

令和 3 年 6 月 4 日現在

機関番号：15201

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03807

研究課題名(和文) 光による植物アスコルビン酸合成調節の分子メカニズム解明

研究課題名(英文) Light regulation mechanism of ascorbate biosynthesis in plants

研究代表者

石川 孝博 (Ishikawa, Takahiro)

島根大学・学術研究院農生命科学系・教授

研究者番号：60285385

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,100,000円

研究成果の概要(和文)：我々ヒトにとってビタミンC(アスコルビン酸；AsA)最大の供給源となる植物は、光に反応してAsAを合成するが、そのメカニズムは不明である。本研究では、その解明のためモデル植物シロイヌナズナの各種変異体を用いた遺伝子やタンパク質の発現解析を実施し、次のような成果を得た。1) 光によるAsA合成の律速酵素VTC2遺伝子の発現パターンに異常を来した新奇変異体を単離し、その原因遺伝子を解析した。2) 光調節の一つの鍵となるのは、新奇酵素VTC3を介したタンパク質のリン酸化調節であり、そのターゲットの一つはVTC2であることを示唆する結果を得、実際にリン酸化がVTC2安定化に寄与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

アスコルビン酸は植物細胞内で最も高濃度に存在する水溶性酸化還元物質であり、環境応答やさまざまな生理作用に関連している。したがってアスコルビン酸合成調節機構の解明は、環境ストレス応答に関わる細胞内レドックス制御機構の解明をはじめ、植物が持つさまざまな生理現象の理解に向けて学術的に大きな意義がある。また本研究で得られた知見は、植物がアスコルビン酸合成能力を高め維持するための環境条件など外部要因の的確な理解につながり、より好条件での作物栽培や育種あるいは収穫後の保蔵に関する有益な知見が得られることや、高付加価値を持つ高ビタミンC含有作物の開発や有用植物の育成法への応用が期待できる。

研究成果の概要(英文)：Plants have a great ability to synthesis ascorbate known as vitamin C in response to light. In this study, to understand the molecular mechanism of light-inducible ascorbate biosynthesis, we carried out gene and protein expression analysis and obtained the following conclusion. 1) We generate novel Arabidopsis mutants showing abnormal VTC2 gene expression pattern in response to light, and analyzed their causal genes. 2) One of key regulation of light-inducible ascorbate biosynthesis is phosphorylation of some proteins via VTC3, a novel enzyme, and its down-stream target factor would be VTC2. Actually, recombinant VTC2 analysis showed that phosphorylation of affect significantly its enzymatic stability.

研究分野：応用生物化学

キーワード：ビタミンC シロイヌナズナ 合成 光調節

## 1. 研究開始当初の背景

アスコルビン酸は植物細胞内に mM オーダーの高濃度で存在し(細胞壁やデンプンを除く可溶性糖質の約 10%に相当)、抗酸化のみならず、植物で主要なレドックスバッファーとして電子伝達、環境応答、細胞周期制御、細胞伸張、細胞壁合成、気孔開閉などさまざまな生理作用に関与する多機能性分子として近年注目を集めている。植物のアスコルビン酸生合成経路は長らく未同定であったが、研究代表者らの研究グループは、シロイヌナズナのアスコルビン酸欠乏変異体 *vtc2* を用いた解析から、その原因遺伝子 *VTC2* が GDP-L-ガラクトースホスホリラーゼをコードしていること、*vtc2* の分子遺伝学的解析から D-マンノース (D-Man) と L-ガラクトース (L-Gal) の誘導体を代謝中間体とする D-Man/L-Gal 経路がアスコルビン酸生合成の主要経路であること、D-Man/L-Gal 経路は植物に普遍的な経路であることを初めて明らかにしてきた。植物アスコルビン酸生合成の主要経路が明らかとなり、当該分野における関心の一つは、アスコルビン酸生合成の光調節機構の解明であるが、その分子機構の詳細は未解明である。

## 2. 研究の目的

上記の背景の下、研究代表者らの研究グループでは、植物アスコルビン酸生合成の光調節機構について次のような知見を得てきた。すなわち、1) D-Man/L-Gal 経路構成酵素の中で、*VTC2* が律速段階として最も顕著な光依存的転写調節を受けること、2) *VTC2* の光調節は既存の光受容体ではなく、葉緑体の光合成電子伝達系が関与すること、3) *VTC2* のホスホリラーゼ活性は、アスコルビン酸、特に酸化型アスコルビン酸により著しく失活すること、4) *VTC2* の他にも、シロイヌナズナ *vtc3* 変異体の原因遺伝子として同定された *VTC3* 遺伝子は、新奇酵素プロテインキナーゼ/フォスファターゼをコードし、アスコルビン酸プールサイズの光応答性に関与すること、等を明らかにしてきた。これらの知見は、葉緑体からの光応答シグナルを介した *VTC2* および *VTC3* の遺伝子およびタンパク質レベルでの制御機構が、光によるアスコルビン酸生合成調節の分子機構解明の鍵となることを強く支持している。特に *VTC3* によるリン酸化/脱リン酸化のターゲットが何であるのか興味を持たれる。そこで本研究の目的は、*VTC2* および *VTC3* が関与する光情報伝達の全容とアスコルビン酸生合成調節との関連を明らかにすることであり、その目的を達成するために、1) *VTC2* 遺伝子の光応答性転写調節因子の探索と同定、2) アスコルビン酸による GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性調節機構の解明、3) *VTC3* の標的因子同定とリン酸化シグナル伝達系の解明、を実施した。

## 3. 研究の方法

- 1) *VTC2* 遺伝子の光応答性転写調節因子の探索と同定：作出済みの *VTC2*-prom::FLUC 遺伝子を導入したシロイヌナズナに対し、変異原エチルメタンスルホン酸 (EMS) 処理を施した自殖 M2 種子ラインを得た。培養搬送装置付き高感度生物発光測定装置を用い、ルシフェラーゼ (LUC) 活性を指標に、*VTC2* プロモーターの光応答性に異常を来した変異体を探索した。得られた変異体の原因遺伝子の同定は、次世代シーケンサーにより実施した。
- 2) アスコルビン酸による GDP-L-Gal ホスホリラーゼ (*VTC2*) 活性調節機構の解明：*VTC2* 組換え体酵素は大腸菌で GST 融合タンパク質として発現させ、金属アフィニティーカラムにより精製した。組換え体 *VTC2* の GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性は、代替基質として GDP-グルコースを用い、生成した GDP を HPLC を用いて定量することで評価した。
- 3) *VTC3* の標的因子同定とリン酸化シグナル伝達系の解明：シロイヌナズナ野生株および *vtc3* 変異体に対し、光照射前後の全タンパク質を抽出し、プロテアーゼ処理、Ti-HAMMOC (チタニア/乳酸) 法によりリン酸化ペプチドを濃縮後、nanoLC/MS によりリン酸化ペプチドの解析を行った。

#### 4. 研究成果

##### 1) *VTC2* 遺伝子の光応答性転写調節因子の探索と同定:

*VTC2* 遺伝子は、光に応答して発現誘導することで、アスコルビン酸生合成能の明暗応答を制御していることを明らかにしている。したがって、その制御に関わる転写調節因子の探索と同定は、アスコルビン酸生合成の光調節機構を理解するうえで、極めて重要である。そこで、すでに作製済みの *VTC2* 遺伝子プロモーター制御下で *FLUC* 遺伝子を発現するコンストラクト (*VTC2*-prom::*FLUC*) を導入したシロイヌナズナに対し、0.3%変異原エチルメタンスルホン酸 (EMS) 処理を施した。得られた自殖 M2 種子ラインについて、培養搬送装置付き高感度生物発光測定装置により *FLUC* 発光パターンに異常を示す変異株のスクリーニングを行った。その結果、候補変異株を複数取得し、自殖後の M3 世代を用いて検証を行った。その結果、現在までに表 1 に示した 7 変異株を取得した。

表 1. スクリーニングの結果取得した M3 変異株リスト

*Fluc* 発光の変化は、各変異体の M2 および M3 世代の明期での *FLUC* 発光量を示した。*Fluc* 発光変化の分離比は、親株 (M2) と同様の *FLUC* 発光変化を示す M3 世代の数を示した。

変異体No.	<i>Fluc</i> 発光の変化	<i>Fluc</i> 発光変化の分離比
1-3-G10	強	24/24
1-5-H3	強	22/24
1-6-H12	弱	24/24
2-1-A3	弱	24/24
2-1-C2	弱	24/24
3-6-B6	強	24/24
4-2-E1	強	18/19

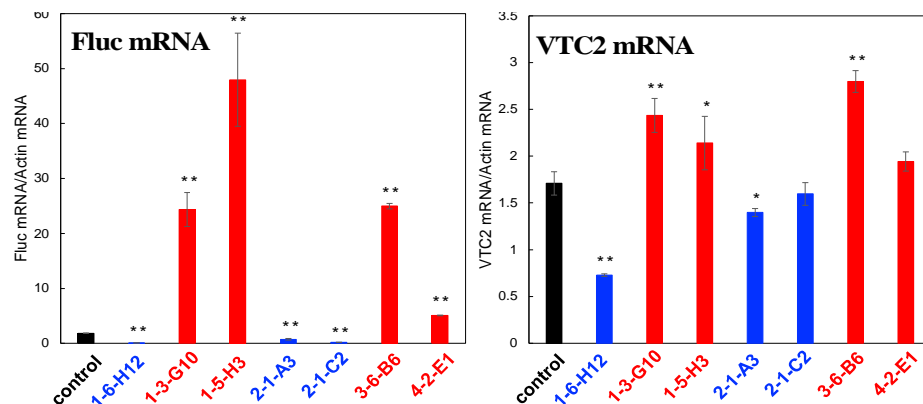


図 1. 取得した M3 変異株における *FLUC* 遺伝子および内在性 *VTC2* 遺伝子の光による発現レベルの検証. 明期 4 時間後における *FLUC* および *VTC2* 遺伝子の mRNA レベルを解析した。\*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$

取得した 7 変異株について、明期 4 時間後の各植物体における *FLUC* 遺伝子および内在性 *VTC2* 遺伝子の発現レベルについて検証した。その結果、Control 株と比較して *FLUC* 発光量が弱かった 3 株の変異株はいずれも *FLUC* 発現レベルが有意に抑制されており、そのうち 2 株 (1-6-H12, 2-1-A3) については内在性 *VTC2* 遺伝子の発現レベルも有意に抑制されていることが示された (図 1)。また、*FLUC* 発光量が強かった 4 株の変異株では *FLUC* 発現レベルの有意な亢進が認められ、そのうち 3 株 (1-3-G10, 1-5-H3, 3-6-B6) において内在性 *VTC2* 遺伝子の発現レベルも有意に亢進していた。すなわち、*FLUC* 発光量の変化と一致して *VTC2* 遺伝子の発現が抑制および亢進している変異株を 2 株ずつ単離できた。

それらのうち、1-3-G10 および 1-5-H3 については、戻し交配により得た F2 株の次世代シーケンス解析により、それぞれの原因遺伝子候補の絞込みを完了した (表 2)。また、ダイレクトシーケンスにより、それぞれの変異株 M3 世代が実際に変異を保有していることを確認した。現在、他の変異株について次世代シーケンスによる原因遺伝子の解析を進めるとともに、1-3-G10 および 1-5-H3 についてはシロイヌナズナの各候補遺伝子破壊株を用いた相補実験等により、原因遺伝子の同定とそれらの機能解析を進めている。

表2 次世代シーケンス解析による 1-3-G10 および 1-5-H3 変異株の原因遺伝子候補

**1-3-G10**

遺伝子	リード数			QV値			コントロール			位置	塩基置換	アミノ酸置換	細胞内局在性
	合計	置換	率	合計	置換	率	合計	置換	率				
A	13	13	100	460	460	100	0				coding G -> A W -> *	核	

**1-5-H3**

遺伝子	リード数			QV値			コントロール			位置	塩基置換	アミノ酸置換	細胞内局在性
	合計	置換	率	合計	置換	率	合計	置換	率				
B	6	6	100	207	207	100	8	1	13	coding G -> A W -> *		液胞膜 原形質膜	

2) アスコルビン酸による GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性調節機構の解明:

研究代表者らは組換え体 VTC2 を用いた生化学的解析から、GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性は酸化型アスコルビン酸 (DHA) により抑制される知見を得ている。しかしながら、DHA 自体は VTC2 とは結合性を示さないことから、DHA の分解産物による影響が示唆されていた。そこで今回、GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性阻害に影響する各種 DHA 分解物の評価および活性阻害に係る生化学的パラメータの詳細について検討した。

DHA は、ラクトン環が開裂した 2,3-ジケトグルン酸を経てシュウ酸、トレオン酸、酒石酸に分解される。そこでこれらの DHA 分解物が GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性に及ぼす影響を検討した結果、1 mM シュウ酸処理によりコントロールに比べ約 60%と顕著に活性が阻害されることが示された (図 2A)。そこで、シュウ酸による GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性阻害作用について Dixon プロットにより評価した結果、シュウ酸は VTC2 に対して拮抗阻害的に作用し、 $K_i$  値は 0.2 mM と算出された (図 2B)。この  $K_i$  値は生理的には妥当なシュウ酸濃度と考えられることから、アスコルビン酸生合成の調節にはアスコルビン酸 (DHA) 異化産物のシュウ酸によるフィードバック阻害も関与している可能性を新たに見出した。

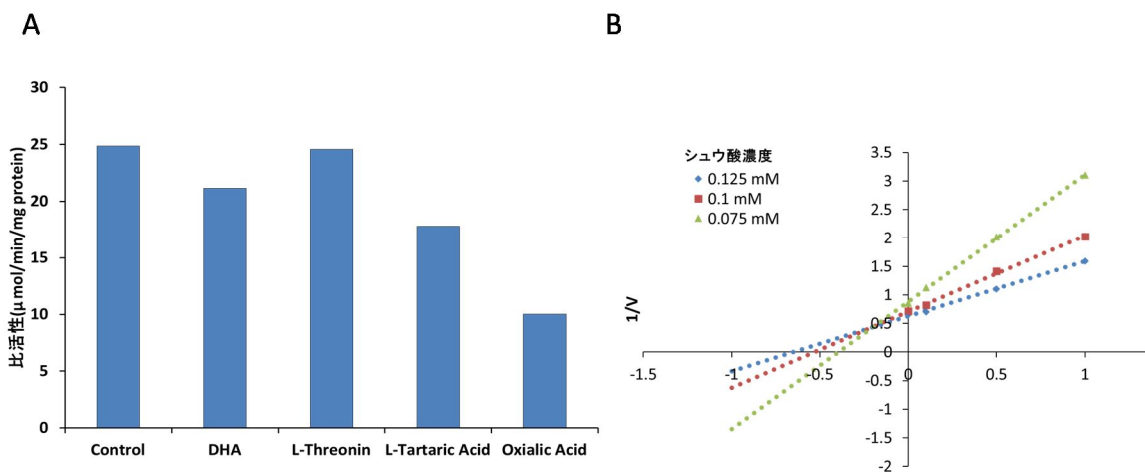


図2 . GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性におよぼす各種アスコルビン酸異化物質の影響 . A. 1 mM 濃度の各物質を酵素反応系に添加した際の GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性 . B. Dixon プロットによるシュウ酸の GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性阻害の生化学的検証

3) VTC3 の標的因子同定とリン酸化シグナル伝達系の解明:

シロイヌナズナ野生株の約 50%程度にまでアスコルビン酸量が減少した変異体 *vtc3* の原因遺伝子として同定された VTC3 は、Ser/Thr プロテインキナーゼと PP2C タイプのプロテインホスファターゼが融合したユニークなタンパク質をコードしている。*vtc3* 変異体は光によるアスコルビン酸生合成の増加も抑制されることから、リン酸化/脱リン酸化を介し

た制御機構の存在が示唆されるが、その詳細は未解明である。そこで、シロイヌナズナ野生株および VTC3 遺伝子破壊株を用いて、暗適後の植物および 100  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  の光照射 6 時間後各植物におけるリン酸化プロテオーム解析を実施した。その結果、同定したリン酸化ペプチド 4,963 個 (タンパク質レベルでは 1,582 タンパク質に相当) のうち野生株との間で有意差を持って変動していたリン酸化ペプチド (DEPs) は 676 個であった。遺伝子オンロジーエンリッチメント解析の結果、プロテインキナーゼ関連遺伝子がエンリッチされており、VTC3 を介したリン酸化シグナルネットワーク存在の可能性が強く示唆された。解析データについてアスコルビン酸合成酵素に注目したところ、GDP-L-Gal ホスホリラーゼおよびその一つ上流を構成し GDP-D-Man から GDP-L-Gal へのエピマー化反応を触媒する GDP-D-Man-3,5-エピメラーゼの各ペプチド断片において、光照射後のリン酸化レベルが有意に抑制される可能性が見いだされた (図 3)。

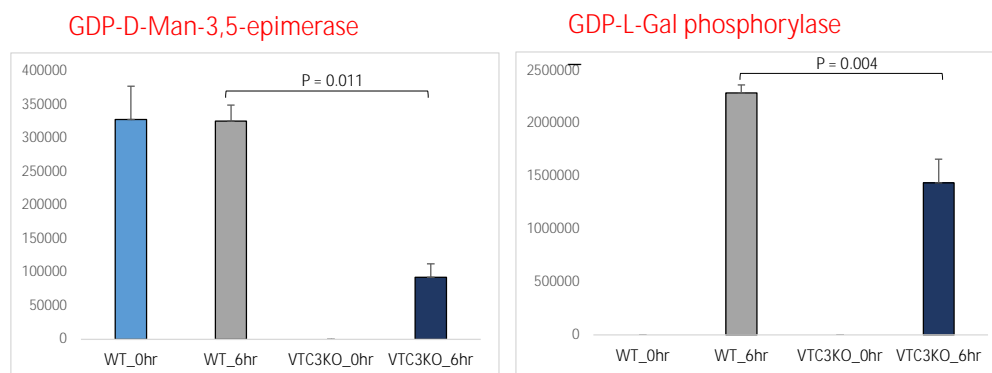


図 3. VTC3\_KO 株において光照射前後で有意なリン酸化レベルの抑制が観察されたアスコルビン酸合成経路構成酵素。

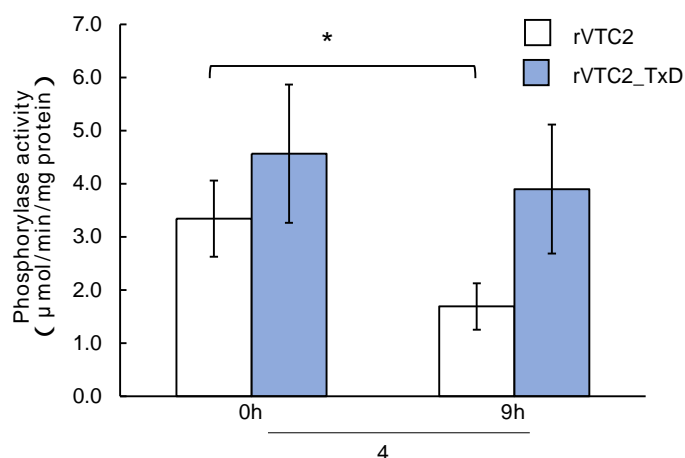


図 4. 疑似リン酸化が GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性におよぼす影響。\*,  $P < 0.05$

リン酸化が酵素活性に及ぼす影響を検証するため、GDP-L-Gal ホスホリラーゼについて、リン酸化該当箇所の Thr を Asp に置換した疑似リン酸化変異体を大腸菌で発現させ GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性を測定した。その結果、精製直後の組換え体酵素において、高い比活性が維持される傾向が観察された他、野生型酵素では 4 の氷上下でも 9 時間後には約 50% 失活が認められたのに対し、疑似リン酸化変異体酵素では有意な活性の失活が認められなかったことから、VTC2 のリン酸化は酵素の安定性に寄与していることが強く示唆された。このことから、アスコルビン酸合成の光調節機構の一端は、VTC3 を介した VTC2 リン酸化による GDP-L-Gal ホスホリラーゼ活性の安定化が関与している可能性が考察された。現在、もう一つの酵素 GME リン酸化の影響について検証を進めるとともに、VTC3 がこれら酵素タンパク質のリン酸化への関与および VTC3 によるリン酸化ネットワークの解析が進行中である。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Iwaoka, Y., Nishino, K., Ishikawa, T., Ito, H., Sawa, Y., Tai, A.	4. 巻 143:
2. 論文標題 Affinity resins as new tools for identifying target proteins of ascorbic acid.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Analyst	6. 最初と最後の頁 874-882
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1039/c7an01592e	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 Shiroma, S., Tanaka, M., Sasaki, T., Ogawa, T., Yoshimura, K., Sawa, Y., Maruta, T., Ishikawa, T.	4. 巻 284:
2. 論文標題 Chloroplast development activates the expression of ascorbate biosynthesis-associated genes in Arabidopsis roots.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Science	6. 最初と最後の頁 185-191
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.plantsci.2019.04.012	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 Terai, Y., Ueno, H., Ogawa, T., Sawa, Y., Miyagi, A., Kawai-Yamada, M., Ishikawa, T., Maruta, T.	4. 巻 183
2. 論文標題 Dehydroascorbate reductases and glutathione set a threshold for high light-induced ascorbate accumulation.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 112-122
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.19.01556	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 Kameoka, T., Okayasu, T., Kikuraku, K., Ogawa, T., Sawa, Y., Yamamoto, H., Ishikawa, T., Maruta, T.	4. 巻 in press
2. 論文標題 Cooperation of chloroplast ascorbate peroxidases and proton gradient regulation 5 is critical for protecting Arabidopsis plants from photooxidative stress.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tbj.15352	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 石川孝博	4. 巻 94
2. 論文標題 植物のアスコルビン酸生成研究の現状.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 ビタミン	6. 最初と最後の頁 438-442
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 無
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20件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 高尾理穂、丸田隆典、小川貴央、森 大、重岡 成、石川孝博
2. 発表標題 強光によるアスコルビン酸プールサイズの制御には光合成電子伝達系を介したシグナルが重要である
3. 学会等名 日本ビタミン学会 第70回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 田中 滲、上野祐美、寺井佑介、小川貴央、Frank Van Breusegem、石川孝博、丸田隆典
2. 発表標題 酸化ストレス条件下におけるアスコルビン酸再生系
3. 学会等名 日本農芸化学会 中四国支部第51回講演会 (例会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yusuke Terai, Hiromi Ueno, Mio Tanaka, Takahisa Ogawa, Frank Van Breusegem, Takahiro Ishikawa, Takanori Maruta
2. 発表標題 Glutathione-dependent enzymatic and non-enzymatic pathways for dehydroascorbate reduction are crucial for ascorbate pool size regulation under high light
3. 学会等名 International Conference on Arabidopsis Research ICAR2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 丸田隆典、石川孝博
2. 発表標題 植物におけるアスコルビン酸代謝酵素の分布と進化
3. 学会等名 日本DNA多型学会 第27回学術集会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 上野祐美、寺井佑介、小川貴央、石川孝博、丸田隆典
2. 発表標題 植物におけるデヒドロアスコルビン酸還元システム
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 田中 澗、松原直樹、小川貴央、石川孝博、丸田隆典
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるモノデヒドロアスコルビン酸還元酵素の包括的 な逆遺伝学解析
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 岡安嵩也、三富弦、亀岡峰志、菊樂香奈、岩上拓己、小川貴央、石川孝博、丸田隆典
2. 発表標題 光ストレス順応における葉緑体型アスコルビン酸ペルオキシダーゼの生 理学的重要性
3. 学会等名 日本農芸化学会 2019年度大会
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 石川孝博
2. 発表標題 なぜ野菜・果物にビタミンCが豊富に含まれているのか？
3. 学会等名 日本栄養・食糧学会 中国・四国支部会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 松原龍之介、竹尾香捺子、崎山佳祐、石川孝博、吉村和也
2. 発表標題 植物のアスコルビン酸合成律速酵素VTC2の発現制御因子の同定
3. 学会等名 日本ビタミン学会第69回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 高尾理穂、高橋奈津美、袖山翼、丸田隆典、小川貴央、澤嘉弘、石川孝博
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるアスコルビン酸合成光調節因子VTC3の機能解析
3. 学会等名 日本ビタミン学会第69回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 崎山佳祐、竹内崇、丸田隆典、小川貴央、澤嘉弘、石川孝博
2. 発表標題 シロイヌナズナVTC2破壊株を用いた新奇アスコルビン酸輸送変異体の探索
3. 学会等名 日本ビタミン学会第69回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 丸田隆典、三富弦、亀岡峰志、岡安嵩也、小川貴央、石川孝博
2. 発表標題 なぜ葉緑体型アスコルビン酸ペルオキシダーゼの欠損は植物の光ストレス耐性に影響しないのか？
3. 学会等名 日本植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 崎山佳祐, 小川貴央, 丸田隆典, 石川孝博
2. 発表標題 シロイヌナズナアスコルビン酸生成の鍵酵素GDP-L-ガラクトースホスホリラーゼ活性に及ぼすアスコルビン酸の影響
3. 学会等名 日本農芸化学会関西・中四国・西日本支部2017 年度合同大阪大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 崎山佳祐、竹内 崇、小川貴央、丸田隆典、石川孝博
2. 発表標題 植物アスコルビン酸生成関連酵素GDP-L-ガラクトースホスホリラーゼ活性調節機構の検討
3. 学会等名 日本分子生物学会第40回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 崎山佳祐、小川貴央、丸田隆典、石川孝博
2. 発表標題 植物アスコルビン酸生成の鍵酵素GDP-L-ガラクトースホスホリラーゼの活性調節機構の検討
3. 学会等名 日本農芸化学会2018年度大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石川孝博
2. 発表標題 植物はなぜ豊富にビタミンCを含むのか？～生合成と代謝調節機構～
3. 学会等名 ビタミンC研究委員会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 田中泰裕、高尾理穂、小川貴央、重岡 成、丸田隆典、石川孝博
2. 発表標題 VTC3を介した植物アスコルビン酸生合成調節機構の解明
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川孝博、丸田隆典、小川貴央、重岡 成、Mike Page、Nicholas Smirnoff
2. 発表標題 シロイヌナズナ葉におけるアスコルビン酸蓄積の光制御には光合成によるVTC2遺伝子発現が影響する
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 シロイヌナズナ vitamin C deficient 3変異体のリン酸化プロテオーム解析
2. 発表標題 田中泰裕、丸田隆典、小川貴央、森 大、石川孝博
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 田中泰裕、丸田隆典、小川 貴央、森 大、重岡 成、石川孝博
2. 発表標題 リン酸化プロテオームによる植物アスコルビン酸生成調節因子VTC3の標的タンパク質探索
3. 学会等名 第161回ビタミンC研究委員会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計4件

1. 著者名 Maruta, T. and Ishikawa, T.	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 300
3. 書名 Antioxidants and Antioxidant Enzymes in Higher Plants	

1. 著者名 shikawa, T., Maruta, T., Yoshimura K. and Smirnoff, N.	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 300
3. 書名 Antioxidants and Antioxidant Enzymes in Higher Plants	

1. 著者名 Yoshimura, K. and Ishikawa, T.	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 511
3. 書名 Ascorbic Acid in Plant Growth, Development and Stress Tolerance	

1. 著者名 Maruta, T. and Ishikawa, T.	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 511
3. 書名 Ascorbic Acid in Plant Growth, Development and Stress Tolerance	

〔産業財産権〕

〔その他〕

当該科研費の研究成果の一般への公開と啓蒙を兼ねて高校生を対象に、ひらめき ときめきサイエンスの支援を受けて、サイエンス教室「植物のビタミンCのふれてみよう」を、2019年9月14日に開催した。

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
研究分担者	吉村 和也 (Yoshimura Kazuya) (90379561)	中部大学・応用生物学部・准教授  (33910)	
研究分担者	丸田 隆典 (Maruta Takanori) (50607439)	高根大学・学術研究院農生命科学系・准教授  (15201)	

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