

令和 5 年 6 月 2 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18K06293

研究課題名(和文) 気孔細胞に特徴的な脂質代謝フラックスの生理学的意義の解明

研究課題名(英文) The physiological significance of lipid metabolic fluxes in guard cells

研究代表者

柁宜 淳太郎 (Negi, Juntaro)

九州大学・理学研究院・准教授

研究者番号：70529099

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：植物の葉緑体を構成する膜脂質はプラスチド経路と小胞体経路の2つの経路を介して合成される。この2つの経路の比重は組織ごとに異なり、これまで我々は、孔辺細胞は葉肉細胞と比較して小胞体経路が発達しており、小胞体経路は気孔葉緑体形成に欠かせないことを発見した。一方、なぜ孔辺細胞で小胞体経路が発達しているのか、その生理学的意義は不明である。本研究では、小胞体経路で主に合成される葉緑体脂質の1つであるガラクトシルジアシルグリセロールが気孔葉緑体形成に必須であることを明らかにした。また根組織でも小胞体経路が発達しており、地上部切除による根細胞での葉緑体形成誘導には小胞体経路が欠かせないことを見出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究で得られた知見は、葉緑体脂質合成に対する2つの脂質合成経路の寄与度すなわち、葉緑体の脂質代謝バランスが植物組織間で異なることを示しており、組織ごとの脂質代謝バランスの違いが、葉緑体の構造的特徴に影響を及ぼす可能性が示された。植物が2つの脂質代謝経路を持つ意味を理解する上で重要な布石となった。

研究成果の概要(英文)：In plants, plastidial glycolipids are synthesized via two distinct pathways: the plastidic pathway and the endoplasmic reticulum (ER) pathway. The relative contributions of the plastidic and the ER pathways to the plastidial glycolipid synthesis differ among various plant tissues, and our previous studies have shown that the ER pathway is more extensively utilized in guard cells than in mesophyll cells for the synthesis of chloroplast glycolipids. On the other hand, the physiological significance of why the ER pathway develops in guard cells is unclear. In this study, we found that galactosyldiacylglycerol (DGDG), one of the chloroplast lipids mainly synthesized by the ER pathway, is essential for stomatal chloroplast formation. We also found that similar to guard cells, root cells exhibit a higher proportion of glycolipid from the ER pathway and that the ER pathway has a significant contribution toward chloroplast development in the root cells.

研究分野：植物生理学

キーワード：脂質代謝 気孔 小胞体経路 プラスチド経路 葉緑体

### 1. 研究開始当初の背景

植物の表皮組織に存在する気孔は、光合成に必要な二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) を吸収し、水分を放出するガス交換を担う器官であり、植物の生存に必須である。これまで研究代表者は、この気孔細胞が周りの CO<sub>2</sub> 濃度を感知して開閉する制御メカニズムに着目し、順遺伝学的手法を用いて、数多くの重要因子を単離してきた (Nature 2008; Curr. Biol. 2013; Plant Cell 2016)。また気孔には葉緑体が存在するが、その機能や意義については不明な点が多い。そこで我々は、葉肉細胞の葉緑体は正常だが、孔辺細胞の葉緑体が欠損したシロイヌナズナ変異体 *gles1* を単離した (PNAS 2018)。高等植物では、葉緑体の膜脂質は葉緑体内で作られるプラスチド経路と、小胞体から前駆体が供給されて合成される小胞体経路の2つの経路から合成される (図2)。この変異体の原因遺伝子は、葉緑体の包膜に存在する小胞体経路の脂質輸送体 TGD5 をコードしており、気孔葉緑体の成熟化には小胞体経路からの脂質供給が必須であることを明らかにした。また質量分析計を用いた孔辺細胞及び葉肉細胞の脂質プロファイリング解析から、孔辺細胞では葉肉細胞と比較して小胞体経路が発達しており、非常にユニークな脂質特性を有していることを発見した (図1 : PNAS 2018)。さらに、気孔葉緑体が CO<sub>2</sub> による気孔閉鎖応答に必要であり、気孔閉鎖を駆動する S 型陰イオンチャネル (申請者らが 2008 年に分子同定) の活性制御にも関わることを明らかにした。これまでの研究により、孔辺細胞ではプラスチド経路が発達しておらず、気孔の葉緑体形成には小胞体経路が必須であることが分かった。しかし『なぜ、孔辺細胞ではプラスチド経路が退化し、小胞体経路が発達したのか?』その生理学的意義は全く不明である。

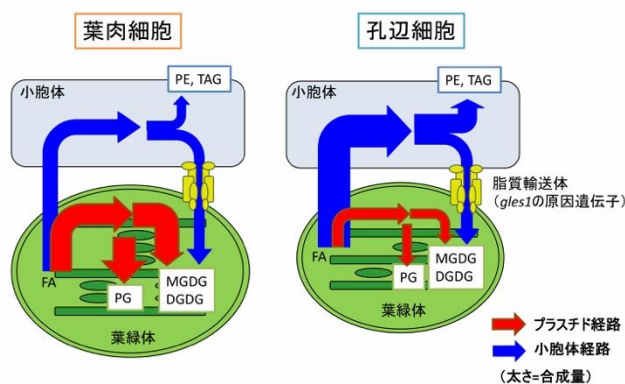


図1 葉肉細胞および孔辺細胞における脂質代謝フラックス (孔辺細胞は小胞体経路に依存している)

### 2. 研究の目的

気孔の開閉は、植物をとりまく環境により、厳密な調節をうけており、気孔は植物の生存に欠かせない重要な組織である。これまで我々は、気孔の開閉調節に関わる重要因子を同定してきたが、開閉調節の分子メカニズムに関しては、不明な点が多いのが現状である。本研究では、孔辺細胞における特徴的な脂質代謝に着目し、気孔の開閉調節機能においてどのような意味があるのか、その生理学的意義に迫ることにした。我々は、先行研究から気孔では小胞体経路が発達していることを明らかにした (PNAS 2018)。これまで気孔における脂質代謝はあまり注目されておらず、小胞体経路の役割は全くわかっていない。「脂質」という新しい切り口で孔辺細胞を解析することで、新たな気孔開閉調節メカニズムの発見につなげる。また植物はプラスチド型と小胞体型の脂質代謝経路を持つが、なぜ2つの経路が必要なのか分かっていない。進化の過程で、代謝をプラスチド型から小胞体型へ移行させてきたと考えられているが、その意味についても長年謎のままである。本研究により、小胞体経路の新規機能を明らかにすることは、植物が脂質代謝経路を進化させた意味を理解する上で重要な布石になると思われる。

### 3. 研究の方法

上記の目的を達成するために、大きく2つの研究をおこなった。

### 計画① 孔辺細胞における小胞体経路由来の脂質の役割を明らかにする

小胞体経路が遮断された変異体 *gles1* では、気孔葉緑体のチラコイド膜形成が阻害された。また *gles1* 変異により、気孔開閉応答が抑制され、気孔閉鎖を駆動する S 型陰イオンチャネルの活性制御が阻害された。小胞体経路から作られる脂質が気孔の葉緑体形成および気孔開閉制御メカニズムにおいて、重要な機能を果たしている可能性が考えられるが、どの脂質分子種が関与しているのか不明であった。そこで、本研究では小胞体経路から主に作られる 2 つの脂質分子種に着目して孔辺細胞における機能解析を進めた。

### 計画② 根組織における小胞体経路への依存度を明らかにする

根組織におけるアミロプラストは気孔の葉緑体と同様にプラスチド内にデンプンを蓄積させており、両者は構造的に似た部分を持っている。また、本研究を進める準備段階で *gles1* 変異体の根組織において、緑化が抑えられていることを見出し、根組織でも小胞体経路が重要な機能を果たしていると考えられた。そこで根組織においても、小胞体経路の依存度が高いのではないかと予想し、その可能性について検証をおこなった。

## 4. 研究成果

- 1) 小胞体経路から作られる主要なリン脂質であるホスファチジルエタノールアミン (PE) は気孔開口に必須であることを発見

気孔の CO<sub>2</sub> 応答に異常をもつシロイヌナズナ変異体 *cdi4* (*carbon dioxide insensitive 4*) は、葉面温度を指標にしたハイスループットスクリーニングにより単離された。*cdi4* の原因遺伝子はホスファチジルエタノールアミン (PE) 合成経路の律速酵素 PECT1 (CTP:ホスホリルエタノールアミンシチジルトランスフェラーゼ) をコードしていた。PE は植物の色素体以外の生体膜を構成する主要なリン脂質である。PECT1 は、植物の胚発生に必須であると報告されていたが、気孔の環境応答における役割は不明であった。*cdi4* では PE 含量が減少し、CO<sub>2</sub> 応答に加えて、光及びカビ毒フシコクシンに対する気孔応答性が低下していた。PECT1 は孔辺細胞を含む全ての組織で発現していたため、孔辺細胞特異的に PECT1 の発現を抑制したシステムを作成し、気孔応答を調べた結果、*cdi4* と同様に気孔の開口応答が低下していた。この結果は、孔辺細胞で発現する PECT1 が気孔の開口応答を制御することを示している。続いて、気孔開口における PECT1 の機能を明らかにするため、光によって活性化され、気孔開口を駆動する細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase に着目して解析を進めた。細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の発現量や局在を調べた結果、*cdi4* と野生型の間に顕著な違いは見られなかった。さらにフシコクシンによる H<sup>+</sup>-ATPase のリン酸化やプロトンポンプ活性化においても *cdi4* 変異の影響はなかった。これらの結果から、PECT1 を介して合成される PE は細胞膜 H<sup>+</sup>-ATPase の発現や機能には直接的に関与はしていないが、気孔開口に欠かせないリン脂質であると考えられる。これまで我々は、孔辺細胞の脂質代謝系が葉肉細胞とは異なるユニークなものであり、小胞体経路が発達していることを見出した (PNAS 2018)。一方、なぜ孔辺細胞

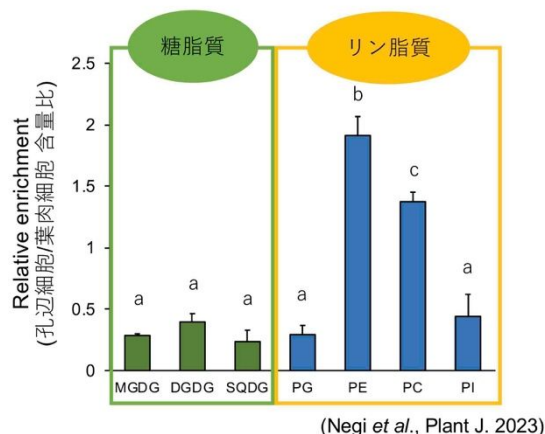


図2 孔辺細胞と葉肉細胞の各種グリセロ脂質の含量比  
孔辺細胞ではリン脂質の割合が高く、とくにPEが豊富に含まれる



で小胞体経路が発達しているのかは謎であった。孔辺細胞と葉肉細胞のリピドミクス比較解析をおこなったところ、PEは孔辺細胞と葉肉細胞の含量比が、他のグリセロ脂質と比較して高いことが分かった(図2)。孔辺細胞は小胞体経路で作られるPEの割合を増やすことで、気孔開口に最適な脂質環境を構築する可能性が示された。本研究成果は、Negi *et al*, Plant J (2023) にて発表した。

2) 小胞体経路から主に作られる葉緑体脂質(DGDG)は気孔葉緑体形成および気孔開閉制御に必須であることを発見

葉緑体脂質はプラスチド経路と小胞体経路の2つの経路を介して合成される。これまで我々は、気孔葉緑体形成には小胞体経路が重要であることを明らかにした(PNAS 2018)。しかし、小胞体経路を介して合成される葉緑体脂質のうち、どの脂質分子種が気孔葉緑体の形成や機能に寄与しているのか不明である。小胞体経路を主な合成経路とする葉緑体脂質としてジガラクトシルジアシルグリセロール(DGDG)が知られている。本研究ではDGDG合成を担う糖転移酵素DGD1の遺伝子を欠損した変異体*dgd1*における気孔葉緑体形成や気孔開閉応答を調べた結果、*dgd1*変異体では気孔葉緑体形成が阻害され、光やCO<sub>2</sub>に対する気孔開閉応答が抑えられていた。一方、野生型の孔辺細胞および葉肉細胞の葉緑体脂質の組成を比較した結果、孔辺細胞では葉緑体脂質におけるDGDGの割合が葉肉細胞よりも高いことが分かった。DGDGはラメラ脂質であり、直線的な膜構造を形成しやすい性質を持つ。孔辺細胞は小胞体経路を発達させることで、DGDGの割合を高め、気孔葉緑体に特徴的な扁平なチラコイド膜構造を構築する可能性が示唆された(論文投稿準備中)。

3) 根組織では孔辺細胞以上に小胞体経路が発達しており、地上部切除による根細胞での葉緑体形成誘導には小胞体経路が欠かせないことを発見

陸上植物の葉緑体の脂質合成経路には、色素体経路と小胞体経路の2つが知られている。葉緑体包膜に局在する脂質輸送体(TGD5)の欠損により小胞体経路が遮断されたシロイヌナズナ変異体*gles1*では、葉肉細胞の葉緑体形成は正常だが、孔辺細胞での葉緑体形成が損なわれる。この変異体の脂質解析から、孔辺細胞では色素体経路が退化しており、小胞体経路が葉緑体形成に中心的な役割を担っていることが明らかにされた。本研究では「植物組織の細胞間で葉緑体脂質合成経路に違いがあるのではないか」という仮説を立て、地上部切除によって誘導される根の緑化(葉緑体形成)に着目し、この現象と根細胞の脂質合成経路との関係を調べた。根組織の脂質組成解析から、野生型の根細胞では孔辺細胞と同じく小胞体経路が発達しており、*gles1*で

地上部切除によって誘導される根の緑化(葉緑体形成)に着目し、この現象と根細胞の脂質合成経路との関係を調べた。根組織の脂質組成解析から、野生型の根細胞では孔辺細胞と同じく小胞体経路が発達しており、*gles1*で

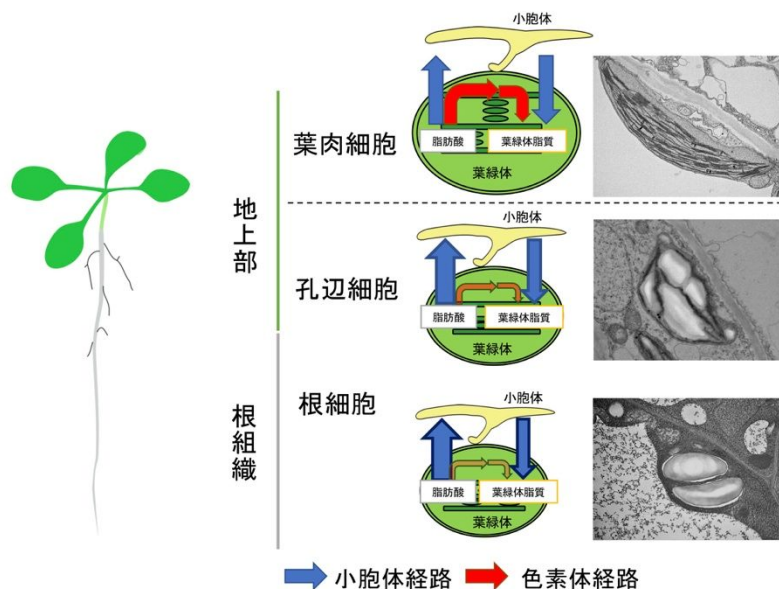


図3 植物組織における葉緑体脂質代謝フラックスの概念図及び各葉緑体の電顕画像

小胞体経路を青、色素体経路を赤矢印で示した。矢印の太さや色の濃さは各経路の葉緑体脂質合成に対する寄与度を概念的に示した。右図は各細胞における葉緑体の電子顕微鏡画像。孔辺細胞と根細胞では、デンプンの蓄積など葉緑体の形態的特徴に類似点がある。

は、小胞体経路由来の葉緑体脂質含量が著しく減少していることが分かった。また、地上部切除によって誘導される根細胞での葉緑体形成は、色素体経路が阻害された変異体である *ats1* は正常だったのに対して、小胞体経路が阻害された *gles1* では、根の緑化が強く阻害された。加えて、小胞体経路が阻害された他の変異体 (TGD1、TGD2、TGD3 の RNAi 発現抑制系統) に関しても地上部切除後の根細胞での葉緑体形成は阻害されていた。さらに、根葉緑体微細構造の観察から、*gles1* では葉緑体の発達が悪化され、デンプン粒が小さくなっていることが確認された。これらの結果は、葉肉細胞とは異なり、根細胞における葉緑体形成も孔辺細胞と同様、小胞体経路で生成する脂質に依存することを示している。根細胞葉緑体は、デンプンが蓄積し、グラナが未発達であり、孔辺細胞葉緑体と構造的に類似している。これらの知見は、葉緑体脂質合成に対する 2 つの脂質合成経路の寄与度すなわち、葉緑体の脂質代謝バランスが植物組織間で異なることを示しており(図 3)、組織ごとの脂質代謝バランスの違いが、葉緑体の構造的特徴にも影響を及ぼす可能性が示唆された。本研究成果は、Obata *et al*, PCP (2021) にて発表した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Monda Keina, Mabuchi Atsushi, Negi Juntaro, Iba Koh	4. 巻 16
2. 論文標題 Cuticle permeability is an important parameter for the trade-off strategy between drought tolerance and CO <sub>2</sub> uptake in land plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	6. 最初と最後の頁 1908692 ~ 1908692
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2021.1908692	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 Moriwaki Kosuke, Yanagisawa Shuichi, Iba Koh, Negi Juntaro	4. 巻 -
2. 論文標題 Two independent cis acting elements are required for the guard cell specific expression of SCAP1, which is essential for late stomatal development	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Plant Journal	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) 10.1111/tpj.15679	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 Monda Keina, Mabuchi Atsushi, Takahashi Sho, Negi Juntaro, Tohmori Ryoma, Terashima Ichiro, Yamori Wataru, Iba Koh	4. 巻 184
2. 論文標題 Increased Cuticle Permeability Caused by a New Allele of ACETYL-COA CARBOXYLASE1 Enhances CO <sub>2</sub> Uptake	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1917 ~ 1926
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.20.00978	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 Obata Tomoki, Kobayashi Koichi, Tadakuma Ryosuke, Akasaka Taiki, Iba Koh, Negi Juntaro	4. 巻 -
2. 論文標題 The Endoplasmic Reticulum Pathway for Membrane Lipid Synthesis Has a Significant Contribution toward Shoot Removal-Induced Root Chloroplast Development in Arabidopsis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	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) 10.1093/pcp/pcab009	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 称宜淳太郎・小畑智暉・宋普錫	4. 巻 12
2. 論文標題 気孔細胞に存在する葉緑体の成り立ちとその機能	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 植物科学の最前線 (BSJ-Review)	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) 10.24480/bsj-review.12a5	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 Kurusu Takamitsu, Mitsuka Daiki, Yagi Chikako, Kitahata Nobutaka, Tsutsui Tomokazu, Ueda Takashi, Yamamoto Yoshiko, Negi Juntaro, Iba Koh, Betsuyaku Shigeyuki, Kuchitsu Kazuyuki	4. 巻 11
2. 論文標題 Involvement of S-type anion channels in disease resistance against an oomycete pathogen in Arabidopsis seedlings	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Communicative & Integrative Biology	6. 最初と最後の頁 1~6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/19420889.2018.1495007	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 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 CO2 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 Negi Juntaro, Obata Tomoki, Nishimura Sakura, Song Boseok, Yamagaki Sho, Ono Yuhei, Okabe Makoto, Hoshino Natsumi, Fukatsu Kohei, Tabata Ryo, Yamaguchi Katsushi, Shigenobu Shuji, Yamada Masashi, Hasebe Mitsuyasu, Sawa Shinichiro, Kinoshita Toshinori, Nishida Ikuo, Iba Koh	4. 巻 -
2. 論文標題 PECT1, a rate limiting enzyme in phosphatidylethanolamine biosynthesis, is involved in the regulation of stomatal movement in Arabidopsis	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 The Plant Journal	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) 10.1111/tpj.16245	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 -

〔学会発表〕 計31件（うち招待講演 4件 / うち国際学会 8件）

1. 発表者名 西村 さくら, 小畑 智暉, 多田隈 遼亮, 射場 厚, 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 葉緑体脂質DGDGは気孔葉緑体形成及び気孔開閉応答に必須である
3. 学会等名 第70回 九州沖縄植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kosuke Moriwaki, Shuichi Yanagisawa, Koh Iba and Juntaro Negi
2. 発表標題 Identification of two independent cis-acting elements required for the guard cell-specific expression of SCAP1, which is essential for late stomatal development
3. 学会等名 ICAR2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Obata Tomoki, Kobayashi Koichi, Tadakuma Ryosuke, Akasaka Taiki, Iba Koh, Negi Juntaro
2. 発表標題 The ER pathway for membrane lipid synthesis has an important role in shoot removal-induced root chloroplast development in Arabidopsis
3. 学会等名 ICAR2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西村 さくら, 小畑 智暉, 多田隈 遼亮, 射場 厚, 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 シロイヌナズナの気孔葉緑体および気孔開閉応答には葉緑体脂質DGDGが重要である
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021年



1. 発表者名 森脇 宏介, 柳澤 修一, 射場 厚, 祢冢 淳太郎
2. 発表標題 気孔機能化因子SCAP1の気孔特異的な発現に必要な2つの独立した新規シスエレメントの同定
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 秀野 智紀, 中江 聡子, 東馬場 徳, 馬淵 敦士, 祢冢 淳太郎, 射場 厚, 門田 慧奈
2. 発表標題 CO2高感受性を示すシロイヌナズナ野生系統の単離とその表現型解析
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中江 聡子, 秀野 智紀, 東馬場 徳, 馬淵 敦士, 祢冢 淳太郎, 射場 厚, 門田 慧奈
2. 発表標題 アブシシン酸非依存的にCO2誘導性の気孔閉鎖能が低下した新規変異体の単離
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 宋 普錫, 山柿 将, 西村 さくら, 成松 丈, 射場 厚, 祢冢 淳太郎
2. 発表標題 シロイヌナズナの気孔無傷葉緑体単離法の確立と気孔葉緑体特異的タンパク質の探索
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 祢宜 淳太郎
2. 発表標題 植物の気孔細胞が持つ特徴的な脂質代謝バランス
3. 学会等名 脂質生化学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Tomoki Obata, Ryosuke Tadakuma, Taiki Akasaka, Koichi Kobayashi, Koh Iba and Juntaro Negi
2. 発表標題 Dominant role of ER lipid pathway for shoot-removal induced root chloroplast development in Arabidopsis
3. 学会等名 ASPB2020（国際学会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 祢宜 淳太郎
2. 発表標題 気孔細胞に存在する葉緑体の成り立ちとその機能
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 馬淵 敦士, 門田 慧奈, 野田 口 理孝, 筒井 大貴, 櫻庭 康 仁, 祢宜 淳太郎, 阿部 光知, 田口 理孝, 土 春菜, 竹田 篤, 柳澤 修一, 射場 厚
2. 発表標題 極限低窒素適応形質の接木によるシロイヌナズナエコタイプ間移動
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 小畑 智暉、小林 康一、多田隈 遼亮、赤坂 泰輝、射場 厚、祢冨 淳太郎
2. 発表標題 地上部切除により誘導される根細胞での葉緑体の発達には小胞体からの脂質供給が欠かせない
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 森脇 宏介, 柳澤 修一, 射場 厚, 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 気孔の成熟化を担うDof転写因子SCAP1の気孔特異的な発現に必要な2つの新規シスエレメント
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Juntaro Negi, Boseok Song, Sho Yamagaki, Koh Iba
2. 発表標題 Guard cell chloroplasts develop a unique lipid metabolism essential for CO2 and light responses
3. 学会等名 KEYSTONE SYMPOSIA (Climate Change-Linked Stress Tolerance in Plants) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小畑 智暉, 多田隈 遼亮, 小林 康一, 射場 厚, 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 地上部切除による根細胞での葉緑体形成誘導において小胞体からの脂質供給は必須である
3. 学会等名 九州沖縄植物学会(三学会合同長崎大会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山柿 将, 宋 普錫, 射場 厚, 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 シロイヌナズナの気孔葉緑体形成不全変異体の単離と表現型解析
3. 学会等名 九州沖縄植物学会(三学会合同長崎大会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小畑 智暉, 多田隈 遼亮, 小林 康一, 射場 厚, 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 地上部切除による根細胞での葉緑体形成誘導において小胞体経路で生成される脂質は 必須である
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 小畑 智暉, 多田隈 遼亮, 小林 康一, 射場 厚, 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 根細胞では小胞体を介した脂質合成経路が発達しており葉緑体形成に必須である
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 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 孔辺細胞に存在する謎多き葉緑体の成り立ち
3. 学会等名 第61回 日本植物生理学会 (シンポジウム)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 気孔の環境応答及び形成メカニズムの研究
3. 学会等名 第61回 日本植物生理学会 (受賞講演) (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小畑 智暉, 多田隈 遼亮, 赤坂 泰輝, 小林 康一, 射場 厚, 祢冨 淳太郎
2. 発表標題 根細胞での葉緑体形成において小胞体型優位な脂質代謝バランスが重要である
3. 学会等名 第61回 日本植物生理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Juntaro Negi, Shintaro Munemasa, Boseok Song, Ryosuke Tadakuma, Mayumi Fujita, Tamar Azoulay-Shemer, Cawas B. Engineer, Kensuke Kusumi, Ikuo Nishida, Julian I. Schroeder and Koh Iba
2. 発表標題 Eukaryotic lipid metabolic pathway is essential for functional chloroplasts and CO <sub>2</sub> and light responses in stomatal guard cells
3. 学会等名 International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Boseok Song, Sho Yamagaki, Koh Iba, Juntaro Negi
2. 発表標題 Isolation and characterization of the guard-cell-specific achlorophyllous mutants in Arabidopsis
3. 学会等名 International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Juntaro Negi, Shintaro Munemasa, Boseok Song, Ryosuke Tadakuma, Mayumi Fujita, Tamar Azoulay-Shemer, Cawas B. Engineer, Kensuke Kusumi, Ikuo Nishida, Julian I. Schroeder and Koh Iba
2. 発表標題 Stomatal Guard Cells Exhibit a Unique Lipid Metabolism Essential for Functional Chloroplasts to Sense CO <sub>2</sub> and Light Signals
3. 学会等名 International Symposium on Plant Lipids (ISPL 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ryosuke Tadakuma, Ikuo Nishida, Koh Iba and Juntaro Negi
2. 発表標題 Enhancement of the “Prokaryotic” Lipid Metabolic Pathway rescues the Achlorophyllous Stomata Phenotype of Arabidopsis gles1 Mutants
3. 学会等名 International Symposium on Plant Lipids (ISPL 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 祢宜 淳太郎, 宗正 晋太郎, 宋 普錫, 多田隈 遼亮, 楠見 健介, 西田 生郎, Julian Schroeder, 射場 厚
2. 発表標題 真核型の脂質代謝経路は気孔の葉緑体形成 および気孔開閉応答に必須である
3. 学会等名 植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 宋 普錫, 山柿 将, 射場 厚, 祢宜 淳太郎
2. 発表標題 蛍光顕微鏡を用いた気孔葉緑体形成不全変異体の単離
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 祢冢 淳太郎
2. 発表標題 孔辺細胞葉緑体の特異な機能と脂質代謝バランス
3. 学会等名 第21回植物オルガネラワークショップ(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宋 普錫, 山柿 将, 射場 厚, 祢冢 淳太郎
2. 発表標題 蛍光顕微鏡を用いて単離した気孔葉緑体形成不全シロイヌナズナ変異体の表現型解析
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小畑 智暉、多田隈 遼亮、小林 康一、射場 厚、祢冢 淳太郎
2. 発表標題 葉緑体包膜脂質輸送体を欠損したシロイヌナズナ変異体gles1を用いた根細胞における葉緑体形成誘導の解析
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<a href="http://www.biology.kyushu-u.ac.jp/~plant/">http://www.biology.kyushu-u.ac.jp/~plant/</a>
---

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
---------	---------