

平成 21 年 7 月 31 日現在

研究種目：基盤研究 (A)

研究期間：2005～2008

課題番号：17208031

研究課題名 (和文) 光合成炭素固定酵素ルビスコ機能発現の分子機構

研究課題名 (英文) Molecular mechanism of functions of photosynthetic CO₂-fixing enzyme RuBisCO

研究代表者

横田 明穂 (Yokota Akiho)

奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・教授

研究者番号：40118005

研究成果の概要：ルビスコの反応触媒の分子機構およびルビスコ生合成の制御機構の解明を行ってきた。ルビスコ反応触媒の分子機構の解明を目指し、すでに枯草菌に発見しているルビスコ活性を持たないルビスコ祖先蛋白質とルビスコの反応中心残基の触媒反応への関わり方を明らかにした。我々が発見したもっとも高い S_{61} 値を持つ紅藻 *Galdieria* ルビスコと植物ルビスコの蛋白質構造比較から、オキシゲナーゼ反応抑制残基と想定している残基をラン藻ルビスコへ導入し、その機能を明らかにした。ルビスコ生合成の制御機構に関しては、ルビスコを正常に合成できない変異株を多数スクリーニングし、分子遺伝学手法によってそれらの変異原因遺伝子を特定し、その機能解析からルビスコ生合成の制御機構を明らかにした。

交付額

(金額単位：円)

| | 直接経費 | 間接経費 | 合計 |
|------|------------|------------|------------|
| 17年度 | 9,500,000 | 2,850,000 | 12,350,000 |
| 18年度 | 9,800,000 | 2,940,000 | 12,740,000 |
| 19年度 | 10,400,000 | 3,120,000 | 13,520,000 |
| 20年度 | 7,200,000 | 2,160,000 | 9,360,000 |
| 年度 | | | |
| 総計 | 36,900,000 | 11,070,000 | 47,970,000 |

研究分野：農学

科研費の分科・細目：境界農学・応用分子細胞生物学

キーワード：光合成、炭素固定、ルビスコ、機能分子進化、機能改良

1. 研究開始当初の背景

光合成炭素固定酵素ルビスコは、カルビンサイクルにおいてリブローズビスリン酸に CO₂ を固定するカルボキシラーゼ反応を触媒する、ラージサブユニット 8 個とスモールサブユニット 8 個から構成される光合成の鍵酵素である。しかしながら、CO₂ と O₂ の間での誤認識に起因して触媒してしまう O₂ 固定反応 (オキシゲナーゼ反応) が原因となる低 CO₂ 識別能力や極端に低いカルボキシラーゼ反応速度といった劣悪な性質から、植物光合

成を律速している。これらのことから、植物光合成 CO₂ 固定効率の向上のためのターゲットとしてルビスコの機能改良が行われてきたが、成功した例は報告されていなかった。これは、ルビスコの CO₂ 識別残基や CO₂ 固定能獲得に至った分子進化過程が明らかでないために、機能改良が無作為な変異導入によって行われてきたことが原因であった。本研究者は、研究開始前にルビスコが CO₂ 固定能を獲得する前のメチオニン回収経路でエノラーゼとして機能するルビスコ祖先タン

パク質を、枯草菌などの細菌に発見していた。祖先タンパク質は、触媒部位が存在するルビスコサブユニットと相同性を示し、活性中心を構成するルビスコ触媒必須残基の一部を保存している。また、ルビスコの進化上で最も高い CO₂ 識別能を示す紅藻ルビスコに注目していた。これらのタンパク質は、ルビスコの劣悪な性質の分子機構を明らかにし、分子進化に基づいて機能改良を行うための好材料であると考えられた。

また、植物光合成効率向上のために、既に地球上に現存する紅藻などが有する高い CO₂ 識別能を示す外来性ルビスコの植物葉緑体での機能発現も試みられてきたが、成功しなかった。これは、植物葉緑体のタンパク質合成と機能発現の機構が全く不明であることが原因であると考えた。このため、植物葉緑体における葉緑体タンパク質合成に関わる諸因子の探索が重要であると考えた。

2. 研究の目的

(1) ルビスコの劣悪な性質の分子機構の解明研究では、なぜルビスコが O₂ 反応性を示すのか、その原因は、祖先タンパク質からルビスコへの分子進化過程に隠されていると予想した。このような経緯から、ルビスコがなぜ劣悪な酵素特性を獲得するに至ったかを、祖先タンパク質とルビスコの構造活性相関比較研究と祖先タンパク質からルビスコへの試験管内進化研究を行い、分子進化過程を解析することで明らかにすることを目的とした。

(2) 葉緑体遺伝子機能の発現機構研究においては、葉緑体のタンパク質合成に欠陥を持つシロイヌナズナ変異株をスクリーニングし、その原因遺伝子の機能を明らかにすることによって、葉緑体タンパク質合成の機構を解明しようとした。

3. 研究の方法

本研究における研究方法は、分子遺伝学および分子生物学と生化学を融合させた我々独自の手法を用いている。具体的な手法についてはそれぞれの結果の説明に際して記載した。

4. 研究の結果

(1) ルビスコの劣悪な性質の分子機構の解明研究

RuBisCO 祖先タンパク質は枯草菌においては 2,3-ジケト 5-メチルチオペンチル 1-リン酸エノラーゼ (以下エノラーゼと略記) 反応を触媒する。この酵素はアミノ酸配列において、RuBisCO と約 20% の相同性を示す。活性に必須で RuBisCO 内で極めて保存性の高い 19 残基の内、枯草菌のエノラーゼは 11 残基を共通に保持していた。触媒反応は

RuBisCO の触媒反応の第一ステップ (エンジオール化) と基質構造や反応の面で非常に良く似ており、紅色光合成細菌がもつ RuBisCO がエノラーゼの活性を有していたことから両酵素の機能が部分的に重複していると考えられていた。本エノラーゼは活性に Mg²⁺ を必要とし、CO₂ 共存下で活性が増加する性質が RuBisCO と共通していることを明らかにした。エノラーゼにおける触媒残基を明らかにするために、RuBisCO のエンジオール化における必須触媒残基に相当するアミノ酸残基に対して置換変異を施したところ、変異エノラーゼはすべて活性を失った (表 1)。また、RuBisCO の基質、反応中間体、生成物がいずれもエノラーゼの活性を競合的に阻害した結果から、エノラーゼは RuBisCO と似た結合特異性を持つ活性中心を有し、エノール化の反応においては RuBisCO が行うエンジオール化と同様の触媒残基を用いていることが示唆された。配列

表 1. RuBisCO と枯草菌エノラーゼ双方で活性中心に存在する残基への変異導入の影響

| Mutation | Relative activity (%) ^a |
|-----------|------------------------------------|
| Wild type | 100 |
| K123A | <0.01 |
| K123N | <0.01 |
| K123I | <0.01 |
| K123E | <0.01 |
| K175A | <0.01 |
| K175I | <0.01 |
| K175E | <0.01 |
| K201A | <0.01 |
| K201I | <0.01 |
| K201E | <0.01 |
| D203E | 7.0 |
| D203N | <0.01 |
| E204D | 84.0 |
| E204Q | <0.01 |

^a The activity with wild type normalized to 100%, which corresponded to 101.3 μmol min⁻¹ mg protein⁻¹

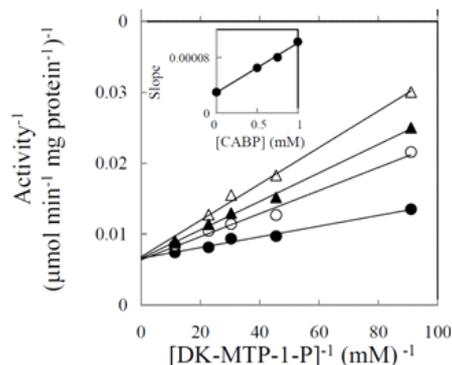


図1 RuBisCOの反応遷移状態構造類似化合物による枯草菌エノラーゼ反応の拮抗阻害

から予想された以上に、構造や機能面において RuBisCO と非常に高い相同性を有していることから、RuBisCO とエノラーゼは分子進化上非常に深い関係にあると考えられた。

また、枯草菌エノラーゼ反応は、RuBisCO の反応遷移構造類似化合物である 2-カルボ

キシアラビニートルピスリン酸 (CABP) によって拮抗阻害されることを見出した (図 1)。この発見は、枯草菌エノラーゼがすでに RuBisCO の反応中心と同じアーキテクチャーを構成していることを示しており、両タンパク質が機能的に極めて近いタンパク質であることを示している。

このエノラーゼ反応は、100 $\mu\text{mol}/\text{mg}/\text{min}$ と非常に速い反応であった。RuBisCO では実測はされていないが、類似反応なので恐らくこの程度の高速で進んでいると思われる。RuBisCO の反応の場合、その後の CO₂ 固定反応から 3-ホスホグリセリン酸の生成過程が律速になっていると思われる。

これまでの我々も含めた多くの研究室での RuBisCO 研究から、この酵素の turnover 速度は植物酵素の 3/sec から藍藻や細菌の 15/sec まで、大きく変動する。この差を引き起こしている構造上の原因を解明することが今後重要になってくるとと思われる。

(2)葉緑体遺伝子機能の発現機構

本研究では、遺伝学的なアプローチから RuBisCO の高蓄積に関わる新規遺伝子群を

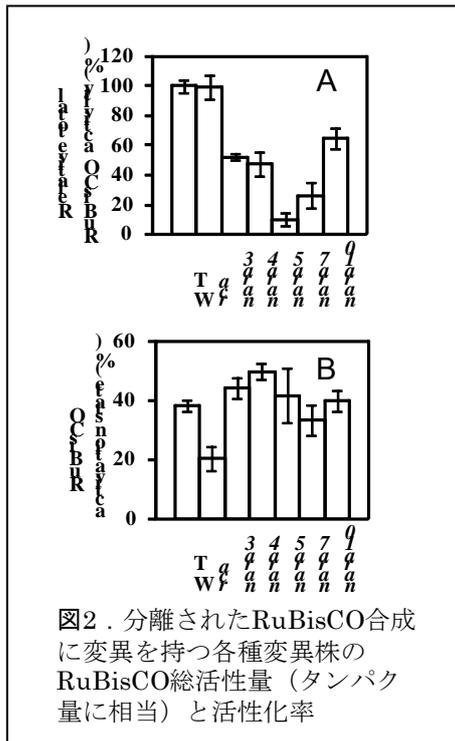


図2. 分離されたRuBisCO合成に変異を持つ各種変異株のRuBisCO総活性量 (タンパク量に相当) と活性化率

単離することを目的に、RuBisCO 蓄積量が低下したシロイヌナズナ変異体 (gene necessary for the achievement of RuBisCO accumulation, nara) のポジティブ選抜法を確立した。近年の RuBisCO 蓄積に関わる因子の同定は、生化学や逆遺伝学的手法による寄与が大きいが、この選抜法では、逆遺伝学的な視点からは予測が困難である RuBisCO 高蓄積を促す因子の変異体を単離でき、生体を用いてその因子の役割を調査す

ることができる。実際、この系を用いて、RuBisCO 蓄積量が 10~30%と著しく低下した2つの変異体(nara4, nara5)を単離し (図2)、マップベースクローニングにより、RuBisCO 高蓄積に大きく貢献する未知機能遺伝子、NARA4 と NARA5 をそれぞれ同定した。NARA4 は、緑葉の葉緑体膜面分に局在し、本葉における葉緑体遺伝子発現の要である2因子の1つ plastid encoded plastid RNA polymerase により転写される光合成遺伝子の発現を正に制御する因子であり、かつ葉緑体ゲノムの複製を負に制御する新規な因子であることが示唆された。これまでは NARA5 を中心に研究を行った。

NARA5 は、シロイヌナズナの光独立栄養成長に必須な遺伝子であり、暗所芽生えの緑化過程にその発現量を増大させ、葉緑体の RuBisCO large subunit をコードする *rbcL* 遺伝子の発現を促進した。NARA5 は、Adenosine kinase や Ribokinase といった pfkB-type carbohydrate kinases (pfkB-CK) に重要な金属結合とリン酸基転移に関わるアミノ酸配列を保持していたが、既知の pfkB-CK 活性は有していなかった。そこでさらに葉緑体遺伝子に対する NARA5 の特異性を理解するために、*nara5* とその遺伝子破壊株における様々な葉緑体遺伝子の発現量を、暗所芽生えの緑化過程でリアルタイム PCR 解析により追跡した。これより緑化過程で NARA5 が、葉緑体ゲノムにコードされる *psbD* や *petB* などの光合成遺伝子群の高発現に必要であり、中でも *rbcL* 遺伝子の発現量の増大に最も大きく寄与していることを明らかにした。第二に、pfkB-CK における NARA5 の機能的位置付けを決定するために、精製

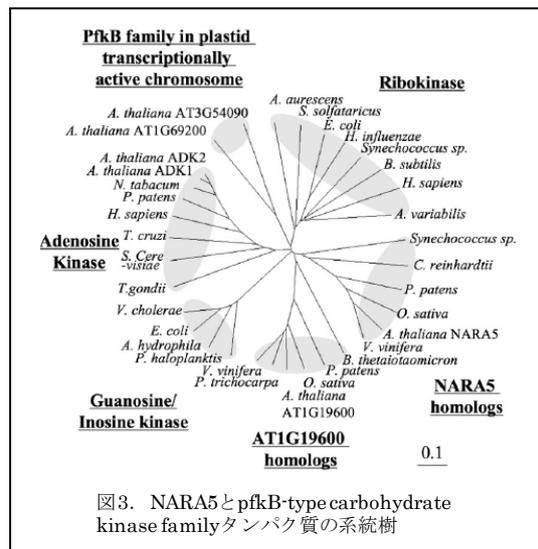


図3. NARA5とpfkB-type carbohydrate kinase familyタンパク質の系統樹

NARA5(大腸菌由来)を用いた pfkB-CK 活性測定、及び pfkB-CK とそのホモログを用いた分子系統解析等を行った (図 3)。そ

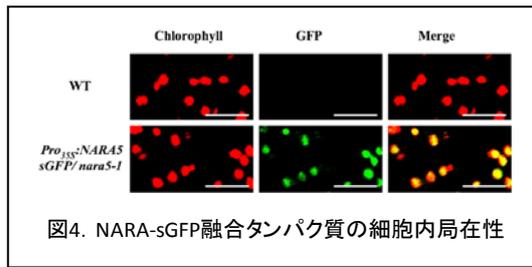


図4. NARA-sGFP融合タンパク質の細胞内局在性

の結果、NARA5 は、既知の Adenosine kinase, Ribokinase, Guanosine/Inosine kinase, Fructokinase などの pfkB-CK 活性を有しておらず、また分子系統樹では光合成生物のホモログと共に既知の pfkB-CK とは異なるクレードを形成していた。これは NARA5 が生物普遍的な pfkB-CK とは異なり、光合成生物特有の因子として *rbcl* を含めた葉緑体光合成遺伝子発現に関わる機能を獲得していることを示唆している。最後に、NARA5-GFP 融合タンパク質を発現した *nara5* 相補系統を用いた GFP 蛍光観察により、NARA5 が葉緑体に局在することを証明した (図 4)。

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 11 件)

- ① Taro Ogawa, Kenji Nishimura, Takehiko Aoki, Hisabumi Takase, Ken-Ichi Tomizawa, Hiroki Ashida and Akiho Yokota, pfkB-type carbohydrate kinase family protein, NARA5, for massive expressions of plastid-encoded photosynthetic genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* [Epub ahead of print] (2009) 査読あり
- ② Haruka Tamura, Yohtaro Saito, Hiroki Ashida, Yasushi Kai, Tsuyoshi Inoue, Akiho Yokota and Hiroyoshi Matsumura, Structure of the apo decarbamylated form of 2,3-diketo-5-methylthiopentyl-1-phosphate enolase from *Bacillus subtilis*. *Acta Crystallograph. Sec. D.* 65, 942-951 (2009) 査読あり
- ③ Kaori Kohzuma, Jeff A. Cruz, Kinya Akashi, Saki Hoshiyasu, Yuri Nakajima-Munekage, Akiho Yokota and David M. Kramer, The long-term responses of the photosynthetic proton circuit to drought. *Plant Cell Environm.* 32, 209-219 (2009) 査読あり
- ④ Yohtaro Saito, Hiroki Ashida, Tomoko Sakiyama, Nicole Tandeau de Marsac, Antoine Danchin, Agnieszka Sekowska, and Akiho Yokota, Structural and functional similarities between a RuBisCO-like protein from *Bacillus subtilis* and photosynthetic RuBisCO. *J. Biol. Chem.* 284, 13256-13264 (2009) 査読有り
- ⑤ Haruka Tamura, Hiroki Ashida, Shogo Koga, Yohtaro Saito, Tomonori Yadani, Yasushi Kai, Tsuyoshi Inoue, Akiho Yokota and Hiroyoshi Matsumura, Crystallization and preliminary X-ray analysis of 2,3-diketo-5-methylthiopentyl-1-phosphate enolase from *Bacillus subtilis*. *Acta Crystallographica Section F* 65, 147-50 (2009) 査読有り
- ⑥ Hiroki Ashida, Yohtaro Saito, Toshihiro Nakano, Nicole Tandeau de Marsac, Agnieszka Sekowska, Antoine Danchin and Akiho Yokota, RuBisCO-like proteins as the enolase enzyme in the methionine salvage pathway: Functional and evolutionary relationships between RuBisCO-like proteins and photosynthetic RuBisCO. *J. Exp. Bot.* 59, 1543-54 (2008) 査読有り
- ⑦ Kenji Nishimura, Taro Ogawa, Hiroki Ashida, and Akiho Yokota. Molecular mechanisms of RuBisCO biosynthesis in higher plants. *Plant Biotech.* 25, 285-290 (2008) 査読無し
- ⑧ Hiroki Ashida, Yohtaro Saito, Chojiro Kojima and Akiho Yokota. Enzymatic characterization of 5-methylthioribulose-1-phosphate dehydratase of the methionine salvage pathway from *Bacillus subtilis*. *Biosci Biotechnol Biochem.* 72, 959-967 (2008) 査読有り
- ⑨ Haruka Tamura, Yohtaro Saito, Hiroki Ashida, Tsuyoshi Inoue, Yasushi Kai, Akiho Yokota, and Hiroyoshi Matsumura. Crystal structure of 5-methylthioribose 1-phosphate isomerase product complex from *Bacillus subtilis*: Implications for catalytic mechanism. *Protein Sci.* 17, 126-35 (2007) 査読有り
- ⑩ Yohtaro Saito, Hiroki Ashida, Chojiro Kojima, Haruka Tamura, Hiroyoshi Matsumura, Yasushi Kai, Akiho Yokota. Enzymatic Characterization of 5-Methylthioribose 1-Phosphate Isomerase from *Bacillus subtilis*. *Biosci Biotechnol Biochem.* 71, 2021-8 (2007) 査読有り
- ⑪ Alyssa Carré-Mlouka, Annick Méjean, Philippe Quillardet, Hiroki Ashida, Yohtaro Saito, Akiho Yokota, Isabelle Callebaut, Agnieszka Sekowska, Elke Dittmann, Christiane Bouchier, and Nicole Tandeau de Marsac. A New Rubisco-like Protein Coexists with a Photosynthetic Rubisco in the Planktonic Cyanobacteria Microcystis. *J. Biol. Chem.* 281, 24462-24471 (2006) 査読有り

[学会発表] (計 19 件)

- ① Yohtaro Saito, Nana Ninomiya, Hiroki Ashida, and Akiho Yokota (*Nara Institute of Science and Technology (NAIST), Graduate School of Biological Sciences, 8916-5 Takayama, Ikoma, Nara 630-0101, Japan*) Improvement of Cyanobacterial Ribulose 1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase by Introducing the Latch Structure Involved in CO₂/O₂ Specificity in red algal RuBisCO. The 4th INDONESIA BIOTECHNOLOGY CONFERENCE, 5th-7th Aug. 2008.
- ② Toshihiro Nakano, Yohtaro Saito, Hiroki Ashida and Akiho Yokota (*Nara Institute of Science and Technology (NAIST), Graduate School of Biological Sciences, 8916-5 Takayama, Ikoma, Nara 630-0101, Japan*) Analysis of common conserved residues between *Bacillus* RuBisCO-like protein and photosynthetic RuBisCO. The 4th INDONESIA BIOTECHNOLOGY CONFERENCE, 5th-7th Aug. 2008
- ③ 中野寿宏、蘆田弘樹、齋藤洋太郎、横田明穂 メチオニン再生経路の酵素群によるリボース新規代謝経路 日本農芸化学会 2008 年度大会 名城大学天白キャンパス 2008 年 3 月 27 日
- ④ 齋藤洋太郎¹、蘆田弘樹¹、Agnieszka Sekowska²、Antoine Danchin²、横田明穂¹ (¹奈良先端大・バイオ、²パスツール研) 枯草菌 RuBisCO-like protein と光合成 RuBisCO に共通する構造と機能 第 49 回日本植物生理学会年会 札幌 2008 年 3 月 20 日
- ⑤ 蘆田弘樹、横田明穂 RuBisCO-like protein の解析から見えてきた RuBisCO 誕生の分子機構 日本植物生理学会第 49 回年会シンポジウム 植物の生産性とカルビン回路「カルビンサイクル研究の新展開」2008 年 3 月 22 日 ゲストスピーカー
- ⑥ 田村はるか、蘆田弘樹、齋藤洋太郎、井上豪、横田明穂、甲斐泰、松村浩由 (阪大院工、奈良先端大バイオ、福井工大) メチオニン回収経路で機能する枯草菌由来 RLP の X 線結晶構造解析 日本結晶学会 2007 年度年会および総会、東京、2007 年 12 月 1-2 日
- ⑦ 小村泰浩、松村浩由、蘆田弘樹、石田宏幸、上野剛、溝端栄一、井上豪、牧野周、横田明穂、前忠彦、甲斐泰 (阪大院工・奈良先端大院分子生物学専攻・東北大院農) イネ由来 RuBisCO と紅藻由来 RuBisCO の硫酸イオン複合体に見られた立体構造の違い 日本結晶学会 2007 年度年会および総会、東京、2007 年 12 月 1-2 日
- ⑧ Haruka Tamura, Yohtaro Saito, Hiroki Ashida, Tsuyoshi Inoue, Yasushi Kai, Akiho Yokota, and Hiroyoshi Matsumura (Department of Applied Chemistry, Osaka University; Department of Molecular biology, Nara Institute of Science and Technology (NAIST); CREST (Sosho Project), JST) Crystal structure of 5-methylthioribose 1-phosphate isomerase product complex from *Bacillus subtilis*: Implications for catalytic mechanism. The 8th Conference of the Asian Crystallographic Association, AsCA'07 第 8 回アジア結晶学会連合会議、台北、4th-7th Nov.2007
- ⑨ Yasuhiro Komura, Hiroyoshi Matsumura, Hiroyuki Ishida, Hiroki Ashida, Eiichi Mizohata, Tsuyoshi Inoue, Amane Makino, Tadahiko Mae, Akiho Yokota, Yasushi Kai (Department of Applied Chemistry, Osaka University; Department of Molecular biology, Nara Institute of Science and Technology (NAIST); Department of Applied Plant Science; Tohoku University, CREST (Sosho Project), JST) STRUCTURAL DIFFERENCE BETWEEN RICE AND RED ALGA RUBISCO COMPLEXED WITH SULFATE. The 8th Conference of the Asian Crystallographic Association, AsCA'07 第 8 回アジア結晶学会連合会議、台北、4th-7th Nov. 2007
- ⑩ Yohtaro SAITO, Hiroki ASHIDA, Agnieszka SEKOWSKA, DANCHIN, and Akiho YOKOTA Evolutionary potential of RuBisCO-like protein in *Bacillus subtilis*: Interaction with transition-state analogue of RuBisCO. 14th International congress of photosynthesis, Glasgow, UK, 22nd-27th, Jul. 2007 (poster)
- ⑪ Nana NINOMIYA, Hiroki ASHIDA, and Akiho YOKOTA Improvement of cyanobacterial RuBisCO by introducing the latch structure involved in high affinity for CO₂ in red algal RuBisCO. 14th International congress of photosynthesis, Glasgow, UK, 22nd-27th, Jul. 2007 (poster)
- ⑫ Hiroki ASHIDA and Akiho YOKOTA, RuBisCO-like proteins, 20, 21 July 2007, Rothamsted Research, Harpenden, Herts, UK *Research Frontiers with Rubisco - the "Elixir of Life" in the Biosphere*. 14th International Congress of Photosynthesis satellite Meeting, guest speaker
- ⑬ 二宮奈々、蘆田弘樹、横田明穂 (奈良先端大・バイオ) 高 CO₂ 親和性を示す紅藻 RuBisCO が有するラッチ構造のラン藻 RuBisCO への導入 2007 年度松山年会、愛媛大学城北キャンパス 2007 年 3 月 28 日
- ⑭ 中野 寿宏、齋藤 洋太郎、蘆田 弘樹、横田 明穂、枯草菌 RuBisCO-like protein と

RuBisCO の相互構造活性相関 日本農芸化学会 2007 年度大会、東京農業大学世田谷キャンパス、2007 年 3 月 26 日

- ⑮ 蘆田弘樹、横田明穂 (奈良先端大、バイオサイエンス) 光合成カルビン回路完成の分子の基盤、日本光合成研究会第 6 回ワークショップセミナー New perspective of photosynthesis research 光合成研究の新たな潮流 構造とゲノム そして未来、2006 年 10 月 12、13 日、大阪大学 ゲストスピーカー
- ⑯ 蘆田弘樹、横田明穂 (奈良先端大、バイオサイエンス) ゲノムから見たカルビン回路完成の分子機構、日本植物学会第 70 回大会、シンポジウムゲノムから見た光合成機能の再発見、2006 年 9 月 13-16 日、熊本 ゲストスピーカー
- ⑰ Haruka TAMURA, Hiroyoshi Matsumura, Yohtaro SAITO, Tsuyoshi INOUE, Hiroki ASHIDA, Akiho YOKOTA, and Yasushi KAI, X-ray structure of methylthioribose-1-phosphate isomerase from *Bacillus subtilis* reveals a hydride transfer mechanism of catalysis and a structure function relationship with other homologues. 20th IUBMB International Congress of Biochemistry and Molecular Biology and 11th FAOBMB Congress, Kyoto, Japan, Jun. 22 , 2006 (poster)
- ⑱ Yohtaro SAITO, Agnieszka SEKOWSKA, Hiroki ASHIDA, Antoine DANCHIN, and Akiho YOKOTA, Structure-function relationship between RuBisCO-like protein of *Bacillus subtilis* and photosynthetic RuBisCO. 20th IUBMB International Congress of Biochemistry and Molecular Biology and 11th FAOBMB Congress , Kyoto, Japan, Jun. 19, 2006 (poster)
- ⑲ Hiroki Ashida, Tomoko Sakiyama, Yohtaro Saito, Nicole Tandeau de Marsac and Akiho Yokota, Molecular evolution of RuBisCO-like proteins, 20th IUBMB International Congress of Biochemistry and Molecular Biology and 11th FAOBMB Congress, Kyoto, Japan, Jun. 19, 2006 (poster)

[図書] (計 2 件)

- ① 蘆田弘樹、横田明穂 プラントミメテイクスー植物に学ぶー 第 2 章 エネルギーと代謝 第 4 節 光合成 CO₂ 固定酵素 RuBisCO pp. 240-247 (2006)
- ② 明石欣也、宗景ゆり、高原健太郎、横田明穂 植物における環境とあ生物ストレスに対する応答 2. 光、栄養環境 強光乾燥ストレスに対する植物の多次元的応答 蛋白質核酸酵素増刊 Vol. 52, No. 6, 594-600 (2007)

[産業財産権]
○出願状況 (計 1 件)

名称: 変異型のリブローズ-1, 5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼおよびその利用

発明者: 蘆田弘樹、横田明穂

権利者: 安田國雄

種類: 特許

番号: 特願 2007-028608

出願年月日: 平成 19 年 2 月 7 日

国内外の別: 国内

6. 研究組織

(1) 研究代表者

横田 明穂 (Yokota Akiho)

奈良先端科学気出大学院大学・バイオサイエンス研究科・教授

研究者番号: 40118005

(2) 研究分担者

明石 欣也 (Akashi Kinuya)

奈良先端科学気出大学院大学・バイオサイエンス研究科・助教

研究者番号: 20314544

研究者番号

蘆田 弘樹 (Ashida Hiroki)

奈良先端科学気出大学院大学・バイオサイエンス研究科・助教

研究者番号: 50362851

宗景 ゆり (Munekage Yuri)

奈良先端科学気出大学院大学・バイオサイエンス研究科・助教

研究者番号: 30423247