

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 4 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03780

研究課題名(和文) イネ根におけるアンモニウム態窒素過剰吸収抑制機構の分子統御基盤の解明

研究課題名(英文) Molecular mechanism to prevent excessive uptake of an ammonium nutrient into rice roots

研究代表者

早川 俊彦 (HAYAKAWA, Toshihiko)

東北大学・農学研究科・准教授

研究者番号：60261492

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,600,000円

研究成果の概要(和文)：窒素は、植物の生育や作物の生産性を決定する多量必須栄養素である。湛水下水田栽培されるイネは、主に土壌中のアンモニウム態窒素を根で吸収する。しかし、高濃度アンモニウム供給は多くの陸上植物に有害なため、根細胞原形質膜高親和性アンモニウム輸送系(HATS)のアンモニウム吸収能力は、細胞外アンモニウム濃度の上昇に伴い抑制される。本研究では、充足濃度アンモニウムを与えたイネ幼植物の根では、タンパク質リン酸化酵素ACTPK1が高蓄積し、ACTPK1がHATS構成アンモニウム輸送体1;2 (AMT1;2)のC末端側の453番目のスレオニン残基をリン酸化して、AMT1;2を不活性化することを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

近年、アンモニウム感受性かつモデル植物のシロイヌナズナの根のアンモニウム吸収を負に制御するCBL1/CIPK23が報告された[Straub et al. (2017) Plant Cell 29:409-422]が、本研究では、世界に先駆けて好アンモニウム性かつ世界人口の半数以上が主食とする作物のイネの根のアンモニウム吸収を負に制御するACTPK1を同定した[Beier et al. (2018) Plant J. 93: 992-1006]。本研究成果は、好アンモニウム性作物であるイネのアンモニウム利用の効率化やアンモニウム感受性植物への耐性付与などの分子育種につながると期待される。

研究成果の概要(英文)：Nitrogen is a major limiting nutrient in plant growth and productivity. In flooded paddy soils, wetland rice, an important mainstay crop, preferentially takes up ammonium as an abundant inorganic nitrogen source. However, an ammonium supply at high concentration is frequently toxic to many terrestrial plants. Therefore, ammonium influx into plant roots via the high-affinity transport system (HATS) is down-modulated under elevated external ammonium. HATS-responsible, plasma membrane-located ammonium transporter 1 (AMT1) proteins are inactivated via phosphorylation of the conserved threonine residue at the cytoplasmic carboxyl-tail under elevated external ammonium. We identified the role of a protein kinase, ACTPK1, in phosphorylation and inactivation of ammonium-induced AMT1;2 in ammonium-preferring rice grown under sufficient ammonium. This finding will help to improve nitrogen use efficiency in rice and confer ammonium-resistance on ammonium-sensitive plants.

研究分野：植物栄養学・土壌学

キーワード：植物代謝調節 植物栄養学 遺伝子 酵素 シグナル伝達

1. 研究開始当初の背景

窒素は、植物・作物の生育や生産性を根源的に規定する重要な多量必須元素である。植物は生育環境の利用可能な窒素の質的・量的変動に適応するため、窒素の吸収・利用の精緻かつ複雑な生存戦略的制御機構を獲得していると推察される。イネは世界人口の約半数が糧とする主要穀物である。嫌氣的な冠水下の水田で広く栽培されるイネは、主にアンモニウム (NH_4^+) を吸収・利用する。しかし、mM 程度の NH_4^+ の単一窒素源供給は、多くの陸上植物に有害であり、生育障害を引き起こす(引用文献①)。 NH_4^+ 毒性機構は、未だ明確ではないが、多くの提案された諸病因説では、本質的に根の NH_4^+ のフラックスと初期同化が鍵となる。従って、イネは高効率な NH_4^+ の吸収・同化機構を獲得していると考えられる。

植物根細胞の原形質膜には、高親和性 (HATS) と低親和性 (LATS) の NH_4^+ 吸収系が存在する(引用文献②)。低・充足濃度 (~1 mM) NH_4^+ 供給下では、飽和型能動輸送の HATS が機能し、一方、高濃度・過剰 NH_4^+ 供給下では、さらに、非飽和型受動輸送の LATS が機能する。ここで、細胞内への NH_4^+ 過負荷回避のため、 NH_4^+ 供給濃度上昇にตอบสนองして、好 NH_4^+ 性イネの根の HATS は、その輸送活性の V_{max} 低下と K_m 増加を伴う負の制御を受ける。この HATS 制御は、 NH_4^+ 感受性のシロイヌナズナでも生じ(引用文献③)、植物の基本 NH_4^+ 毒性回避機構と推察される。近年、シロイヌナズナ根で、1) アンモニウム輸送体 1 (AMT1) が HATS の主因子であること(引用文献④)、2) 高 NH_4^+ 供給下で、AMT1 は、転写抑制を受け、かつ、活性型 AMT1 が、そのサイトゾル露出 C 末端領域保存スレオニン (Thr) 残基の細胞外 NH_4^+ 濃度に応じたリン酸化を介して、 NH_4^+ 輸送活性阻害されること(引用文献⑤)、3) 過剰 NH_4^+ 供給下で、AMT1;3 がエンドサイトーシスにより原形質膜から除去されること(引用文献⑥)が示された。しかし、上記リン酸化調節に関わるタンパク質リン酸化酵素は未同定であり、 NH_4^+ 供給上昇に伴う根 HATS の負の制御における情報感知・伝達も含めた詳細な分子機構は不明であった。また、植物の NH_4^+ とその量の情報伝達遺伝子発現モジュール(受容体・情報伝達因子・転写因子・シス配列)の分子実態は不明なままであった。

2. 研究の目的

本研究代表者らは、イネ根での吸収 NH_4^+ のグルタミン (Gln)・グルタミン酸 (Glu) への初期同化を、 NH_4^+ 供給後の根表層細胞群で、AMT1;2 の発現と協調して高発現するサイトゾル型高機能グルタミン合成酵素 1;2 (GS1;2) と NADH-グルタミン酸合成酵素 1 (NADH-GOGAT1) が担うことを確認した(引用文献⑦、⑧)。さらに、トランスクリプトーム検索により、充足濃度 NH_4^+ 供給にตอบสนองして、イネ根で高発現するタンパク質リン酸化酵素遺伝子 (*ACTPK1*) を見出した。また、イネ AMT1 群でも被リン酸化 Thr 残基が保存されていた。

本研究では、*ACTPK1* に着目して、イネ根における NH_4^+ の吸収適正化・過剰吸収抑制の分子機構を解明する。具体的には以下の研究を行う。

- (1) 上記分子機構の仮説作用点である *ACTPK1* によるリン酸化を介した HATS の NH_4^+ 吸収の負の制御機構の立証と解明を目指す。
- (2) 上記分子機構発動の仮説初発・上流となるイネ根 *ACTPK1* 遺伝子の充足濃度 NH_4^+ 供給応答発現機構の解明を目指す。

3. 研究の方法

(1) *ACTPK1* 欠損変異体イネとその対照系統の単離と植物栽培

レトロトランスポゾン *Tos17* が、*ACTPK1* ゲノム遺伝子の第 8 エキソンまたは第 13 エキソンにヘテロ挿入されたイネ (日本晴) 変異体種子をイネゲノムリソースセンターから入手した。これらの自家受粉後代から、*Tos17* 挿入 *ACTPK1* 遺伝子ホモ接合体と *Tos17* 非挿入 *ACTPK1* 遺伝子ホモ接合体 (対照系統) の各 2 アリルを、PCR ジェノタイピング法で選抜した。その後、*Tos17* 挿入 *ACTPK1* 遺伝子ホモ接合体における *ACTPK1* の mRNA とタンパク質の欠損を確認した。これらの幼植物を発芽後から、種々の濃度の NH_4Cl を単独の窒素源として、ガラス温室または人工気象器で 10 日間水耕栽培した。水耕液は毎日更新した。

(2) 発現解析

各器官の mRNA は定量 RT-PCR 解析し、タンパク質は特異抗体を用いてウェスタン解析した。AMT1 の C 末端領域リン酸化保存 Thr 残基を特異的に認識する抗体と、AMT1;1 と AMT1;2 の C 末端領域を特異的に認識する抗体および *ACTPK1* 特異抗体を作成した。また、mRNA の細胞分布は *in situ* ハイブリダイゼーション解析した。

(3) 表現型解析

地上部長・根長の測定、全自動元素分析装置を用いた全窒素含量・全炭素含量解析、AccQ-tag 誘導体-HPLC 法を用いた遊離 NH_4^+ ・アミノ酸含量解析、全自動元素分析装置・安定同位体比質量分析計を用いた $^{15}\text{NH}_4^+$ 吸収速度解析を行った。

(4) 機能相補解析

ACTPK1 遺伝子自己プロモーターの下流に ACTPK1 cDNA と緑色蛍光タンパク質(GFP) 遺伝子を接続したキメラ遺伝子を、アグロバクテリウム法で、ACTPK1 欠損変異体イネに導入し、形質転換イネを作成した。充足濃度 NH_4^+ 供与下の後代幼植物の導入遺伝子発現、地上部長・根長および $^{15}\text{NH}_4^+$ 吸収速度の解析を行った。

イネ AMT1 群の野生型または被リン酸化候補 C 末端保存 Thr (一文字標記: T) 残基のリン酸化模倣アスパラギン酸(Asp, D)置換変異体・脱リン酸化模倣アラニン(Ala, A)置換変異体(AMT1;1, T452D, T452A; AMT1;2, T453D, T453A; AMT1;3, T455D, T455A)の酵母内発現プラスミドを作成した。これらの発現プラスミドを、原形質膜 NH_4^+ 輸送体 MEP 欠損酵母(31019B 株)に導入後、0.2 mM と 1 mM の NH_4^+ 供与下で 生育回復試験を行った。

(5) *In vitro* タンパク質リン酸化解析

組換え(r)ACTPK1 およびイネ AMT1 の野生型または被リン酸化候補 C 末端保存 Thr 残基の脱リン酸化模倣 Ala 置換変異体の各 C 末端領域ペプチドを、大腸菌内大量発現後に高度精製した。試験管内での、上記各 C 末端領域ペプチドに対する rACTPK1 のリン酸化活性を、Phos-tag SDS-PAGE 解析とウエスタン解析した。

(6) *In vivo* 相互作用解析

構成的発現 CaMV35S プロモーター制御下で、ACTPK1 と各 AMT1 を N 末端側 EGFP 断片または C 末端側 EGFP 断片と融合させたキメラタンパク質遺伝子を発現する蛍光タンパク質再構成(BiFC)法プラスミドを作成した。これらの発現プラスミドをタマネギ表皮細胞中に、粒子銃法で共導入して一過的共発現させ、相互作用に依存した再構成 EGFP 蛍光を共焦点レーザー顕微鏡解析した。

(7) イネ培養細胞プロトプラストを用いた遺伝子プロモーター活性解析

イネ根由来の培養細胞(0c)のプロトプラストでの一過的な NH_4^+ 応答遺伝子発現解析系を構築した。ACTPK1 遺伝子 5' 上流域-GFP レポーター遺伝子融合コンストラクトまたは同遺伝子 5' 上流域-ルシフェラーゼレポーター遺伝子融合コンストラクトを、イネ培養細胞プロトプラストにポリエチレングリコール(PEG)法により導入後、 NH_4^+ 処理して、共焦点レーザー顕微鏡解析またはデュアルルシフェラーゼ活性測定を行った。同 5' 上流域部分欠失 DNA 断片融合レポーター遺伝子の低濃度と充足濃度の NH_4^+ 供給下のイネ培養細胞プロトプラストでの一過的発現解析を行った。

4. 研究成果

(1) ACTPK1 によるリン酸化を介した HATS の NH_4^+ 吸収の負の制御機構

充足濃度 NH_4^+ 供給下イネ根では、ACTPK1 の転写・翻訳産物が NH_4^+ 濃度依存的に蓄積した。ACTPK1 欠損変異体イネ幼植物では、充足濃度 NH_4^+ 供給下で、HATS 活性の V_{max} 低下を介した下方調節が障害を受けて NH_4^+ 吸収が増加するとともに、 NH_4^+ 同化と窒素利用が促進されて地上部の生育が増加した。自己プロモーター制御の ACTPK1-GFP 遺伝子が導入された ACTPK1 欠損変異体では、充足濃度 NH_4^+ 供給下で、上記表現型が野生型と同等のレベルに回復した。また、ACTPK1-GFP は、根の表層・中心柱細胞群や根毛の主原形質膜近傍に蓄積した。In situ ハイブリダイゼーション解析の結果、充足濃度 NH_4^+ 供給下のイネ幼植物の根では、ACTPK1 mRNA の発現細胞は、上記の ACTPK1-GFP の蓄積細胞と一致し、かつ、主たる原形質膜 NH_4^+ 輸送体の AMT1;1 および AMT1;2 の mRNA 発現細胞と重複した。

一方、原形質膜 NH_4^+ 吸収系欠損酵母での異種発現系を用いて、C 末端保存 Thr 残基をリン酸化模倣変異させたイネ AMT1 群の NH_4^+ 輸送の不活性化を確認した。試験管内で、rACTPK1 は AMT1;1 と AMT1;2 の C 末端保存 Thr 残基をリン酸化できた。また、タマネギ表皮細胞における一過的 BiFC 解析により、植物細胞内で ACTPK1 と AMT1;2 が原形質膜で直接相互作用することを確認した。さらに、充足濃度 NH_4^+ 供給下の ACTPK1 欠損変異体イネ幼植物根での保存 Thr 残基リン酸化 AMT1 の著しい減少を確認した。

以上より、充足濃度の NH_4^+ を与えたイネ幼植物の根では、ACTPK1 が高蓄積し、ACTPK1 が HATS を構成する AMT1;2 の C 末端側の保存された 453 番目の Thr 残基をリン酸化して、AMT1;2 を不活性化することが明らかとなった(図 1)。また、この充足濃度 NH_4^+ 供給に応答した、

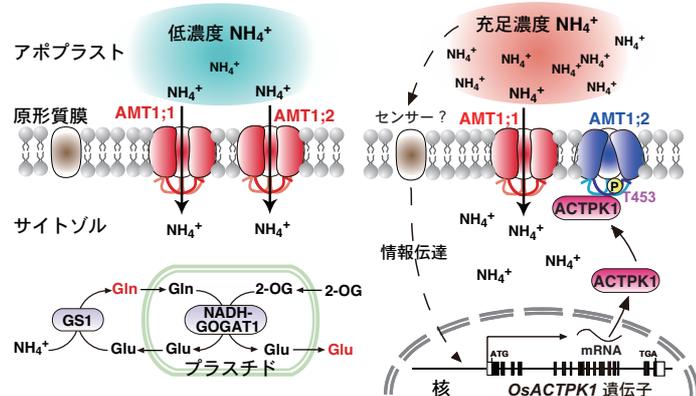


図 1 充足濃度のアンモニウム態窒素栄養を与えたイネ幼植物の根における ACTPK1 によるアンモニウム吸収制御

ACTPK1によるNH₄⁺吸収の負の制御は、イネ根細胞内のNH₄⁺同化能力を飽和させないように、NH₄⁺の吸収を調節する役割を担うことが示唆された。

この成果は、国際学術雑誌 *The Plant Journal* 誌 (Beier, M.P., Obara, M., Taniai, A., Sawa, Y., Ishizawa, J., Yoshida, H., Tomita, N., Yamanaka, T., Ishizuka, Y., Kudo, S., Yoshinari, A., Takeuchi, S., Kojima, S., Yamaya, T., Hayakawa, T., Lack of ACTPK1, an STY kinase, enhances ammonium uptake and use, and promotes growth of rice seedlings under sufficient external ammonium, *Plant J.*, 93 巻、(2018)、992-1006. IF = 6.141) で公表した。また、第 4 回植物窒素栄養国際会議(The 4th International Symposium on the Nitrogen Nutrition of Plants: 2019 年 9 月 21 日-25 日、中国、南京)でポスター発表し、優秀ポスター賞に選ばれるなど、国内外の研究者から高い評価を得た。

近年、NH₄⁺感受性かつモデル植物のシロイヌナズナの根のNH₄⁺吸収を負に制御する CBL1/CIPK23 が報告された(引用文献⑨)が、本研究では、世界に先駆けて好 NH₄⁺性かつ世界人口の半数以上が主食とする作物のイネの根のNH₄⁺吸収を負に制御する ACTPK1 を同定した。本研究成果は、好 NH₄⁺性作物であるイネのNH₄⁺利用の効率化やNH₄⁺感受性植物への耐性付与などの分子育種につながると期待される。

(2) イネ根 ACTPK1 遺伝子の充足濃度 NH₄⁺供給応答発現機構

イネ根由来培養細胞のプロトプラストでの一過的な NH₄⁺応答遺伝子発現解析系を構築した。ACTPK1 遺伝子 5' 上流域-GFP レポーター遺伝子融合コンストラクトまたは同遺伝子 5' 上流域-ルシフェラーゼレポーター遺伝子融合コンストラクトを、イネ培養細胞プロトプラストに PEG 法により導入後、NH₄⁺処理して、共焦点レーザー顕微鏡解析またはデュアルルシフェラーゼ活性測定を行った。その結果、同遺伝子 5' 上流域の NH₄⁺濃度依存的な発現応答を確認できた。同 5' 上流域部分欠失 DNA 断片融合レポーター遺伝子の低濃度と充足濃度の NH₄⁺供給下のイネ培養細胞プロトプラストでの一過的発現解析系で、充足濃度 NH₄⁺供給応答制御領域候補を選抜した。

植物の充足 NH₄⁺供給応答遺伝子発現モジュール(受容体・情報伝達因子・転写因子・シス配列)は不明であるが、ACTPK1 遺伝子の充足濃度 NH₄⁺供給応答の分子機構解明の糸口を見出せた。

<引用文献>

- ① Britto, D.T., Kronzucker, H.J., NH₄⁺ toxicity in higher plants: a critical review, *J. Plant Physiol.*, 159 巻、2002、567-584
- ② Wang, M.Y., Siddiqi, M.Y., Ruth, T.J., Glass, A.D.M., Ammonium uptake by rice roots. II. Kinetics of ¹³NH₄⁺ influx across the plasmalemma, *Plant Physiol.*, 103 巻、1993、1259-1267
- ③ Rawat, S.R., Silim, S.N., Kronzucker, H.J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M., *AtAMT1* gene expression and NH₄⁺ uptake in roots of *Arabidopsis thaliana*: evidence for regulation by root glutamine levels, *Plant J.*, 19 巻、1999、143-152
- ④ Yuan, L., Loqué, D., Kojima, S., Rauch, S., Ishiyama, K., Inoue, E., Takahashi, H., von Wirén, N., The organization of high-affinity ammonium uptake in *Arabidopsis* roots depends on the spatial arrangement and biochemical properties of AMT1-type transporters, *Plant Cell*, 19 巻、2007、2636-2652
- ⑤ Yuan, L., Gu, R., Xuan, Y., Smith-Valle, E., Loqué, D., Frommer, W.B., von Wirén N., Allosteric regulation of transport activity by heterotrimerization of *Arabidopsis* ammonium transporter complexes *in vivo*, *Plant Cell*, 25 巻、2013、974-984
- ⑥ Wang, Q., Zhao, Y., Luo, W., Li, R., He, Q., Fang, X., De Michele, R., Ast, C., von Wirén, N., Lin, J., Single-particle analysis reveals shutoff control of the *Arabidopsis* ammonium transporter AMT1;3 by clustering and internalization, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 110 巻、2013、13204-13209.
- ⑦ Tamura, W., Hidaka, Y., Tabuchi, M., Kojima, S., Hayakawa, T., Sato, T., Obara, M., Kojima, K., Sakakibara, H., Yamaya, T., Reverse genetic approach to characterize a function of NADH-glutamate synthase1 in rice plants, *Amino Acids*, 39 巻、2010、1003-1012
- ⑧ Funayama, K., Kojima, S., Tabuchi-Kobayashi, M., Sawa, Y., Nakayama, Y., Hayakawa, T., Yamaya, T., Cytosolic glutamine synthetase1;2 is responsible for the primary assimilation of ammonium in rice roots, *Plant Cell Physiol*, 54 巻、2013、934-943
- ⑨ Straub, T., Ludewig, U., Neuhäuser, B., The kinase CIPK23 inhibits ammonium transport in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Cell*, 29 巻、2017、409-422

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Miwa Ohashi, Keiki Ishiyama, Soichi Kojima, Noriyuki Konishi, Kazuhiro Sasaki, Mitsue Miyao, Toshihiko Hayakawa, Tomoyuki Yamaya	4. 巻 11
2. 論文標題 Outgrowth of rice tillers requires availability of glutamine in the basal portions of shoots	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Rice	6. 最初と最後の頁 31
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s12284-018-0225-2	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 Fumi Imagawa, Haruka Minagawa, Yosuke Nakayama, Keiichi Kanno, Toshihiko Hayakawa, Soichi Kojima	4. 巻 84
2. 論文標題 Tos17 insertion in NADH-dependent glutamate synthase genes leads to an increase in grain protein content in rice	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Cereal Science	6. 最初と最後の頁 38-43
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.jcs.2018.09.008	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 Miwa Ohashi, Keiki Ishiyama, Miyako Kusano, Atsushi Fukushima, Soichi Kojima, Toshihiko Hayakawa, Tomoyuki Yamaya	4. 巻 11
2. 論文標題 Reduction in sucrose contents by downregulation of fructose-1,6-bisphosphatase 2 causes tiller outgrowth cessation in rice mutants lacking glutamine synthetase1;2	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Rice	6. 最初と最後の頁 65
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s12284-018-0261-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 -
1. 著者名 Noriyuki Konishi, Takashi Okubo, Tomoyuki Yamaya, Toshihiko Hayakawa, Kiwamu Minamisawa	4. 巻 32
2. 論文標題 Nitrate supply-dependent shifts in communities of root-associated bacteria in Arabidopsis.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Microbes and Environments	6. 最初と最後の頁 314-323
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1264/jsme2.ME17031	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 Marcel Pascal Beier, Mitsuhiro Obara, Akiko Taniai, Yuki Sawa, Jin Ishizawa, Haruki Yoshida, Narumi Tomita, Tsuyoshi Yamanaka, Yawara Ishizuka, Syuko Kudo, Akira Yoshinari, Shiho Takeuchi, Soichi Kojima, Tomoyuki Yamaya, Toshihiko Hayakawa	4. 巻 93
2. 論文標題 Lack of ACTPK1, an STY kinase, enhances ammonium uptake and use, and promotes growth of rice seedlings under sufficient external ammonium.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 992-1006
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.13824	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6件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 3件)

1. 発表者名 米田遙一, 小原実広, 早川俊彦
2. 発表標題 イネ根におけるNH ₄ ⁺ 吸収調節因子OsACTPK1のゲノム遺伝子プロモーター解析.
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toshihiko Hayakawa, Marcel P. Beier, Mitsuhiro Obara.
2. 発表標題 A sufficient ammonium-induced STY kinase, ACTPK1, down-modulates ammonium uptake into roots of rice seedlings.
3. 学会等名 The 4th International Symposium on the Nitrogen Nutrition of Plants (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miwa Ohashi, Keiki Ishiyama, Soichi Kojima, Mikiko Kojima, Hitoshi Sakakibara, Tomoyuki Yamaya, Toshihiko Hayakawa
2. 発表標題 Cytosolic glutamine synthetase1;2 contributes to nitrogen-dependent biosynthesis of cytokinin required for rice tillering.
3. 学会等名 The XVIII International Plant Nutrition Colloquium (2017) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Marcel Pascal Beier, Yusuke Oishi, Toshihiko Hayakawa
2. 発表標題 Partial characterization of a rice STY kinase ACTPK2, a paralog of the NH ₄ ⁺ uptake modulator ACTPK1.
3. 学会等名 第3回 植物の栄養研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Marcel Pascal Beier, Tsuyoshi Yamanaka, Narumi Tomita, Masataka Ezaki, Toshihiko Hayakawa
2. 発表標題 ACTPK1, a STY kinase, down-modulates the high-affinity NH ₄ ⁺ uptake of rice roots under high NH ₄ ⁺ supply.
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 小笠原早織, 江崎正隆, 末吉邦, 小原実広, 小島創一, 魚住信之, 早川俊彦
2. 発表標題 イネのアンモニウム同化と利用における新奇液胞膜アミノ酸輸送体の機能
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2020年度岡山大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Soichi Kojima, Keiki Ishiyama, Marcel Pascal Beier, Toshihiko Hayakawa	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer Nature, Switzerland AG.	5. 総ページ数 476
3. 書名 Ammonium assimilation and metabolism in rice. In Progress in Botany, Vol. 82.	

〔産業財産権〕

〔その他〕

東北大学大学院農学研究科応用生命科学専攻植物機能科学講座植物細胞生化学分野ホームページ
<http://www.agri.tohoku.ac.jp/cellbio/index-j.htm>
 東北大学 大学院農学研究科・農学部, 研究ハイライト&トピックス
https://www.agri.tohoku.ac.jp/jp/news/topics/detail/20180315_hayakawa.html
 東北大学 大学院農学研究科・農学部, Research Topics
<http://www.agri.tohoku.ac.jp/en/activity/research/17/index.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
連携研究者	小島 創一 (KOJIMA Soichi) (30462683)	東北大学・農学研究科・助教 (11301)	
連携研究者	草野 都 (KUSANO Miyako) (60415148)	筑波大学・生命環境系・教授 (12102)	

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