

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 6 月 4 日現在

機関番号：14603

研究種目：若手研究（A）

研究期間：2009～2011

課題番号：21688024

研究課題名（和文）光合成 CO₂ 固定酵素ルビスコの高機能化による植物光合成促進研究課題名（英文）Enhancement of plant photosynthesis by functional improvement of CO₂-fixing enzyme RuBisCO.

研究代表者

蘆田 弘樹 (Ashida Hiroki)

奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・助教

研究者番号：50362851

研究成果の概要（和文）：好熱性シアノバクテリアのルビスコと枯草菌ルビスコ祖先タンパク質の解析から、CO₂ 親和性と触媒能向上に関わる残基を同定した。また、メタン産生アーキアのルビスコの解析から、CO₂ 固定のための原始カルビン回路の存在を明らかにした。さらに、タバコにおいて、紅藻ルビスコ高機能残基導入を介したルビスコ高機能化により、低ルビスコ量での通常光合成 CO₂ 固定速度の維持に成功した。ルビスコ合成遺伝子同定により、これら遺伝子の高機能化ルビスコの量的増加への利用が可能となった。

研究成果の概要（英文）：Residues for functional improvement of RuBisCO were identified by the results from studies of thermophilic cyanobacterial RuBisCO and RuBisCO ancestral protein from *Bacillus*. I found a pre-Calvin cycle for CO₂ fixation using RuBisCO in methanogenic archaeon. Improvement of plant RuBisCO by replacement with red-algal residue enabled to perform a normal photosynthetic CO₂-fixing with low RuBisCO level in tobacco. The genes necessary for the achievement of RuBisCO accumulation were identified for quantitative enhancement of RuBisCO to increase photosynthetic capacity.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	9,700,000	2,910,000	12,610,000
2010 年度	5,600,000	1,680,000	7,280,000
2011 年度	2,400,000	720,000	3,120,000
年度			
年度			
総計	17,700,000	5,310,000	23,010,000

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、CO₂ 固定、ルビスコ、植物、シアノバクテリア、アーキア、枯草菌

1. 研究開始当初の背景

ルビスコは光合成 CO₂ 固定反応（カルボキシラーゼ反応）を触媒する光合成鍵酵素である。それにも関わらず、植物ルビスコの酵素的性質は劣悪である。カルボキシラーゼ反応速度は 3～4/秒と極めて低く、O₂ を CO₂ と誤認識し、O₂ を固定するオキシゲナーゼ反応も触媒する。このため、O₂ はカルボキシラー

ゼ反応を拮抗阻害するため、21%もの高濃度 O₂ を含む大気下では、植物ルビスコは自身の持つ CO₂ 固定能の 50%も発揮できない。ルビスコは光合成生物進化に対応し、O₂ 反応性を抑制し、CO₂ 識別能力を高めるよう分子進化を果たしてきた。実際、原始的な光合成細菌のルビスコで最も低く、次いで原核藻類であるシアノバクテリア、真核緑藻類、植物の順に CO₂

識別能力が高くなる。しかし、機能進化が進んだ植物ルビスコでさえ CO₂ 識別能力は不十分で、通常大気下において 2~3 回のカルボキシラーゼ反応の間に 1 回は O₂ と反応し、これが大きな原因となり植物光合成を律速している。このような植物ルビスコの CO₂ 固定酵素としての効率性は、ルビスコの進化過程で獲得してしまい、進化により完全に抑制しきれなかったと考えられる。研究代表者はこれまでに、生命の起源に近いとされるアーキア、非光合成バクテリアや植物葉緑体の起源であるシアノバクテリアなどにルビスコ祖先タンパク質を発見してきた。また、紅藻ルビスコは植物の 2~3 倍の CO₂ 識別能力を示し、地球上で最も CO₂ 固定に特化している。このように、ルビスコの機能進化は多様である。

2. 研究の目的

植物ルビスコの O₂ との反応性を 50% 低下させることができれば、植物の光合成 CO₂ 固定速度を大幅に促進でき、さらに O₂ 反応性を完全に抑制できれば飛躍的に促進されると予想される。このためには O₂ 反応性を抑制し、CO₂ 識別能力を高めた、高機能ルビスコが必要である。しかしながら、これまでに高機能化残基が不明であるため、無作為な変異導入を繰り返したため、植物ルビスコの高機能化には成功していない。そこで本研究では、高機能化ルビスコによる植物光合成促進のために、**(1) 機能進化に着目したルビスコの高機能化残基の同定**および**(2) 植物への高機能化ルビスコ導入と導入効果の解析**を行うことを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 機能進化に着目したルビスコの高機能化残基の同定

①シアノバクテリア ルビスコを用いた高機能化残基の同定

これまで、好熱性原始紅藻や好熱性シアノバクテリアのルビスコが、それぞれの常温生育種と比較して高い CO₂ 識別能を示すことが報告されていた。このことから、好熱性光合成生物が有するルビスコは高機能性であると予想し、この仮説をシアノバクテリア ルビスコを用いて検証した。好熱性シアノバクテリアである *Thermosynechococcus elongatus*、*Synechococcus lividus* と常温性である *Synechococcus* PCC7002 のルビスコの大腸菌発現系を構築した。なお、*S. lividus* は 70°C でも光合成可能な地球上で最も高温適応した光合成生物であるが、あまり研究が進んでおらず、ルビスコ遺伝子配列が未同定であった。そこで、*S. lividus* のルビスコ遺伝子を chromosome walking により決定した。大腸菌から発現・精製を行った好熱性・常温性シアノバクテリア ルビスコの酵素特性

とアミノ酸配列との関係性を調べた。

②ルビスコ祖先タンパク質を用いた高機能化残基の同定

枯草菌 *Bacillus subtilis*、紅色非硫黄細菌 *Rhodospirillum rubrum* などのルビスコ祖先タンパク質はルビスコ触媒必須残基のいくつかに置換があり、CO₂ 固定能、O₂ 反応性は有していない。*B. subtilis* ルビスコ祖先タンパク質は、CO₂ 固定反応ではなく、メチオン再生経路においてエノラーゼ反応を触媒する酵素であるが、この反応はルビスコ CO₂ 固定反応の初発反応と酷似し、さらにルビスコと共通の残基を用いて触媒されていた。そこで、祖先タンパク質からルビスコへ試験管内で進化させ、どの残基が CO₂ 固定や O₂ 反応性に関わっているのか解析することにした。このために、*B. subtilis*、*R. rubrum* 祖先タンパク質で置換されているルビスコ触媒必須残基をルビスコ型に置換したりコンビナントタンパク質発現系を構築し、解析した。また、逆に祖先タンパク質とルビスコで保存されたルビスコ触媒残基への変異導入効果を同様に、大腸菌リコンビナントタンパク質を用いて解析した。

③アーキア ルビスコの解析

光合成カルビン回路は 11 酵素の反応から成り、ルビスコとルビスコの基質リブローズビスリン酸を合成するホスホリブロキナーゼはこの経路に特異的である。アーキアは、ルビスコ祖先タンパク質とルビスコの両方を有している。しかし、これまでアーキアがホスホリブロキナーゼを有していないことから、ルビスコの基質はカルビン回路と異なり、アデノシンモノリン酸から合成され、カルビン回路は機能していないと考えられてきた。興味深いことに、一部のメタン産生アーキアがルビスコとホスホリブロキナーゼのホモログを有していることをゲノム情報から発見し、アーキアにおけるカルビン回路の存在が期待された。そこで、メタン産生アーキアのルビスコホモログとホスホリブロキナーゼホモログの大腸菌リコンビナントタンパク質を用いて、両酵素の触媒能の有無を解析した。

(2) 植物への高機能性ルビスコ導入と導入効果の解析

①紅藻ルビスコ高機能化部位の導入効果

これまでの研究から、紅藻ルビスコにおいて高 CO₂ 識別に関与する構造を見出してきた。この構造は、紅藻ルビスコにおいて CO₂ 識別に関与する触媒ループを最適な位置に配置するための分子内相互作用で、ループ上の 332 番目のバリンとループ外の 386 番目のグルタミンの間の水素結合であった。植物やシアノバクテリア ルビスコでは、この残基がヒスチジンに置換されているために、この触媒ループ最適化構造を形成することができ

ない。この残基を紅藻ルビスコ型に置換したシアノバクテリア ルビスコのCO₂識別能は野生型と比較して16%増加することが明らかになっていった。そこで、この残基導入効果を植物ルビスコで解析するために、同様のアミノ酸置換が生じるように、タバコ葉緑体ゲノム上のルビスコ遺伝子に変異を導入した葉緑体形質転換タバコの作製を行ってきた。本研究では、この形質転換体のルビスコ合成量や光合成特性解析を用いて紅藻ルビスコ高機能化残基のタバコルビスコへの導入効果を調べた。

②植物ルビスコ量的強化遺伝子のスクリーニング

研究成果の項で説明するが、ルビスコ高機能化残基を導入するためのアミノ酸置換により、ルビスコ蓄積量が野生株よりも低下してしまう現象が確認されている。植物はルビスコの非効率性を葉の可溶性タンパク質の50%を占めるほどルビスコを高蓄積することで補っている。このため、高機能化残基導入効果を最大限引き出すには、ルビスコ量を確保しなければならない。そのためには、ルビスコ量的強化遺伝子の取得が必要であると考えられた。これまでの研究において、ルビスコ蓄積量が低下した *nara* (genes necessary for the achievement of RuBisCO accumulation) 変異体をシロイヌナズナ変異種子プールからスクリーニングする方法を確立し、いくつかの *nara* 変異体を取得・解析していた。そこで、このスクリーニング法を用いて更なるルビスコ蓄積量低下シロイヌナズナ変異株を単離し、その原因遺伝子をマップベースクローニングにより同定・解析を行った。

4. 研究成果

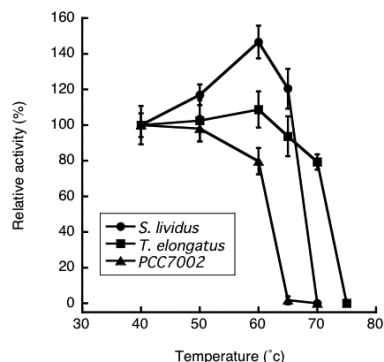
(1)機能進化に着目したルビスコの高機能化残基の同定

①シアノバクテリア ルビスコを用いた高機能化残基の同定

好熱性シアノバクテリア *S. lividus* のルビスコ遺伝子配列が未同定であったので、同じ好熱性シアノバクテリア *T. elongatus* の配列を基に degenerate primer を作製し、この primer を用いた PCR によりルビスコ遺伝子を増幅し、配列決定を行った。その結果、*S. lividus* ルビスコ遺伝子は、他のシアノバクテリア同様、ラージサブユニット、ルビスコシャペロン、スモールサブユニットをコードする遺伝子がオペロンを構成した *rbLXS* として存在していた。予想されるアミノ酸配列において、*S. lividus* ルビスコは、好熱性の *T. elongatus* とラージサブユニットで 98%、スモールサブユニットで 92%、また常温性シアノバクテリア ルビスコのラージサブユニットと 86%、スモールサブユニットと 74%の

相同性を示した。

大腸菌で発現させ、精製した好熱性シアノバクテリア *T. elongatus*、*S. lividus* と常温性 *S. PCC7002* の RuBisCO の熱安定性を解析した結果、常温性ルビスコは 65°C で失活するのに対し、好熱性ルビスコはほぼ 100% 活性を保持していた。また、反応速度の CO₂ 濃度依存性を測定した結果、好熱性ルビスコは $K_m(\text{CO}_2)$ が常温性の約 1/6 と高い CO₂ 親和性を示した (図 1)。



Species	$K_m(\text{CO}_2)(\mu\text{M})$	V_{max} ($\mu\text{mol}/\text{min}/\text{mg protein}$)
<i>S. lividus</i>	66.4	4.36
<i>T. elongatus</i>	55.4	3.31
<i>S. 7002</i>	351.0	5.61

図1 好熱性シアノバクテリア ルビスコの酵素特性

2 を含む常温性ルビスコと好熱性ルビスコのアミノ酸配列比較から、CO₂ 親和性に関わると考えられる 28、11 残基をラージ・スモールサブユニット上に同定した。

②ルビスコ祖先タンパク質を用いた高機能化残基の同定

B. subtilis と *R. rubrum* ルビスコ祖先タンパク質でアミノ酸に置換されているルビスコ触媒必須残基全てルビスコ型に置換した変異祖先タンパク質を大腸菌において発現させた。その結果、残念なことにすべて不溶性として発現したため解析することができなかった。

祖先タンパク質において高度に保存されているルビスコ触媒残基のアミノ酸置換変異祖先タンパク質を作製し、それらの酵素特性を解析した。その結果から、祖先タンパク質でもルビスコ触媒残基を自身の触媒反応に利用していることが明らかになった。それ以上に、これら残基中に祖先タンパク質において触媒能を活性化する残基を同定することに成功した。

③アーキア ルビスコの解析

大腸菌で発現、精製したメタン産生アーキアのルビスコ及びホスホリブロキナーゼホモログを用いて、それぞれの酵素活性を酵素カップリング系を用いた分光法で解析した。その結果、メタン産生アーキアのこれらホモログは、それぞれルビスコ、ホスホリブロキナーゼであることが明らかになった。メタン産生アーキアのルビスコは $0.146 \pm 0.02 \mu\text{mol}/\text{min}/\text{mg protein}$ の最大反応速度、ホスホリブロキナーゼは $29.3 \pm 1.7 \mu\text{mol}/\text{min}/\text{mg}$

protein の最大反応速度、リブローズビスリン酸に対する K_m が 0.28 ± 0.05 mM であった。この結果から、メタン産生アーキアにおいてホスホリプロキナーゼとルビスコを利用した CO_2 固定代謝の存在が予想されたが、他の3つのカルビン回路酵素遺伝子を欠失していた。しかしながら、アーキアやバクテリアが持つリブローズモノリン酸経路酵素によって欠けたカルビン回路ステップが補完される可能性が考えられた。これらのことから、メタン産生アーキアにおける、ルビスコ、ホスホリプロキナーゼ、リブローズモノリン酸経路酵素による原始カルビン回路を提唱するに至った。これにより、ルビスコ機能進化を代謝経路全体から考えることが可能となった。また、これらの成果は、ユーグレナ研究会第27回研究集会にて発表し、若手優秀発表賞を受賞し、注目を集めた。

(2) 植物への高機能性ルビスコ導入と導入効果の解析

① 紅藻ルビスコ高機能化部位導入タバコの解析

抗生物質存在下で3回の再分化処理を行った高機能化部位導入タバコの葉緑体ゲノムDNAをPCR及びサザンブロットによって解析した結果、ほとんどの葉緑体ゲノムが変異ルビスコ遺伝子を持つホモプラズミック形質であることが明らかになった。無菌培養中のこの形質転換タバコを土壌栽培に移し、種子を取得した。得られた種子をポットに播種し、その生育をコントロールと比較した結果、高機能化部位導入タバコはコントロールよりも葉が少し大きくなる傾向が見られたものの、生育自体はほとんど同じであった。高機能化部位

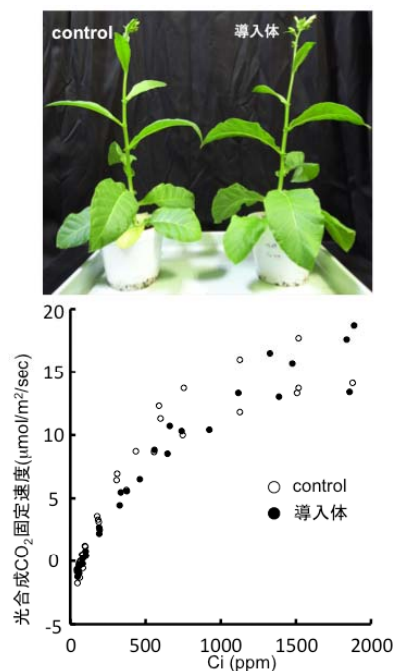


図2 紅藻ルビスコ高機能化部位導入タバコの生育と光合成 CO_2 固定速度

化部位導入タバコとコントロールのルビスコ蓄積量を比較した結果、導入タバコにおいてルビスコ量が約60%に低下していた。興味深いことに、高機能化部位導入タバコにおいてルビスコ量が大きく低下

していたにも関わらず、ガス交換測定による葉における CO_2 固定速度はコントロールとほとんど同じであった(図2)。この結果から、紅藻ルビスコ高機能化部位の導入によりルビスコ機能が向上した可能性が考えられた。今後、高機能化部位導入タバコから変異ルビスコを精製し、酵素パラメータを測定し、野生型ルビスコと比較することによって、導入効果が明確になると期待される。また、変異導入によりルビスコ蓄積量が大きく低下したことから、高機能化変異導入効果を最大限引き出すには、変異導入と同時にルビスコ量の確保が必要であることが示唆された。

② 植物ルビスコ量的強化遺伝子のスクリーニング

スクリーニングにより新たにルビスコ蓄積量が6~20%に低下した *nara12*~*15* 変異体を取得した。これらの変異体のマップベースクローニングにより原因遺伝子の同定を行った結果、すべて機能未知遺伝子であった。これらの予想アミノ酸配列から、すべてルビスコが蓄積する器官である葉緑体への移行シグナル配列を有することが予想された。*nara12* 変異体の解析を進めたところ、この変異体では葉緑体ゲノムコードのルビスコラージサブユニット遺伝子の転写は正常だが、翻訳に障害があることが分かった。また、野生株では正常な翻訳活性を有する葉緑体リボソーム構成因子23SリボソームRNAは2箇所切断されるプロセシングを受けているが、変異体ではこのプロセシングが進んでいなかった。*NARA12* タンパク質は、DEAD-box RNA helicase と相同性を示し、23SリボソームRNAへの結合能、helicase 活性に伴うATP加水分解活性を有していることが明らかになった。これらのことから、*NARA12* タンパク質は、23SリボソームRNAのプロセシングに関わり、葉緑体でルビスコを大量に合成するために必要な活発な翻訳活性を持つリボソーム構築に必須な遺伝子であることが明らかになった(図3)。これらの成果は記者発表を行い、読売新聞、日経産業新聞、日刊工業新聞、奈良新聞で記事として掲載され、大々的に報道された。

今回、このようにルビスコ合成に関わる遺伝子を同定したが、これらの遺伝子の利用により、(2)-①のような変異導入によるルビ

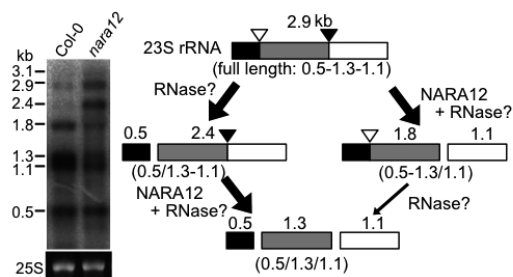


図3 *NARA12*の葉緑体23S rRNAプロセシングにおける機能

スコ量低下を抑制することができ、高機能化効果を最大限引き出すことができると期待される。

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 7 件)

- ① Hiroki Ashida and Akiho Yokota Increasing photosynthesis/RuBisCO and CO₂ concentrating mechanisms. *Comprehensive Biotechnology*, 2nd edition, **4**, 165-176 (2011) 査読無し
- ② Yaka Ichikawa, Masahiro Tamoi, Harumi Sakuyama, Takanori Maruta, Hiroki Ashida, Akiho Yokota and Shigeru Shigeoka, Generation of transplastomic lettuce with enhanced growth and high yield. *GM Crops*, **1**, 322-326 (2010) 査読有り
- ③ Kenji Nishimura, Hiroki Ashida, Taro Ogawa and Akiho Yokota A DEAD-box protein is required for the formation of a hidden break in Arabidopsis chloroplast 23S rRNA. *Plant J.* **63**. 766-777 (2010) 査読有り
- ④ Toshihiro Nakano, Hiroki Ashida*, Eiichi Mizohata, Hiroyoshi Matsumura and Akiho Yokota, An evolutionally conserved Lys122 is essential for function in *Rhodospirillum rubrum* bona fide RuBisCO and *Bacillus subtilis* RuBisCO-like protein. *Biochem Biophys Res Commun.* **392** 212-216 (2010) 査読有り
- ⑤ 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 expression of plastid-encoded photosynthetic genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* **151** 114-28 (2009) 査読有り
- ⑥ Haruka Tamura, Yohtaro Saito, Hiroki Ashida, Yasushi Kai, Tsuyoshi Inoue, Akiho Yokota and Hiroyoshi Matsumura, Crystal structure of the apo, decarbamylated form of 2,3-diketo-5-methylthiopentyl-1-phosphate enolase from *Bacillus subtilis*. *Acta Crystallogr. D Biol. Crystallogr.* **65** 942-51 (2009) 査読有り
- ⑦ 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

[学会発表] (計 25 件)

- ① 河野卓成、遠藤千夏子、Mehrotora Sandhya、横田明穂、蘆田弘樹、メタン産生アーキア *Methanospirillum hungatei* における RuBisCO と PRK を利用した新規 CO₂ 固定回路の解析 日本農芸化学会 2012 年度大会, 2012. 3. 25, 京都
- ② 泉井桂、蘆田弘樹、橋詰恵丞、有川慶大、濱口祐子、横正健剛、横田明穂、秋田求、葉緑体において PEP カルボキシラーゼと PEP カルボキシキナーゼを過剰発現させることによるタバコ (C₃ 植物) の高 CO₂ 条件下での水利用効率(WUE)の向上 第 53 回 日本植物生理学会年会, 2012. 3. 16, 京都
- ③ 河野卓成、Mehrotora Sandhya、横田明穂、蘆田弘樹、メタン産生アーキア *Methanospirillum hungatei* における RuBisCO と PRK を利用した新規 CO₂ 固定回路の解析、ユーグレナ研究会第 27 回研究集会, 2011. 11. 12, 名古屋
- ④ 蘆田弘樹、メチオニン欠乏環境で機能する枯草菌メチオニン再生経路酵素 RuBisCO-like protein と光合成 CO₂ 固定酵素 RuBisCO の比較研究 第 84 回日本生化学会大会シンポジウム「特殊環境下における微生物の潜在能力：酵素研究の新展開」, 2011. 9. 24, 京都
- ⑤ 蘆田弘樹、RuBisCO 機能進化研究 ～ RuBisCO-like protein の解析を通して～ 日本光合成学会若手の会, 2011. 6. 4, 京都
- ⑥ Kono Takunari, Sandhya Mehrotora, Hiroki Ashida, Akiho Yokota, The molecular evolution of phosphoribulokinase for completion of the Calvin cycle. Gordon Research Conferences CO₂ Assimilation in Plants: Genome to Biome, Les Diablerets, MAY 30th, 2011, Switzerland
- ⑦ Hiroki Ashida, Akiho Yokota, Prospects for increasing plant photosynthesis by overcoming the limitations of CO₂-fixing enzyme, RuBisCO. 平成 22 年度 バイオインダストリー協会新資源生物変換研究会シンポジウム兼日本農芸化学会 2011 年度大会シンポジウム「炭素固定機構の分子基盤と産業応用への可能性を探る」, 2011. 3. 28. 京都
- ⑧ 河野卓成、Mehrotora Sandhya、横田明穂、蘆田弘樹、アーキアにおける光合成カルビン回路の進化的完成の証拠 日本農芸化学会 2011 年度大会, 2011. 3. 26 日, 京都
- ⑨ 中野寿宏、横田明穂、蘆田弘樹、枯草菌

- RuBisCO-like protein H294 の機能から予想される植物 RuBisCO の活性化機構, 第 52 回日本植物生理学会, 2011. 3. 22, 東北
- ⑩ 河野卓成、メヒロートラサンディア、横田明穂、**蘆田弘樹**, phosphoribulokinase の分子進化から見た光合成カルビンサイクルの起源 第 52 回日本植物生理学会, 2011 年. 3. 20, 東北
- ⑪ 西村健司、**蘆田弘樹**、小川太郎、横田明穂, シロイヌナズナ DEAD-box RNA helicase 39 により 23S リボソーム RNA の導入される hidden break を介した葉緑体翻訳制御機構, 第 52 回日本植物生理学会, 2011 年. 3. 20, 東北
- ⑫ 中野寿宏、**蘆田弘樹**、横田明穂, 2 酵素融合による新たな触媒能の獲得 ~テトラヒメナ メチオニン代謝系で働く MtnBD の機能解析~, 2010 年度日本農芸化学会関西支部大会, 2010. 10. 3, 奈良
- ⑬ **Hiroki Ashida**, Expression of the functional human thioredoxin-1 protein in lettuce chloroplasts, 2nd International Symposium on Chloroplast Genomics and Genetic Engineering, 20th-23rd June 2010, Ireland
- ⑭ Kenji Nishimura, **Hiroki Ashida**, Taro Ogawa and Akiho Yokota, A DEAD-box protein mediates the formation of a hidden break into chloroplast 23S rRNA in Arabidopsis. 2nd International Symposium on Chloroplast Genomics and Genetic Engineering, 20th-23rd June 2010, Ireland
- ⑮ Taro Ogawa, **Hiroki Ashida**, Kenji Nishimura and Akiho Yokota. A chloroplast RNase HI, NARA4, is essential for the massive accumulation of plastid-encoded proteins. 2nd International Symposium on Chloroplast Genomics and Genetic Engineering, 20th-23rd June 2010, Ireland
- ⑯ 西村健司、**蘆田弘樹**、小川太郎、横田明穂, DEAD-box タンパク質を介した葉緑体リボソーム RNA への hidden break の導入, 第 57 回日本生化学会近畿支部例会, 2010. 5. 22, 奈良
- ⑰ 中野寿宏、**蘆田弘樹**、横田明穂, 枯草菌 RuBisCO-like protein の histidine294 は活性化に関与する, 第 57 回日本生化学会近畿支部例会, 2010. 5. 22, 奈良
- ⑱ **蘆田弘樹**、齋藤洋太郎、中野寿宏、田村はるか、松村浩由、横田明穂, RuBisCO-like protein を用いた光合成 CO₂ 固定酵素 RuBisCO の分子進化研究, 第 57 回日本生化学会近畿支部例会, 2010. 5. 22, 奈良
- ⑲ 中野寿宏、**蘆田弘樹**、横田明穂, 枯草菌 RuBisCO-like protein が保存する光合成 RuBisCO 触媒必須残基 His294 の役割, 日本農芸化学会 2010 年度大会, 2010. 3. 29, 東京
- ⑳ Toshihiro Nakano, **Hiroki Ashida**, Akiho Yokota, An evolutionally conserved lysine 134 is essential for the function in *Rhodospirillum rubrum* RuBisCO and RuBisCO-like protein from *Bacillus subtilis*. 第 20 回関西光合成研究会, 2009, 11. 21, 奈良
- ㉑ 西村健司、**蘆田弘樹**、小川太郎、横田明穂, DEAD-box タンパク質による葉緑体リボソーム RNA への hidden break の導入, 第 20 回関西光合成研究会, 2009, 11. 21, 奈良
- ㉒ 小川太郎、西村健司、**蘆田弘樹**、横田明穂, RuBisCO を焦点とした光合成タンパク質高蓄積機構における NARA 遺伝子の位置付け, 第 20 回関西光合成研究会, 2009, 11. 21, 奈良
- ㉓ 小川太郎、西村健司、**蘆田弘樹**、横田明穂, 植物 RuBisCO の高蓄積を担う NARA 遺伝子の分子遺伝学的解析, 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. 10. 30, 沖縄
- ㉔ Taro Ogawa, Kenji Nishimura, T Aoki, **Hiroki Ashida**, Akiho Yokota, pfkB-type carbohydrate kinase family protein, NARA5, is essential for the active expressions of plastid-encoded photosynthetic genes in *Arabidopsis thaliana*. Plant Biology 2009 Joint Annual Meeting of the American Society of Plant Biologists and the Phycological Society of America, July 18-22, 2009, Hawaii
- ㉕ Kenji Nishimura, Taro Ogawa, **Hiroki Ashida**, Akiho Yokota, A DEAD-box RNA helicase RH39 is required for the chloroplast rRNA processing in Arabidopsis thaliana. Plant Biology 2009 Joint Annual Meeting of the American Society of Plant Biologists and the Phycological Society of America, July 18-22, 2009, Hawaii
- [図書] (計 1 件)
- 齋藤洋太郎、**蘆田弘樹**, 光合成 CO₂ 固定酵素 RuBisCO 誕生の秘密 ~RuBisCO-like protein が隠し持つ RuBisCO としての潜在能力~ 化学と生物, 2010, vol. 48, No. 11, 739-742

6. 研究組織

(1) 研究代表者

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