

令和 4 年 6 月 21 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K05557

研究課題名(和文) アブシジン酸誘導気孔閉口に関わる新奇カルシウムイオンチャネルの活性制御機構の解明

研究課題名(英文) Elucidation of regulatory mechanisms of calcium ion channels involved in abscisic acid-induced stomatal closure

研究代表者

宗正 晋太郎 (Munemasa, Shintaro)

岡山大学・環境生命科学学域・准教授

研究者番号：20641442

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：乾燥ストレスにตอบสนองして生合成される植物ホルモンであるアブシジン酸は、気孔の閉口を誘導する。アブシジン酸が孔辺細胞内で誘導する気孔閉口シグナル伝達では、細胞質カルシウムイオンがセカンドメッセンジャーとして機能することが古くから知られているが、その分子機構の詳細は不明である。本研究では申請者が同定したアブシジン酸誘導気孔閉口にかかわる2種の新規カルシウムイオン輸送体候補因子の機能解析を行った。これらカルシウムイオン輸送体が、孔辺細胞細胞質のカルシウムイオン濃度上昇の調節と気孔開度の制御にかかわる機構の一部を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義  
カルシウムイオンによる気孔開閉運動の調節機構の一端を明らかにした。また新しい植物イオンチャネル活性評価系を構築した。本研究で確立した実験系は、気孔の生理学のみならず、イオンチャネルがかかわる植物の様々な生理応答の研究分野の進展に貢献できる。

研究成果の概要(英文)：Abscisic acid, a plant hormone biosynthesized in response to drought stress, induces stomatal closure. It has long been known that cytosolic calcium ion functions as a second messenger in abscisic acid signaling in guard cells, but the details of the molecular mechanism are not clear. In this study, we analyzed the functions of two novel candidate calcium ion transporters involved in guard cell abscisic acid signaling that we identified. We revealed some of the mechanisms of how these calcium ion transporter candidates regulate the increase in cytosolic calcium ion concentration in guard cells and stomatal movement.

研究分野：農芸化学

キーワード：気孔 孔辺細胞 カルシウム イオンチャネル アブシジン酸 環境ストレス応答

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

植物の葉の表皮に存在する気孔は、一对の孔辺細胞から成る通気口であり、光合成に必要な二酸化炭素の取り込みや蒸散による水分放出を調節する重要な場所である。また開いた気孔は、一部の植物病原菌にとって葉内への重要な侵入経路になる。そのため植物は、周囲の環境変化に適応して生存するために、様々な非生物学的・生物学的環境刺激に応答して気孔の開度を厳密に調節している。

乾燥ストレスに応答して生合成される植物ホルモンであるアブシジン酸は、気孔の閉口を誘導して過度の蒸散を抑制する働きを持つ。アブシジン酸が孔辺細胞内で誘導する気孔閉口シグナル伝達において、カルシウムイオンがセカンドメッセンジャーとして機能することが古くから知られている。アブシジン酸は、孔辺細胞原形質膜に存在するカルシウムイオン輸送体である過分極活性化カルシウムイオンチャネルを活性化し、孔辺細胞内の細胞質遊離カルシウムイオン濃度 ( $[Ca^{2+}]_{cyt}$ ) の上昇を誘導することが過去の電気生理学実験やカルシウムイメージング実験により明らかとなっている。しかし孔辺細胞においてカルシウムイオン動員を制御する輸送体タンパク質や、 $[Ca^{2+}]_{cyt}$  上昇の感知にかかわる  $[Ca^{2+}]_{cyt}$  センサーの実体は、完全に明らかにはなっていない。

### 2. 研究の目的

代表者は、モデル植物であるシロイヌナズナを用いたこれまでの研究により、アブシジン酸誘導気孔閉口にかかわるカルシウムイオン輸送体候補因子をいくつか単離している。そのうちの2つが、環状ヌクレオチド作動性イオンチャネルのホモログである *gcCNGC* と機能未知の膜タンパク質である *GCM* である。本研究では、*gcCNGC* と *GCM* の機能解析を行うことで、気孔開閉運動の制御を担う孔辺細胞  $[Ca^{2+}]_{cyt}$  依存性シグナル伝達の分子機構を解明することを目的とした。

### 3. 研究の方法

#### (1) シロイヌナズナ変異体の気孔表現型解析

*gcCNGC* や *GCM* の遺伝子を破壊したシロイヌナズナ T-DNA 挿入変異体を単離した。顕微鏡による気孔開度測定と、赤外線サーモグラフィを用いた葉面温度測定により、単離した変異体の気孔応答の評価を行った。

#### (2) 孔辺細胞原形質膜イオンチャネル活性評価

孔辺細胞原形質膜イオンチャネルの活性評価は、電気生理学的手法であるホールセルパッチクランプ法によって行った。セルラーゼ等の酵素により単離した孔辺細胞プロトプラストを実験材料として用いた。

#### (3) 孔辺細胞カルシウムイメージング

孔辺細胞  $[Ca^{2+}]_{cyt}$  変化の観察は、 $Ca^{2+}$  指示蛍光タンパク質である yellow cameleon 3.6 (YC3.6) に、核外輸送シグナル配列 (NES) を付加した NES-YC3.6 を用いたカルシウムイメージング実験により行った。

#### (4) $Ca^{2+}$ 輸送体候補因子の $Ca^{2+}$ 輸送活性評価

ベンサムアナタバコを用いた Bimolecular Fluorescence Complementation (BiFC) 法による解析により、*gcCNGC* や *GCM* と相互作用するタンパク質を探索した。相互作用タンパク質は、孔辺細胞アブシジン酸シグナル伝達や二酸化炭素シグナル伝達にかかわるコア因子群 (PYR, PP2C, OST1, CPK6, HT1 など) の中から探索した。

相互作用が観察された因子について、アフリカツメガエル卵母細胞を異種発現系として用いたシグナル伝達再構成を行い、二電極膜電位固定法によりイオン輸送活性を評価した。アフリカツメガエル卵母細胞に加えて、ヒト培養細胞 HEK293T を用いたイオンチャネル評価系の構築も行った。

### 4. 研究成果

#### (1) シロイヌナズナ変異体の気孔表現型解析

気孔開度の評価実験の結果、*gcCNGC* 遺伝子破壊変異体では、アブシジン酸だけでなく、光などその他の環境刺激に対する応答も変化していることが明らかとなった。また *GCM* 遺伝子破壊変異体についても同様の結果が得られた。そのため、これらカルシウムイオン輸送体候補因子は、孔辺細胞の環境情報の統合変換に寄与していることが示唆された。

また *gcCNGC* と *GCM* について、それぞれ機能重複が疑われる遺伝子群を破壊したシロイヌナズナ多重遺伝子破壊変異体を作成し、その表現型を解析した。その結果、*GCM* については機能重複が疑われる遺伝子をいくつか同定できた。

## (2) 孔辺細胞原形質膜イオンチャネル活性評価

孔辺細胞原形質膜に存在する slow-type (S 型) アニオンチャネルは、孔辺細胞原形質膜の脱分極を制御するイオンチャネルであり、気孔閉口応答に重要な働きを持つ (引用文献 )。アブシジン酸高感受性を示すタンパク質フォスファターゼ 2C 型 (PP2C) の四重遺伝子破壊変異体では、 $[Ca^{2+}]_{cyt}$  による S 型アニオンチャネルの活性化が増強していることを代表者は過去に明らかにしている (引用文献 )。しかし、*gcCNGC* 遺伝子破壊変異体は PP2C 四重遺伝子破壊変異体と同様の気孔表現型を示すにもかかわらず、 $[Ca^{2+}]_{cyt}$  による S 型アニオンチャネルの活性化にかんして野生株と差は見られなかった。以上の結果から *gcCNGC* は、PP2C とは全く異なる機構で気孔閉口シグナル伝達の  $[Ca^{2+}]_{cyt}$  感受性を制御していることが示唆された。

孔辺細胞原形質膜の外向き整流性カリウムイオンチャネル ( $K^{+}_{out}$  チャネル) も、気孔閉口応答の調節にかかわる重要なイオンチャネルである (引用文献 )。しかし、これまで広く用いられてきた手法ではその活性を再現よく測定することはできなかった。そのためホールセルパッチクランプ法による解析実験の条件検討を行い、 $K^{+}_{out}$  チャネル活性を再現よく評価できる実験系を立ち上げた。得られた成果の一部を論文として発表した。これにより今後の研究がさらに加速することが期待される。

## (3) 孔辺細胞カルシウムイメージング

NES-YC3.6 を発現するシロイヌナズナを用いたカルシウムイメージング実験の結果、*gcCNGC* 遺伝子破壊変異体では人為的な過分極誘導に応答した孔辺細胞  $[Ca^{2+}]_{cyt}$  上昇に異常が見られた。このことから *gcCNGC* は、原形質膜の過分極により活性化するカルシウムイオンチャネル本体 (またはその調節因子) であることが示唆された。*GCM* 遺伝子破壊変異体についても同様の実験を行っているが今のところ顕著な表現型は観察できていない。現在、様々な実験条件を検討している段階である。

SLAC1 は孔辺細胞 S 型アニオンチャネルの一つである。S 型アニオンチャネルに加えて、rapid-type (R 型) アニオンチャネルである ALMT12 も孔辺細胞原形質膜の脱分極誘導に貢献していることが過去に報告されている (引用文献 )。NES-YC3.6 を用いたカルシウムイメージング実験の結果、孔辺細胞原形質膜の脱分極を制御するこれら S 型・R 型アニオンチャネルが、孔辺細胞  $[Ca^{2+}]_{cyt}$  の変化パターン調節に関与することが明らかとなった。

## (4) $Ca^{2+}$ 輸送体候補因子の $Ca^{2+}$ 輸送活性評価

BiFC 法によるタンパク質相互作用解析により、*gcCNGC* や *GCM* と相互作用する因子をいくつか同定することができた。同定した因子について *gcCNGC* や *GCM* とアフリカツメガエル卵母細胞で共発現させ、二電極膜電位固定法によるカルシウムイオン輸送活性の評価を行ったが、顕著なイオンチャネル電流を測定することはできなかった。そのため実験条件の検討と、新たな相互作用因子の探索を現在進めている。

アフリカツメガエル卵母細胞を用いた二電極膜電位固定法実験の実験条件検討の過程で、細胞外側の溶液 (バス溶液) にリンゴ酸を添加すると、SLAC1 の活性が上昇することを発見した。過去の研究で、リンゴ酸は気孔閉口を誘導するシグナル分子として働くことが示唆されており (引用文献 )、本実験結果はその分子機構の解明につながる可能性がある。

別の発現系としてヒト培養細胞 HEK293T を用いた実験系の構築も進め、GFP タグタンパク質の安定発現とギガオームシール形成を達成できるトランスフェクションの条件を決定できた。また、ポジティブコントロールとして使用したシロイヌナズナ内向き整流性カリウムイオンチャネル KAT1 を発現した細胞、そして SLAC1 と CPK6 を共発現した細胞において、イオンチャネル電流をパッチクランプ法により再現よく測定できた。現在この実験系を用いて *gcCNGC* と *GCM* の活性評価を進めている。

### < 引用文献 >

Negi J, et al. CO<sub>2</sub> regulator SLAC1 and its homologues are essential for anion homeostasis in plant cells. *Nature* (2008) **452**: 483–486.

Vahisalu T, et al. SLAC1 is required for plant guard cell S-type anion channel function in stomatal signalling. *Nature* (2008) **452**: 487–491.

Brandt B, et al. Calcium specificity signaling mechanisms in abscisic acid signal transduction in Arabidopsis guard cells. *eLife* (2015) **4**: e0359.

Hosy E, et al. The Arabidopsis outward K<sup>+</sup> channel GORK is involved in regulation of stomatal movements and plant transpiration. *Proc Natl Acad Sci USA* (2003) **100**: 5549–5554.

Sasaki T, et al. Closing plant stomata requires a homolog of an aluminum-activated malate transporter. *Plant Cell Physiol* (2010) **51**: 354–365.

Meyer S, et al. AtALMT12 represents an R-type anion channel required for stomatal movement in *Arabidopsis* guard cells. *Plant J* (2010) **63**: 1054–1062.

Hedrich R, et al. Malate-sensitive anion channels enable guard cells to sense changes in the ambient CO<sub>2</sub> concentration. *Plant J* (1994) **6**: 741–748.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 17件 / うち国際共著 14件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Sakouhi Lamia, Kharbech Oussama, Massoud Marouane Ben, Munemasa Shintaro, Murata Yoshiyuki, Chaoui Abdelilah	4. 巻 41
2. 論文標題 Oxalic Acid Mitigates Cadmium Toxicity in Cicer arietinum L. Germinating Seeds by Maintaining the Cellular Redox Homeostasis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Plant Growth Regulation	6. 最初と最後の頁 697 ~ 709
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00344-021-10334-1	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 Tahjib-UI-Arif Md, Munemasa Shintaro, Nakamura Toshiyuki, Nakamura Yoshimasa, Murata Yoshiyuki	4. 巻 85
2. 論文標題 Modulation of frequency and height of cytosolic calcium spikes by plasma membrane anion channels in guard cells	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 2003 ~ 2010
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/bbb/zbab118	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 Sakouhi Lamia, Kharbech Oussama, Massoud Marouane Ben, Gharsallah Charfeddine, Hassine Sihem Ben, Munemasa Shintaro, Murata Yoshiyuki, Chaoui Abdelilah	4. 巻 258
2. 論文標題 Calcium and ethylene glycol tetraacetic acid mitigate toxicity and alteration of gene expression associated with cadmium stress in chickpea (Cicer arietinum L.) shoots	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Protoplasma	6. 最初と最後の頁 849 ~ 861
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00709-020-01605-x	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 Rainer Waadt, Charles A. Seller, Po-Kai Hsu, Yohei Takahashi, Shintaro Munemasa, Julian I. Schroeder	4. 巻 -
2. 論文標題 Plant hormone regulation of abiotic stress responses	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nature Reviews Molecular Cell Biology	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) 10.1038/s41580-022-00479-6	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 Schulze Sebastian, Dubeaux Guillaume, Ceciliato Paulo H. O., Munemasa Shintaro, Nuhkat Maris, Yarmolinsky Dmitry, Aguilar Jaimee, Diaz Renee, Azoulay Shemer Tamar, Steinhorst Leonie, Offenborn Jan Niklas, Kudla Jorg, Kollist Hannes, Schroeder Julian I.	4. 巻 229
2. 論文標題 A role for calcium dependent protein kinases in differential CO <sub>2</sub> and ABA controlled stomatal closing and low CO <sub>2</sub> induced stomatal opening in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 2765 ~ 2779
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.17079	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 Jannat Rayhanur, Senba Takanori, Muroyama Daichi, Uraji Misugi, Hossain Mohammad Anowar, Islam Mohammad Muzahidul, Nakamura Yoshimasa, Munemasa Shintaro, Mori Izumi C, Murata Yoshiyuki	4. 巻 84
2. 論文標題 Interaction of intracellular hydrogen peroxide accumulation with nitric oxide production in abscisic acid signaling in guard cells	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 1418 ~ 1426
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2020.1743168	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 Rhaman Mohammad Saidur, Nakamura Toshiyuki, Nakamura Yoshimasa, Munemasa Shintaro, Murata Yoshiyuki	4. 巻 61
2. 論文標題 The Myrosinases TGG1 and TGG2 Function Redundantly in Reactive Carbonyl Species Signaling in Arabidopsis Guard Cells	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 967 ~ 977
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa024	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 Ye Wenxiu, Munemasa Shintaro, Shinya Tomonori, Wu Wei, Ma Tao, Lu Jiang, Kinoshita Toshinori, Kaku Hanae, Shibuya Naoto, Murata Yoshiyuki	4. 巻 117
2. 論文標題 Stomatal immunity against fungal invasion comprises not only chitin-induced stomatal closure but also chitosan-induced guard cell death	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 20932 ~ 20942
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1922319117	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 Afrin Sonya, Okuma Eiji, Tahjib-UI-Arif Md, Jahan Md Sarwar, Nakamura Toshiyuki, Nakamura Yoshimasa, Munemasa Shintaro, Murata Yoshiyuki	4. 巻 71
2. 論文標題 Stomatal response to isothiocyanates in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 6921 ~ 6931
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/eraa420	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 Takahashi Yohei, Zhang Jingbo, Hsu Po-Kai, Ceciliato Paulo H. O., Zhang Li, Dubeaux Guillaume, Munemasa Shintaro, Ge Chennan, Zhao Yunde, Hauser Felix, Schroeder Julian I.	4. 巻 11
2. 論文標題 MAP3Kinase-dependent SnRK2-kinase activation is required for abscisic acid signal transduction and rapid osmotic stress response	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-019-13875-y	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 Munemasa Shintaro, Hirao Yukari, Tanami Kasumi, Mimata Yoshiharu, Nakamura Yoshimasa, Murata Yoshiyuki	4. 巻 60
2. 論文標題 Ethylene Inhibits Methyl Jasmonate-Induced Stomatal Closure by Modulating Guard Cell Slow-Type Anion Channel Activity via the OPEN STOMATA 1/SnRK2.6 Kinase-Independent Pathway in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 2263 ~ 2271
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz121	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 Islam Md. Moshui, Ye Wenxiu, Matsushima Daiki, Rhaman Mohammad Saidur, Munemasa Shintaro, Okuma Eiji, Nakamura Yoshimasa, Biswas Md. Sanaulah, Mano Jun'ichi, Murata Yoshiyuki	4. 巻 60
2. 論文標題 Reactive Carbonyl Species Function as Signal Mediators Downstream of H2O2 Production and Regulate [Ca2+]cyt Elevation in ABA Signal Pathway in Arabidopsis Guard Cells	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1146 ~ 1159
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz031	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 Negi Juntaro, Munemasa Shintaro, Song Boseok, Tadakuma Ryosuke, Fujita Mayumi, Azoulay-Shemer Tamar, Engineer Cawas B., Kusumi Kensuke, Nishida Ikuo, Schroeder Julian I., Iba Koh	4. 巻 115
2. 論文標題 Eukaryotic lipid metabolic pathway is essential for functional chloroplasts and CO <sub>2</sub> and light responses in Arabidopsis guard cells	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 9038 ~ 9043
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1810458115	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 Hsu Po-Kai, Takahashi Yohei, Munemasa Shintaro, Merilo Ebe, Laanemets Kristiina, Waadt Rainer, Pater Dianne, Kollist Hannes, Schroeder Julian I.	4. 巻 115
2. 論文標題 Abscisic acid-independent stomatal CO <sub>2</sub> signal transduction pathway and convergence of CO <sub>2</sub> and ABA signaling downstream of OST1 kinase	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 E9971 ~ E9980
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1809204115	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 Oikawa Takaya, Ishimaru Yasuhiro, Munemasa Shintaro, Takeuchi Yusuke, Washiyama Kento, Hamamoto Shin, Yoshikawa Nobuyuki, Mutara Yoshiyuki, Uozumi Nobuyuki, Ueda Minoru	4. 巻 28
2. 論文標題 Ion Channels Regulate Nyctinastic Leaf Opening in Samanea saman	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 2230 ~ 2238.e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2018.05.042	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 Ooi Lia, Matsuura Takakazu, Munemasa Shintaro, Murata Yoshiyuki, Katsuhara Maki, Hirayama Takashi, Mori Izumi C.	4. 巻 42
2. 論文標題 The mechanism of SO <sub>2</sub> -induced stomatal closure differs from O <sub>3</sub> and CO <sub>2</sub> responses and is mediated by nonapoptotic cell death in guard cells	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant, Cell & Environment	6. 最初と最後の頁 437 ~ 447
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pce.13406	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 Prodhan Md. Yeasin, Munemasa Shintaro, Nahar Mst. Nur-E-Nazmun, Nakamura Yoshimasa, Murata Yoshiyuki	4. 巻 178
2. 論文標題 Guard Cell Salicylic Acid Signaling Is Integrated into Abscisic Acid Signaling via the Ca <sup>2+</sup> /CPK-Dependent Pathway	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 441 ~ 450
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.00321	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7件(うち招待講演 0件/うち国際学会 2件)

1. 発表者名 三俣好令, 宗正晋太郎, 中村俊之, 中村宜督, 村田芳行
2. 発表標題 リンゴ酸誘導気孔閉口のシグナル伝達機構の解明
3. 学会等名 第62回日本生化学会中国・四国支部例会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三俣好令, 宗正晋太郎, 中村俊之, 中村宜督, 村田芳行
2. 発表標題 リンゴ酸が誘導する気孔閉口のシグナル伝達機構の解明
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度西日本・中四国・関西支部合同大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三俣好令, 宗正晋太郎, 中村俊之, 中村宜督, 村田芳行
2. 発表標題 一次代謝物リンゴ酸による気孔開閉制御の分子機構の解析
3. 学会等名 植物化学調節学会第 56 回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三俣好令, 宗正晋太郎, 中村俊之, 中村宜督, 村田芳行
2. 発表標題 一次代謝物リンゴ酸が誘導する気孔閉口の分子機構の解析
3. 学会等名 日本植物生理学会第63回年会 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 宗正晋太郎, 中村宜督, 村田芳行
2. 発表標題 気孔開度の調節にかかわる孔辺細胞カルシウムイオンチャネルの機能解析
3. 学会等名 日本農芸化学会中四国支部第54回講演会 (例会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Munemasa Shintaro, Nakamura Yoshimasa, Murata Yoshiyuki
2. 発表標題 Patch clamp study of photo-activated ion currents in Arabidopsis
3. 学会等名 International symposium on photosynthesis and chloroplast biogenesis 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 宗正晋太郎, 平尾友加里, 田浪かすみ, 中村宜督, 村田芳行
2. 発表標題 ジャスモン酸とエチレンのシグナルクロストークによる孔辺細胞原形質膜イオンチャネルの活性制御機構
3. 学会等名 日本農芸化学会中四国支部第51回講演会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

ダーウィン以来の謎、就眠運動の仕組みを解明 生物時計発見のルーツとなった生物現象  
[https://www.okayama-u.ac.jp/tp/release/release\\_id553.html](https://www.okayama-u.ac.jp/tp/release/release_id553.html)

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
研究協力者	村田 芳行  (Murata Yoshiyuki)		
研究協力者	三俣 好令  (Mimata Yoshiharu)		

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			
米国	University of California, San Diego			
バングラデシュ	BSMRAU			
エストニア	University of Tartu			
ドイツ	University of Heidelberg	University of Munster		