

令和 6 年 5 月 10 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20K05957

研究課題名（和文）ミトコンドリアPPRタンパク質が関与する光合成機能制御の分子機構の解明

研究課題名（英文）Elucidation of the molecular mechanism in regulation of photosynthetic function involving mitochondrial PPR proteins

研究代表者

杉田 護（SUGITA, Mamoru）

名古屋大学・情報学研究科・招へい教員

研究者番号：70154474

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：植物のミトコンドリアは植物の生育に不可欠な酸素呼吸を担う細胞小器官である。植物ミトコンドリアの遺伝子発現は転写後のRNAレベルで強く制御されているが、この制御に核ゲノムコードの pentatricopeptide repeat (PPR) タンパク質が多面的に働くことが知られている。本研究では初期陸上植物であるヒメツリガネゴケを用いて、ミトコンドリアRNAのスプライシングに働く新規のPLSタイプPPRタンパク質を同定した。さらに葉緑体の光合成機能にミトコンドリアPPRタンパク質が重要な役割を担っていることを初めて明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

学術的意義：植物ミトコンドリアの遺伝子発現の仕組みを解明するため、原始的な系統に属するコケ植物を用いて、ミトコンドリア遺伝子の発現制御の要となるpentatricopeptide repeat (PPR) タンパク質の新しい役割を明らかにした点で学術的意義が大きい。

社会的意義：本研究の成果は光合成機能の強化や植物の生産性を増大する基盤となるもので、農業分野や持続可能な開発目標の分野における波及効果が期待される。

研究成果の概要（英文）：Plant mitochondria perform oxygen-consuming respiration that is essential for plant development and growth. Mitochondria possess their own genome and gene expression system, and their gene expression is tightly regulated at the various RNA processing steps. However, key regulatory factors involved in post-transcriptional RNA processing in plant mitochondria are unknown. In this study, novel PLS-type pentatricopeptide repeat (PPR) proteins involved in RNA splicing of mitochondrial transcripts were identified. In addition, some mitochondrial PPR proteins were discovered to play an important role in photosynthesis in chloroplasts.

研究分野：植物オルガネラ分子生物学

キーワード：ミトコンドリア 遺伝子発現 転写後制御 PPRタンパク質 RNAスプライシング 光合成 ヒメツリガネゴケ 葉緑体

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

(1)植物のミトコンドリアと葉緑体の遺伝子発現制御に、核ゲノムコードのpentatricopeptide repeat (PPR)タンパク質が鍵因子として働いている。PPRタンパク質は、35アミノ酸からなるPPRモチーフを繰り返しもつタンパク質で、初期陸上植物であるコケ植物におよそ100個、維管束植物に数百個~千個のメンバーからなる巨大なタンパク質ファミリーを構成している。1つのPPRモチーフが1つのRNA塩基を認識することで、配列特異的なRNA結合タンパク質として機能し、葉緑体やミトコンドリアの機能発現と植物の生長、分化、生殖に重要な役割を担っているとされる(文献1: Barkan & Small 2014)。

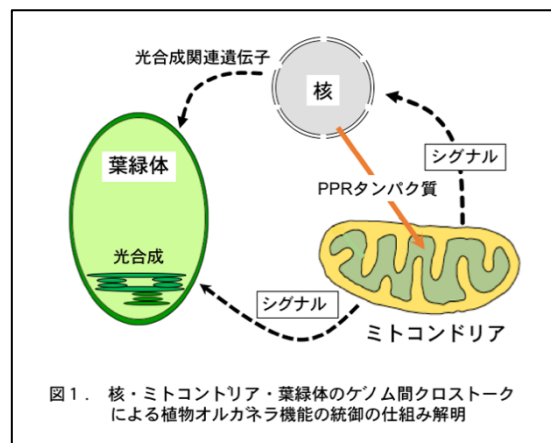
(2)研究代表者は、植物の進化的観点からコケ植物に着目してミトコンドリアと葉緑体の遺伝子発現解析を行ってきた。これまでの研究で、ヒメツリガネゴケのPPRタンパク質ファミリーの1割に当たるDYWタイプのPPRタンパク質がミトコンドリアでRNA編集またはRNAスプライシングに働いていることを明らかにした(文献2: Ichinose & Sugita 2017, 文献3: Ichinose *et al.* 2012)。これに対して、タンパク質ファミリーの大半を占めるPタイプのPPRタンパク質がpre-mRNAの部位特異的切断(文献4: Hattori *et al.* 2007)とスプライシング(文献5: Ito *et al.* 2018)、葉緑体tRNAの5'末端形成(文献6: Sugita *et al.* 2014)とスプライシング(文献7: Goto *et al.* 2016)、dicistronic mRNAの安定性(文献8: Ebihara *et al.* 2019)に働いていることを明らかにしてきた。

一方、植物に普遍的に存在する10種のPLSタイプのPPRタンパク質の分子機能は不明である。(3)PPRタンパク質ファミリーの機能解析を進める過程で、ミトコンドリアに輸送されるPPRタンパク質遺伝子をノックアウトした欠損変異株を解析したところ、葉緑体の光合成に異常が生じるという不可思議な表現型を見出した。この現象はミトコンドリアが葉緑体の光合成機能を調節している可能性を示唆している。そこで「PPRタンパク質を介したミトコンドリアのRNA制御が、どのようなプロセスをへて葉緑体の光合成機能を調節するのか」を研究課題として取り組むことにした。

2. 研究の目的

核とミトコンドリアと葉緑体のゲノム間クロストークによる植物オルガネラ機能の統御の仕組みを解明する(図1)ことを最終的な目標にすえ、研究期間内にできるだけ多くのヒメツリガネゴケのミトコンドリア局在 PPR タンパク質(PLSタイプとPタイプ)の分子機能を解明する。

PPRタンパク質の欠損によるミトコンドリア遺伝子の発現異常がどのようなプロセスをへて光合成機能に影響を及ぼすのであろうか。光合成異常は、ミトコンドリアから葉緑体に未知のシグナルが伝わり葉緑体遺伝子の発現を調節する可能性と、ミトコンドリアから核にシグナルが伝わることで核コードの光合成関連遺伝子の発現が調節されている可能性が考えられる。



3. 研究の方法

ヒメツリガネゴケに適用可能な逆遺伝学手法を駆使してPPR遺伝子の機能解析を行う。

(1)細胞内局在の決定: PPRタンパク質のN末コード領域に緑色蛍光タンパク質GFP配列を融合させたキメラタンパク質をヒメツリガネゴケで一過的に発現させ、GFP蛍光を共焦点レーザー顕微鏡で観察した。

(2)PPR遺伝子ノックアウト株の作製: 目的PPR遺伝子を薬剤耐性選択マーカーと置換したコンストラクトを作製し、これをパーティクルガン法でヒメツリガネゴケ原系体に導入した。PPR遺伝子が薬剤耐性選択マーカーで置換された形質転換株をゲノムPCR法で選別した。さらにPPR遺伝子の転写物が全く検出されない株をノックアウト株として実験に用いた。

(3)コケ植物体の光合成の指標となるクロロフィル蛍光強度の測定: 原系体コロニーのクロロフィル蛍光強度をFluorCam800MFで計測し、光化学系II(PSII)の最大量子収率Fv/Fm、PSII量子収率(明所)ΦII、非光化学的消光NPQを算出した。

(4)標的RNA分子の同定と結合領域の決定: 標的RNAを探索・特定するため、本研究ではミトコンドリア遺伝子の発現レベルをRT-qPCR解析、ノーザンブロット解析、およびミトコンドリアゲノム・タイリングオリゴマイクロアレイ解析で定量した。

(5)PPRタンパク質と標的RNA分子の特異的結合をRNA electrophoresis mobility shift assay (REMSA)法により調べた。大腸菌内で発現させた組換えPPRタンパク質とRNAプローブとして³²P-標識した合成オリゴリボヌクレオチド鎖(20~30塩基長)を実験に用いた。

4. 研究成果

本研究で機能解明されたミトコンドリア局在の PPR タンパク質は以下の通りである。

① PpPPR_9 はミトコンドリア *cox1* pre-mRNA の第3イントロンのスプライシングに働く

PpPPR_9 (Pp3c24_14870) はミトコンドリアに局在する PLS タイプ PPR タンパク質で、PpPPR_9 遺伝子をノックアウトすると、コケ原系体の生長遅延が観察された (図 2A)。その原因を探るためミトコンドリアゲノムワイドに遺伝子発現レベルを調べたところ、PpPPR_9 の標的遺伝子として *cox1* が見出された。*cox1* はミトコンドリア呼吸鎖複合体 IV のサブユニット COXI をコードする遺伝子で、4つのイントロンと5つのエクソンからなる (図 2B)。DNAプローブ V と VI を用いてノーザンブロット解析したところ、PpPPR_9 遺伝子破壊 (KO) 株では *cox1* mRNA が検出されなかった (図 2C)。さらに RT-PCR 法で詳細に調べたところ、第3イントロンのスプライシングのみ起こっていないことが判明した。REMSA 解析の結果、組換え PpPPR_9 タンパク質が第3イントロン内に内蔵された ORF622/maturase-related protein (MatR) コード領域の2箇所結合することが明らかになった。以上の結果を踏まえて、*cox1* pre-mRNA の第3イントロンのスプライシングに働く PpPPR_9 の役割を考察した (文献 9: Ichinose, Ishimaru, *et al.* 2020)。

図 2 の説明 (A)野生株(WT), PpPPR_9 KO 株, 相補株($\Delta 9comp-15$ と -16), PpPPR_43 KO 株の原系体コロニーの表現型。(B, C)野生株で検出された spliced *cox1* mRNA (H-RNA) が、PpPPR_9 KO 株 ($\Delta 9-12$ と $\Delta 9-16$) では検出されなかった。これに対して、KO 株では unspliced *cox1* mRNA (I-RNA) が顕著に蓄積していた。 $\Delta 9-12$ 株に PpPPR_9 cDNA を導入した形質転換株 $\Delta 9comp-15$ は野生株と同程度の spliced *cox1* mRNA の蓄積が観察された。

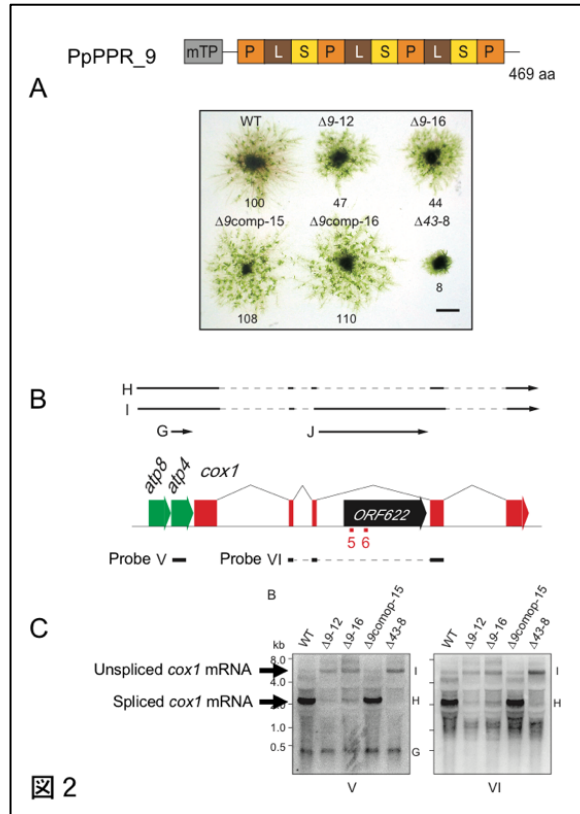


図 2

② PpPPR_31 は *atp9* と *nad5* pre-mRNA のスプライシングに働く

PpPPR_31 (Pp3c6_23550) は 13 個の PPR モチーフからなる PLS タイプのミトコンドリア局在 PPR タンパク質である。PpPPR_31 遺伝子破壊 (KO) 株の原系体はわずかな成長遅延が観察された (図 3A)。その原因を探るため、タイリングオリゴマイクロアレイを用いてミトコンドリアゲノムワイドにミトコンドリア遺伝子の発現レベルを調べた。その結果、KO 株では *nad5* pre-mRNA の第3イントロン領域の蓄積とエクソン領域の減少、および *atp9* pre-mRNA の第1イントロンの顕著な蓄積が観察された (図 3B)。このことは、PpPPR_31 が *atp9* と *nad5* イントロンのスプライシングに働くことを示している。どちらのイントロンもグループ II イントロンである。さらに PpPPR_31 がイントロンの 5'末端領域に結合することを明らかにした。以上のことから、PpPPR_31 は *nad5* と *atp9* のイントロン特異的スプライシング因子であると結論した (文献 9: Ichinose, Ishimaru, *et al.* 2020)。

図 3 の説明 (A)野生株(WT), PpPPR_31 KO 株, 相補株($\Delta 31comp$) の原系体コロニーの表現型。(B)タイリングオリゴマイクロアレイ解析によるミトコンドリア遺伝子発現プロファイルのうち2つのゲノム領域、*nad5-nad4* 領域と *rps11-atp9* 領域を示す。

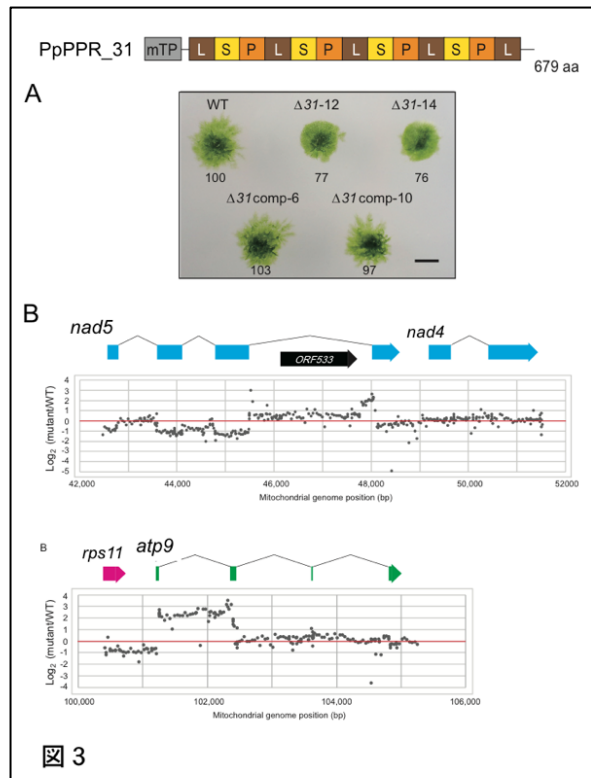


図 3

③ PLS タイプ PPR タンパク質のスプライシング作用機作

cox1 pre-mRNA の第3イントロンのスプライシングに DYW ドメインをもつ PpPPR₄₃ タンパク質が関与することが報告されている (文献3: Ichinose *et al.* 2012)。*PpPPR₄₃* KO ($\Delta 31-8$) 株は顕著な生長遅延を表すのに対して、同イントロンのスプライシングに作用する *PpPPR₉* KO 株 ($\Delta 9-12$ と $\Delta 9-16$) は野生株に比べ僅かな成長遅延を示した (図 2 A)。このことは PpPPR₄₃ と PpPPR₉ が協調的に第3イントロンのスプライシングに作用するが、前者が primary (主要) な因子として、後者は auxiliary (補助的) な因子として働いていると推察した (図 4)。

PLS タイプの PpPPR₃₁ が *atp9* と *nad5* のグループ II イントロンのスプライシングに働くことを明らかにしたが、一つの PPR タンパク質が複数のイントロンのスプライシングに作用する事例は初めてである。今後は PPR タンパク質以外のスプライシング因子を同定し、それらとの相互作用などを検討し、スプライシング反応における PPR タンパク質の詳細な分子機能を明らかにする必要がある。

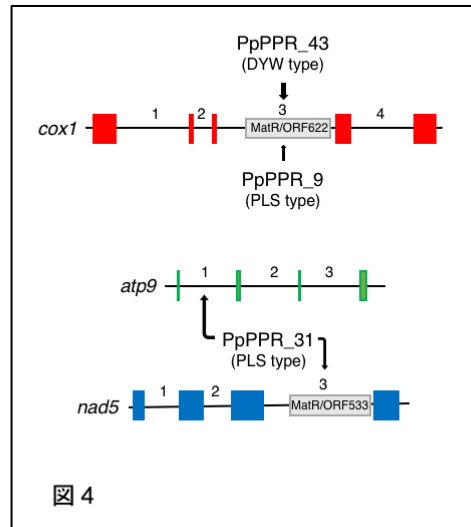


図 4

④ PpPPR₁₁ はミトコンドリア呼吸鎖複合体 I サブユニット NAD7 をコードする *nad7* mRNA の蓄積に関与する

PpPPR₁₁ (Pp3c3_2440) は5つの PPR モチーフからなる比較的小型の P タイプ PPR タンパク質で、ミトコンドリアに局在する。*PpPPR₁₁* 遺伝子破壊株の原系体コロニーの成長に顕著な遅延が観察されたことか PpPPR₁₁ がヒメツリガネゴケの生育に重要な働きを担っていることが示唆された (図 5 A)。ミトコンドリアゲノムワイドに RT-qPCR 解析したところ、ミトコンドリア呼吸鎖複合体 I サブユニット Nad7 をコードする *nad7* mRNA が顕著に減少していることが観察された。この結果は遺伝子特異的な DNA プローブを用いたノーザンブロット解析でも確認された。これに対して、*nad7* 近傍の tRNA 遺伝子と *rpl2* 遺伝子の発現レベルは野生株と *PpPPR₁₁* KO 株で大きな差異は観察されなかった (図 5 B)。これらの結果は、PpPPR₁₁ が *nad7* mRNA の蓄積レベルを制御する因子として機能している可能性を示している。

PpPPR₁₁ が結合する部位を探索するため、*nad7* mRNA の 5'末端と 3'末端を cRT-PCR 法でマッピングした。3'末端近傍にコケ植物に共通する C リッチ配列中の CCAUC が PpPPR₁₁ の結合部位と推定された (論文作成中、本成果の一部を文献 10 で報告した)。

図 5 の説明 (A)野生株 (WT)、*PpPPR₁₁* KO 株 ($\Delta 11-1$ と $\Delta 11-41$)、相補株 (comp-1) の原系体コロニーの表現型。(B)野生株と相補株で検出された成熟 *nad7* mRNA が、*PpPPR₁₁* KO 株では検出されなかった。

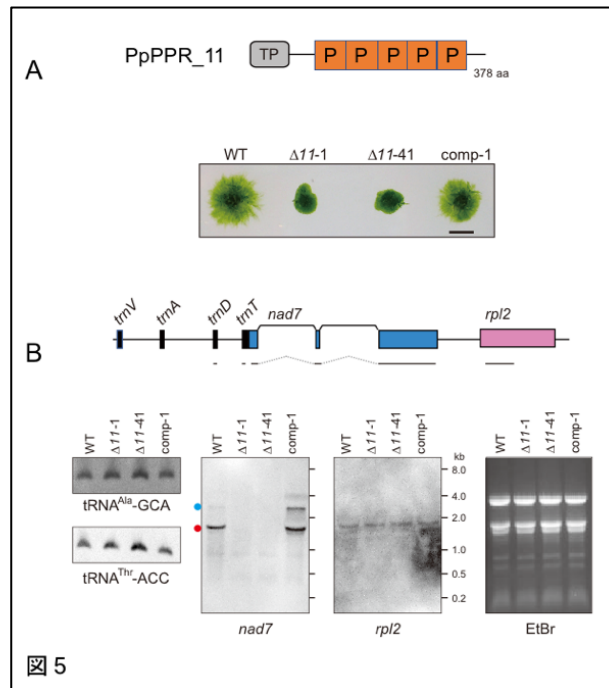


図 5

⑤ 光化学系 II のクロロフィル蛍光の非光化学的消光 (NPQ) に関与する PPR タンパク質

PpPPR₃₇ (Pp3c4_14140) は 22 個の PPR モチーフからなる P タイプ PPR タンパク質で、ミトコンドリアに局在する (図 6 A)。*PpPPR₃₇* KO 株は原系体コロニーの成長が野生株よりも速いという際立った特徴を示した。光化学系 II (PSII) の最大量子収率 F_v/F_m と明所での PSII 量子収率 Φ_{II} が野生株と同レベルであったのに対して、非光化学的消光 NPQ 値が顕著に低下していた (図 6 B)。そこで NPQ 誘導に関わる Violaxanthin deepoxidase (VDE)、光保護タンパク質 Photosystem II subunit S (PSBS)、Light-Harvesting Complex Stress-Related 1 (LHCSR1) と LHCSR2 をそれぞれコードする核遺伝子の発現レベルを RT-PCR 法で調べた (図 6 C)。その結果、

PpPPR_37 KO 株では *VDE* 遺伝子の発現のみ顕著に低下していることが判明した。このことは *PpPPR_37* KO 株の NPQ 低下は *VDE* 遺伝子の発現が減少したことが原因だと考えられる。*PpPPR_37* KO 株と同様の表現型は、ミトコンドリアの RNA 編集因子である *PpPPR_65* (*Pp3c4_16600*)、ミトコンドリアと葉緑体に共局在する

PpPPR_54 (*Pp3c12_26140*) および葉緑体局在で C 末に Smr ドメインをもつ *PpPPR_81* (*Pp3c14_15490*) をそれぞれコードする遺伝子 KO 株でも観察された。これらの KO 株の生理・生化学・分子特性についてさらに詳細な解析を行う必要がある。

図 6 の説明 (A) *PpPPR_37* の PPR モチーフ構成。TP はトランジット配列。(B) 野生株 (WT) と *PpPPR_37* KO 株の PS II の最大量子収率 *Fv/Fm*、PS II 量子収率(明所) Φ II、非光化学的消光 NPQ をそれぞれ図示した。(C) NPQ 誘導関連核遺伝子の mRNA 蓄積レベル。それぞれのレーン上の数字は PCR 反応のサイクル数を示した。*Actin1* 遺伝子を内部標準として使用した。

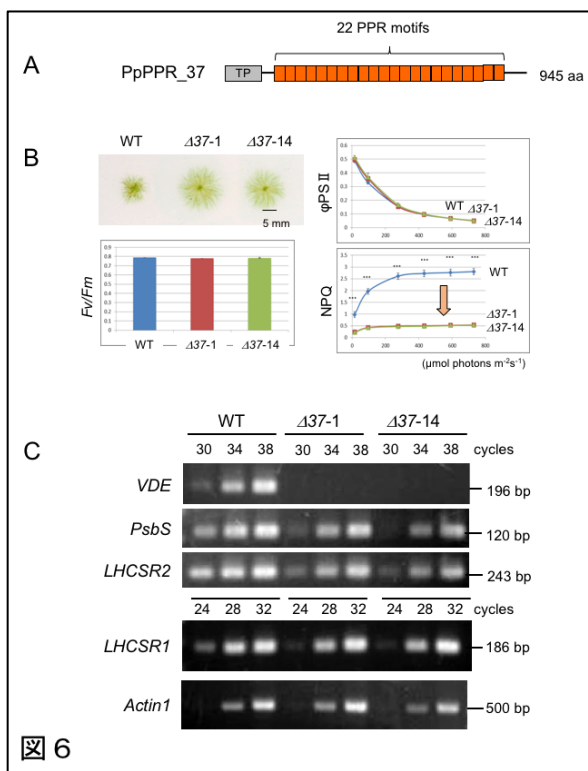


図 6

上記①～⑤を含めこれまでに明らかにされたヒメツリガネゴケの PPR タンパク質のモチーフ構成と機能的特徴、コケ植物と顕花植物の PPR タンパク質の類似性と多様性、およびオルガネラ遺伝子発現の転写後制御における役割について比較検討した (文献 10: Sugita 2022)。

<引用文献>

1. Barkan, A. and Small, I. Pentatricopeptide repeat proteins in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 65, 415-442 (2014). <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040159>
2. Ichinose, M. and Sugita, M. RNA editing and its molecular mechanism in plant organelles. *Genes* (Basel) 8 (1), 5, (2017). doi:10.3390/genes8010005.
3. Ichinose, M., Tasaki, E., Sugita, C. and Sugita, M. A PPR-DYW protein is required for splicing of a group II intron of *cox1* pre-mRNA in *Physcomitrella patens*. *Plant J.* 70 (2), 271-278 (2012).
4. Hattori, M., Miyake, H. and Sugita, M. A pentatricopeptide repeat protein is required for RNA processing of *clpP* pre-mRNA in moss chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 282 (14), 10773-10782 (2007).
5. Ito, A., Sugita, C., Ichinose, M., Kato, Y., Yamamoto, H., Shikanai, T., Sugita, M. An evolutionarily conserved P-subfamily pentatricopeptide repeat protein is required to splice the plastid *ndhA* transcript in the moss *Physcomitrella patens* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 94 (4), 638-648 (2018). DOI: 10.1111/tbj.13884.
6. Sugita, C., Komura, Y., Tanaka, K., Kometani, K., Satoh, H. and Sugita, M. Molecular characterization of three PRORP proteins in the moss *Physcomitrella patens*: nuclear PRORP protein is not essential for moss viability. *PLoS ONE* 9 (10): e108962 (2014). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108962>.
7. Goto, S., Kawaguchi, Y., Sugita, C., Ichinose, M. and Sugita, M. P-class pentatricopeptide repeat protein PTSF1 is required for splicing of the plastid pre-tRNA^{Leu} in *Physcomitrella patens*. *Plant J.* 86 (6), 493-503 (2016).
8. Ebihara, T., Matsuda, T., Sugita, C., Ichinose, M., Yamamoto, H., Shikanai, T., Sugita, M. The P-class pentatricopeptide repeat protein PpPPR_21 is needed for accumulation of the *psbI-yef12* dicistronic mRNA in *Physcomitrella* chloroplasts. *Plant J.* 97 (6), 1120-1131 (2019). doi: 10.1111/tbj.14187.
9. Ichinose, M., Ishimaru, A., Sugita, C., Nakajima, K., Kawaguchi, Y., Sugita, M. Two novel PLS-class pentatricopeptide repeat proteins are involved in the group II intron splicing of mitochondrial transcripts in the moss *Physcomitrella patens*. *Plant Cell Physiol.* 61 (10), 1687-1698 (2020). DOI:10.1093/pcp/pcaa070.
10. Sugita M. An overview of pentatricopeptide repeat (PPR) proteins in the moss *Physcomitrium patens* and their role in organellar gene expression. *Plants* 11(17):2279 (2022). <https://doi.org/10.3390/plants11172279>.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Ryo Suzuki, Chieko Sugita, Setsuyuki Aoki, Mamoru Sugita	4. 巻 27
2. 論文標題 Physcomitrium patens pentatricopeptide repeat protein PpPPR_32 is involved in the accumulation of psaC mRNA encoding the iron sulfur protein of photosystem I.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 293 ~ 304
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12928	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Haruki Kikuchi, Takafumi Yamashino, Shu Anami, Ryo Suzuki, Mamoru Sugita, Setsuyuki Aoki	4. 巻 616
2. 論文標題 Diurnal control of intracellular distributions of PAS-Histidine kinase 1 and its interactions with partner proteins in the moss Physcomitrium patens.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 1 ~ 7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2022.05.070	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Mamoru Sugita	4. 巻 11
2. 論文標題 An Overview of Pentatricopeptide Repeat (PPR) Proteins in the Moss Physcomitrium patens and Their Role in Organellar Gene Expression	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 2279 ~ 2279
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants11172279	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 Ayumu Takahashi, Chieko Sugita, Mizuho Ichinose, Mamoru Sugita	4. 巻 107
2. 論文標題 Moss PPR-SMR protein PpPPR_64 influences the expression of a psaA-psaB-rps14 gene cluster and processing of the 23S-4.5S rRNA precursor in chloroplasts.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 417-429
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11103-020-01090-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 杉田 護	4. 巻 30
2. 論文標題 光合成研究におけるPPR研究の幕開けと今日の隆盛：日本からの発信	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 166-175
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 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Mizuho Ichinose, Airi Ishimaru, Chieko Sugita, Kensaku Nakajima, Yasuhiro Kawaguchi, Mamoru Sugita	4. 巻 61
2. 論文標題 Two novel PLS-class pentatricopeptide repeat proteins are involved in the group II intron splicing of mitochondrial transcripts in the moss <i>Physcomitrella patens</i> .	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1687-1698
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa070	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Takuya Matsuda, Mamoru Sugita, Mizuho Ichinose	4. 巻 15
2. 論文標題 The L motifs of two moss pentatricopeptide repeat proteins are involved in RNA editing but predominantly not in RNA recognition.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLoS ONE	6. 最初と最後の頁 e0232366
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0232366	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 -

〔学会発表〕 計6件(うち招待講演 0件/うち国際学会 0件)

1. 発表者名 菊地陽貴、山篠貴史、鈴木遼、阿南秀、龍昌志、六鹿郁哉、菅沼裕紀奈、杉田護、青木撰之
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケのPAS ヒスチジンキナーゼの細胞内局在と相互作用にみられる日内変動
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会(京都府立大学下鴨キャンパス)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 鈴木遼, 山篠貴史, 菊地陽貴, 阿南秀, 龍昌志, 中井皐太, 佐藤健介, 杉田護, 青木撰之
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケのPASヒスチジンキナーゼの解析 (P-054)
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会(八王子大会)、オンライン開催
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 菊地陽貴, 山篠貴史, 鈴木遼, 阿南秀, 龍昌志, 杉田護, 青木撰之
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケのPASヒスチジンキナーゼとそのパートナー因子の光応答 (P-055)
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会(八王子大会)、オンライン開催
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木遼, 杉田千恵子, 一瀬瑞穂, 青木撰之, 杉田護
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケのPpPPR_32は光化学系I複合体の形成に関与する (P156)
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会、オンライン開催
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鈴木遼, 山篠貴史, 阿南秀, 龍昌志, 中井皐太, 吳博文, 菊地陽貴, 杉田護, 青木撰之
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケのPAS-Histidine Kinasesの機能解析 (PL-076)
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会、オンライン開催
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 青木損之、松尾拓哉、山篠貴史、杉田護、崔鶴宇、地宗克洋、羅嘉傑、菅沼裕紀奈、田内和
2. 発表標題 植物の概日時計とリン酸リレー系の機能的関係について (1aAE06)
3. 学会等名 日本植物学会第87回大会 (北海道大学工学部)
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 Mamoru Sugita	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Humana Press (Springer)	5. 総ページ数 381
3. 書名 Plastid Transformation in Physcomitrium (Physcomitrella) patens: An Update. In: Maliga P (ed), Chloroplast Biotechnology: Methods and Protocols, 2nd ed. Methods in Molecular Biology, vol 2317	

1. 著者名 Mizuho Ichinose, Mamoru Sugita	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Humana Press, New York, NY.	5. 総ページ数 352
3. 書名 Substitutional RNA Editing in Plant Organelles. In: Picardi E., Pesole G. (eds) RNA Editing. Methods and Protocols. Methods in Molecular Biology, vol. 2181.	

1. 著者名 杉田 護 (分担・共著者)	4. 発行年 2022年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 690
3. 書名 遺伝学の百科事典 継承と多様性の源 (日本遺伝学会編集)	

〔産業財産権〕

〔その他〕

名古屋大学大学院情報学研究科生命情報論講座・青木研究室ホームページ
<https://sites.google.com/view/mamoru-sugita-website/>

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	青木 摂之 (Aoki Setsuyuki) (30283469)	名古屋大学・情報学研究科・准教授 (13901)	

	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
研究協力者	一瀬 瑞穂 (Ichinose Mizuho) (60755718)	九州大学・農学研究院・研究員 (17102)	
研究協力者	杉田 千恵子 (Sugita Chieko) (30402457)	名古屋大学・情報学研究科・研究員 (13901)	

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