca<sup>2+</sup>応答の発生機構などの研究を進めた。また、機械刺激による防御遺伝子発現制御や葉緑体およびミトコンドリア小分子量GTPaseの進化、葉緑体のpsbD光応答プロモータの進化に関する研究にも取り組んだ。

研究成果の概要(英文)：Signaling networks coordinate chloroplast and nuclear gene expression in plant cells. The plastid-nuclear communication is very likely to play important roles in not only plastid differentiation, but also biotic and abiotic stress responses. In this study, we aimed to reveal the role of the plastid-nuclear communications in plant immunity and Ca<sup>2+</sup> signaling. We demonstrated that the immune defense response is largely dependent on photosynthetic electron transfer chain activities in plant cells and that chloroplast Ca<sup>2+</sup>-binding protein CAS is involved in the regulation of plastid-encoded gene expression in plant immune responses. We also examined Ca<sup>2+</sup> transients in plastids in response to biotic and abiotic stresses. Furthermore, we studied mechanical stimuli-induced immune defense gene expression, evolution of small GTPases in plastids and mitochondria, and evolution of psbD light-responsive promoter in plastids.

研究分野：植物生理学

キーワード：葉緑体 カルシウム レトログレードシグナル CAS 光合成

### 1. 研究開始当初の背景

植物細胞の色素体(葉緑体)と核の間には、双方向性のシグナルネットワークが存在している。核は順行性シグナル発信し、色素体の転写・翻訳制御因子を介して色素体分化を制御する。逆に色素体は、色素体の遺伝子発現活性や分化ステージを反映した逆行性シグナルを発信し、核コードの色素体遺伝子の発現を制御している。植物細胞は、この「色素体-核コミュニケーション」を介して、色素体分化(色素体遺伝子発現)と核コードの色素体遺伝子発現を同期させている。

一方、研究開始時には、色素体逆行性シグナルに、生物的ストレスおよび非生物的ストレスと関係した多くの潜在的ストレスシグナル経路が含まれていることがわかってきていた。例えば、病原体感染に抵抗する植物免疫において、葉緑体が重要な役割を果たすことなどが示されていた。従って、多彩な代謝反応や光合成を行う葉緑体が、ストレスセンサーとして働き、逆行性ストレスシグナルを介して核の遺伝子応答を制御するとともに、感染シグナルを光等の環境情報と統合し、最適化する機構に参与する可能性が考えられた。一方、逆行性免疫シグナルは、核コードの防御応答遺伝子群を活性化するとともに、順行性の葉緑体分化シグナルを抑制し、遺伝子発現モードを成長から防御へと再プログラムすることから、順行性の色素体分化制御シグナルと逆行性ストレスシグナルが、相補的な相互作用を持つ可能性も示されていた。

しかし、逆行性シグナルの同定、逆行性免疫・ストレスシグナルの発生や受容の詳細な分子機構、順行性シグナルと逆行性シグナルの相互作用など、多くのことが研究開始当初には明らかになっていなかった。

### 2. 研究の目的

色素体-核コミュニケーションは、植物の免疫・ストレスシグナルネットワークにおいて非常に大きな役割を果たしている。本研究では、色素体による感染・ストレスシグナルの感知と統合機構、逆行性免疫シグナルの発生、応答機構、順行性の葉緑体分化シグナルと逆行性免疫・ストレスシグナルの相互作用の研究に取り組み、免疫・ストレス応答における色素体-核コミュニケーションの全体像の理解を目指した(図1)。

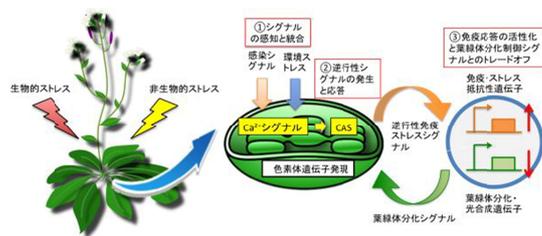


図1 研究の概要

### 3. 研究の方法

材料: 1/2MS 寒天培地、あるいは土上で 2-4 週間育成したシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) を用いた。植物は 16h 明(100  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ) / 8h 暗の長日条件で育成した。また、各種 T-DNA 挿入変異体や過剰発現体を用いた。

RNA 発現解析: 1/2MS 寒天培地で 2 週間育成したシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) から RNA を抽出し、qRT-PCR 法によって遺伝子発現を評価した。

マイクロアレイ解析: Affymetrix のマイクロアレイチップを用いて transcriptome 解析を行った。

RNA-seq 解析: HiSeq2500 により、各サンプル約 2000 万リードの解析を行い、発現プロファイルを解析した。

SA 測定: LC-MS を用いて、サリチル酸含量の測定を行った。

### 4. 研究成果

#### (1) 植物免疫応答の光合成による制御

病原体の感染は、PR1 などの抗菌タンパク質やファイトアレキシンの生成、ROS の発生、サリチル酸の誘導などの防御応答を引き起こす。一方、葉緑体は活性酸素種の主要な発生部位であるとともに、サリチル酸合成にも深く関係している。従って、植物の免疫応答に葉緑体が関係する可能性が考えられるが、これまでの研究では、免疫応答における葉緑体の役割は十分に明らかになっていない。

そこで本研究では、PAMP の一種であるフラジェリンペプチド flg22 が誘導する免疫応答遺伝子の発現誘導に葉緑体が関係している可能性を検証した。その結果、暗所においた植物では、flg22 に対する防御応答が大きく抑制されることがわかった。次に、光依存的な防御応答遺伝子の発現誘導に葉緑体が関係している可能性を、光合成阻害剤存在下での flg22 応答によって検証した。その結果、DCMU や DBMIB 存在下でも、防御遺伝子の発現が抑制されることがわかった(図2)。このことは、防御遺伝子の発現誘導に光合成電子伝達が関係している可能性を示している。一方、防御遺伝子の発現抑制は、DCMU, DBMIB 以

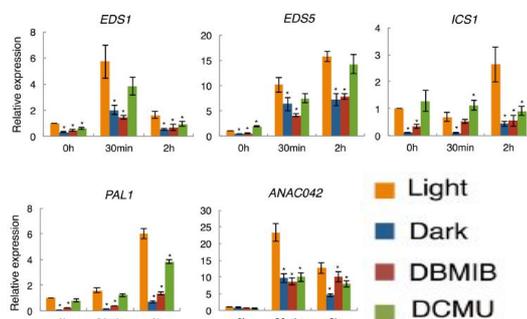


図2 光合成阻害剤による flg22 誘導遺伝子発現の抑制

ずれの処理でも見られたことから、プラストキノンプールのレドックス制御が直接関係している可能性は低いと考えられた。また、防御遺伝子の発現の抑制とともに、サリチル酸合成の抑制も確認され、光合成の電子伝達が植物免疫応答に必要な働きをしていることがわかった。

f1g22 処理は、防御遺伝子発現を誘導するばかりでなく、成長や光合成に関わる遺伝子の発現を特異的に抑制する。本研究では、葉緑体ゲノムがコードする光合成遺伝子の発現も f1g22 によって抑制されることを見いだした。f1g22 は、細胞膜の受容体 (FLS2) によって認識されることから、植物免疫シグナルは葉緑体に伝達され、葉緑体遺伝子の転写活性を制御していることがわかってきた。さらに興味深いことに、f1g22 が誘導する葉緑体コード遺伝子の発現抑制には、葉緑体チラコイド膜の  $Ca^{2+}$  結合タンパク質 CAS が関与することも明らかにした。また、f1g22 は、葉緑体ストロマの  $Ca^{2+}$  濃度の一過的上昇を引き起こすことがわかっている。これらのことは、植物免疫応答において、葉緑体コードの光合成遺伝子の発現制御に葉緑体内の  $Ca^{2+}$  応答が関係することを示唆している。

さらに、光合成電子伝達の阻害が、直接免疫応答遺伝子の発現制御に関わる可能性を検証した。DCMU 処理や DBMIB 処理は、成長や光合成遺伝子の発現を大きく抑制した。これは、f1g22 を処理した時に見られる遺伝子発現応答とよく似ている。また、DBMIB による光合成遺伝子や成長関係遺伝子の発現抑制は、暗所では見られなかった、従って、植物免疫における成長や光合成遺伝子の発現抑制には、光合成電子伝達の制御が関係している可能性がわかった。

一方、f1g22 で誘導される防御遺伝子については、DCMU には応答せず、DBMIB 処理によって特異的に誘導されることを見出した。DBMIB は、葉緑体電子伝達阻害剤であるとともに、ミトコンドリアの複合体 III での電子伝達を阻害することが知られている。そこで、DBMIB による防御遺伝子誘導が葉緑体阻害によるものか、ミトコンドリア阻害によるものかを確認するために、暗所での DBMIB 応答を検証した。その結果、DBMIB による防御遺伝子発現誘導が暗所でも見られることを明らかにした。防御遺伝子の発現は、ミトコンドリアのシアン耐性呼吸阻害剤の SHAM や複合体 III 阻害剤のアンチマイシン A でも誘導された。これらの結果は、ミトコンドリア阻害が防御遺伝子の発現誘導に関わる可能性を示している。DBMIB 誘導遺伝子のプロモータには、 $Ca^{2+}$  応答シス因子である CAM ボックスが多く見られたことから、DBMIB が引き起こす細胞質ゾル  $Ca^{2+}$  応答を検証したところ、DBMIB や SHAM、アンチマイシンによって細胞質ゾルの  $Ca^{2+}$  濃度が一過的に上昇することを

見出した。従って、DBMIB などによるミトコンドリア電子伝達阻害が細胞質ゾルの  $Ca^{2+}$  応答を引き起こし、防御遺伝子の発現を誘導している可能性が示された。

## (2) 細胞質 $Ca^{2+}$ 応答とオルガネラ

葉緑体の発達した葉と、発達していない根を用いて、様々なストレスに対する細胞質ゾルおよび葉緑体ストロマの  $Ca^{2+}$  応答を検証した。その結果、葉の葉緑体では、f1g22 や浸透圧ストレス、サリチル酸などのシグナルに対して、細胞質ゾルで比較的早い  $Ca^{2+}$  応答が見られ、それに引き続きゆっくりした葉緑体ストロマの  $Ca^{2+}$  濃度の情報が見られた。一方、根の色素体では、多くの場合、細胞質ゾルの  $Ca^{2+}$  応答とほぼ同期した色素体ストロマの  $Ca^{2+}$  応答が観察された。興味深いことに、細胞外  $Ca^{2+}$  キレート剤の BAPTA で細胞外からの  $Ca^{2+}$  流入を阻害すると、根の色素体  $Ca^{2+}$  応答は、細胞質ゾルの  $Ca^{2+}$  応答と同様に抑制された。このことは、根の色素体が強い  $Ca^{2+}$  取り込み能を持ち、細胞質ゾルで過剰になった  $Ca^{2+}$  を素早く取り込んでいる可能性を示唆している。

## (3) 機械刺激に対する免疫遺伝子発現応答

植物体に弱い機械刺激を与えることで免疫応答遺伝子の発現が誘導されることを見出した。機械刺激応答遺伝子の RNAseq 解析から、弱い機械刺激に対して 30 分以内に発現誘導をうける遺伝子の 4 割以上が免疫応答遺伝子であることを明らかにした。また、機械刺激によって、細胞質ゾルばかりでなく色素体内でも  $Ca^{2+}$  濃度の一過的上昇が起こることを明らかにした、さらに、機械刺激によってアポプラストと葉緑体で ROS 発生がみられることも見出した。これらの結果から、機械刺激応答に葉緑体が関係する可能性が示唆された。

## (4) オルガネラ GTP タンパク質の研究

細菌細胞は、OBG-HflX-like と TrmE-Era-EngA-YihA-Septin-like 低分子量 GTPase タンパク質を多数コードしている。植物もこれらの低分子量 GTPase ホモログを有しているが、その細胞内局在ははっきりしていなかった。本研究では、シロイヌナズナの低分子量 GTPase ホモログの細胞内局在と、分子系統解析を行い、植物低分子量タンパク質の局在と進化について検証した。その結果、植物の低分子量 GTPase は、葉緑体の祖先細胞のシアノバクテリア、またはミトコンドリアの祖先細胞の  $\alpha$ -プロテオバクテリア、あるいは古細菌を起源としていることを明らかにした。興味深いことに、シロイヌナズナの低分子量 GTPase ホモログの細胞内局在は、必ずしも祖先タンパク質の局在を反映しておらず、シア

ノバクテリア起源の GTPase がミトコンドリアに局在したり、 $\alpha$ -プロテオバクテリア起源のたんぱく質が葉緑体に局在する例が多く見られた。この結果は、オルガネラ局在の GTPase の進化において、共生遺伝子移動 (endosymbiotic gene transfer) が重要な役割を果たしていることを示唆している (図 3)。

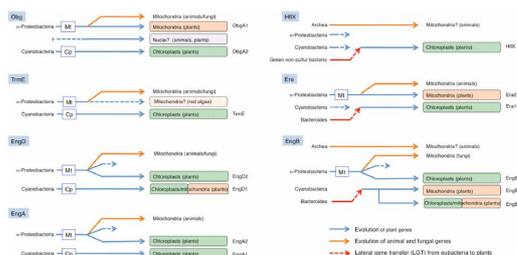


図 3 植物細胞における葉緑体およびミトコンドリア局在小分子量 GTPase の進化

#### (5) 葉緑体 *psbD* プロモーターの進化

*psbD* は、葉緑体ゲノムの遺伝子で、光化学系 II の反応中心 D2 たんぱく質をコードしている。葉緑体にはバクテリア型の RNA ポリメラーゼ PEP と、ファージ型の RNA ポリメラーゼ NEP が存在する。光合成遺伝子は主に PEP によって転写され、多くのプロモーターは、バクテリアのシグマ-70 型のプロモーターを有している。一方、*psbD* プロモーターは特殊な構造を持ち、-35 因子が保存されていない。一方、転写開始点の 40bp 上流に AAG ボックスと呼ばれる特殊なシス配列を持っている。興味深いことに、シロイヌナズナやイネ科植物の *psbD* 遺伝子の発現は、浸透圧などのストレスや青色光で選択的に活性化されることが知られている。一方、緑藻の葉緑体はこの特異なプロモーター (*psbD* LRP) を持たない。そこで、本研究では、コケから維管束植物までの多様な陸上植物について、*psbD* 遺伝子の転写開始点を解析し、*psbD* プロモーターの構造変化を調べた。その結果、裸子植物と被子植物は非常によく保存された AAG ボックスを有する一方、シダ植物の *psbD* プロモーターは、独自の構造を持つことがわかった。一方、ゼニゴケを除くコケや小葉類のシダ植物は、AAGbox に部分的に似た配列を持つことがわかった。

ところが、様々な進化段階の植物を用いて、*psbD* 遺伝子の光応答発現やストレス応答発現を調べた結果、*psbD* LRP の特殊な構造は、必ずしも *psbD* 遺伝子の光応答発現やストレス応答発現に直接は関係していないことが示唆された。

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 11 件)

- 1) Shimmura S., Nozoe, M., Kitora, S., Kin S., Matsutani, S., Ishizaki, Y.,

- Nakahira, Y. and Shiina, T. (2017) Comparative analysis of chloroplast *psbD* promoters in terrestrial plants, *Front. in Plant Sci.* (in press)(査読あり)
- 2) Kitajima, S., Imamura, T., Iibushi, J., Ikenaga, M., Tachibana, Y., Andoh, N., Oyabu, H., Hirooka, K., Shiina, T., Ishizaki, Y. (2017) Ferritin 2 domain-containing protein found in lacquer tree (*Toxicodendron vernicifluum*) sap has negative effects on laccase and peroxidase reactions. *BBB* 81, 1165-1175(査読あり)
- 3) Nomura H., Shiina, T. (2016) Plant endosymbiotic organeller calcium signaling under biotic and abiotic stresses. *J. Plant Physiol.Pathol.* 4, 1-5(査読あり)
- 4) Nozue S, Mukuno A, Tsuda Y, Shiina T, Terazima M, Kumazaki S. (2016) Characterization of thylakoid membrane in a heterocystous cyanobacterium and green alga with dual-detector fluorescence lifetime imaging microscopy with a systematic change of incident laser power. *Biochim Biophys Acta.* 1857, 46-59(査読あり)
- 5) Suwastika IN, Muslimin, Rifka, Aisyah N, Rahmansyah, Mutmainah, Ishizaki Y, Basri Z, Shiina T. (2015) Genotyping Based on SSR Marker on Local Cacao (*Theobroma Cacao L.*) from Central Sulawesi. *Procedia Environmental Sciences* 28:88-91(査読なし)
- 6) Suwastika IN, Ohniwa RL, Takeyasu, K, Shiina T. (2014) Plant DrgProteins are Cytoplasmic Small GTPase –Obg Homologue. *Procedia Environmental Sciences* 20:357–364(査読なし)
- 7) Suwastika IN, Denawa M, Yomogihara S, Im CH, Bang WY, Ohniwa RL, Bahk JD, Takeyasu K, Shiina T. (2014) Evidence for lateral gene transfer (LGT) in the evolution of eubacteria-derived small GTPases in plant organelles. *Front Plant Sci.* 5, 678 (査読あり)
- 8) Sano S., Aoyama M, Nakai K, Shimotani K, Yamasaki K, Sato MH, Tojo D, Suwastika IN, Nomura H, Shiina T. (2014) Light-dependent expression of flg22-induced defense genes in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci.* 5, 531 (査読あり)
- 9) Slovak, R., Göschl, C., Su, X., Shimotani, K., Shiina T. and Busch W. (2014) A scalable open-source pipeline for large-scale root phenotyping. *Plant Cell* 26, 2390-2403 (査読あり)

- 10) Nomura, H. and Shiina, T. (2014) Calcium signaling in plant endosymbiotic organelles: mechanism and role in physiology. *Mol. Plant* 7, 1094-1104 (査読あり)
- 11) Yagi, Y and Shiina, T. (2014) Recent advances in the study of chloroplast gene expression and its evolution. *Front. in Plant Sci.* 5, 61 (査読あり)

〔学会発表〕(計 30 件)

- 1) 小谷美穂、渡辺拓也、山岡征矢、下谷紘司、山崎加奈子、佐野智、椎名隆 フラジェリンペプチドが誘導する細胞質ゾル Ca<sup>2+</sup> シグナル制御における葉緑体 Ca<sup>2+</sup> 結合タンパク質 CAS の役割 第 58 回日本植物生理学会 2017 年 3 月 16 日-18 日 鹿児島
- 2) 上村優奈、下谷紘司、山崎加奈子、椎名隆 葉緑体カルシウム結合タンパク質 CAS のリン酸化修飾の解析 第 58 回日本植物生理学会 2017 年 3 月 16 日-18 日 鹿児島
- 3) 高尾実波、石崎陽子、北島佐紀人、椎名隆 マイハギ小葉の自発的旋回運動とトランスクリプトーム解析 第 58 回日本植物生理学会 2017 年 3 月 16 日-18 日 鹿児島
- 4) 村田鷹規、岩城宇律、下谷紘司、小谷美穂、山崎加奈子、石崎陽子、佐野智、椎名隆 葉緑体とミトコンドリアによる成長と防御遺伝子発現のトレードオフ制御 第 58 回日本植物生理学会 2017 年 3 月 16 日-18 日 鹿児島
- 5) 渡辺拓也、山岡征矢、小谷美穂、石崎陽子、椎名隆 シロイヌナズナの機械刺激応答におけるカルシウムシグナルの解析 日本植物学会第 80 回大会 2016 年 9 月 16 日-19 日 宜野湾
- 6) 山岡征矢、岩城宇律、村田鷹規、小谷美穂、渡辺拓也、山崎加奈子、田中志整、下谷紘司、石崎陽子、椎名隆 シロイヌナズナにおける接触刺激応答とオルガネラレトログレードシグナル 日本植物学会第 80 回大会 2016 年 9 月 16 日-19 日 宜野湾
- 7) 小谷美穂、岩城宇律、村田鷹規、渡辺拓也、山崎加奈子、椎名隆 細胞内カルシウムシグナリングにおけるオルガネラの役割 日本植物学会第 80 回大会 2016 年 9 月 16 日-19 日 宜野湾
- 8) 中平洋一、小川敦司、戸澤謙、椎名隆 テオフィリン依存型人工リボスイッチを用いた葉緑体遺伝子発現誘導系の開発 第 57 回日本植物生理学会 2016 年 3 月 18 日-20 日 盛岡
- 9) 泉田颯太、艾原佐紀、濱谷昭寿、山本洋子、椎名隆 シロイヌナズナにおけるミトコンドリア Ca<sup>2+</sup>制御因子の解析 第 57 回日本植物生理学会 2016 年 3 月 18

- 日-20 日 盛岡
- 10) 小谷美穂、岩城宇律、椎名隆 葉の葉緑体と根の白色体におけるストレス誘導 Ca<sup>2+</sup>シグナル 第 57 回日本植物生理学会 2016 年 3 月 18 日-20 日 盛岡
- 11) 山岡征矢、石崎陽子、下谷紘司、田中志整、椎名隆 シロイヌナズナにおける機械刺激と防御応答遺伝子発現の関係 第 57 回日本植物生理学会 2016 年 3 月 18 日-20 日 盛岡
- 12) 田中志整、下谷紘司、山岡征矢、石崎陽子、椎名隆 シロイヌナズナにおける防御遺伝子発現応答の循環的電子伝達の関与の可能性 第 57 回日本植物生理学会 2016 年 3 月 18 日-20 日 盛岡
- 13) 岩城宇律、山崎加奈子、石崎陽子、下谷紘司、椎名隆 光合成阻害剤 DBMIB の遺伝子発現パターンへの影響 第 57 回日本植物生理学会 2016 年 3 月 18 日-20 日 盛岡
- 14) 福田真士、安原咲希、伊福健太郎、椎名隆、山崎加奈子、寺嶋正秀、佐藤文彦、熊崎茂一 蛍光寿命画像化顕微鏡を用いた系統的な励起光強度依存性の測定による植物種間葉緑体機能差の解析 第 57 回日本植物生理学会 2016 年 3 月 18 日-20 日 盛岡
- 15) 小谷美穂、椎名隆 ストレスに対する色素体及び細胞質 Ca<sup>2+</sup> 応答 日本分子生物学会第 38 回大会 2015 年 12 月 1 日-4 日 神戸
- 16) Shiina, T., Shimotani, K., Kotani, M., Yamaoka, S., Yomogihara, S., Yamasaki, K. and Ishizaki, Y. 2ns FEBS workshop on Plant Organellar Signaling 2015 年 9 月 16-20 日 プリモス クロアチア
- 17) 山岡征矢、田中志整、下谷紘司、石崎陽子、椎名隆 シロイヌナズナにおける機械刺激に応答した遺伝子発現応答の解析 日本植物学会第 79 回大会 2015 年 9 月 6 日-8 日 新潟
- 18) Koji Shimotani, Tsuyoshi Endo, Toshiharu Shikanai, Satoshi Sano, Takashi Shiina Crosstalk between photosynthesis and plant immunity is mediated by CAS. 第 56 回日本植物生理学会 2015 年 3 月 16 日-18 日 東京
- 19) Akihisa Hamatani, Chihiro Asakura, Yosuke Mizukami, Saki Yomogihara, Takashi Shiina, Yoko Yamamoto Identification of mitochondrial calcium transporter MCU and its regulator MICU1 in Arabidopsis thaliana. 第 56 回日本植物生理学会 2015 年 3 月 16 日-18 日 東京
- 20) Shinji Fukuda, Takashi Shiina, Kanako Yamasaki, Masahide Terazima, Shigeichi Kumazaki Revealing Different Properties Of Chloroplasts In Different Tissues By 3-D

- Fluorescence Lifetime Imaging Microscopy 第 56 回日本植物生理学会 2015 年 3 月 16 日-18 日 東京
- 21) Shiina, T. Chloroplasts and mitochondria-mediated Ca<sup>2+</sup> signaling in plants 第 56 回日本植物生理学会 2015 年 3 月 16 日-18 日 東京
- 22) 艾原佐紀, 原田尚実, 市川美恵, 山本洋子, 椎名隆 ミトコンドリア機械受容チャネル MSL1 の機能解析 第 56 回日本植物生理学会 2015 年 3 月 16 日-18 日 東京
- 23) 小谷美穂, 椎名隆 根の色素体で見られるストレス誘導 Ca<sup>2+</sup>シグナル 第 56 回日本植物生理学会 2015 年 3 月 16 日-18 日 東京
- 24) 野末秀穂, 椋野翠, 津田裕美, 椎名隆, 寺嶋正秀, 熊崎茂一 蛍光寿命顕微鏡による糸状シアノバクテリアと緑藻のチラコイド膜の評価 第 56 回日本植物生理学会 2015 年 3 月 16 日-18 日 東京
- 25) 山岡征矢, 下谷紘司, 田中志整, 椎名隆 植物の PAMP 誘導免疫反応における細胞質 Ca<sup>2+</sup>濃度上昇と防御応答遺伝子発現の関係 第 56 回日本植物生理学会 2015 年 3 月 16 日-18 日 東京
- 26) Shiina, T. "Role of chloroplasts in plant defense responses" International Closing Meeting of the Research Unit 804, 'Retrograde Signaling in Plants' 2014 年 10 月 13-16 日 ミュンヘン ドイツ
- 27) Shiina, T. "A role for chloroplast Ca<sup>2+</sup> sensor protein CAS in regulation of intracellular Ca<sup>2+</sup> signaling and plant defense responses" Indo-Japan Joint Workshop on "Signal sensing and transduction in photosynthetic organisms-from cyanobacteria to land plants" 2014 年 12 月 16-18 日 ハイデラバード インド
- 28) 佐野智, 青山真夕, 下谷紘司, 中井香奈, 山崎加奈子, 佐藤雅彦, 椎名隆 葉緑体の光合成電子伝達による防御遺伝子発現の光依存的活性化 日本植物学会第 78 回大会 2014 年 9 月 12 日-14 日 川崎
- 29) 艾原佐紀, 浅倉千洋, 水上陽介, 市川恵美, 椎名隆 シロイヌナズナにおけるミトコンドリア Ca<sup>2+</sup>輸送に関わる因子の探索 日本植物学会第 78 回大会 2014 年 9 月 12 日-14 日 川崎
- 30) Yomogihara, S., Asakura, C., Mizukami, Y., Ichikawa, M., Shiina, T. (2014) Identification and Characterization of Arabidopsis MSL1 and MICU1 as Putative Calcium Regulators in Mitochondria 第 25 回国際シロイヌナズナ研究会議 バンクーバー カナダ 2014 年 7 月 28 日-8 月 1 日

〔図書〕(計 3 件)

- 1) Yagi, Y and Shiina, T. (2016) "Chloroplast gene expression system: Genome, transcriptome, and proteome analysis of chloroplasts." In Applied Molecular Biotechnology: The Next Generation of Genetic Engineering Ed. by Khan, M.S., Khan A. and Barh, D. CRC Press 91-125 (2016.3)
- 2) 椎名隆, 石崎陽子 " 遺伝子組換え農業の可能性と課題 " 農業は、面白い! 栗田治編 第 5 巻 pp1-114 (2015.4) ミネルバ書房
- 3) 椎名隆, 八木祐介 光合成遺伝子の光応答制御メカニズム 「光合成研究と産業応用最前線」NTS (2014.12) 13 ページ

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

アウトリーチ活動

本研究のアウトリーチ活動の一つとして、ひらめき ときめきサイエンスによる中学高校生を対象とする実験教室を開催した(平成 28 年 9 月 24 日-25 日、京都府立大学)。また、植物の遺伝子組み換え技術の一般向け啓蒙書を出版した(" 遺伝子組換え農業の可能性と課題 " 農業は、面白い! )

6. 研究組織

(1) 研究代表者

椎名隆 (SHIINA, Takashi)

京都府立大学・大学院生命環境科学研究科・教授

研究者番号: 10206039

(2) 研究分担者

古市卓也 (FURUICHI, Takuya)

名古屋経済大学・人間生活科学部・教授

研究者番号: 80436998

中平洋一 (NAKAHIRA, Yoichi)

茨城大学・農学部・准教授

研究者番号: 40423868

(3) 連携研究者

佐野智 (SANO, Satoshi)

京都府立大学・大学院生命環境科学研究科・講師

研究者番号: 10311911