

令和 2 年 5 月 25 日現在

機関番号：13901

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K18687

研究課題名(和文)植物の生長を規定するピロリン酸濃度の調節機構の分子生物学的解明

研究課題名(英文)Analysis of pyrophosphate regulation in plant

研究代表者

瀬上 紹嗣(Shoji, Segami)

名古屋大学・生命農学研究科・研究員

研究者番号：00765935

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：ピロリン酸(PPi)は核酸や細胞壁など生物に必須の物質を合成する際に発生する副産物であり、常に除去しなくてはならない。しかし、植物ではPPi利用酵素が複数存在するため比較的高い濃度が保たれているが、その濃度調節機構は明らかではなかった。申請者らはPPiの分解は膜輸送体である液胞膜H<sup>+</sup>-ピロホスファターゼが主に行い、すべての生物に備わる可溶性ピロホスファターゼは補助的な役割を果たすことを明らかにした。窒素源の違いによりPPiの産生量が変動する現象の発見、根端コルメラ細胞に特徴的なデンプン蓄積にPPiの蓄積が関与することなど、PPi代謝に関わる多面的な解析を展開している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ピロリン酸(PPi)はすべての生物に存在する基本代謝物質である。植物ではPPiが生長調節因子、またエネルギードナーとして働いていることが考えられるが、PPiの濃度調節は合成側ではなく分解酵素であるH<sup>+</sup>-PPaseとsPPaseが主に担うことを明らかにした。遺伝子破壊株を用いた解析によりPPi濃度は糖代謝を変動させ、細胞壁・デンプン・貯蔵油脂の含量が変化することを見出した。これらの知見から、様々な細胞が持つ固有の代謝要求を満たすためPPi濃度がそれぞれの細胞に応じて調節されている可能性を検証しており、道半ばではあるがその証拠を掴みつつある。以降の研究により実証を目指している。

研究成果の概要(英文)：Pyrophosphate (PPi) is a byproduct of essential biosynthesis reactions including nucleic acid and cell wall, therefore PPi have to be removed from cytosol for thermodynamic reason. However, PPi regulating mechanism in plant, which possess PPi utilizing enzymes and requires adequate PPi concentration, had been unknown. We revealed that PPi degradation is predominantly assumed by vacuolar H<sup>+</sup>-pyrophosphatase, and subsidiarily by soluble pyrophosphatases which found all organisms. We developed multidisciplinary analysis for PPi metabolism e.g. supplied nitrogen affect PPi production in leaves and root tip columella specific accumulation of starch is concerned with PPi accumulation.

研究分野：植物生理学

キーワード：ピロリン酸 糖代謝 細胞壁 窒素 シロイヌナズナ

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

植物細胞の特徴の一つとして、細胞体積の9割を占める液胞が挙げられる。物質の貯蔵、イオンホメオスタシスの維持、膨圧の発生などを行う液胞の機能は2種類のプロトンポンプ、すなわちATPを用いるV-ATPaseとピロリン酸(PPi)を用いるH<sup>+</sup>-PPaseにより駆動されている。申請者はこれまでに、モデル植物シロイヌナズナのH<sup>+</sup>-PPase (VHP1/FUGU5)を主な研究対象としてきた。東京学芸大学のFerjani准教授との共同研究により、H<sup>+</sup>-PPaseの機能欠損株 *fugu5* の表現型がプロトンポンプの欠損ではなく、PPiの分解不全に起因することを明らかにし、H<sup>+</sup>-PPaseが発芽時のPPi除去酵素として働くという全く新しい視点を見出した (Ferjani, (2011) *Plant Cell*)。しかし、*fugu5* は発芽以降において比較的良好な生育を示すことから、H<sup>+</sup>-PPase以外の酵素がPPi除去に関与することを予想し、動物や酵母、大腸菌などでPPi除去に働くsPPaseのホモログ(PPa1 - 5)に注目した。植物サイトゾルのPPi濃度は0.2 mMと比較的高く、加えてサイトゾル画分にはこれまでsPPase活性が見出されていなかったため、植物のPPi濃度がどのように維持されてきたかは不明であった。

申請者は本研究費取得以前にH<sup>+</sup>-PPaseとsPPaseの二重欠損株を作製し、その組み合わせにより重篤な生育不全が現れること、sPPaseのみの多重破壊株では表現型が現れにくいという予備知見を得ており、発芽以降のPPi分解においても膜タンパク質であるH<sup>+</sup>-PPaseが大きく関与していることが示唆されていた。

### 2. 研究の目的

植物のPPi濃度は、H<sup>+</sup>-PPaseとsPPaseの機能バランスにより一定の濃度域に保たれていることが考えられる。申請者はこの両酵素によってPPi濃度がどのように調節されているか、またH<sup>+</sup>-PPaseと液胞機能との関わりを解明することを目的として研究を展開している。

生体エネルギー通貨としてATPは有名であるが、同様の高エネルギーリン酸結合を有するPPiに関してはほとんど注目されていない。植物ではH<sup>+</sup>を輸送するH<sup>+</sup>-PPaseに加えていくつかPPiをエネルギーとして利用できる酵素が存在する。200以上存在するPPi発生反応の平衡はPPi濃度に大きく影響を受けることから、PPiには代謝調節因子としての側面も予想される。PPiの分布やその濃度を調節する素子を明らかにすることで、この第2のエネルギー源・代謝調節因子の役割について基盤となる知見を得る。

### 3. 研究の方法

以下の細目を設定し、研究を展開した。

#### (1) PPi分解酵素の役割分担の解明

H<sup>+</sup>-PPaseについては組織・細胞内局在解析が終了していたが (Segami (2014) *Plant Cell*)、sPPaseについてはまったく未着手であったため、AtPPa1-5において自己プロモーター下で駆動するGFP融合タンパク質を作製し、その細胞内・組織局在を解析すると共に、特異抗体を用いた免疫化学的手法でもその組織存在量を求めた。加えてH<sup>+</sup>-PPaseとsPPaseの二重・三重破壊株を作製し解析することで、PPiホメオスタシスの観点からのH<sup>+</sup>-PPaseとsPPaseの各組織における重要性、PPi蓄積による致死点の探索、別の種類のPPi除去酵素の存在の評価などを行った。

#### (2) H<sup>+</sup>-PPaseとsPPaseの性能差の解析

植物抽出液を用いたsPPase活性の検出は、液胞に多量に存在する非特異的なホスファターゼにより困難であった。そこで、H<sup>+</sup>-PPase機能欠損株 *fugu5* にH<sup>+</sup>-PPaseプロモーター下でsPPaseを発現させた株を作製し、sPPaseによるH<sup>+</sup>-PPaseの代替が可能かを検証した。また、酵母で内在のsPPaseを誘導的に欠損する株を作製し、これにシロイヌナズナのsPPaseを導入することでPPi分解活性の *in vivo*における検証を行った。

#### (3) PPiにより調節される生理現象の解析

PPase機能欠損株における代謝物の変動から、PPiにより制御を受ける経路の同定を目指した。*fugu5 ppa1*では細胞形態がセルロース合成阻害剤添加時に似ていること、低浸透圧により根端が破裂すること、異所的なデンプンの蓄積が見られることから、細胞壁合成の材料(UDP-Glc)がPPi蓄積によりプラスチドのデンプン合成に流れていると予想した。検証のため、セルロース染色試薬を用いたセルロース量の比較定量、透過型電子顕微鏡による細胞壁の観察、不溶性画分を用いた細胞壁成分の解析を行った。また、代謝産物の変動から上記の仮説を検証するため、CE-TOF MSにより代謝物解析を行い、H<sup>+</sup>-PPaseとsPPaseの欠損により変動を受けた代謝産物を同定した。

#### (4) 器官特異的な PPi 濃度調節の発見

H<sup>+</sup>-PPase 可視化株 VHP1-mGFP の解析から、VHP1 はほとんどすべての細胞に存在するものの根端のコルメラ 1, 2 層のみ極端に発現レベルが低いことを見出した (Segami (2014) Plant Cell)。ここはアミロプラストを形成し、その沈む方向から重力感知を行う機能を担っている。一方、*fugu5 ppa1* では様々な組織において異所的にアミロプラストが形成されていた。これらの理由から、コルメラでは PPi 濃度を局所的に上昇させており、アミロプラストの形成がされやすい環境を整えているという仮説を立てた。コルメラ特異的な ADF9 プロモーター下で VHP1 や各種 sPPase を発現させる株を作製し、アミロプラスト量を解析した。

#### (5) 窒素源の違いに起因する *fugu5* 表現型変動の解析

H<sup>+</sup>-PPase 機能欠損株 *fugu5* や *vhp1-1* を MGRL 培地において生育させると、本葉の基部において壊死が発生するという表現型を発見した。これは PPi 代謝と窒素代謝に繋がりをあることを示唆する。壊死の発生しない MS 培地と比較することにより、MGRL 培地において NH<sub>4</sub><sup>+</sup> が含まれないことが *fugu5* における壊死を引き起こしていることを突き止めた。また表現型の発生には培地への地上部の接触が必要であった。

窒素源の違いによる表現型が、プロトンポンプと PPi 分解のどちらに依存するのかを明らかにするために、PPi の定量や酵母 sPPase による相補試験を行った。培地への接触への依存性については、*fugu5 ppa1* の解析結果から PPi の蓄積による細胞壁の弱体化が予想されたため、細胞壁染色により窒素源の違いによるグルカン量の変化を解析すると共に、クチクラ層の欠損をトルイジンブルー染色により検出した。*fugu5* では H<sup>+</sup>-PPase 以外の酵素により PPi 代謝が行われているが、PPi 分解酵素の窒素源による変動を解析することで、PPi の分解と合成のどちらに変動があるかを検証した。

## 4. 研究成果

### 研究の主な成果

H<sup>+</sup>-PPase と sPPase の二重破壊株の解析から、H<sup>+</sup>-PPase と sPPase の双方が植物サイトゾルの PPi 分解に関与すること、sPPase のみの多重破壊株に目立った表現型がないことから H<sup>+</sup>-PPase が主要な PPi 分解を担うことを明らかにした。多重破壊株の表現型比較および GFP 融合タンパク質による解析により、VHP1, PPa1 が地上部、地下部共に広範に存在し、*fugu5 ppa1* が最も重篤な表現型を示すことから生理的にも重要であり、また PPa2 は根の先端と葉肉細胞、PPa4 は葉と根の表皮において PPi 分解を担当することを明らかにした。破壊株の存在しない PPa3 は栄養成長組織にタンパク質としても検出されなかったが、花粉において強い発現を示しており、これまでに作製した多重破壊株にも花粉に関わる表現型がなかったことから花粉において重要な役割を持つことが示唆された。PPa5 は二重破壊株では表現型が得られなかったが、*fugu5 ppa1 ppa5* では根において根毛細胞系列が死んでおり、根の長さが著しく短縮した。これは GFP の局在パターンとも一致していた。

黄化芽生えの解析では、シヨ糖不添加で育成した *fugu5 ppa1* では PPi 濃度が 6.6 倍に上昇していた。意外なことに、PPi 濃度が 1.6 倍になる *fugu5* 単独破壊株では含有するシヨ糖濃度が低下するが (Ferjani (2011) Plant Cell)、*fugu5 ppa1* では逆に野生型よりも上昇しており、また大量のデンプンの蓄積が見られた。*fugu5 ppa1* では細胞壁セルロース量の減少が染色試薬 S4B による画像解析、不溶性画分の糖分析から明らかとなり、また不完全な細胞板の形成とアニリンブルー染色によるカロースの減少の関連が示唆された。*fugu5* 単独破壊株では PPi が蓄積することで UDP-glucose pyrophosphorylase の活性が阻害され、シヨ糖や細胞壁の材料となる UDP-Glc が減少することが共同研究者の Ferjani 准教授のチームから発表されたが (Ferjani (2018) Sci. Rep.)、我々の *fugu5 ppa1* では更に過剰な PPi が蓄積することで広範な代謝経路が阻害された結果、逆にシヨ糖の余りが発生したと考えている。デンプンの合成では PPi が発生するが、デンプンの合成場所であるプラスチドには PPa6 が存在しており、ここでの PPi 分解は正常に行われるため、過剰となったヘキサースリン酸がプラスチドにおいてデンプンとして貯蔵されたと考えている。なお、論文には掲載できていないが、*fugu5 ppa1* における代謝解析を行っており、UDP-Glc の減少とヘキサースリン酸の上昇の他、クエン酸などの一次代謝産物の大幅な増大を検出している。

H<sup>+</sup>-PPase はプロトンポンプとしての活性も有し、他にも UGPase や PFP、PPDK など PPi 利用酵素が植物細胞内には存在するため、一定濃度の PPi は保たれる必要がある。そのため、H<sup>+</sup>-PPase が PPi をエネルギー源として利用しつつ、処理できない PPi が発生した時に sPPase が補助的に働くことで安全性を担保しているというモデルを提唱した。

培地にアンモニウムイオンが含まれず、硝酸のみが窒素源の場合、*fugu5* では分裂組織である

葉の基部に死細胞が出現していた。この表現型は葉と培地との接触が必要であるが、クチクラ層を染色するトルイジンブルー染色で局所的なクチクラ層の欠損を、カルコフロー染色により最外層の細胞壁の発達遅れを検出したことから、自発的な細胞死ではなく外部からの水の透過性やストレス耐性が変化した結果であると考えられた。酵母 sPPase である IPP1 によりこの表現型は完全に相補されること、アンモニウムイオン非存在下の *fugu5* で PPi 量が増大したことから、プロトンポンプ欠損による表現型ではなく PPi 蓄積が原因であることが確認された。*fugu5 ppa1* と *fugu5 ppa4* ではアンモニウムイオン非存在下で本葉に重篤な壊死が発生したことから、PPa1 と PPa4 が *fugu5* 単独破壊株の葉の表皮において PPi 分解を担っていることが示唆されたが、アンモニウムイオンの有無により PPa1 と PPa4 の発現は変動せず、またアンモニウムイオン存在下でも *fugu5 ppa1 ppa2* と *fugu5 ppa1 ppa4* で nearly lethal の表現型が出現したことから、PP1, PPa4 以外の PPi 分解酵素の関与も考えにくく、窒素源の違いがもたらす代謝系の変動が PPi の生産変動を引き起こしたことが示唆された。シロイヌナズナにおける硝酸の同化は地上部で行われるが、PPi が直接発生する反応は存在しないため、NAD 合成などの周辺反応が関与していることが予想されたが、経路の特定は更なる代謝解析やトランスクリプトーム解析が必要であり、今後の課題である。

これらの結果は Fukuda et al. (2016) *Frontiers in Plant Science*, Segami et al. (2018) *The Plant Cell* として発表されたと共に、Fukuda et al. (2020) *Frontiers in Plant Science* に採録予定である。

VHP1 発現の極めて少ない根端コルメラ細胞特異的に VHP1 を発現させることにより、野生型と比較してデンプン量が減少することを発見した。この表現型は培地への糖の添加や日長条件に大きく影響を受け、糖不添加かつ暗条件直後において最も顕著であった。このことから、重力感知に必要なアミロプラストを糖が減少するような代謝環境においても維持するために、PPi を高めに保っていることが示唆された。予備的ではあるが、重力屈性への影響も検出している。

また、予想外なことに液胞の形状が大きく変化しており、コルメラ 1-2 層において野生型では複数の小さい液胞が存在するが、ADF9:VHP1 では中心液胞が大きく膨らんでいた。これは H<sup>+</sup>-PPase がプロトンポンプ活性を介して膨圧の発生に関与することを示す初めての結果である可能性が高い。

## 得られた成果の国内外における位置づけとインパクト

PPi はその過剰蓄積から致死に至る毒性から、単純に分解すればよいというのが一般的な認識である。しかし、植物では PPi を積極的に利用している。本研究結果により、植物に特異的な H<sup>+</sup>-PPase とユビキタスに存在する sPPase を両方使い、安全かつ有用に PPi を活用している機構が見えてきた。H<sup>+</sup>-PPase はその過剰発現株が生育増大や塩耐性の付与などの有用な形質を与えることから、農業的にも注目されている。しかし、これまでの研究ではプロトンポンプ活性のみ注目されていたが、PPi の代謝において H<sup>+</sup>-PPase が最も主要な役割を担うことは申請者が初めて明らかにし、国際的に大きな影響力を持つ *The Plant Cell* 誌に採録された。これまでに得られてきた知見についての理解の転換を促し、表現型の真の理解と応用にもつながるインパクトの大きい仕事であると信じる。他の研究グループは現在、篩部における H<sup>+</sup>-PPase の働きに注目しており、H<sup>+</sup>-PPase が細胞膜にも存在し、プロトンポンプの逆流により PPi を生産して糖代謝系の作動に用いるという仮説を提唱している。これは我々の細胞内局在解析結果とは矛盾しており、検証が必要であるが、ともあれ植物の PPi 代謝を取り巻く研究環境はこの 10 年で大きく様変わりしてきた。そのなかでも我々は牽引的な立場に位置する。

## 今後の展望

コルメラ細胞を材料とした PPi 濃度調節による代謝最適化の仮説検証はまだ道半ばであり、今後も研究を継続していく。仮説の立証には組織間における PPi 濃度の差を直接的に定量することが求められるが、PPi センサーの開発は本研究課題において未達成となっており、開発を続けていきたい。

H<sup>+</sup>-PPase と sPPase が PPi 分解を担うことは明らかとなったが、PPi 濃度は下げすぎても生育に悪影響が出ることが知られており、両酵素の組み合わせによりどのように最適な濃度に設定されるのかは分かっていない。H<sup>+</sup>-PPase はプロトンポンプであるため、主に V-ATPase により決定される液胞の H<sup>+</sup>濃度が PPi 濃度とリンクしている可能性も考えられる。また、応用を見据えた研究として、sPPase の破壊と H<sup>+</sup>-PPase の過剰発現を組み合わせることで、液胞輸送機能を強化することを計画しており、今後も進めていきたい。

予期していなかった新たな知見

解析の途中において、植物形質転換バイナリーベクターである pFast-G を使用した際に、可視化マーカーとして用いられている OLE1-GFP が GFP を介した二量体化により結合し、オイルボディを凝集させ、形質転換体芽生えの生長を抑制するという現象を発見した。申請者達は 2014 年に GFP による二量体化が液胞膜同士を結合させる現象を発見し、1 アミノ酸変異によりそれが解消することを Segami et al. (2014) Plant Cell として報告している他、未発表データとして、液胞膜同士が結合した株では生長が抑制されることを見出していた。pFast-G は国内外の様々な研究室で使用されていることから本知見には実利的な重要性があると判断し、モノマー化した pFast-G を作製したところ予想通り生育阻害が大幅に解消されることを見出した。製作者たちとの共同研究を展開しており、論文投稿に足るデータが揃いつつある。

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 3件）

1. 著者名 Segami Shoji, Tomoyama Takaaki, Sakamoto Shingo, Gunji Shizuka, Fukuda Mayu, Kinoshita Satoru, Mitsuda Nobutaka, Ferjani Ali, Maeshima Masayoshi	4. 巻 30
2. 論文標題 Vacuolar H <sup>+</sup> -Pyrophosphatase and Cytosolic Soluble Pyrophosphatases Cooperatively Regulate Pyrophosphate Levels in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1040~1061
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.17.00911	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 Segami Shoji, Asaoka Mariko, Kinoshita Satoru, Fukuda Mayu, Nakanishi Yoichi, Maeshima Masayoshi	4. 巻 59
2. 論文標題 Biochemical, Structural and Physiological Characteristics of Vacuolar H <sup>+</sup> -Pyrophosphatase	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1300-1308
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcy054	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 Fukuda, M., Segami, S., Tomoyama, T., Asaoka, M., Nakanishi, Y., Gunji, S., Ferjani, A. and Maeshima, M.	4. 巻 7
2. 論文標題 Lack of H <sup>+</sup> -pyrophosphatase Prompts Developmental Damage in <i>Arabidopsis</i> Leaves on Ammonia-Free Culture Medium	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Frontiers in plant science	6. 最初と最後の頁 819
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2016.00819	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 Asaoka, M., Segami, S., Ferjani, A., Maeshima, M.	4. 巻 7
2. 論文標題 Contribution of PPi-hydrolyzing function of vacuolar H <sup>+</sup> -pyrophosphatase in vegetative growth of <i>Arabidopsis</i> : Evidenced by expression of uncoupling mutated enzymes.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Frontiers in plant science	6. 最初と最後の頁 415
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2016.00415	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 Fukuda, M., Mieda, M., Sato, R., Kinoshita, S., Tomoyama, T., Ferjani, A., Maeshima, M. and Segami, S.	4. 巻 -
2. 論文標題 Lack of vacuolar H <sup>+</sup> -pyrophosphatase and cytosolic pyrophosphatases causes fatal developmental defects in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in plant science	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) 10.3389/fpls.2020.00655	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15件(うち招待講演 1件/うち国際学会 3件)

1. 発表者名 瀬上 紹嗣, 木下 悟, 島田 貴士, 嶋田 知生, 西村 いくこ, 前島 正義
2. 発表標題 GFP やTagRFP によるオイルボディ、液胞の形態と植物生長への人為的影響
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 植田 美那子, 木全 祐資, 田中 小百合, 加藤 壮英, 桧垣 匠, 栗原 大輔, 山田 朋美, 安藤 奈央恵, 森田(寺尾)美代, 瀬上 紹嗣, 前島 正義, 馳澤 盛一郎, 桑田 啓子, 佐藤 綾人, 鈴木 孝征, 東山 哲也, 田坂 昌生
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける初期胚のライブイメージング
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 木下悟、瀬上紹嗣、前島正義
2. 発表標題 ピロリン酸が根端コルメラ細胞のデンプン蓄積に与える影響の解析
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 木下悟、瀬上紹嗣、前島正義
2. 発表標題 シロイヌナズナのコレラ細胞におけるピロリン酸分解酵素の生理的重要性
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 瀬上紹嗣、巴山貴晶、坂本真吾、郡司玄、福田茉由、木下悟、Ali Ferjani、前島正義
2. 発表標題 液胞膜H <sup>+</sup> -ピロホスファターゼと可溶性ピロホスファターゼが協働してピロリン酸レベルを調節する
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 福田茉由、瀬上紹嗣、Ali Ferjani、前島正義
2. 発表標題 ピロリン酸が植物の形態形成と成長に与える影響の分子生物学的解析.
3. 学会等名 日本農芸化学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 瀬上紹嗣、木下悟、島田貴士、嶋田知生、西村いくこ、前島正義
2. 発表標題 GFP等の融合タグによるオルガネラ形態と生長への人為的影響
3. 学会等名 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 木下悟、瀬上紹嗣、前島正義
2. 発表標題 Physiological Importance of Pyrophosphatases in Lateral Nectary of <i>Arabidopsis thaliana</i> .
3. 学会等名 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木下悟、瀬上紹嗣、前島正義
2. 発表標題 Physiological importance of gene suppression of H <sup>+</sup> -pyrophosphatase in columella cells of <i>Arabidopsis thaliana</i> .
3. 学会等名 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 巴山貴晶、瀬上紹嗣、前島正義
2. 発表標題 Contribution of soluble and H <sup>+</sup> translocating pyrophosphatases to pyrophosphate homeostasis.
3. 学会等名 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Fukuda, M., Segami, S., Asaoka, M., Gunji, S., Ferjani, A., and Maeshima, M.
2. 発表標題 Lack of H <sup>+</sup> -pyrophosphatase prompts developmental damage in <i>Arabidopsis</i> leaves on ammonia-free
3. 学会等名 17th International Workshop on Plant Membrane Biology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Maeshima M, Segami S, Fukuda M, Asaoka M, Ferjani A
2. 発表標題 Dual functions of vacuolar H <sup>+</sup> -pyrophosphatase: vacuolar acidification and P <sub>Pi</sub> homeostasis.
3. 学会等名 17th International Workshop on Plant Membrane Biology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Segami, S. and Maesima, M.
2. 発表標題 Dynamics of vacuoles and H <sup>+</sup> -pyrophosphatase visualized by monomeric green fluorescent protein in Arabidopsis.
3. 学会等名 17th International Workshop on Plant Membrane Biology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Segami, S., Fukuda, M., Mieda, M., Sato, R., Kinoshita, S., Tomoyama, T., Ferjani, A., Maeshima, M.
2. 発表標題 代謝の変動によるピロリン酸の濃度変化はピロホスファターゼの協働により抑制される
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 瀬上 紹嗣, 木下 悟, 島田 貴士, 嶋田 知生, 西村 いくこ, 前島 正義
2. 発表標題 GFP やTagRFP によるオイルボ ディ・液胞形態と植物生長への 人為的影響
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

小さなエネルギー分子の代謝の仕組みを発見！～植物のピロリン酸代謝は2種類の酵素が協働～  
[http://www.nagoya-u.ac.jp/about-nu/public-relations/researchinfo/upload\\_images/20180625\\_agr\\_1.pdf](http://www.nagoya-u.ac.jp/about-nu/public-relations/researchinfo/upload_images/20180625_agr_1.pdf)

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