

平成 30 年 5 月 22 日現在

機関番号：63904

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04382

研究課題名(和文) RABとSNAREの新規獲得と二次的喪失が駆動する膜交通システム多様化機構の解明

研究課題名(英文) Evolution of the membrane trafficking system associated with acquisition and secondary loss of RAB GTPases and SNAREs

研究代表者

上田 貴志 (UEDA, TAKASHI)

基礎生物学研究所・細胞動態研究部門・教授

研究者番号：10311333

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 17,930,000円

研究成果の概要(和文)：植物の進化の過程で新たに獲得、または二次的に喪失したRAB GTPaseやSNAREの機能解析を行った。植物特異的RAB GTPaseであるARA6のエフェクターの機能解析を進め、この分子に対する競合的な結合が、ARA6と保存型RAB5の拮抗的な機能の基盤であることを突き止めた。また、植物特異的SNAREであるVAMP727については、RAB5とCORVET複合体とともにエンドソームと液胞の融合を実行していることを明らかにした。さらにANTH-domainタンパク質の機能解析を進め、分子ごとにSNAREのリサイクリングや受容体キナーゼのリサイクリングなど異なる機能を有することを見いだした。

研究成果の概要(英文)：We performed functional analyses of RAB GTPases and SNARE proteins newly acquired or secondarily lost during plant evolution. We found that PUF2, an effector protein of plant-unique RAB GTPase ARA6, also interacts with canonical RAB5 in a competitive manner with ARA6 to integrate functions of the two groups of RAB GTPases. We also discovered that the plant-specific SNARE protein, VAMP727, mediates membrane fusion between endosomes and the vacuolar membrane in cooperation with RAB5 and the CORVET complex, while its homolog VAMP71 mediates membrane fusion between vacuoles with RAB7 and the HOPS complex. Furthermore, we unraveled that distinct groups of ANTH domain-containing proteins mediate endocytosis of distinctive cargo proteins including SNARE proteins and receptor-like kinases.

研究分野：植物分子細胞生物学

キーワード：膜交通 多様化 進化 RAB GTPase SNARE

## 1. 研究開始当初の背景

小胞や小管を介したオルガネラ間輸送、「膜交通」は、原始真核生物からヒトや植物に至るまで保存された真核細胞に普遍的な生命活動であり、細胞の生命維持から多細胞生物の高次機能発現にいたる、多様な階層の生命現象の基盤として機能している。一方で、多様性に満ちた体制や生命現象に応じ、その分子機構や生理機能は、真核生物の系統ごとに進化し、洗練されてきたものと考えられる。しかし、進化の過程で膜交通経路がどのように多様化し、進化してきたのかの研究は比較ゲノムによるものに限られており、膜交通経路の新生や多様化の基盤となった分子の機能解析を通じた実証的な研究はほとんど行われてこなかった。我々は植物の膜交通経路の研究の過程で、植物のみに存在する RAB GTPase や SNARE を見いだしていた。これらの分子の機能解析を行うことにより、植物における膜交通経路の多様化の過程を再構築するための重要な知見が得られるものと期待された。

## 2. 研究の目的

植物の進化の過程において膜交通経路の多様化がどのように進行したのかを、輸送小胞の標的膜への繫留を制御する RAB GTPase と膜融合の実行因子である SNARE の機能分化をモデルとした実証的解析により解明することを目的とした。具体的には、植物特異的 RAB GTPase である ARA6 の機能解明を進めるとともに、植物において多様化が著しい SNARE の一群である VAMP7 グループの機能分化メカニズムの解明を目指す。さらに、新奇膜交通関連因子の獲得とともに膜交通経路の多様化に重要な役割を果たしたと考えられる、祖先から受け継いだ膜交通関連因子の二次的喪失についてもその意義を明らかにする。具体的には、陸上植物の進化の過程で二次的に失われた RAB GTPase の機能をゼニゴケを用いて解析する。これらの研究で得られる知見を総合して、膜交通経路の多様化機構という真核生物に共通する謎の解明を目指す。

## 3. 研究の方法

### (1) ARA6 の機能解析

植物特異的 RAB GTPase である ARA6 のエフェクター分子の解析を行う。特に PUF2 について、相互作用因子の探索、機能欠失変異体を用いた遺伝学的相互作用の解析、ゼニゴケにおけるホモログの機能解析を進める。

### (2) VAMP7 の機能解析

植物の進化の過程で多様化を果たした R-SNARE の VAMP7 のメンバーについて、それぞれのメンバーの機能を詳細に調べるとともに、その機能分化がいかにして起こったのかを明らかにする。VAMP71, VAMP721, VAMP727 のそれぞれについて、アミノ末端の longin domain に結合する分子を単離する

とともに、協調してはたらく RAB GTPase や繫留因子を同定しその機能解析を行う。

### (3) 植物の進化の過程で失われた RAB GTPase の機能解析

ゼニゴケに存在しシロイヌナズナには存在しない RAB GTPase である RAB21 と RAB23 について、ゼニゴケにおける機能を明らかにする。細胞内局在や遺伝子破壊の影響を詳細に解析するとともに、相互作用因子の探索を行う。

## 4. 研究成果

### (1) ARA6 の機能解析

ARA6 のエフェクターである PUF2 の解析において劇的な進展があった。PUF2 は活性型である ARA6-GTP に結合するエフェクター候補として単離されたが、これが不活性型の保存型 RAB5 とも結合することが明らかとなった。さらに、PUF2 が ARA6 と保存型 RAB5 の双方を活性化する VPS9a と結合することも分かった。そこでこれらの分子の機能を欠失した変異体を用いて遺伝学的相互作用の解析を進めたところ、PUF2 の機能欠失の影響が ARA6 の機能欠失により抑圧されること、PUF2 が保存型 RAB5 と同じ輸送経路ではたらくことが示された。さらに、詳細な生化学的実験の結果、PUF2-不活性型保存型 RAB5-VPS9a の相互作用を活性型 ARA6 が阻害することを見いだした。これらのことから、活性型 ARA6 は不活性型保存型 RAB5 と競合的に PUF2 に結合することにより、保存型 RAB5 の機能を負に制御することが明らかとなった。このような 2 つの RAB GTPase の競合的なはたらきによる膜交通の制御はこれまで他生物においても知られておらず、植物が進化の過程で極めてユニークな膜交通制御機構を獲得していることが示された(業績 1)。

### (2) VAMP7 の機能解析

VAMP71 と VAMP727 と協調して機能する分子を共免疫沈降-質量分析法により同定した。その結果、VAMP71 は繫留因子複合体である HOPS と相互作用するのに対し、VAMP727 は別の繫留因子複合体 CORVET と相互作用することが分かった。さらに、HOPS は RAB7 に、CORVET は RAB5 により制御されることが明らかとなった。続く液胞へのタンパク質輸送に対するこれらの分子の機能を調べた結果から、VAMP71-HOPS-RAB7 のモジュールは液胞同士の融合を担っているのに対し、VAMP727-CORVET-RAB5 のモジュールは液胞とエンドソームの融合を担っていることが示された。これらの結果から、植物が動物や酵母と比較し複雑化した液胞輸送経路を発達させてきたことが明らかとなった(業績 2)。

また、VAMP721 の相互作用因子についても解析を行った。VAMP721 が相互作用する ANTH-domain タンパク質を同定し、これが

VAMP721 を細胞膜から回収する際に必要なアダプタータンパク質であることを見いだした。異なる ANTH-domain タンパク質が花粉管伸長時に受容体キナーゼのリサイクリングに関わることも発見し、植物の ANTH-domain タンパク質の機能分化を初めて示すことに成功した。

### (3) 植物の進化の過程で失われた RAB GTPase の機能解析

ゼニゴケの RAB GTPase の遺伝子を全て単離し、その細胞内局在を網羅的に解析した(業績 3)。その結果、RAB21 はエンドソームに局在することが明らかとなった。さらに RAB21 の遺伝子破壊株を作成し、その影響を評価した結果、RAB21 がゼニゴケの正常な発生に必須であること、RAB21 の変異体では細胞膜タンパク質の輸送と細胞外マトリクスの沈着パターンに異常があることが明らかとなった。これらことから、RAB21 はエンドソームから細胞膜への輸送経路で機能していることが示された。続いて RAB21 の相互作用因子の探索を行い、複数の候補の単離に成功した。

RAB23 についても遺伝子破壊の影響を調べたところ、精子の鞭毛や多層構造体の形成に RAB23 が必須であることが明らかとなった。これらの結果から、RAB23 の二次的喪失は陸上植物の雄性配偶子の進化と関連すること、RAB21 の二次的喪失はエンドソームから細胞膜への輸送経路の多様化と関連していることが示唆された。

### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 26 件)

1~25 は査読有り、26 のみ査読なし

- 1) Ito, E., Ebine, K., Choi, S., Uemura, T., Nakano, A. and Ueda, T. (2018) Integration of two RAB5 groups during endosomal transport in plants. *eLife*, 7: e34064, doi: <https://doi.org/10.7554/eLife.3406>
- 2) Takemoto, K., Ebine, K., Askani, J.C., Krüger, F., Ito, E., Goh, T., Schumacher, K., Nakano, A. and Ueda, T. (2018) Distinct sets of tethering complexes, SNARE complexes, and Rab GTPases mediate membrane fusion at the vacuole in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: E2457-E2466, doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1717839115>
- 3) Minamino, N., Kanazawa, T., Era, A., Ebine, K., Nakano, A. and Ueda, T. (2018) RAB GTPases in the basal land plant *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell Phys.*,

published online, doi:

<https://doi.org/10.1093/pcp/pcy027>

- 4) Sánchez-Rodríguez, C., Yanyun Shi, Y., Kesten, C., Zhang, D., Sancho-Andrés, G., Ivakov, A., Lampugnani, E.R., Sklodowski, K., Fujimoto, M., Nakano, A., Bacic, A., Wallace, I.S., Ueda, T., van Damme, D., Zhou, Y. and Persson, S. (2017) The cellulose synthases are cargo of the TPLATE adaptor complex. *Mol. Plant*, 11, 346-349, doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.molp.2017.11.012>
- 5) Bowman, J.L. *et al.*, ... Ueda, T., (113人中104番目) ... (2017) Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell*, 171, 287-304, doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030>
- 6) Matsui, H., Nomura, Y., Egusa, M., Hamada, T., Hyon, G.S., Kaminaka, H., Watanabe, Y., Ueda, T., Trujillo, M., Shirasu, K., and Nakagami, H. (2017) The GYF domain protein PSIG1 dampens the induction of cell death during plant-pathogen interactions. *PLOS Genet.*, 13, e1007037, doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007037>
- 7) Ung, H., Karia, P., Ebine, K., Ueda, T., Yoshioka, K., and Moeder, W. (2017) Triphosphate Tunnel Metalloenzyme Function in Senescence Highlights a Biological Diversification of This Protein Superfamily. *Plant Phys.*, 175, 473-485, doi: 10.1104/pp.17.00700
- 8) Inada, N., Ebine, K., Ito, E., Nakano, A. and Ueda, T. (2017) Constitutive activation of plant-specific RAB5 GTPase confers increased resistance against adapted powdery mildew fungus. *Plant Biotechnol.*, 34, 89-95, doi: <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.17.0501a>
- 9) Ito, Y., Toyooka, K., Fujimoto, M., Ueda, T., Uemura, T. and Nakano, A. (2017) The *trans*-Golgi network and the Golgi stacks behave independently during regeneration after Brefeldin A treatment in tobacco BY-2 cells. *Plant Cell Phys.*, 58, 811-821, doi: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx028>

- 10) Minamino, N., Kanazawa, T., Nishihama, R., Yamato, T.K., Ishizaki, K., Kohchi, T., Nakano, A. and Ueda, T. (2017) Dynamic reorganization of the endomembrane system during spermatogenesis in *Marchantia polymorpha*. **J. Plant Res.** 130: 433-441, doi: 10.1007/s10265-017-0909-5
- 11) Cui, Y., Zhao, Q., Xie, HT., Wong, WS., Gao, C., Ding, Y., Tan, Y., Ueda, T., Zhang, Y. and Jiang, L. (2017) MONENSIN SENSITIVITY 1 (MON1)/CALCIUM CAFFEINE ZINC SENSITIVITY 1 (CCZ1)-mediated Rab7 activation regulates tapetal programmed cell death and pollen development. **Plant Physiol.** 173: 206-218, doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.16.00988>
- 12) Kanazawa, T. and Ueda, T. (2017) Exocytic trafficking pathways in plants: why and how they are redirected. **New Phytol.**, 215: 952-957, doi: 10.1111/nph.14613
- 13) Akita, K., Kobayashi, M., Sato, M., Kutsuna, N., Ueda, T., Toyooka, K., Nagata, N., Hasezawa, S., and Higaki, T. (2016) Accumulation of fluorescent proteins derived from a *trans*-Golgi cisternal membrane marker and paramural bodies in interdigitated apoplastic space in Arabidopsis leaf epidermis. **Protoplasma**, 254: 367-377, doi:10.1007/s00709-016-0955-1
- 14) Mbengue, M., Bourdais, G., Gervasi, F., Beck, M., Zhou, J., Spallek, T., Bartels, S., Boller, T., Ueda, T., Kuhn, H. and Robatzek, S. (2016) Clathrin-dependent endocytosis is required for immunity mediated by pattern recognition receptor kinases. **Proc Natl Acad Sci USA.**, 113: 11034-11039, doi: 10.1073/pnas.1606004113
- 15) Yoshinari, A., Fujimoto, M., Ueda, T., Inada, N., Naito, S. and Takano, J. (2016) DRP1-dependent Endocytosis Is Essential for Polar Localization and Boron-induced Degradation of the Borate Transporter BOR1 in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell Phys.**, 57: 1985-2000, doi: 10.1093/pcp/pcw121
- 16) Sakurai, H., Inoue, T., Nakano, A. and Ueda, T. (2016) ENDOSOMAL RAB EFFECTOR WITH PX-DOMAIN, an Interacting Partner of RAB5 GTPases, Regulates Membrane Trafficking to Protein Storage Vacuoles in Arabidopsis. **Plant Cell**, 28: 1490-0503, doi: 10.1105/tpc.16.00326
- 17) Inada, N., Betsuyaku, S., Shimada, T., Ebine, K., Ito, E., Kutsuna, N., Hasezawa, S., Takano, Y., Fukuda, H., Nakano, A., and Ueda, T. (2016) Modulation of plant RAB GTPase-mediated membrane trafficking pathway at the interface between plants and obligate biotrophic pathogens. **Plant Cell Phys.**, 57: 1854-1864, doi: 10.1093/pcp/pcw107
- 18) Wu, X., Ebine, K., Ueda, T. and Qiu, Q. (2016) AtNHX5 and AtNHX6 are Required for the Subcellular Localization of the SNARE Complex that Mediates the Trafficking of Seed Storage Proteins in Arabidopsis. **PLoS ONE**, 11(3): e0151658, doi: 10.1371/journal.pone.0151658
- 19) Ito, E., Uemura, T., Ueda, T. (corresponding author), and Nakano, A. (2016) Distribution of RAB5-positive multivesicular endosomes and the *trans*-Golgi network in root meristematic cells of *Arabidopsis thaliana*. **Plant Biotech.** 33: 281-286, doi: 10.5511/plantbiotechnology.16.0218a
- 20) Sunada, M., Goh, T., Ueda, T. (corresponding author) and Nakano, A. (2016) Functional analyses of the plant-specific C-terminal region of VPS9a: the activating factor for RAB5 in *Arabidopsis thaliana*. **J. Plant Res.**, 129: 93-102, doi: 10.1007/s10265-015-0760-5
- 21) Kanazawa, T., Era, A., Minamino, N., Shikano, Y., Fujimoto, M., Uemura, T., Nishihama, R., Yamato, K.T., Ishizaki, K., Nishiyama, T., Kohchi, T., Nakano, A. and Ueda, T. (2016) SNARE Molecules in *Marchantia polymorpha*: Unique and Conserved Features of the Membrane Fusion Machinery. **Plant Cell Phys.**, 57: 307-324, doi: 10.1093/pcp/pcv076
- 22) Bowman, J. L., Araki, T., Arteaga-Vazquez, M. A., Berger, F., Dolan, L., Haseloff, J., Ishizaki, K., Kyojuka, J., Lin, S., Nagasaki, H., Nakagami, H., Nakajima, K., Nakamura, Y., Ohashi-Ito, K., Sawa, S., Shimamura, M., Solano, R., Tsukaya, H., Ueda, T., Watanabe, Y., Yamato, K. T., Zachgo, S. and Kohchi, T. (2016) The naming of names: guidelines for gene nomenclature in *Marchantia*. **Plant Cell Phys.**, 57: 257-261, DOI: 10.1093/pcp/pcv193

- 23) Chanoca, A., Kovinich, N., Burkel, B., Stecha, S., Bohorquez-Restrepo, A., Ueda, T., Eliceiri, K.W., Grotewold, E. and Otegui, M.S. (2015) Anthocyanin Vacuolar Inclusions Form by a Microautophagy Mechanism. *Plant Cell*, 27: 2545-2559, doi: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.15.00589>
- 24) Wen, L., Fukuda, M., Sunada, M., Ishino, S., Ishino, Y., Okita, W.T., Ogawa, M., Ueda, T. and Kumamaru, T. (2015) Guanine nucleotide exchange factor 2 for Rab5 proteins coordinated with GLUP6/GEF regulates the intracellular transport of the proglutelin from the Golgi apparatus to the protein storage vacuole in rice endosperm. *J. Exp. Bot.*, 66: 6137-6147, doi: [10.1093/jxb/erv325](https://doi.org/10.1093/jxb/erv325)
- 25) Ebine, K., and Ueda, T. (2015) Roles of membrane trafficking in plant cell wall dynamics. *Front. Plant Sci.*, 6: 878, doi: [10.3389/fpls.2015.00878](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00878)
- 26) 海老根一生, 上田貴志 (2015) 細胞壁の構築・維持と膜交通システム・植物の生長調節. Vol.50: 43-49, doi: [https://doi.org/10.18978/jscrp.50.1\\_43](https://doi.org/10.18978/jscrp.50.1_43)
- [学会発表](計 24 件)
- 1) Takashi Ueda (invited speaker) Diversification of membrane trafficking pathways during land plant evolution unraveled with *Marchantia polymorpha*. The 65<sup>th</sup> NIBB conference Renaissance of *Marchantia polymorpha* –the genome and beyond–, 2017
- 2) Takashi Ueda (invited speaker) Evolution of plant membrane trafficking system driven by diversification of RAB and SNARE proteins. 4<sup>th</sup> AoE Symposium on Organelle Biogenesis and Function, 2017
- 3) Takashi Ueda (invited speaker) Diversification of membrane trafficking pathways during land plant evolution. Taiwan-Japan Plant Biology 2017, 2017
- 4) Takashi Ueda (invited speaker) Diversification of membrane trafficking pathways during land plant evolution. SEB Gothenburg 2017, 3rd July, 2017, Gothenburg, Sweden
- 5) 上田貴志 “Diversification of membrane trafficking pathways during land plant evolution” 第 58 回植物生理学会年会, 2017
- 6) Kazuo Ebine, Kodai Takemoto, Chieko Saito, Tomohiro Uemura, Akihiko Nakano, and Takashi Ueda. “Molecular mechanisms of vacuolar membrane fusion regulated by SNARE proteins in plant cells” 第 58 回日本植物生理学会年会, 2017
- 7) 島田 貴士, 高野 義孝, 別役 重之, 中野 明彦, 上田 貴志, “ホスファチジルイノシトールリン酸を介した炭疽病菌感染機構の解明”, 第 58 回日本植物生理学会年会, 2017
- 8) 南野尚紀, 金澤建彦, 法月卓也, 西浜竜一, 大和勝幸, 石崎公庸, 河内孝之, 中野明彦, 上田貴志 “ゼニゴケ精子形成・機能に関わる膜交通システムの解析” 第 58 回日本植物生理学会年会, 2017
- 9) 法月卓也, 金澤建彦, 南野尚紀, 西浜竜一, 河内孝之, 中野明彦, 上田貴志 “ゼニゴケにおけるオートファジーの解析” 第 58 回日本植物生理学会年会, 2017
- 10) Kodai Takemoto, Kazuo Ebine, Tatsuaki Goh, Jun Ito, Akihiko Nakano, Takashi Ueda. “HOPS/CORVET complexes in vacuolar trafficking pathways of *A. thaliana*” 第 58 回日本植物生理学会年会, 2017
- 11) 金澤建彦, 森中初音, 海老根一生, 法月拓也, 南野尚紀, 西浜竜一, 河内孝之, 中野明彦, 上田貴志 “植物特異的オルガネラの獲得に伴う膜交通経路の再配向” 第 58 回植物生理学会年会, 2017
- 12) 上田貴志 “ゼニゴケ二学ぶ植物の膜交通多様化機構” 大阪大学蛋白質研究所セミナー 真核細胞のオルガネラ研究最前線, 2017
- 13) Takashi Ueda (invited speaker) Diversification of membrane trafficking pathways during land plant evolution. 1st CRC 1101 symposium, Molecular Encoding of Specificity in Plant Processes, 2016
- 14) Takashi Ueda (invited speaker) Diversification of membrane trafficking pathways ~lessons from the liverwort~. EMBO workshop “New model systems for early land plant evolution”, 2016
- 15) Takashi Ueda (invited speaker) Twins or Convergence? ~two plant-unique cellular structures acquired during evolution~. International Symposium “Front Lines of Plant Cell Wall Research and Beyond”, 2016

- 16) 上田貴志 “ゼニゴケで見えてきた細胞骨格と膜交通の深い仲” 細胞骨格研究会-PlantCytoskeleton2016-, 2016
- 17) 島田貴士, 嶋田知生, 岡咲洋三, 東浩司, 斉藤和季, 中野明彦, 上田貴志, 高野義孝, 西村いくこ, “ステロール恒常性の制御を行う新規小胞体タンパク質”, 第 29 回植物脂質シンポジウム, 2016
- 18) 上田貴志 “細胞内交通システムの研究から探る植物のチカラ” 大学共同利用機関シンポジウム 2016, 2016
- 19) 藤本優, 海老根一生, 石崎公庸, 大和勝幸, 深尾陽一郎, 植村知博, 丸山桃子, 井坂奈々子, 河内孝之, 中野明彦, 上田貴志 “陸上植物固有の R-SNARE に存在する挿入配列の機能とその起源” 第 39 回日本分子生物学会年会, 2016
- 20) 上田貴志 “植物細胞のダイナミクスを支える膜交通” 第 39 回日本分子生物学会年会, 2016
- 21) 海老根 一生, 齊藤 知恵子, 植村 知博, 中野 明彦, 上田 貴志 “液胞膜の SNARE 複合体制御メカニズムの解析” 第 80 回日本植物学会大会, 2016
- 22) 羽山大介, 大滝幹, 筒井友和, 海老根一生, 北畑信 隆, 花俣繁, 来須孝光, 上田貴志, 朽津和幸 “エンドソーム-液胞融合経路を介したシロイヌナズナの感染防御応答制御機構の解析” 第 80 回日本植物学会大会, 2016
- 23) Naoki Minamino, Takehiko Kanazawa, Atsuko Era, Ryuichi Nishihama, Katsuyuki T. Yamato, Kimitsune Ishizaki, Takayuki Kohchi, Akihiko Nakano, Takashi Ueda “Membrane trafficking system plays important roles in sperm functions of *Marchantia polymorpha*” EMBO Workshop New model system for early land plant evolution, 2016
- 24) Takehiko Kanazawa, Hatsune Morinaka, Takuya Norizuki, Atsuko Era, Naoki Minamino, Yu Shikano, Masaru Fujimoto, Tomohiro Uemura, Ryuichi Nishihama, Katsuyuki T. Yamato, Kimitsune Ishizaki, Tomoaki Nishiyama, Takayuki Kohchi, Akihiko Nakano, Takashi Ueda. “Cell type-specific reorientation of a trafficking pathway led to acquisition of new organelles during land plant evolution”, EMBO Workshop, New model systems for early land plant evolution, 2016

〔図書〕(計 2 件)

- 1) 上田貴志(翻訳) 第 1 章 植物と植物細胞の構造 テイツ/ザイガー 植物生理学・発生学 原著第 6 版 西谷和彦 島崎研一郎 監訳, 2017 年 講談社 1 - 50
- 2) 上田貴志 17 章 植物を用いたメンブレントラフィック研究 DOJIN BIOSCIENCE シリーズ メンブレントラフィック 福田光則, 吉森保編(分担執筆), 2016 年 化学同人 236 - 249

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.nibb.ac.jp/cellular/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

上田 貴志 (UEDA TAKASHI)

基礎生物学研究所・細胞動態研究部門・教授

研究者番号：10311333