

研究報告書

「膜交通の機能改変による高機能植物の開発」

研究タイプ: 通常型

研究期間: 平成23年12月～平成29年3月

研究者: 上田 貴志

1. 研究のねらい

植物は、様々な環境に適応して生育している一方で、様々な生物学的および非生物学的ストレスに常にさらされている。そのため、生育環境によっては植物が本来持つ能力を十分に発揮できず、本来の生産能力を下回ることがしばしば起こることになる。

小胞体、ゴルジ体、多胞体、液胞／リソソームなどの単膜系細胞小器官は、小胞または小管を介した物質輸送機構、“膜交通”により結ばれている。この膜交通経路の多様化と進化が、さらなる機能的に分化した細胞小器官を生み出す原動力となったと考えられている。また、進化の過程でそれぞれの生物が特異的に獲得した膜交通経路が、各生物において重要かつ特徴的な生命現象の基盤として機能していることも徐々に明らかとなりつつある。そのような例として我々は、植物が進化の過程で独自に獲得した RAB GTPase (ARA6 グループ) を見だし、これがエンドソームから細胞膜への輸送経路で機能することを突き止めた。ARA6 の明確なホモログは植物以外には存在しないことから、ARA6 が機能する輸送経路は植物において独自に開拓されたものであると考えられる。この ARA6 の生理的役割を調べる過程で我々は、1) ARA6 の機能が低下した *ara6* 変異体の塩ストレスや浸透圧ストレスに対する耐性が低下すること、2) うどんこ病菌の吸器を取り囲む吸器嚢膜に ARA6 がリクルートされること、を見いだした。これらの結果は、植物独自の膜交通経路が、環境ストレスに対する応答や病原菌との戦いにおいて重要な役割を担っていることを示唆している。そこで、本さきがけ研究においては、外部環境と植物細胞のインターフェイスとして機能する植物特異的な膜交通経路の、非生物学的および生物学的ストレス応答への関与の仕組みを分子レベルで明らかにすることを目指した。さらに、得られた発見をもとに膜交通の仕組みを改変・最適化することにより、植物に生物学的及び非生物学的ストレスに対する抵抗性を付与し、植物の生育に適さない環境下における植物由来バイオマスの増産や、植物病害による生産性の低下の抑止、それに伴う大気中二酸化炭素の資源化効率の上昇に貢献するための基盤技術の開発を目指した。

2. 研究成果

(1) 概要

植物特異的な膜交通経路の生理的機能を明らかにするとともに、その最適化と機能強化により、植物にストレスや病原菌に対する抵抗性を付与することを目指して研究を進めた。その結果、植物特異的 Rab GTPase である ARA6 が、*Qua-Quine Starch (QQS)* 遺伝子の発現制御を介してデンプンの代謝に関わっていることを見いだした。また、*ara6* 変異体において病原性細菌に対する抵抗性が上昇している原因も突き止めた。*QQS* の発現調節を担う転写因子候補の同定にも成功しており、現在その解析を進めている。

病原性糸状菌および卵菌の感染と膜交通経路の関連についても解析を進めた。うどんこ病

菌およびべと病菌が宿主の細胞内に形成する吸器嚢膜に、ARA6 と保存型 RAB5 である ARA7 が局在すること、それらの活性化因子である VPS9a やエンドソームに局在する膜融合実行因子がうどんこ病菌の吸器嚢膜から排除されていることを見だし、吸器嚢膜が非常にユニークな性質を有する膜であることを突き止めた。さらに、ARA6 の人為的活性化がうどんこ病菌の増殖を抑制すること、これが吸器嚢膜を取り囲むエンケースメントの形成促進に起因することも明らかにした。一方、半寄生性の炭疽病菌が形成する侵入菌糸嚢膜には、うどんこ病菌が形成する吸器嚢膜とは全く異なるタンパク質が局在していることを明らかにした。このことから、病原性糸状菌の感染機構の多様性の一端が明らかとなった。

ARA6 および ARA7 の相互作用因子群の解析も進めるとともに、基部陸上植物ゼニゴケにおけるその機能の保存性についても解析した。その結果、陸上植物でエンドソーム輸送の仕組みが多様化していることを突き止めた。以上の成果に加え、膜交通が花成の制御に関わること、植物の液胞輸送経路が、動物のリソソーム輸送経路と共通の制御因子を用いつつ、はるかに複雑化していること、ゼニゴケが有用物質産生のための有力なプラットフォームとなりうることなども明らかにした。

(2) 詳細

(A) ARA6 経路はいかにして耐塩性などの環境ストレスに関わるのか

塩ストレスや浸透圧ストレスに対する応答の変化は、転写をはじめとする植物の生理応答現象の総和として引き起こされると考えられる。そこで、マイクロアレイ解析により、シロイヌナズナの野生型と *ara6* 変異体における遺伝子転写レベルの網羅的な比較を行った。その結果、QQS 遺伝子の発現が、*ara6* 変異体において顕著に上昇していることが明らかになった。さらに、*ara6* 変異体におけるデンプンとグルコース量を測定したところ、野生型と比較してデンプン量が有意に減少するとともに、グルコース量が増加していることも見いだした。デンプンと糖の転換は細胞内の浸透圧の調節に寄与していることから、ARA6 の塩ストレスや浸透圧ストレスへの関与は、このデンプン・糖代謝を介したものであると考えられる。糖濃度の上昇に起因する病原性細菌に対する抵抗性の向上の結果(下述)と併せ、この成果を原著論文として発表した(Tsutsui *et al.*, 2015)。さらに、QQS の発現を制御している転写因子の候補を同定することにも成功した。また、最近 QQS が NF-YC4 サブユニットと相互作用することで細胞質から核に局在を変え、NF-YC4 が NF-YA と NF-YB のサブユニットと相互作用することで転写因子として機能し、内生のデンプン量やタンパク量を変化させることが報告された。この結果を検証しつつ、QQS の転写制御に関わる転写因子の解析を現在進めている。さらに、ARA6 の機能が他の植物で保存されているかを調べるため、イネの *ara6* 変異体も確立した。

(B) ARA6 経路は病原菌の感染と増殖にどのように関わるのか

(1) うどんこ病菌、べと病菌、炭疽病菌

うどんこ病菌の吸器嚢膜がどのような性質を持つのかは長らく謎であったが、我々は ARA6 が吸器嚢膜に局在することを、GFP と融合した ARA6 の生細胞内での詳細な観察と免疫電子顕微鏡観察により証明した。このことは、吸器嚢膜が少なくとも部分的にはエンドソ-

ムの性質を有することを示している。そこで、他のエンドソームタンパク質が吸器嚢膜に局在するかを調べたところ、動物の RAB5 のオルソログである ARA7 が吸器嚢膜に局在する一方で、ARA6 と ARA7 の共通の活性化因子である VPS9a は吸器嚢膜に局在しないことが明らかとなった。これらの結果から、吸器嚢膜上において ARA6 や ARA7 の活性化がうどんこ病菌により抑制されている可能性が強く示唆された(Inada et al., 2016 として発表)。この成果は、掲載誌の表紙に採用されるとともに、Editor-in-Chief's Choice に選ばれた。続いて、恒常活性型 ARA6 の過剰発現により ARA6 の人為的活性化の影響を調べたところ、ARA6 の活性化により吸器嚢膜を取り囲むように形成されるエンケースメントの形成が促進され、うどんこ病菌の増殖が抑制されることが明らかとなった。一方、液胞に局在する RAB GTPase である RAB7 や膜融合因子(SNARE)である SYP22 は、吸器嚢膜には局在しなかった。これらの結果から、うどんこ病菌が吸器嚢膜に部分的なエンドソームとしての性質を付与して異物として認識されることを防ぐとともに、ARA6 や ARA7 の活性化を防ぐことにより、後期エンドソームへの成熟や液胞と融合することを防ぎ、寄生関係を確立していることが強く示唆された。

炭疽病菌感染時に形成される侵入菌糸嚢膜についても、ARA6 をはじめとする膜交通関連因子との関連を調べた。侵入菌糸嚢膜への ARA6 の明確な局在が見られなかったため、他の様々な因子について局在解析を進め、ホスファチジルイノシトールリン酸の興味深い挙動を発見した。ホスファチジルイノシトールリン酸は生体膜の構成成分のひとつであり、膜交通にも深くかかわっている。我々は、アブラナ科野菜類炭疽病菌の侵入菌糸嚢膜に、ホスファチジルイノシトール 4,5-ビスリン酸[PtdIns(4,5)P₂]が極めて大量に蓄積していることを見いだした。また、PtdIns(4,5)P₂ の合成酵素である PIP5 キナーゼも、侵入菌糸嚢膜に集積していた。侵入菌糸嚢膜は細胞膜とつながった膜であるが、細胞膜に局在する SNARE (SYP121, SYP132) やアクアポリン(PIP2)は、侵入菌糸嚢膜に集積していなかった。これらの結果から、侵入菌糸嚢膜は細胞膜とは異なる特殊な性質を有していることが明らかとなった。現在、ホスファチジルイノシトールリン酸の生合成の変化が感染にどのような影響ををもたらすかを解析中である。

炭疽病菌以外の病原体感染時におけるホスファチジルイノシトールリン酸の局在についても観察を行った。べと病菌 (*Hyaloperospora arabidopsidis*) の吸器嚢膜には、PtdIns(4,5)P₂ は局在するものの、顕著な集積は見られなかった。対して、ホスファチジルイノシトール 4-リン酸 (PtdIns4P) が、べと病菌の吸器嚢膜の付け根に多く存在していた。さらに、うどんこ病菌の吸器嚢膜におけるホスファチジルイノシトールリン酸の集積も解析し、炭疽病菌やべと病菌とは異なる集積パターンを示すことを見いだした。これらの結果から、病原体ごとに、ホスファチジルイノシトールリン酸の集積メカニズムが異なることが示された。

(2) トマト班葉細菌病菌

ara6 変異体の生物的ストレスに対する応答を調べるため、トマト班葉細菌病菌 (*Pst* DC3000) を *ara6* 変異体に接種し、その増殖を調べた。その結果、*ara6* 変異体中で *Pst* DC3000 の増殖が抑制されることが明らかとなった。シロイヌナズナをグルコースで処理すると、PR2(β-1,3-グルカナーゼ)の発現が上昇することが報告されている。*ara6* 変異体中では

グルコース濃度が上昇していることから、この *Pst* DC3000 の増殖抑制は、変異体における糖濃度の上昇に起因している可能性がある。そこで、*ara6* 変異体における *PR2* の発現量を調べたところ、有意な発現の上昇が認められた。また、*ara6* 変異体をさらにグルコースで処理しても、*PR2* の発現のさらなる上昇は観察されなかった。また、グルコース処理を施した *ara6* 変異体における *Pst* DC3000 の増殖は、グルコース処理していない *ara6* 変異体やグルコース処理を施した野生型植物とほぼ同程度であった。これらの結果から、*ara6* 変異体における *Pst* DC3000 の増殖抑制は、内生の糖濃度の上昇に起因しているものと結論づけた (Tsutsui *et al.*, 2015)。以上のことから、ARA6 は膜交通における機能に加え、QQS を介して糖代謝と病原性細菌に対する抵抗性にも関与していることが示唆された。今後 ARA6 の機能改変により、植物体内の糖濃度の調節や、病原性細菌に対する抵抗性の付与が期待される。

(C) ARA6 の機能発現機構の解析

ARA6 の機能発現機構をさらに明らかにするために、活性型 (GTP 結合型) ARA6 と特異的に相互作用する分子を単離し、その解析を進めた。これまでに複数のエフェクターを単離しているが、その中でも特に PLANT-UNIQUE RAB5 EFFECTOR 2 (PUF2) の機能解析を重点的に進めた。その結果、ARA6 が PUF2 の機能を介して保存型 RAB5 が関与するエンドソームから液胞への輸送を負に制御しているという驚くべき結果が得られた (投稿準備中)。さらに、保存型 RAB5 のエフェクターを同定し、種子における貯蔵タンパク質の輸送の仕組みの一端を解明した (Sakurai *et al.*, 2016)。さらに、VPS9a の根の形態形成における役割を明らかにするために、VPS9a の機能が低下した *vps9a-2* 変異体の詳細な解析を行い、VPS9a が制御する膜交通経路が根端分裂組織の活性や放射軸形成に必須の役割を担っていることも明らかにした。また、VPS9a が機能する液胞輸送経路が、動物のリソソームへの輸送経路と比較し独自の多様化を果たしていることを明らかにし (Ebine *et al.*, 2014)、植物が進化の過程で独自の膜交通経路網を獲得してきたことを明らかにした。

(D) 研究の進展に伴って得られたその他の成果

(1) ARA6 以外の RAB も非生物的ストレスおよび生物的ストレスにおいて機能する

ARA6 以外の RAB GTPase について、塩ストレスや病原菌応答における役割を明らかにするため、陸上植物で特徴的な多様化を果たしている RAB11/RABA グループについても解析を進めた。シロイヌナズナゲノムには 57 個の RAB GTPase がコードされており、その中の 26 個がこのグループに属している。それらはさらに 6 つのサブグループ (RABA1- RABA6) に分類されており、それぞれのサブグループ間で機能分化が進んでいると考えられていたが、具体的な機能についてはあまり明らかにされていなかった。そこで、病原性細菌の認識を担う flagellin レセプター、FLS2 の輸送に、RAB11/RABA の 6 つのサブグループメンバーがどのように関与するのかをタバコの葉における一過的発現系を用いて解析した。その結果、RABA1 は FLS2 の細胞膜への輸送を制御していること、RABA4 と RABA6 が、FLS2 のリガンド依存的エンドサイトーシスの異なるステップを制御していることが明らかとなった (Choi *et al.*, 2013)。さらに、RABA1 の機能欠失変異体の解析から、このサブグループが塩ストレス耐性に必要で

あることも明らかとなった。その他、クラスリン依存性エンドサイトーシスが FLS2 を介した抵抗性の惹起に必須であることも、独国 Silke Robatzek 博士との共同研究により明らかにした (Mbengue et al., 2016 PNAS)。

(E) ARA6 経路の役割は陸上植物に普遍的なものか

シロイヌナズナで見いだした ARA6 の機能が陸上植物で保存されているかどうかを明らかにすることを目的とし、陸上植物の最も基部で分岐したタイ類ゼニゴケにおける ARA6 の機能解析を進めた。さらに、苔類に特異的なオルガネラであり、抗癌作用や抗インフルエンザウイルス活性など、多くの有用な活性を有することが報告されている化合物を含む油体の由来を突き止めるとともに、ゼニゴケ内で油体を人為的に増加させる方法を見いだした。

3. 今後の展開

(A) ARA6 経路はいかにして耐塩性などの環境ストレスに関わるのか

これまでの研究により、ARA6 がデンプンと糖の代謝制御に関わる結果を得た。*ara6* 変異体の塩ストレスや浸透圧ストレスに対する高感受性は、この機能の異常に起因している可能性が高い。そこで、ARA6 がデンプンと糖の代謝にどのように関わるのかをさらに明らかにするべく研究を展開する。*ara6* 変異体におけるデンプンの減少の原因として、現在以下の2つの可能性を考えている。

(1) アミラーゼの発現上昇がデンプン量の減少の直接的な原因となっている可能性

我々の研究により、 β アミラーゼの発現上昇が、*ara6* 変異体におけるデンプンの減少と糖濃度の上昇の原因である可能性が示された。この可能性を検証するために、アミラーゼを過剰に発現した形質転換体を作製して内生のデンプン量やグルコース量を測定する。また、*ara6-1* 変異体のマイクロアレイ解析では検出することができなかった遺伝子の発現変動が RNA-seq 解析で明らかになったことから、RNA-seq 解析で得られた高精度な遺伝子発現プロファイルを用いて、*ara6-1* 変異体における遺伝子発現パターンの変動のメカニズムを明らかにする。

(2) ARA6 が葉緑体機能に関わっている可能性

ゼニゴケにおける ARA6 の機能解析から、ゼニゴケ ARA6 が葉緑体への輸送に関わる可能性が示唆されている。シロイヌナズナにおいても、ARA6 がデンプンの代謝に必要なタンパク質の葉緑体への輸送に関わっている可能性があるため、この検証を行う。ゴルジ体経由で葉緑体へ輸送されるという報告のあるタンパク質を積み荷の候補とし、*ara6* 変異体における局在を調べるとともに、野生型と *ara6* 変異体で単離葉緑体のプロテオーム解析を行い、葉緑体を構成するタンパク質の組成に違いがあるかを精査する。

これらの解析を通して、ARA6 のシロイヌナズナにおける新奇機能を明らかにするとともに、その改変によるデンプンと糖の含量の人為的な改変が可能かを検証する。

(B) 病原菌の感染と増殖に膜交通はどのように関わるのか

現在までに、炭疽病菌の侵入菌糸嚢膜に PtdIns(4,5)P2 と PIP5 kinase が局在することが明らかになっている。ここで機能するさらなる因子の探索のため、PIP5 kinase の相互作用因子の同定を目指す。PIP5K3-GFP を発現する植物を用いて共免疫沈降実験を行い、候補因子を質量分析により同定する。その後候補因子の侵入菌糸嚢膜への局在を観察し、新たな侵入菌糸嚢膜

に集積する因子の同定を行う。

本研究の結果から、炭疽病菌は、PtdIns(4,5)P2 を多く含む侵入菌糸嚢膜を植物に作らせることにより、植物組織内への侵入を成功させていると推測される。このことから、逆に細胞膜における PtdIns(4,5)P2 の量を減らすことにより、菌糸の侵入を阻止できるのではないかと考えている。PtdIns(4,5)P2 を PtdIns4P に代謝する酵素である phosphatidylinositol-4,5-bisphosphate 5-phosphatase を過剰発現させる植物の作出し、炭疽病菌の感染に対し抵抗性を持つかどうかを検証する。

べと病菌の吸器嚢膜には、PtdIns4P が付け根の部分にしか局在しないことが判明した。このことから、べと病菌は感染のために、PtdIns4P を吸器嚢膜から積極的に排除している可能性がある。PtdIns4P は phosphatidylinositol-4-phosphate phosphatase (PI4P phosphatase)により分解されることから、べと病菌の吸器嚢膜には PI4P phosphatase が集積し、PtdIns4P を排除しているのではないかと考えられる。この仮説を証明するために、べと病菌の吸器嚢膜における PI4P phosphatase の局在を調べる。さらに、PI4P phosphatase の変異により、べと病菌に対する抵抗性が上昇するかを確かめる。この結果をもとに、べと病菌感染に強い植物を作り出すことを試みる。

4. 評価

(1) 自己評価

(研究者)

研究は総じて順調に進行した。植物特異的な膜交通制御因子である ARA6 が、塩ストレス及び浸透圧ストレス応答にいかに関わるのかについて、マイクロアレイ解析をきっかけにデンプン・糖代謝との関連を見だし、そこで機能する転写因子の同定とその解析が現在進行中である。今後この転写因子の発現をデザインすることにより、デンプン代謝の人為的改変が可能となると期待される。細胞内の糖濃度の上昇が植物免疫の活性化を促すという我々が見いだした結果についても、今後耐病性が向上した植物の作出に応用できるものと期待している。病原体感染と植物の膜交通経路の関連についても、うどんこ病菌、べと病菌、炭疽病菌を用いて様々な実験を行った結果、その感染機構の多様性が浮き彫りとなった。今後は得られた知見を活用し、それぞれの病原菌に応じた抵抗性増強方法を開発し、植物の高機能化につながる結果をさらに集積する予定である。植物特異的な膜交通経路の進化細胞生物学的研究も順調に進んでおり、ARA6 機能の陸上植物における多様性ととも、ゼニゴケを有用物質の生産工場として用いる可能性が浮上してきた。これらの成果の一部はすでに原著論文として発表し、掲載誌の表紙を飾るとともに Editor-in-Chief's choice に選出される等、高い評価を得ている。イネ *ara6* 変異体の確立などは進めつつも、モデル植物以外の植物に研究を展開するまでには至らなかった点に忸怩たる思いはあるが、本研究で得られた知見をさらに発展させるべく、今後も研究に邁進する所存である。

(2) 研究総括評価(本研究課題について、研究期間中に実施された、年2回の領域会議での評価フィードバックを踏まえつつ、以下の通り、事後評価を行った)。

(研究総括)

植物細胞内の細胞小器官を結ぶ膜交通の仕組みは、各種ストレス応答においても重要な役

割を果たしている。上田氏は、自ら発見した上記現象において、膜交通の構成要素である ARA6 の役割を解明し、膜交通経路を最適化することで塩ストレスや病気に強い植物の作出を目指した。その結果、植物特有の ARA6 がエンドソームから細胞膜への膜交通に寄与する仕組みの解析から、塩ストレスや浸透圧ストレスの耐性発揮に必要であること、及びうどんこ病の吸器嚢膜の形成に関わることを証明し、ARA6 の改変や制御によりストレス耐性や病原菌抵抗性を付与できることを提案した。また、ARA6 が QQS 遺伝子の発現制御にも関わり、デンプン代謝の制御経路にも重要な役割をしていることも見出した。これら免疫応答や非生物的応答と膜交通の関係を示す多くの成果を得、発表してきたことは、基礎研究として高く評価できる。しかしながら、中間評価でも指摘されたように、本研究領域の目的に合った有用植物の開発に繋げるには、未だ距離がある。今後は、膜交通が植物の多様な機能に関わることを更に解析し、植物の二酸化炭素資源化能力増強の新たな分子戦略の提案に繋がることを期待したい。

5. 主な研究成果リスト

(1) 論文(原著論文)発表

1. 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, 1490–1503, doi: 10.1105/tpc.16.00326
2. 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
3. Tsutsui T, Nakano A, Ueda T. (2015) The plant-specific RAB5 GTPase ARA6 is required for starch and sugar homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Phys.* 56: 1073–1083, doi: 10.1093/pcp/pcv029
4. Ebine K, Inoue T, Ito J, Ito E, Uemura T, Goh T, Abe A, Sato K, Nakano A, Ueda T (2014) Plant vacuolar trafficking occurs through distinctly regulated pathways. *Curr. Biol.*, 24: 1375–1382, doi: 10.1016/j.cub.2014.05.004
5. Choi S, Tamaki T, Ebine K, Uemura T, Ueda T (corresponding author), Nakano A (2013) RABA members act in distinct steps of subcellular trafficking of the FLAGELLIN SENSING 2 receptor. *Plant Cell*, 25; 1174–1187, doi: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.112.108803>

(2) 特許出願

研究期間累積件数: 0 件

(3) その他の成果(主要な学会発表、受賞、著作物、プレスリリース等)

英文総説

1. Ebine, K. and Ueda, T. (2015) Roles of membrane trafficking in plant cell wall dynamics. *Front. Plant Sci.*, doi: 10.3389/fpls.2015.00878

2. Uemura, T. and Ueda, T. (2014) Plant vacuolar trafficking driven by RAB and SNARE proteins. *Curr. Opin. Plant Biol.* 22: 116–121
3. Ueda, T. (2014) Cellulase in Cellulose Synthase: A Cat among the Pigeons? *Plant Physiol.* 165: 1397–1398
4. Inada, N. and Ueda, T. (2014) Membrane Trafficking Pathways and their Roles in Plant–Microbe Interactions. *Plant Cell Phys.* 55: 672–686
5. Fujimoto, M. and Ueda, T. (2012) Conserved and plant–unique mechanisms regulating plant post–Golgi traffic. *Front. Plant Sci.* 3: 197.

和文総説

1. 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
2. 藤本優, 上田貴志 (2014) 膜交通経路の多様性獲得機構から見た植物のポストゴルジ輸送網. 植物科学の最前線(BSJ–Review) Vol. 5: 3–20
3. 藤本優, 上田貴志 (2012) 細胞壁資材の細胞内輸送–植物の膜交通と細胞壁–. 遺伝. Vol. 66: 47–52, エヌ・ティー・エス

著書

1. Ueda, T., Sato, M.H., and Uemura, T. *Endocytosis in Plants* (2012) The role of Rab GTPases and SNARE proteins in plant endocytosis and post–Golgi trafficking. Edited by Jozef Samaj, Springer, 201–216
2. 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) 化学同人 ISBN978–4–7598–1723–2
3. 植物細胞壁実験法 石井忠, 石水毅, 梅澤俊明, 加藤陽治, 岸本崇生, 小西照子, 松永俊朗編(分担執筆)(2016) 弘前大学出版会 ISBN 978–4–907192–21–1
4. 植物細胞壁 –基礎と応用– 西谷和彦, 梅澤俊明編(分担執筆)(2013)講談社 ISBN 978–4–06–153818–4

主な学会発表および国内招待講演

1. 上田貴志 比べて分かる～植物に学ぶ膜交通の保存性と多様性～ 第66回日本細胞生物学会大会 2014年6月12日, 奈良, シンポジウム「比べてみよう:細胞ダイナミクスの共通性と独自性」, co-organizer
2. 上田貴志 細胞内の交通網～植物に学ぶその多様化と進化～ 生命科学シンポジウム 2013年7月8日, 東京
3. 上田貴志 植物における膜交通経路の機能と多様性 シンポジウム「明日の植物科学を探る –ゲノムから細胞機能の統合を目指して–」, 2012年11月7日, 奈良
4. 上田貴志 植物の膜交通:分子機構と高次機能,そして進化. 公開シンポジウム「タンパク質の細胞内交通整理」, 2012年9月10日, 東京
5. 上田貴志 植物におけるポストゴルジ輸送経路の多様化と進化. 日本植物学会第76回大会, 2012年9月16日, 姫路, シンポジウム「植物科学が拓く進化細胞生物学」, co-organizer

海外招待講演

1. Takashi Ueda (invited speaker) (2016) Diversification of membrane trafficking pathways –lessons from the liverwort–. EMBO workshop “New model systems for early land plant evolution” 22st–24th June. Vienna, Austria
2. Takashi Ueda (invited speaker) (2016) Diversification of membrane trafficking pathways during land plant evolution. 1st CRC 1101 symposium, Molecular Encoding of Specificity in Plant Processes 4th–6th April. Tübingen, Germany
3. Takashi Ueda (Invited speaker) (2014) Diversification of membrane trafficking pathways –lessons from plants–. The first International Conference on Organelle Biogenesis and Function in Hong Kong. 4th–6th December. Chinese University of Hong Kong, Hong Kong
4. Takashi Ueda (Invited speaker) (2014) Expected and unexpected roles of membrane traffic in stress response. Gordon Research Conference on Salt & Water Stress in Plants. 5th August. Newry, USA
5. Takashi Ueda (Invited speaker) (2013) Diversification of membrane trafficking pathways ~lessons from plants~. UK–Japan joint meeting on Plant Cell Biology. 16 July. Hopkins building, Department of Biochemistry, University of Cambridge, UK

国際学会での講演

1. Takashi Ueda (invited speaker) (2016) Twins or Convergence? ~two plant–unique cellular structures acquired during evolution~. International Symposium “Front Lines of Plant Cell Wall Research and Beyond” 4th–5th October. Atami, Japan
2. Takashi Ueda (invited speaker) (2015) Diversification of membrane trafficking pathways during land plant evolution. Front Lines of Plant Cell Wall Research. 21st March. Nara, Japan
3. Takashi Ueda (Invited speaker) (2014) Conserved and unique aspects of membrane trafficking in *Marchantia polymorpha*. Marchantia workshop 2014. 8th–10th December. Kobe, Japan
4. Takashi Ueda (Selected speaker) (2014) Diversification of membrane trafficking pathways ~lessons from plants~. The 38th NAITO Conference on Molecule–based biological systems. 9th October. Sapporo, Japan
5. Takashi Ueda (Invited speaker) (2013) Mechanism and function of plant–unique membrane trafficking pathways. International Workshop on Plant Membrane Biology XVI, 27 March. Kurashiki, Japan

プレスリリース

道はひとつじゃない～植物の液胞にタンパク質を運ぶ3つの経路を発見～ 5月30日

海外セミナー講師

1. 福建農林大学, 福州, 23th December, 2016

2. Technical University of Munich, Munich, Germany, 7th April, 2016
3. University of Toronto, Toronto, Canada, 7 July, 2014
4. 中国科学院 上海植物逆境生物学研究中心, 上海, 中国, 24 September, 2013
5. Umeå Plant Science Center, Umeå, Sweden, 23 August 2012

国内セミナー講師

山形大学 (2012), 埼玉大学 (2012), 奈良先端科学技術大学院大学 (2012), 京都大学 (2013), 岩手大学 (2013), 埼玉大学 (2014), 九州大学 (2014 年), 明治大学 (2014), 国立感染症研究所 (2014), 奈良先端科学技術大学院大学 (2014), 山口大学 (2014), 山形大 (2015), 早稲田大 (2016), 東京農工大 (2016)

学会活動

2011 - 2012	日本植物学会 評議員
2012 - 2015	日本細胞生物学会 評議員
2012 - 2014	日本植物生理学会 国際委員
2014 - 2017	日本植物生理学会 代議員
2014 - 2015	日本植物生理学会 国際委員長
2015 - present	日本細胞生物学会 代議員

編集委員等

2014 - 2015	Advisory Editorial board (編集委員), Plant & Cell Physiology
2016 - present	Editor (編集実行委員), Plant & Cell Physiology

昇任

東京大学理学系研究科准教授より基礎生物学研究所教授に昇任