

機関番号：17102

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2008～2010

課題番号：20580135

研究課題名（和文） クロレラ由来低温誘導性抗酸化系酵素群の機能解析に基づく耐凍性植物の作出

研究課題名（英文） Enhancement of freezing tolerance of plants based on studies of mechanisms of low-temperature-inducible antioxidative enzymes from *Chlorella*

研究代表者

本城 賢一（HONJOH KEN-ICHI）

九州大学・大学院農学研究院・准教授

研究者番号：00264101

研究成果の概要（和文）：

クロレラ由来の葉緑体局在型 NADPH 依存性チオレドキシ還元酵素（CvNtrC）が遺伝子ならびにタンパク質レベルで低温誘導性であることを証明し、さらに *in vitro* pull-down assay により、本酵素と共同して作用するペルオキシドレドキシシン（CvPrx）を単離し、N-末端アミノ酸配列を決定した。本タンパク質をコードする *CvPRX* 遺伝子については既に他の研究室でクローニングされ、大腸菌を用いた組換え成熟型タンパク質（mCvPrx）も作製されていたことから、これらについて分与を受け、研究を進めた。さらに、*CvNTRC* 遺伝子についても大腸菌で組換え成熟型タンパク質（mCvNtrC）を作製した。これらの mCvNtrC と mCvPrx タンパク質が共存することで過酸化水素合成活性を示すことを明らかにし、さらに、これらのタンパク質が複合体を形成することを示した。また、二つのタンパク質をコードする遺伝子を酵母に導入発現させると、*mCvNTRC* 単独発現株ならびに *mCvNTRC/mCvPrx* 共発現酵母において耐凍性、酸化ストレス耐性、耐熱性の向上が確認され、これらの遺伝子がストレス耐性向上に重要な役割を果たすことを示した。また、クロレラの *NTRC* 遺伝子破壊のためにクロレラ形質転換法の確立を行った。さらに、floral dip 法を用いてこれらの遺伝子を単独または同時にシロイヌナズナに導入した。

研究成果の概要（英文）：

NADPH-dependent thioredoxin reductase, which is localized in chloroplast, from *Chlorella* (CvNtrC) was confirmed to be low-temperature-inducible at transcriptional and translational levels. Peroxiredoxin (CvPrx), which works with CvNtrC in *Chlorella*, was isolated by *in vitro* pull-down assay and identified by N-terminal amino acid sequencing. The gene encoding CvPrx was cloned and its recombinant mature protein (mCvPrx) was produced in *Escherichia coli* by other researchers. We obtained the *CvPRX* gene and mCvPrx protein from the researchers. We also produced recombinant mature CvNtrC (mCvNtrC) protein in *E. coli*. The two proteins coordinately showed peroxidase activities against H₂O₂ and peroxides. Furthermore, we transformed *Saccharomyces cerevisiae* with mCvNTRC and/or mCvPRX genes. Expression of mCvNTRC or mCvNTRC/mCvPRX led to enhancement of *S. cerevisiae* against freezing-, oxidative-, and heat-stress tolerances, suggesting that these two genes play important roles in stress tolerance. To make a knock-out strain of *Chlorella* for *NTRC* gene, we developed the transformation method for *C. vulgaris* C-27. Furthermore, we introduced the genes into *Arabidopsis thaliana* with the floral dip method.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	900,000	270,000	1,170,000
2009年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2010年度	1,300,000	390,000	1,690,000
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農芸化学・食品科学

キーワード：食品保蔵学

1. 研究開始当初の背景

(1) 世界各地で頻発する異常気象やバイオ燃料への関心の高まりなどにより将来世界的な食糧不足が起こることが予想されている。この食糧不足を打破する一つの解決策として、植物への耐凍性付与があり、このことにより、農作物を栽培できない高緯度地域での耕作地の拡大や収穫した作物を低温において長期間保蔵することを可能にすると考えられる。

(2) 当該研究者等は、耐凍性を獲得するクロレラ (*Chlorella vulgaris* C-27) を用いて植物の耐凍性獲得機構の解明を進めている。3°C、24時間低温処理したクロレラは-20°Cでの凍結に対して耐性を示すようになる。この耐凍性を獲得する過程では、種々の遺伝子発現が認められ、これまでに低温誘導性遺伝子のスクリーニングとそれらの発現解析が行われた。その中で、これまで全く着目されていなかった新規の酵素をコードする遺伝子が発現誘導されていることが明らかになった。それは、2004年に初めてその存在が報告された葉緑体局在型 NADPH 依存性チオレドキシ還元酵素 (NtrC) をコードしていた。しかし、この酵素遺伝子の低温による発現誘導に関する報告は皆無であったこと、さらにクロレラにおける低温誘導が著しく大きかったため、NtrC タンパク質が関与する酵素反応が耐凍性獲得にどのように関連するかを明らかにすることが重要であると考えられた。

(3) 一般に、NtrC を含む NADPH 依存性還元酵素 (Ntr) はチオレドキシ (Trx) タンパク質を還元し、その還元された Trx タンパク質が他のタンパク質や酵素群を還元することで、生体内の酸化還元恒常性を保つとされている。本研究で着目した NtrC は、同分子内に Trx に相当するドメインを有しているため、他の Trx を介すことなく、NADPH を還元力として、直接 2-cysperoxidoredoxin (2-Cys Prx) に作用し、Prx と共同で、細胞内に存在する過酸化水素を分解することが推察されていた。

2. 研究の目的

本研究の目的は下記の①～⑥までの研究を遂行し、NtrC とその連携酵素である Prx が耐凍性にどのように関わるのか、さらにこれらの遺伝子を導入することで、酵母や高等

植物の耐凍性をはじめとするストレス耐性を向上させることを目的とした。

- ①ハードニング中のクロレラにおけるNtrC酵素活性の変化およびNtrC蛋白質量の変化
- ②NtrCと連携するPrx蛋白質の同定およびコードする遺伝子のクローニング、PRX遺伝子の*E. coli*での発現精製、ハードニング時のクロレラにおけるPRX発現量および活性変化
- ③*in vitro*再構成を利用したNtrCおよびPrx活性測定および複合体形成の有無について
- ④NTRC遺伝子およびPRX遺伝子導入による酵母のストレス耐性の強化
- ⑤遺伝子ターゲティングによるクロレラNTRCおよびPRX破壊株の作製とその耐凍性および酸化ストレス耐性の評価
- ⑥高等植物におけるNTRCおよびPRX遺伝子の同時発現ならびにその耐凍性の評価

3. 研究の方法

(1) 研究材料および培養・栽培方法

Chlorella vulgaris IAM C-27 (東京大学旧応用微生物学研究所)、*Saccharomyces cerevisiae* YPH500 (Stratagene)、*Arabidopsis thaliana* ecotype Columbia (Col-0) CS70000およびSALK_012208 ($\Delta ntrC$ 株) (*Arabidopsis* Biological Resource Center) を用いて実験を行った。

クロレラの培養ならびに低温処理はHatano *et al.* (1976)に従った。また、酵母の培養等はUracil欠損合成培地を用い、Honjoh *et al.* (2010)の方法に基づいて行った。また、シロイヌナズメの栽培に関しては22°C16時間明期で土壌で行い、スクリーニングの際にはMS寒天培地を基本培地として用いた。

また、成熟型CvPrxタンパク質をコードする*mCvPRX*遺伝子およびその遺伝子が導入された発現ベクターpTrc99A/*mCvPRX*については、東京農業大学新村教授より分与を受けた。

(2) 大腸菌でのタンパク質の発現・精製

Novagen社の発現ベクターpET-29b(+)に成熟型NTRCタンパク質をコードする領域*mCvNTRC*を組み込み、*E. coli* BL21 (DE3)pLysSに導入した。発現させたタンパク質をNiアフィニティクロマトグラフィー法で精製した。いずれもNovagen社のプロトコールに従って実験を行った。精製した*mCvNtrC*についてはPVDF膜に転写後、N-末端アミノ酸配列を決定した。

pTrc99A/*mCvPRX*は*E. coli* JM109に導入された。*mCvPrx*タンパク質の発現誘導後、上記*mCvNtrC*タンパク質と同様に、Niアフィニティクロ

グラフィー法で精製した。

(3) *in vitro* pull-down assay

前項で精製した *mCvNtrC* タンパク質を再度 Ni²⁺アフィニティカラムに結合させた後、24 時間低温処理したクロレラのタンパク質抽出液を流し、十分に洗浄後、溶出させた。このときの洗浄、溶出条件は Novagen 社のプロトコールどおりに行った。その後、溶出液を SDS-PAGE で解析し、新たに検出されたタンパク質については PVDF 膜に転写後、N-末端アミノ酸配列を決定した。

(4) ウェスタンブロッティング

低温処理したクロレラ C-27 株を経時的にサンプリングし、可溶性タンパク質を抽出した。SDS-PAGE で解析後、ニトロセルロース膜にブロッティング後、抗 *mCvNtrC* ウサギ抗血清を用いて、*CvNtrC* タンパク質の低温誘導性について調べた。

(5) チオレドキシン還元 (NTR) 活性測定

補酵素として NADPH、基質として 5, 5'-dithiobis(2-nitrobenzoic acid) (DTNB) を用い、DTNB から 5-thionitrobenzoic acid への還元を示す 412 nm の吸光度の上昇をモニタリングすることで活性とした。

(6) 過酸化水素分解活性測定

基質として H₂O₂、*t*-butyl hydroperoxide を用い、NADPH の減少をモニタリングするために、340 nm の吸光度を測定することで、過酸化水素分解活性を測定した。

(7) 酵母での発現

mCvNtrC ならびに *mCvPrx* 遺伝子の酵母での発現には、Stratagene 社の発現ベクターである pESC-Trp ベクターを用いた。本ベクターには *gal1* および *gal10* プロモーターに制御下にそれぞれマルチクローニングサイトがあり、*mCvNTRC* および *mCvPRX* の二つの遺伝子を単独または同時に組み込んだ。 *S. cerevisiae* YPH500 に導入後、ガラクトースにより導入遺伝子の発現を誘導した。発現誘導後、Western blotting によりそれぞれのタンパク質の発現を確認した。

(8) 酵母のストレス耐性試験

ストレス耐性については目的のタンパク質を発現させた酵母を用い、-20°C、24 時間の凍結処理後の生残率、50 μM メナジオン (活性酸素誘導物質) 処理後の生残率、48°C、1 時間処理後の生残率を測定することにより、それぞれ、耐凍性、酸化ストレス耐性、耐熱性を評価した。

(9) *CvNTRC* 遺伝子破壊のためのクロレラ

C-27 株の形質転換

高等植物用発現ベクターである pRI101-AN (タカラバイオ) に含まれているネオマイシンフォスホトランスフェラーゼ (*NPTII*) 遺伝子を鋳型にして、その上流および下流域に *CvNTRC* 遺伝子の 5' 非翻訳領域 (約 500 bp) ならびに 3' 非翻訳領域 (約 300 bp) をそれぞれ連結した形で PCR による増幅を行った。次に、エレクトロポレーション法により、この増幅断片をクロレラ C-27 株へ導入することを試みた。形質転換の基本的な流れとしては Chow と Tung (1999) の方法に基づき、パルス条件については次の通り検討を行った。電圧: 1.0、1.5、または 2.0 kV/cm、抵抗: 200 または 800 Ω、静電容量: 25 または 50 μF のいずれかの条件でとし、パルス回数を 1~3 回とした。パルス印加後のクロレラは YD 液体培地中、3 日間暗所で振盪培養し、その後、2.5 μg/ml G418 含有 YD 寒天培地に塗布し、スクリーニングした。二次・三次スクリーニングで G418 耐性を示し続けたクロレラについて液体培養を行い、ゲノム DNA を調製し、PCR 法あるいはサザンブロッティングでの遺伝子導入について確認を行った。

(10) シロイヌナズナの形質転換

シロイヌナズナでの発現には pRI101-AN ベクターに *mCvNTRC* ならびに *mCvPRX* 遺伝子を単独もしくは共発現させる形で組み込んだ。共発現させる場合は、双方の遺伝子の上流域に CaMV35S プロモーター領域、下流域に NOS ターミネーターを含む形で改変し、pRI101-AN ベクターに組み込んだ。その後、*Agrobacterium* にこれらのベクターを導入後、Floral dip 法によりシロイヌナズナを形質転換した。

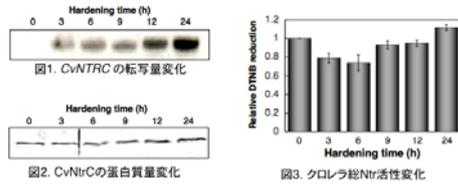
Floral dip 法実施後、得られた種子をカナマイシン含有 MS 培地で選抜した。

4. 研究成果

(1) ハードニング中のクロレラにおける Ntr 酵素活性の変化および *CvNtrC* 蛋白質量の変化

研究材料としたクロレラ (*C. vulgaris* C-27) は、3°C、24 時間の低温処理により耐凍性を獲得する。本研究で着目した葉緑体局在 NADPH 依存型チオレドキシン還元酵素 (*CvNtrC*) は、コードする *CvNTRC* 遺伝子の低温誘導性が同定されており、抗酸化系に関わる酵素として考えられているため、本酵素の耐凍性獲得への関与が示唆される。*CvNtrC* の耐凍性獲得への関与を明らかにすることを目的として、*CvNtrC* の低温条件下での発現挙動について調べた。その結果として、*CvNtrC* 発現は低温処理中に転写段階で顕著に誘導され、蛋白質量およびクロレラ総 Ntr

活性は低温処理直後減少し、その後増加に転じることを明らかにした(図1~3)。この結果より、CvNtrCは凍結融解後の生育時に機能するためにその転写量を増加させ、低温処理中の分解や変性により減少した蛋白質量、活性を一定に保っていることが推察された。



(2) NtrC と連携する Prx 蛋白質の同定およびコードする遺伝子のクローニング、mCvPRX 遺伝子の大腸菌での発現精製、ハードニング時のクロレラにおける PRX 活性変化

CvNtrC と協同して抗酸化に機能する 2-Cys 型ペルオキシレドキシシン (2-Cys Prx) の同定の結果として、大腸菌組換え成熟型 CvNtrC 蛋白質 (mCvNtrC) 結合カラムを用いた *in vitro* pull-down assay により、mCvNtrC と複合体を形成する約 21.2 kDa のクロレラ蛋白質を単離した(図4)。本蛋白質の N 末端アミノ酸配列を解析した結果、植物由来の 2-Cys 型 Prx と高い相同性を示した(図5)。また、その配列は、東京農業大学新村研究室で単離されたクロレラ 2-Cys PRX 遺伝子の推定アミノ酸配列の一部と完全に一致し、クロレラにおける NtrC/2-Cys Prx 抗酸化系の存在が示唆された。

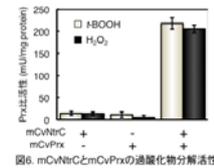


PRX 遺伝子の低温誘導性の解析ならびに大腸菌での発現等の解析に関しては新村研究室で詳細に行われていたため、クロレラの PRX (CvPRX) 遺伝子および同遺伝子を発現させる大腸菌の分与を受け、以後の本研究に用いた。

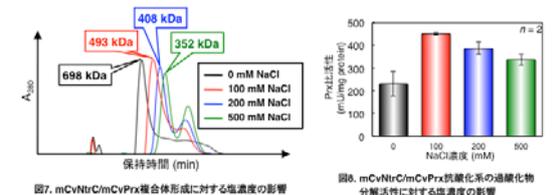
(3) *in vitro*再構成を利用したmCvNtrCおよびmCvPrx活性測定および複合体形成の有無について

クロレラ NTRC/2-Cys Prx 抗酸化系同定のために、mCvNTRC および成熟型クロレラ Prx (mCvPrx) 両蛋白質を大腸菌発現系で調製し、過酸化物質に対する分解活性を調べた。なお、mCvPrx 発現大腸菌は、東京農業大学より分

与を受けた。図6に示すように、両蛋白質存在下で、2種の過酸化物質 (*tert*-butyl hydroperoxide および過酸化水素) に対する分解活性が確認され、クロレラにおける mCvNTRC/mCvPrx 抗酸化系が同定された。この結果より、mCvNtrC は、mCvPrx と共に凍結融解課程およびその後の生育時に付随する酸化ストレスを軽減することにより、本クロレラの耐凍性獲得に寄与することが示唆された。



成熟型 CvNtrC (mCvNtrC) とそのターゲットとなるクロレラ成熟型 2-Cys ペルオキシレドキシシン (mCvPrx) 間の相互作用解析については、両組換えタンパク質を 0-500 mM NaCl 含有緩衝液内で反応させ、ゲルろ過クロマトグラフィーによる複合体検出ならびに分子質量測定を行った。その結果、両タンパク質が形成する複合体ピークは、塩濃度により異なる保持時間で検出された。また、100 mM NaCl 存在下で本抗酸化系の過酸化物質分解活性が最大となり、本抗酸化系が環境条件により複合体形成様式を変化させ、その活性を調節する機能を持つことが示唆された。



(4) NTRC遺伝子およびPRX遺伝子導入による酵母のストレス耐性の強化

mCvNTRC/mCvPRX 抗酸化系遺伝子の導入による酵母へのストレス耐性付与の結果として、mCvNTRC、mCvPRX 単独または、両遺伝子共発現酵母を作製し、数種の環境ストレス耐性試験を行った。その結果、mCvNTRC 発現および mCvNTRC、mCvPRX 共発現酵母において、耐凍性 (-20°C、24 h)、酸化ストレス耐性 (50 μM メナジオン、30°C、3 h)、耐熱性 (48°C、1 h) が有意に増大した(図9、10、11)。また、メナジオン処理中

に発生する超酸化物アニオン (O_2^-) を特異的に検出する蛍光物質 (dihydroethidium) を用いて、処理中の細胞内 O_2^- 量を蛍光顕微鏡で観察し、本抗酸化系が細胞内 O_2^- の蓄積抑制に機能することを明らかにした (図 12)。これまでに Prx が O_2^- を消去するという報告はないが、 O_2^- に起因するペルオキシ亜硝酸 (ONOO) を分解していることが推察された。そこで両精製タンパク質を用いて活性測定を行った結果、本抗酸化系は ONOO を分解した。これらの結果より、mCvNtrC がストレス耐性に関与することに加えて、その機能が mCvPrx との抗酸化機能によるものであることが示された。本成果は、植物の NtrC/Prx 抗酸化系の耐凍性獲得への関与と細胞内での活性を初めて示したものであり、種々の環境ストレスへの関与を調べる礎となるものである。

(5) 遺伝子ターゲティングによるクロレラ NTRC破壊株の作製

ここでは、クロレラの NTRC 遺伝子破壊株を作製しそのストレス耐性の変化を評価することを目的とした。そのためにまず、*C. vulgaris* C-27 株の形質転換系の確立も同時に行った。これまで、既報のクロレラ形質転換法ではうまくいかなかったが、エレクトロポレーション法の条件を詳細に検討した結果、2.5 $\mu\text{g}/\text{ml}$ G418 含有 YD 寒天培地あるいは同液体培地で増殖し続けるクロレラを得た (図 13)。次に、このクロレラからゲノム DNA を調製し、これらを鋳型として PCR を行ったところ、いくつかのクロレラで NPTII 遺伝子の増幅が確認された。さらに、C-27 株のゲノムへの NPTII 遺伝子の安定した組込と NTRC 遺伝子の破壊についてサザンブロッティングにより、確認を行った。その結果、NPTII 遺伝子のゲノム中には確実に組み込まれていることが確認された (図 14A)。C-27 株への遺伝子導入に関してはこれまでに例が無く、本研究の成果は、藻類を利用したバイオ産業等の発展に寄与するものと期待される。しかしながら、NTRC 遺伝子の破壊については確認されなかった (図 14B)。

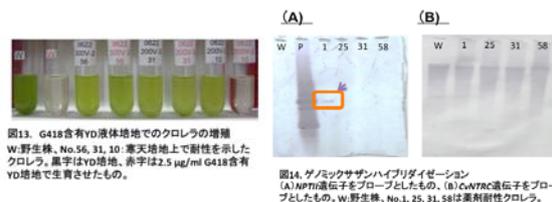


図13. G418含有YD液体培地でのクロレラの増殖
W:野生株, No.56, 31, 10:寒天培地上で耐性を示したクロレラ。黒字はYD培地、赤字は2.5 $\mu\text{g}/\text{ml}$ G418含有YD培地で生育させたもの。

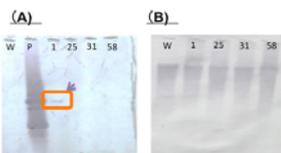


図14. ゲノムサザンハイブリダイゼーション
(A) NPTII遺伝子をプローブとしたもの。(B) NTRC遺伝子をプローブとしたもの。W:野生株, No.1, 25, 31, 58は薬剤耐性クロレラ。

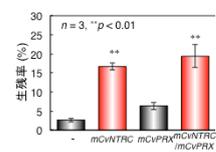


図9. mCvNTRC, mCvPRX発現酵母の耐凍性

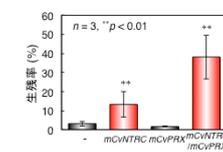


図10. mCvNTRC, mCvPRX発現酵母の酸化ストレス耐性

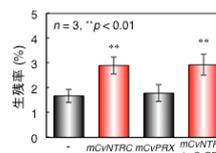


図11. mCvNTRC, mCvPRX発現酵母の耐熱性

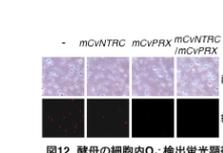


図12. 酵母の細胞内 O_2^- 検出蛍光顕微鏡写真

(6) 高等植物における CvNTRC および CvPRX 遺伝子の同時発現

高等植物への遺伝子導入のために、まず、pRI101-ANベクターを、二つの遺伝子それぞれ単独または同時に発現するように、改変した三種類のコンストラクトを作製し (図15)、アグロバクテリウムに導入した。さらに、floral dip法により2種類 (野生株と $\Delta ntrc$ 株) のシロイヌナズナにアグロバクテリウムを感染させ、目的の遺伝子導入を行った。その後、カナマイシン耐性を示すシロイヌナズナを得た。これにより、CvNTRC および CvPRX 遺伝子導入による高等植物のストレス耐性付与への展開を期待させるものとなった。

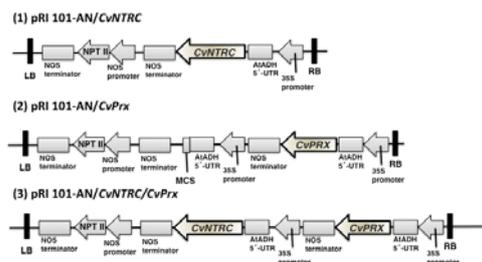


図15. 発現ベクター中のT-DNA領域の改変

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1件)

Takeshi Machida, Eri Kato, Akiko Ishibashi, Jun-ichi Sato, Shinji Kawasaki, Youichi Niimura, Ken-ichi Honjoh, Takahisa Miyamoto, Expression pattern of a chloroplast NADPH-dependent thioredoxin reductase in *Chlorella vulgaris* during hardening and its interaction with 2-Cys peroxiredoxin. Biosci. Biotechnol. Biochem., 査読有り、Vol. 73、2009、695-701。

〔学会発表〕 (計9件)

①正箱尚久, 町田豪, 本城賢一, 宮本敬久, クロレラ形質転換法の確立に基づく低温誘導性NTRC遺伝子の破壊に関する研究, 日本農芸化学会西日本支部大会, 2010年9月、崇城大学、熊本市。

②桐野 愛, 町田 豪, 石橋明子, 本城賢一,

宮本 敬久, クロレラ NTRC/2-Cys Prx 抗酸化系の過酸化物分解活性および本抗酸化系遺伝子導入による酵母の耐凍性に関する研究, 第 47 回化学関連支部合同九州大会, 2010 年 7 月、北九州国際会議場、北九州市。

③石橋明子, 本城賢一, 町田豪, 宮本敬久, クロレラ葉緑体局在 NADPH チオレドキシ還元酵素と 2-Cys 型ペルオキシレドキシ間の相互作用解析, 日本農芸化学会関西・中四国・西日本支部、日本栄養・食糧学会九州・沖縄支部および日本食品科学工学会西日本支部合同沖縄大会, 2009 年 10 月、琉球大学、那覇市。

④本城賢一, クロレラの耐凍性獲得における新規抗酸化系酵素群の機能解析, 第 46 回化学関連支部合同九州大会, 2009 年 7 月、北九州国際会議場、北九州市。

⑤石橋明子, 町田豪, 加藤枝里, 佐藤純一, 川崎信治, 新村洋一, 本城賢一, 宮本敬久, クロレラ葉緑体局在 NADPH 依存型チオレドキシ還元酵素が関わる抗酸化系酵素群の酵母における発現とストレス耐性, 日本農芸化学会 2009 年度大会, 2009 年 3 月、マリンメッセ福岡、福岡市。

⑥Takeshi Machida, Akiko Ishibashi, Eri Kato, Jun-ichi Sato, Shinji Kawasaki, Youichi Niimura, Ken-ichi Honjoh and Takahisa Miyamoto, Chloroplast NADPH-dependent thioredoxin reductase from *Chlorella vulgaris* functions as an antioxidant system with 2-Cys peroxiredoxin, The 5th International Joint Symposium between Japan and Korea, 2008 年 11 月、Chungnum National University, Daejeon, Korea。

⑦石橋明子, 町田豪, 加藤枝里, 佐藤純一, 川崎信治, 新村洋一, 本城賢一, 宮本敬久, クロレラ葉緑体局在 NADPH 依存型チオレドキシ還元酵素は 2-Cys Prx と共同して過酸化物分解に機能する, 日本農芸化学会西日本支部大会, 2008 年 9 月、長崎大学、長崎市。

⑧Takeshi Machida, Akiko Ishibashi, Eri Kato, Jun-ichi Sato, Shinji Kawasaki, Youichi Niimura, Ken-ichi Honjoh and Takahisa Miyamoto, Chloroplast NADPH-dependent thioredoxin reductase from *Chlorella vulgaris* functions as an antioxidant with 2-Cys peroxiredoxin, XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB 2008), 2008 年 8 月、Tampere, Finland。

⑨町田 豪, 石橋明子, 加藤枝里, 佐藤純一, 川崎信治, 新村洋一, 本城賢一, 宮本敬久, クロレラの葉緑体局在 NADPH 依存型チオレドキシ還元酵素が関与する抗酸化システム, 第 45 回化学関連支部合同九州大会, 2008 年 7 月、北九州国際会議場、北九州市。

〔図書〕 (計 1 件)

Takeshi Machida, Akiko Ishibashi, Eri Kato, Jun-ichi Sato, Shinji Kawasaki, Youichi Niimura, Ken-ichi Honjoh and Takahisa Miyamoto, Chloroplast NADPH-dependent thioredoxin reductase from *Chlorella vulgaris* functions as an antioxidant system with 2-Cys peroxiredoxin; The 5th International Joint Symposium between Japan and Korea. The Recent Status and Perspective of Food System, Agricultural Environment and Biology, 340-351, 2008 年 12 月。

6. 研究組織

(1) 研究代表者

本城 賢一 (HONJOH KEN-ICHI)
九州大学・大学院農学研究院・准教授
研究者番号：00264101

(2) 研究分担者

宮本 敬久 (MIYAMOTO TAKAHISA)
九州大学・大学院農学研究院・教授
研究者番号：70190816