

令和 5 年 5 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K06681

研究課題名(和文)植物細胞におけるヘム依存レトログレードシグナルの分子機構の解明

研究課題名(英文)Studies on molecular mechanism of heme-dependent retrograde signaling in plant cells

研究代表者

増田 建 (Masuda, Tatsuru)

東京大学・大学院総合文化研究科・教授

研究者番号：00242305

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：植物における機能的な葉緑体構築は、核からのアンテログレードシグナルと、プラスチドからのレトログレードシグナル(RS)のバランスにより制御されている。葉緑体形成に関わるRSに関して、我々は色素体に局在するGUN1タンパク質が葉緑体分化を感知するセンサーとして中心的な役割を果たし、ヘム合成酵素FC1の制御を介して、RSであるヘムの伝達を制御することを世界で初めて明らかにした。本研究において、我々は色素体内に蓄積したGUN1がヘム結合液滴を形成し、葉緑体分化に伴って、ヘムを輸送するモデルを提案した。またプロテオミクス解析により同定したABCGトランスポーター(ABCG23)の機能解析に取り組んだ。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまで植物細胞における、ヘム輸送機構に関しては全く明らかになっていなかった。我々は植物細胞から初めてヘム特異的ABCトランスポーターを同定した。これまで色素体で合成されたヘムが、細胞質を経て輸送されるのか、あるいは膜接触部位を通じて小胞体やミトコンドリアに輸送されるのかは明らかではなかった。しかし、細胞質局在型H01の発現により、*gun*表現型が消失したことから、色素体から細胞質へのヘム輸送がRS伝達において重要であることを初めて明らかにした。以上のことから、本研究により植物細胞におけるヘム依存RSの分子機構に新たな知見を与える、学術的に重要な意義を持つ成果が得られたと考えられる。

研究成果の概要(英文)：We elucidate the molecular mechanisms of heme-dependent retrograde signaling in plant cells. Functional chloroplast development in plants is regulated by the communication between anterograde signals from the nucleus and retrograde signals (RS) from the plastids. With regard to the RSs involved in chloroplast biogenesis, we have shown for the first time that the pigment-localized GUN1 protein plays a central role as a sensor of chloroplast differentiation and regulates the transduction of heme, through the regulation of heme synthase FC1. Here, we proposed a model in which GUN1 accumulated in the plastid forms heme-binding droplets and transports heme during chloroplast differentiation. We also identified and studied the function of the ABC transporter that can specifically transport heme.

研究分野：植物生理学

キーワード：葉緑体 ヘム レトログレードシグナル テトラピロール ABCトランスポーター

## 1. 研究開始当初の背景

植物の葉緑体形成は、核コードの光合成関連遺伝子 (PhANGs) を中心とした、環境・発達による発現制御 (アンテログレードシグナル) と、プラスチドからのレトログレードシグナル (RS) によるバランスで制御されている。RS はプラスチドの分化・機能状態に依存して PhANGs 発現を制御するシグナルを核に伝達する。

RS については、葉緑体の光合成機能が欠損しても PhANGs の発現が抑制されないシロイヌナズナ *gun* 変異体 (*genomes uncoupled*) を主に用いて解析が行われ、プラスチド内のヘム合成酵素フェロキラーゼ 1 (FC1) により合成されるヘムが RS として機能することが示されていた (Woodson ら *Curr Biol* 2011)。我々は、植物から初めて FC の単離に成功し (Miyamoto ら 1994 *Plant Physiol*)、その機能解析から植物細胞ではヘムがプラスチドでのみ合成され、細胞内のミトコンドリアなどのオルガネラに輸送されること (Masuda ら 2003 *Planta*)、さらに FC1 がプラスチド外に輸送されるヘムを合成していることを、明らかにしていた (Nino ら *Frontier Plant Sci* 2016)。一方、プラスチド内で RS の中心的な働きをもつ情報伝達因子である GUN1 が同定された (Koussevitzky ら *Science* 2007)。GUN1 は葉緑体内の FC1 と結合すること (Tadini ら *Plant Physiol* 2016)、また GUN1 タンパク質量が分解により厳密に制御されていること (Wu ら *Plant Physiol* 2018) が示されている。さらに、GUN1 が葉緑体タンパク質の輸送 (Wu ら *Nature Plant* 2019) や RNA editing (Zhao ら *PNAS* 2019) に関与することが報告された。しかし、これまでの研究からは、GUN1 がどのようにプラスチドの分化・機能状態を感知して、核に RS を伝達するのか、全く明らかではなかった。我々は、GUN1 が葉緑体分化・発達のセンサーとして機能し、ヘム合成酵素 FC1 の制御を介して、RS であるヘムの核へのシグナル伝達を制御することを初めて明らかにした (Shimizu ら *PNAS* 2019)。さらにシロイヌナズナのヘム結合タンパク質の網羅的解析を行い、ヘムシグナルの伝達に関わる新規 ABC トランスポーターの同定に成功した (Shimizu ら *Phil Trans R Soc B* 2019)。以上のような研究背景の元で、我々はヘム依存 RS の分子機構の解明に着手した。

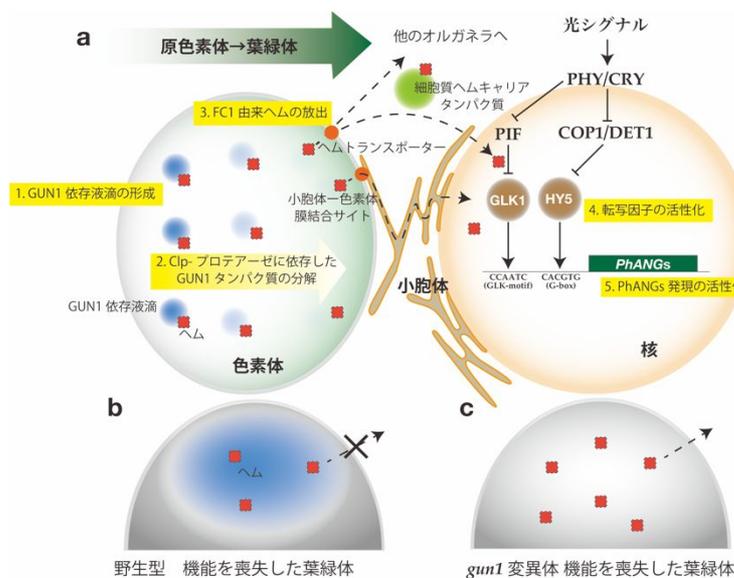


図 1 ヘムを介した色素体から核へのレトログレードシグナル伝達経路のモデル

(a) 色素体の図では、色素体から葉緑体への移行を左から右に移り変わるように示している。青い円は GUN1 依存性液滴を示し、赤色の分子は FC1 由来のヘムを示す。1. 原色素体から葉緑体への移行の初期段階で、GUN1 依存性液滴が原色素体に形成される。これにより、NEP 依存性の転写と翻訳、核コード化タンパク質のインポート、およびヘム合成が促進される。合成されたヘムは、GUN1 依存性液滴に結合する。2. 葉緑体形成中に、GUN1 は Clp プロテアーゼ依存的に分解され、液滴は消失する。3. GUN1 依存性液滴から FC1 由来のヘムが解離され、色素体包膜に局在するトランスポーター (オレンジ色の円) を介して、色素体から放出される (破線)。細胞質ゾル経路では、ヘムは細胞質ヘムキャリアタンパク質 (緑色) に結合して他の細胞小器官に到達する。ER-色素体膜接触部位 (MCS) を介して核に到達する経路も考えられる。4. 核内では、ヘムは PIF の不活性化、あるいは、GLK1 や HY5 を活性化する。5. 以上の結果、PhANGs の発現が活性化される。(b) 野生型では、阻害剤処理によって葉緑体が機能不全になると、Clp プロテアーゼ依存的分解から GUN1 が保護され、GUN1 依存性液滴が分散し、色素体内にヘムが保持される。(c) *gun1* 変異体では、葉緑体が機能不全になっても、GUN1 が欠損しているため、色素体からヘムが放出される。(清水 & 増田 光合成研究 2021)

## 2. 研究の目的

本研究では、植物細胞におけるヘムに依存した RS の分子機構の全貌解明に取り組むことを目的とした。RS の分子機構解明には、プラスチドの分化・機能状態をいかに知り (感知) 下流の情報伝達系に伝え (伝達) 核での遺伝子発現を制御するか (応答) を明らかにすることが重要である。本研究では、特にヘムシグナルの情報伝達の解析に取り組み、大きな進展を得た。

## 3. 研究の方法

### ABC トランスポーターの生化学的解析

我々が同定した ABC トランスポーター、ABCG23 およびパラログの ABCG10 について、全長タンパク質をコムギ胚芽 *in vitro* 転写・翻訳系を用いてタンパク質を発現させた。得られたタンパク質について、ヘミンアガロースを用いたヘム結合性解析、Blue Native PAGE による多量体形成解析を行った。さらにプロテオリポソームに発現させることで、トランスポーターの輸送活性評価を行った。

ABCG23 は、膜貫通領域の間に大きなループ領域を有しており、基質を認識できるこ

とが予想されている。さらにこのループ領域で形成されるジスルフィド結合が、ヘム結合性に関与することが想定されている。そこで、このループ領域のみを大腸菌で発現させ、ABCトランスポーターの基質および特異性についての評価を行った。

#### ABCG10, ABCG23 の遺伝子機能解析

シロイヌナズナの ABCG10 および ABCG23 の T-DNA 挿入変異体について、それぞれホモ変異体を得て、表現型解析を行った。さらにこれらを交配することにより、*abcg10 abcg23* 二重変異体を得た。現在、2 つ遺伝子がホモ変異型の株を単離し、種子を得ている段階である。

### 4. 研究成果

#### GUN1 による RS 感知機能の解析

GUN1 の機能について、これまでの解析結果を統合し新たなモデルを提案した (Shimizu & Masuda Plants 2021、清水 & 増田 光合成研究 2021)。本モデルでは、葉緑体形成初期に GUN1 がヘムを結合した液滴を形成し、葉緑体分化に伴ってプラスチドから核にヘムを輸送し、転写因子の制御により PhANGs 発現を制御することを想定している (図 1)。*gun1* 変異体では、葉緑体形成初期において色素体内におけるヘム蓄積が出来ないことから、ヘムシグナルが核に伝達されてしまい、*gun* 表現型である PhANGs 発現の脱抑制が起こると考えている。このモデルは、これまでの殆どの知見を合理的に説明することが出来、高く評価されている。

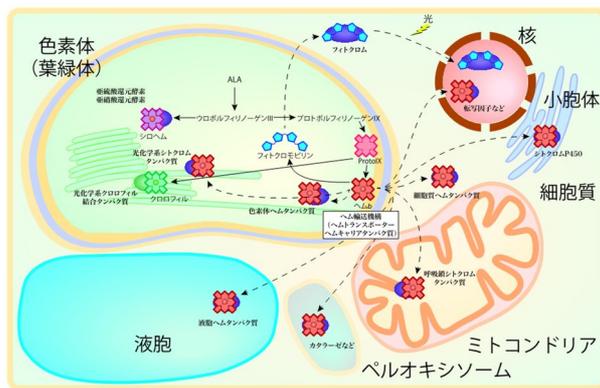


図 2 植物細胞内におけるヘム合成と輸送

色素体で合成されたヘムは細胞内のさまざまなオルガネラに輸送される (点線)。ヘム輸送のための機構が存在すると考えられているが、その詳細は明らかではない。本研究では、ヘムトランスポーターの解析を行った。(増田 ヘムタンパク質の科学 2022)

ナルを伝達するには、膜透過させる ABC トランスポーターが関与すると考えられている。我々はシロイヌナズナのヘム結合タンパク質の網羅的解析を行い、葉緑体包膜に局在することが予測されている、機能未知のタンパク質である ABCG23 を同定した。分子系統解析の結果、ABCG23 と ABCG10 はパラログであり、さらに ATTED II において高い共発現性を示すことが分かった。ABCG23 と ABCG10 は N 末端側に核酸結合ドメインを、C 末端側に 6 回の膜貫通領域を有するタンパク質であった。またヒト ABCG2/BCRP と高い相同性を示し、同じドメイン構造をもつ Half-type の ABC トランスポーターであった。ヒト ABCG2 は細胞膜に局在し、Breast cancer resistant protein (BCRP)ともよばれる、ヘムを含む多様な分子を基質として細胞外に排出する multi drug transporter であることが知られている。ヒト ABCG4 はホモ二量体を形成し、5 番目と 6 番目の膜貫通領域の間に存在するループ領域を通して基質を輸送する。以上のことから、我々は ABCG23 と ABCG10 についての解析を行った。

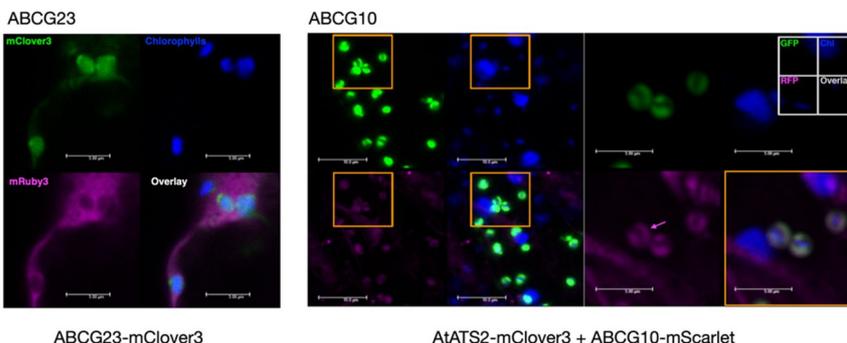


図 3 ABCG23 と ABCG10 はプラスチド包膜に局在する

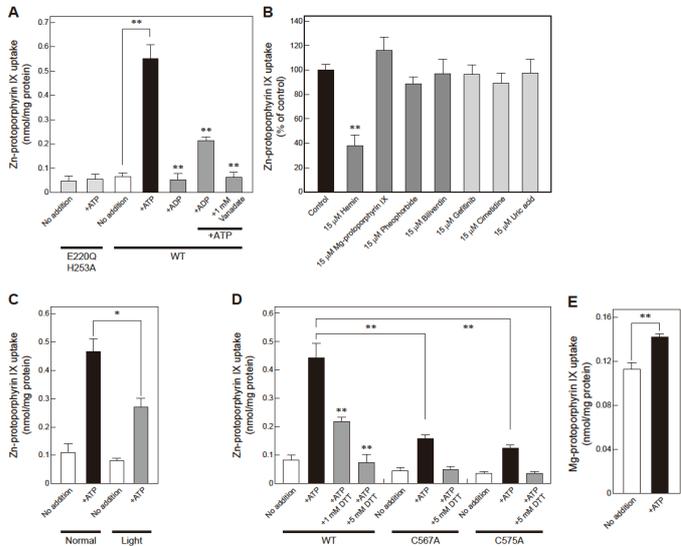
(左) ABCG23-mClover3、(右) ABCG10-mScarlet をパーティクルガンにより一過的に発現させた蛍光イメージ。ABCG23 と ABCG10 はプラスチド包膜に局在してい

GUN1 タンパク質について、これまでの大腸菌を用いた発現系では全長タンパク質を可溶性タンパク質として発現させることは出来なかった。そこで、コムギ胚芽 *in vitro* 転写翻訳系を用いて、GUN1 の全長タンパク質を可溶性画分に発現させることに成功した。しかし、発現量が低く、またアフィニティー精製が困難であることから、現在発現条件の検討を行っている。

#### ヘム特異的 ABC トランスポーターの解析

植物細胞ではテトラピロールは全て色素体内で合成される。光合成色素であるクロロフィルは色素体内にのみ蓄積するが、ヘムは細胞内の様々なオルガネラに輸送され、ヘムタンパク質として機能する (図 2)。プラスチド外にヘムシグ

蛍光タンパク質のイメージングにより、ABCG23 と ABCG10 がプラスチド包膜に局在することを明らかにした (図 3)。さらにコムギ胚芽無細胞転写翻訳系を用いて、ABCG23 と ABCG10 をプロテオリポソームで単一のタンパク質として発現させることに成功した。発現させたタ

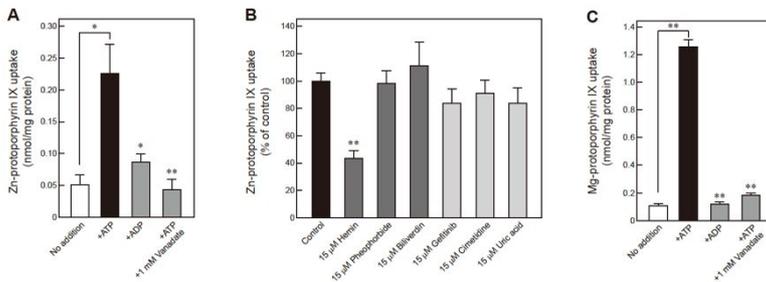


**図4 ABCG23の輸送活性**

A. ABCG23のATP依存的なZn-プロトポルフィリンIX輸送活性。B. 輸送活性の競合実験。ABCG23の輸送活性はヘム特異的な競合阻害を受ける。C. 輸送活性は光により阻害される。D. ABCG23のループ領域に存在する2つシステイン残基はヘム輸送活性に必要である。E. ABCG23はMg-プロトポルフィリンIX輸送活性を持たない。

ABCG10がMg-プロトポルフィリンIXに高い特異性を示すことを明らかにした。

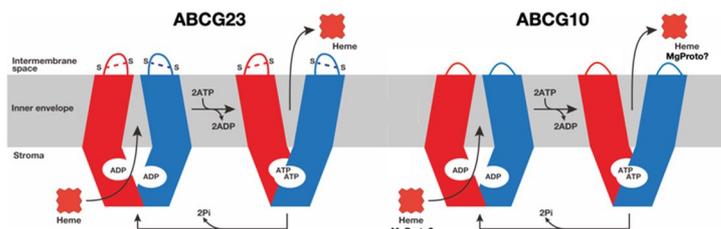
ヒト ABCG4 の膜貫通領域の間に存在するループ領域には3つのシステイン残基が存在し、分子内および分子間ジスルフィド結合を形成することが知られている。ABCG23はこのループ領域もヒト ABCG4 と相同性を示し、また領域内に2つのシステイン残基が存在していた。一方、ABCG10のループ領域にはシステイン残基は存在していなかった。そこで



**図5 ABCG10の輸送活性**

A. ABCG10のATP依存的なZn-プロトポルフィリンIX輸送活性。B. 輸送活性の競合実験。ABCG10の輸送活性はヘム特異的な競合阻害を受ける。C. ABCG10は高いMg-プロトポルフィリンIX輸送活性を持つ。

ヌナズナ ABCG23 のループ領域について解析を行った結果、同様にヘム結合に伴う、ヘム吸収スペクトルのシフトやトリプトファン残基の消光などを示すことが明らかになった。そこで、酸化還元状態におけるループ領域のヘム結合性について、ヘム添加によるトリプトファン消光実験により評価を行った結果、DTT 添加によるヘム結合性の低下が認められ、Kd 値の上昇が認められた。さらにこれらのシステイン残基を変異させた ABCG23 の輸送活性について評価した結果、これら2つのシステイン残基が Zn-プロトポルフィリンIXの輸送活性に必要であることが明らかとなった(図4D)。以上の結果から、ループ領域内における分子内ジスルフィド結合の形成が ABCG23 におけるヘム輸送活性に必要であることを見



**図6 ABCG10とABCG23の機能モデル**

ABCG23とABCG10は葉緑体の内包膜において、ストロマ側から膜間領域へのテトラピロール輸送に関与する。ABCG23はヘム特異的であり、ループ領域における分子内ジスルフィド結合が輸送活性に必要である。ABCG10はMg-プロトポルフィリンIXにも高い特異性を持つ。

ンパク質をBlue Native PAGEで解析した結果、ヒト ABCG2 同様にホモ二量体を形成すること、またヘミアガロースに結合することからヘム結合性を持つことを明らかにした。さらに、ABCG23とABCG10がATP依存的にリボソーム内にヘムアナログであるZn-プロトポルフィリンIXを輸送する活性を有することを見出した(図4A, 5A)。輸送活性はATP依存的であり、Vanadateにより阻害された。また拡散結合ドメインに保存されているグルタミン酸残基およびヒスチジン残基を変異させたタンパク質では活性が全く認められなかった(図4A)。そして競合実験から、ABCG23とABCG10はヘムに対する基質特異性が非常に高いことが明らかとなった(図4B, 5B)。また ABCG23 の輸送活性は光による低下が認められた(図4C)。

ABCG23のループ領域を大腸菌で発現させ、酸化還元状態におけるシステイン残基の状態について、マレイミド試薬であるAMS修飾によるゲルシフトによる解析を行った。その結果、これら2つのシステイン残基は分子内ジスルフィド結合を形成することを明らかにした。またヒト ABCG2 はこのループ領域だけでヘム結合性を示すことが知られていることから、シロイ

ヌナズナの ABCG23 以上のことから、ABCG23はヘム特異的のトランスporterであり、その輸送にはループ領域内における分子内ジスルフィド結合が必要なこと、また ABCG10 は Mg-プロトポルフィリンIXに高い特異性を持つトランスporterであり、ループ領域内にジスルフィド結合を形成しないことが明らかとなった。

シロイヌナズナの ABCG23

と ABCG10 の T-DNA 挿入変異株を解析した結果、それぞれ単独遺伝子を欠損した変異体では明確な表現型を示さないことが分かった。そこで、交配により二重変異体の選抜を行った。現在、ホモ *abcg10 abcg23* 変異体の選抜を行っている段階である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Shimizu T, Arithoshi T, Beatty JT, Masuda T	4. 巻 100
2. 論文標題 Persulfide-Responsive Transcription Factor SqrR Regulates Gene Transfer and Biofilm Formation via the Metabolic Modulation of Cyclic di-GMP in Rhodobacter capsulatus	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Microorganisms	6. 最初と最後の頁 908
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/microorganisms10050908	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 Shimizu T, Ida T, Antelo GT, Ihara Y, Fakhoury JN, Masuda S, Giedroc DP, Akaike T, Capdevila DA, Masuda T	4. 巻 2
2. 論文標題 Polysulfide metabolizing enzymes influence SqrR-mediated sulfide-induced transcription by impacting intracellular polysulfide dynamics	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PNAS Nexus	6. 最初と最後の頁 1-11
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pnasnexus/pgad048	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 Shimizu T, Hashimoto M, Masuda T	4. 巻 12
2. 論文標題 Thioredoxin-2 Regulates SqrR-Mediated Polysulfide-Responsive Transcription via Reduction of a Polysulfide Link in SqrR	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Antioxidants	6. 最初と最後の頁 699
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/antiox12030699	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 清水隆之、増田建	4. 巻 31
2. 論文標題 テトラピロールおよびGUN1プラスチドシグナルを介した葉緑体形成	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 50 - 62
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 Shimizu T, Hayashi Y, Arai M, McGlynn SE, Masuda T, Masuda S	4. 巻 62
2. 論文標題 Repressor Activity of SqrR, a Master Regulator of Persulfide-Responsive Genes, Is Regulated by Heme Coordination	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol	6. 最初と最後の頁 100-110
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa144	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 Shimizu T, Masuda T	4. 巻 10
2. 論文標題 The Role of Tetrapyrrole- and GUN1-Dependent Signaling on Chloroplast Biogenesis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 196
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants10020196	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 -

[学会発表] 計29件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 増田建、宮地孝明、西村浩二、清水隆之
2. 発表標題 シロイヌナズナABCトランスポーターABCG23の機能解析
3. 学会等名 第86回日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Zurina Osuman, Takayuki Shimizu, Tatsuru Masuda
2. 発表標題 Effect of Sulfide on phytochrome-dependent photomorphogenesis in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 第86回日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yingxi Chen, Kohji Nishimura, Yoshiharu Yamamoto, Takayuki Shimizu, Tatsuru Masuda
2. 発表標題 Phytochromes mediated transcription start sites of heme oxygenase 1 in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 第86回日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 高柳なつ、荒江星拓、高橋洋和、清水隆之、堀口吾朗、相田光宏、深城英弘、増田建、大谷美沙都
2. 発表標題 ヘムシグナルによる側根形成制御にはpre-mRNAスプライシング制御が介在する
3. 学会等名 第86回日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 清水隆之、有年統真、J. Thomas Batty、増田建
2. 発表標題 紅色光合成細菌における硫化水素応答性転写因子SqrRによるファージ様粒子GTAを介した遺伝子伝播の制御機構
3. 学会等名 第12回日本光合成学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 清水隆之、井田智章、Antelo GT、井原雄太、増田真二、Giedroc DP、赤池孝章、Capdevila D、増田建
2. 発表標題 硫化水素依存的な光合成の転写制御に関わるポリスルフィド代謝の解析
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 高柳なつ、荒江星拓、高橋洋和、清水隆之、堀口吾朗、相田光宏、深城英弘、増田建、大谷美沙都
2. 発表標題 地上部ヘムシグナルはpre-mRNAスプライシング制御を介して側根形態を制御する
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 岩田健太郎、後藤千恵子、福村日向丸、清水隆之、丸山海成、古谷朋之、近藤侑貴、笠原博幸、増田建、石崎公庸、深城英弘
2. 発表標題 植物の器官形成におけるシトクロムb5様ヘム結合タンパク質RLFの機能解析
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Osman Z, Shimizu T, Masuda T
2. 発表標題 Enhancement of accumulation of photosynthetic pigments and proteins during chloroplast biogenesis by sulfide in <i>Arabidopsis thaliana</i>
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Chen Y, Nishimura K, Yamamoto YY, Oka Y, Matsushita T, Shimizu T, Masuda T
2. 発表標題 Light mediates transcription start sites of heme oxygenase 1 for a cytoplasmic heme decomposition bypass in <i>Arabidopsis</i>
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 清水隆之、井田智章、Giuliano T. Antelo、井原雄太、増田真二、David P. Giedroc、赤池孝章、Daiana A. Capdevila、増田建
2. 発表標題 硫化水素依存的な光合成の転写制御に関わるポリスルフィド代謝の解析
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Zurina Osuman, Takayuki Shimizu, Tatsuru Masuda
2. 発表標題 Enhancement of accumulation of photosynthetic pigments and proteins during chloroplast biogenesis by sulfide in <i>Arabidopsis thaliana</i>
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Yingxi Chen, Kohji Nishimura, Yoshiharu Yamamoto, Yoshito Oka, Tomonao Matsushita, Takayuki Shimizu, Tatsuru Masuda
2. 発表標題 Light mediates transcription start sites of heme oxygenase 1 for a cytoplasmic heme decomposition bypass in <i>Arabidopsis</i>
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 岩田健太郎、後藤千恵子、福村日向丸、清水隆之、丸山海成、古谷朋之、近藤侑貴、笠原博幸、増田建、石崎公庸、深城英弘
2. 発表標題 植物の器官発生におけるシトクロムb5様ヘム結合タンパク質RLFの機能解析
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 高柳なつ、荒江星拓、高橋洋和、清水隆之、堀口吾朗、相田光宏、深城英弘、増田建、大谷美沙都
2. 発表標題 地上部へムシグナルはpre-mRNAスプライシング制御を介して側根形態を制御する
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 増田建、宮地孝明、西村浩二、清水隆之
2. 発表標題 シロイヌナズナABCトランスポーターABCG23の機能解析
3. 学会等名 第86回日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Zurina Osuman, Takayuki Shimizu, Tatsuru Masuda
2. 発表標題 Effect of Sulfide on phytochrome-dependent photomorphogenesis in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 第86回日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yingxi Chen, Kohji Nishimura, Yoshiharu Yamamoto, Takayuki Shimizu, Tatsuru Masuda
2. 発表標題 Phytochromes mediated transcription start sites of heme oxygenase 1 in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 第86回日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 高柳なつ、荒江星拓、高橋洋和、清水隆之、堀口吾朗、相田光宏、深城英弘、増田建、大谷美沙都
2. 発表標題 ヘムシグナルによる側根形成制御にはpre-mRNAスプライシング制御が介在する
3. 学会等名 第86回日本植物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 清水隆之、有年統真、J. Thomas Batty、増田建
2. 発表標題 紅色光合成細菌における硫化水素応答性転写因子SqrRによるファージ様粒子GTAを介した遺伝子伝播の制御機構
3. 学会等名 第12回日本光合成学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 高柳なつ、荒江星拓、高橋洋和、清水隆之、堀口吾朗、相田光宏、深城英弘、増田建、大谷美沙都
2. 発表標題 プラスチドシグナル依存的な側根形成制御におけるpre-mRNAスプライシングの役割
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 Yingxi Chen, Kohji Nishimura, Yoshiharu Y Yamamoto, Takayuki Shimizu, Tatsuru Masuda
2. 発表標題 Light- and tissue-dependent regulation of transcriptional start sites of H01 in Arabidopsis thaliana
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 清水隆之、増田真二、増田建
2. 発表標題 硫化水素による生理活性調節シグナル伝達機構の解明
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 有年統真、清水隆之、増田建
2. 発表標題 紅色光合成細菌におけるファージ様粒子GTAを介した遺伝子水平伝播の酸化ストレス応答性制御機構
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 Yingxi Chen, Kohji Nishimura, Yoshiharu Y Yamamoto, Takayuki Shimizu, Tatsuru Masuda
2. 発表標題 Light regulated transcription start sites of Heme oxygenase 1 in Arabidopsis thaliana
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 高柳なつ、荒江星拓、高橋洋和、清水隆之、堀口吾郎、相田光宏、深城英弘、増田建、大谷美沙都
2. 発表標題 Plastid stress is reflected in lateral root morphogenesis via pre-mRNA splicing regulation in plants
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Zijing L, Nishimura K, Shimizu T, Masuda T
2. 発表標題 Biochemical characterization of Arabidopsis ABC transporter that can bind to hemin
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 Zijing L, Shimizu T, Masuda T
2. 発表標題 Interaction of porphyrins with the loop region of Arabidopsis ABC transporter
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 清水隆之、増田真二、増田建
2. 発表標題 硫化水素依存的な生理活性調節におけるパースルフィド応答機構の分子基盤
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 増田建	4. 発行年 2022年
2. 出版社 NTS	5. 総ページ数 9
3. 書名 植物のヘム合成と代謝 in ヘムタンパク質の科学	

1. 著者名 日本光合成学会編	4. 発行年 2021年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 213
3. 書名 光合成	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>増田・清水研究室ホームページ  <a href="http://webpark1435.sakura.ne.jp/wp/">http://webpark1435.sakura.ne.jp/wp/</a></p>
--

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