研究成果報告書 科学研究費助成事業

今和 3 年 6 月 1 9 日現在

機関番号: 13901

研究種目: 基盤研究(C)(一般)

研究期間: 2017~2020

課題番号: 17K08195

研究課題名(和文)葉緑体の転写後制御を司るRNA結合性PPRタンパク質の機能解明

研究課題名(英文)Functional analysis of RNA binding PPR proteins involved in posttranscriptiona regulation of chloroplast

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) 3,700,000円

研究成果の概要(和文): 葉緑体は光合成や様々な物質生産を行う植物に特有の細胞小器官である。葉緑体は独自のゲノムと遺伝子発現システムを持つが、葉緑体遺伝子の発現は転写後のRNAレベルで強く制御されている。この転写後制御に核ゲノムコードのタンパク質因子が働くがその分子機能については未解明である。本研究ではモデル植物として優れた特性を持つヒメツリガネゴケとシロイヌナズナを用いて、葉緑体遺伝子発現の転写後制 御に働く新規のタンパク質因子の分子機能を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義 学術的意義:葉緑体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主に用いて、葉緑 体遺伝子の発現制御の要となるRNA結合タンパク質ファミリーの新しい役割を明らかにした点で学術的な意義が 大きい。

スとい。 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): Chloroplasts are the important plant-specific organelles that are essential for plant development and growth. Chloroplasts possess their own genome and gene expression system and their gene expression is tightly regulated at the various RNA processing steps. However, regulatory factors involved in RNA processing are unknown. In this study, we identified novel pentatricopeptide repeat RNA-binding proteins required for RNA processing, such as RNA splicing and RNA stabilization, using model plants, Physcomitrium (Physcomitrella) patens and Arabidopsis thaliana.

研究分野: 植物オルガネラ分子生物学

転写後制御 PPRタンパク質 RNAスプライシング RNA安定性 ヒメツリガネゴケ シロイヌナ

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) 葉緑体遺伝子の発現制御に、核ゲノムコードのpentatrico peptide 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100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。

(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葉緑体遺伝子の発現解析を行ってきた。これまでに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PLSタイプのPPRタンパク質が葉緑体またはミトコンドリアでRNA編集やRNAスプライシングに働いていることを明らかにした(1, Ichinose et al. 2013, 2, Ichinose and Sugita 2017)。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タンパク質については、PpPPR_38がclpP-rps12mRNAの部位特異的切断(3, Hattori et al. 2007)に、PpPPR_4がpre-tRNA のスプライシング(4, Goto et al. 2016)に、PpPPR_67と104が葉緑体tRNAの5'末端形成(5, Sugita et al. 2014)に働いていることを明らかにしてきた。しかし、大多数のPタイプPPRタンパク質の分子機能は不明である。

(3)ヒメツリガネゴケには葉緑体で働く PPR タンパク質が少なくとも 45 種存在するが、このうちシロイヌナズナと共通するオルソログと推定されるものは半分程度で、残りはコケ植物に固有のものである(⑤Sugita et al. RNA Biol. 2013)。 PPR タンパク質ファミリーの拡大と多様性の獲得が陸上植物の巧妙な生存戦略の原動力となったのではないかと推測されることから、ヒメツリガネゴケの葉緑体 PPR タンパク質の分子機能を解明することは重要な研究課題と考え本研究を遂行した。

2. 研究の目的

葉緑体は光合成や様々な物質生産を行う植物細胞特有のオルガネラで、葉緑体が機能するためには葉緑体遺伝子の正確な発現が必要である。葉緑体遺伝子発現は転写レベルよりも転写後の RNA レベルで強く制御されている。葉緑体での RNA 制御には、核コードの PPR タンパク質が鍵因子として関与しているがその詳細な分子機能については未だ不明な点が多い。そこで、本研究では遺伝子の機能解析が容易なコケ植物を主に用いて、葉緑体 PPR タンパク質の分子機能の解明を目指す。

3. 研究の方法

ヒメツリガネゴケは相同組換え能が高いため、遺伝子を自在に破壊・改変することが可能である。そこで本研究では、逆遺伝学手法を駆使してPPR遺伝子の機能解析を行う。

(1)PPR 遺伝子ノックアウト株の作製:

研究期間内にできるだけ多くの PPR 遺伝子破壊(KO)株の取得を目指す。相同組換えにより目的 PPR 遺伝子を薬剤耐性選択マーカーと置換した KO 株を作製する。遺伝子導入はパーティクル ガン法で行なう。

(2)コケ植物体の生化学的特性の解析:

原糸体コロニーの光合成能はクロロフィル蛍光強度を指標として Fluor Cam 800 MF で計測した。 光化学系複合体の蓄積レベルは Blue-Native ゲル電気泳動法で、葉緑体タンパク質の検出・定量 はウェスタンブロット法で行った。

(3)標的 RNA 分子の同定と結合領域の決定:

取得した KO 変異株を用いて標的 RNA 分子の同定を行う。効率的に標的 RNA を探索・特定するため、本研究では、葉緑体遺伝子の発現解析に RT-PCR 法とノーザンブロットハイブリダイゼーション法に加え、葉緑体 DNA マイクロアレイ解析も行った。

(4) 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 32 P-標識した in vitro 合成 RNA または合成オリゴリボヌクレオチド(20~30 塩基長)を実験に用いた。

4. 研究成果

(1)本研究を含めこれまでに 25 種の葉緑体 PPR 遺伝子 KO 株を取得した。このうち 11 種は野生株に似た表現型を示し、残りの多くはコケ原糸体の成長遅延や光合成能の低下が観察された。このうち機能解明された 4 種の葉緑体 PPR タンパク質は以下の通りである。

① PpPPR 21 は葉緑体 psbI-ycf12 mRNA の蓄積に必須である.

PpPPR 21 (図 1 A) をコードする遺伝子 をノックアウトすると、コケ原糸体の生 長、光合成能と光化学系Ⅱ (PSII) 複合体の 形成が野生株のものよりも顕著に低下し た。そこで、葉緑体ゲノムワイドに遺伝子 発現レベルを調べたところ、PSII サブユニ ットをコードする psbI-vcf12 mRNA が KO 株では検出されなかった(図1B)。さらに、 PpPPR 21 タンパク質が psbI mRNA の 5'非 翻訳領域と翻訳領域にそれぞれ結合する ことを明らかにした。以上の結果を踏まえ て、PpPPR 21 タンパク質の分子機能に関 するモデルを提唱した (図1C)。PpPPR 21 は *psbI-ycf12* mRNA に結合してその安定性 に働いていると考えられる (6, Ebihara et al. Plant J. 2019)。シロイヌナズナにも PpPPR 21 ホモログが存在するが、psbIvcf12 mRNA の蓄積に寄与しているかどう かは現時点では不明である。

図 1 の説明。(A) PpPPR_21 のモチーフ構成。(B)野生株(WT)で検出された psbK-ycf12 mRNA(1.1-kb RNA)が、KO 株($\Delta 2I$ -10 と $\Delta 2I$ -182)では検出されなかった。 $\Delta 2I$ -10 株に PpPPR_21 cDNA を導入した形質転換株 Comp-17 は野生株と同程度の 1.1-kb RNAの蓄積が観察された。(C) PpPPR_21 が結合する RNA 結合領域と分子機能モデル。

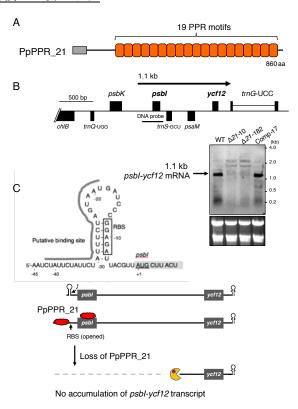


図1 PpPPR_21の標的RNA分子と分子機能モデル

② PpPPR 66 は ndhA イントロンのスプライシングに働く

 $PpPPR_{-}66$ は 11 個の PPR モチーフからなるタンパク質で(図 2A)、そのホモログがコケ植物から被子植物まで広く存在する。 $PpPPR_{-}66$ 遺伝子破壊(KO)株の原糸体の生長と光合成能が野生株のものと同程度であったのに対して、葉緑体 NDH 活性と NDH 複合体が消失もしくは顕著

に減少していた。そこで、葉緑体 ndh 遺伝子の発現レベルを調べた結果、KO 株では ndhA mRNA が顕著に減少し、逆にイントロンを含む ndhA pre-mRNA が異常に蓄積していることを見いだした(図2B)。このことは、PpPPR_66 が ndhA イントロンのスプライシングに働くことを示している。同様に、シロイヌナズナの PPR66 ホモログ(At2g35130) も ndhA 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。さらに PpPPR_66 がイントロンの 5'末端領域に 持合することを明らかにした(図2C)。以上のことから、PpPPR_66 は ndhA イントロンに特異的に働くスプライシング因子であると結論した(7, Ito et al. Plant J. 2018)。

図 2 の説明。(A) PpPPR_66 のモチーフ構成。(B) ndhA のノーザン解析。赤丸の 7-kb RNA は KO 株($\Delta 66\text{-}2$ と $\Delta 66\text{-}3$)で強く、野生株(WT)で弱く検出された。 青丸の 6.3-kb RNA は野生株で検出されたが、KO 株では検出されなかった。(C) ndhA イントロンの推定二次構造と $PpPPR_66$ の結合領域(灰色部分)。

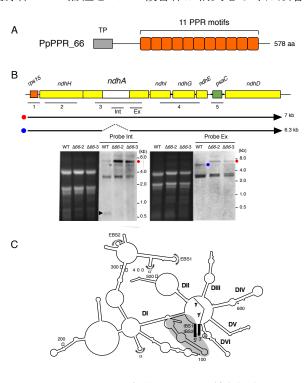


図2 PpPPR_66の標的RNA分子と結合領域

③ SMR ドメインをもつ PpPPR 64 の機能同定

Small MutS-Related (SMR)ドメインをもつ 10 種の PPR タンパク質がヒメツリガネゴケに存在 する。このうちシロイヌナズナで機能が 報告されている pTAC2 (Atlg74850)のホ モログと推定される PpPPR 64 の機能解 析を行った。PpPPR 64KO株はコケ原糸 体の生長が遅く、光合成能が低く、光化 学系 I (PSI)複合体のレベルも大きく減少 していた。葉緑体遺伝子の発現解析の結 果、psaA-psaB-rps14 遺伝子の発現レベル と 23S-4.5S rRNA 前駆体のプロセシング が顕著に減少していた(図3)。PpPPR 64 はシロイヌナズナ pTAC2 と異なり、コケ 植物固有の機能進化を遂げたと推定さ れる (8, Takahashi et al. Plant Mol. Biol. 2021)

図3の説明。(A) PpPPR 64のモチーフ構 成と野生株、KO 株、相補株の原糸体コ ロニー。(B) Blue-Native ゲル電気泳動法 による光化学系複合体の蓄積レベルの 観察。(C)ウェスタンブロット解析によ る葉緑体チラコイドタンパク質の蓄積 レベルの観察。(D) KO 株で顕著に発現 レベルが減少していた psaA-psaB-rps14 オペロン構造と転写領域。

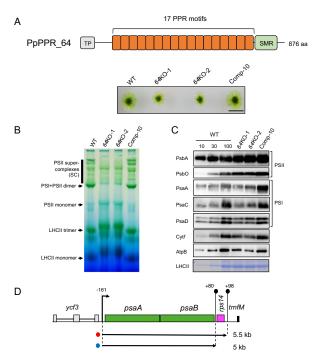


図3 PpPPR_64のモチーフ構成と標的RNA分子の同定

④ PpPPR 32 は光化学系 I 複合体形成に関与する

ヒメツリガネゴケの PpPPR 32 は、コケ植物のみに存在する「コケ植物固有」の PPR タンパ ク質である。PpPPR 32遺伝子KO株では、光化学系I(PSI)複合体の蓄積レベルが顕著に減少し、 PSI サブユニットをコードする葉緑体遺伝子のうち、psaC 遺伝子の発現レベルが顕著に減少し ていた。このことから、PpPPR 32 は psaC 遺伝子の転写もしくは mRNA の安定性に関与してい る可能性が考えられる(Suzuki et al. 論文作成中)。

(2) 葉緑体 PPR タンパク質の機能解析と並行して、葉緑体 RRM タンパク質ファミリーの解析も 行った。葉緑体の転写後制御に働くと予想される RNA Recognition Motif (RRM)モチーフをもつ

18 種のタンパク質をヒメツリ ガネゴケで同定した(図4)。こ のうち種子植物に広く存在す る葉緑体リボヌクレオプロテ イン (cpRNP) のホモログ2種 (PpRBP2a, PpRBP2b) につい て機能解析を試みた。PpRBP2a, PpRBP2b それぞれのシングル KO 株およびダブル KO 株を取 得したが、どちらの KO 株とも 野生株と似た表現型 (原糸体コ ロニーの成長)を示した。シロ イヌナズナの cpRNP は葉緑体 RNA 編集の効率に関与してい ることが報告されているが、本 研究で得られたKO株では葉緑 体 RNA 編集が正常に行われて いた。このことからPpRBP2aと PpRBP2b は RNA 編集に関与し ていないと結論した(9, Uchiyama et al. Photosynthetica 2018)。初期陸上植物と被子植 物では cpRNP の機能が大きく 異なることが示唆される。

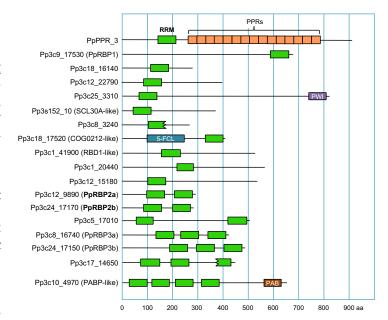


図 4 ヒメツリガネゴケの葉緑体RRMタンパク質ファミリー

- 1. Ichinose, M., Ichinose M, Sugita C, Yagi Y, Nakamura T, Sugita M. Two DYW subclass PPR proteins are involved in RNA editing of *ccmFc* and *atp9* transcripts in the moss *Physcomitrella patens*: first complete set of PPR editing factors in plant mitochondria. Plant Cell Physiol 54,1907–1916 (2013).
- 2. Ichinose, M. and Sugita, M. RNA editing and its molecular mechanism in plant organelles. Genes (Basel) 8, 5 (2017).
- 3. 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, 10773–10782 (2007).
- 4. Goto S, Kawaguchi Y, Sugita C, Ichinose M, Sugita M. P-class pentatricopeptide repeat protein PTSF1 is required for splicing of the plastid pre-tRNA^{Ile} in *Physcomitrella patens*. Plant J 86, 493–503 (2016).
- 5. 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).
- 6. 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-ycf12* dicistronic mRNA in *Physcomitrella* chloroplasts. Plant J. 97, 1120-1131 (2019).
- 7. 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, 638-648 (2018).
- 8. Takahashi, A., Sugita, C., Ichinose, M., Sugita, M. 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. Plant Mol. Biol. in press (2021).
- 9. Uchiyama, M., Ichinose, M., Sugita, M. Chloroplast ribonucleoprotein-like proteins of the moss *Physcomitrella patens* are not involved in RNA stability and RNA editing. Photosynthetica 56, 62-66 (2018).

5 . 主な発表論文等

「雑誌論文 〕 計11件(うち査読付論文 11件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件)

4.巻 15
5 . 発行年 2020年
6.最初と最後の頁 e0232366
査読の有無有
国際共著
4 . 巻 97
5 . 発行年 2019年
6.最初と最後の頁 1120-1131
 査読の有無 有
国際共著
T
4.巻 59
5.発行年 2018年
6.最初と最後の頁 1652-1659
 査読の有無 有
国際共著
T 4 34
4.巻 69
5 . 発行年 2018年
6.最初と最後の頁 4839-4851
査読の有無 有
国際共著

1.著者名 Ito, A., Sugita, C., Ichinose, M., Kato, Y., Yamamoto, H., Shikanai, T. and Sugita, M.	4.巻 94
2 . 論文標題 An evolutionarily conserved P-subfamily pentatricopeptide repeat protein is required to splice the plastid ndhA transcript in the moss Physcomitrella patens and Arabidopsis thaliana	5 . 発行年 2018年
3.雑誌名 Plant J.	6.最初と最後の頁 638-648
掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 10.1111/tpj.13884	 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 Uchiyama, H., Ichinose, M. and Sugita, M.	4.巻 56
2.論文標題 Chloroplast ribonucleoprotein-like proteins of the moss Physcomitrella patens are not involved in RNA stability and RNA editing.	5 . 発行年 2018年
3.雑誌名 Photosynthetica	6.最初と最後の頁 62-66
掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 10.1007/s11099-017-0755-7	 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 伊藤綾花、杉田 護	4.巻 28
2.論文標題 葉緑体のndhA pre-mRNAのスプライシングに関与するペンタトリコペプチドリピート(PPR)タンパク質	5 . 発行年 2018年
3.雑誌名 光合成研究	6.最初と最後の頁 19-24
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 Ichinose, M., Ishimaru, A., Sugita, C., Nakajima, K., Kawaguchi, Y., Sugita, M.	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 Physcomitrella patens.	5 . 発行年 2020年
3.雑誌名 Plant Cell Physiol.	6.最初と最後の頁 1687-1698
掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa070	 査読の有無 有
	1

1.著者名	4.巻
Takahashi, A., Sugita, C., Ichinose, M., Sugita, M.	4.仓 106
2 . 論文標題	5 . 発行年
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.	2021年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Plant Mol. Biol.	in press
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
10.1007/s11103-020-01090-z	有
オープンアクセス	国際共著
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	-
1 . 著者名	4 . 巻
杉田護	30
2.論文標題	5 . 発行年
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	2020年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
光合成研究	166-175
日報やなかの2017(マングロル・オマング・ローナ かりロフン	本共の大畑
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	4.巻
Ichinose, M., Sugita M.	8
2.論文標題	5.発行年
RNA Editing and Its Molecular Mechanism in Plant Organelles	2017年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Genes	5
	* * * * * * * * * * * * * * * * * * *
曷載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes8010005	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12件(うち招待講演 0件/うち国際学会 1件) 1.発表者名	
杉田千恵子、一瀬瑞穂、杉田護	
2.発表標題	_
ヒメツリガネゴケの葉緑体局在型PPR遺伝子破壊株のクロロフィル蛍光測定	
2	
3.学会等名 第10回日本光会成学会年会およびシンポジウム	

第10回日本光合成学会年会およびシンポジウム

4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Mizuho Ichinose, Chieko Sugita, Airi Ishimaru, Ayaka Ito, Tetsuo Ebihara, Mamoru Sugita
2.発表標題 PPR networks as post-transcriptional regulators in plant organelles.
3 . 学会等名 International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Biogenesis 2018 (国際学会)
4 . 発表年 2018年
1.発表者名 一瀬瑞穂,杉田護
2 . 発表標題 ヒメツリガネゴケのミトコンドリアP-class PPRタンパク質の機能解析
3.学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4 . 発表年 2019年
1 . 発表者名 伊藤綾花,杉田千恵子,一瀬瑞穂,加藤義宣,山本宏,鹿内利治,杉田護
2.発表標題 葉緑体ndh遺伝子の転写後制御に関わるPPRタンパク質
3.学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4 . 発表年 2019年
1.発表者名 海老原哲男,松田拓也,杉田千恵子,一瀬瑞穂,山本宏,鹿内利治,杉田護
2.発表標題 Pクラス・ペンタトリコペプチドタンパク質は葉緑体psbl-ycf12 mRNAの蓄積に必要である
3 . 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4 . 発表年 2019年

1.発表者名 伊藤綾花、杉田千恵子、加藤義宣、鹿内利治、杉田護
2 . 発表標題 葉緑体ndhA mRNAのスプライシングに関与するPPRタンパク質
3 . 学会等名 日本光合成学会第8回年会およびシンポジウム
4.発表年 2017年
1.発表者名 石丸愛理、杉田護、一瀬瑞穂
2 . 発表標題 配列特異的なRNA結合モチーフを利用したオルガネラ遺伝子のノックダウン系の確立
3 . 学会等名 日本農芸化学会 中部支部 第180回 例会
4 . 発表年 2017年
1.発表者名 松田拓也、杉田護、一瀬瑞穂
2 . 発表標題 ヒメツリガネゴケPPR編集因子のRNA認識機構の解析
3. 学会等名 日本農芸化学会 中部支部 第180回 例会
4 . 発表年 2017年
1.発表者名 松田拓也、杉田護、一瀬瑞穂
2 . 発表標題 ヒメツリガネゴケPPR編集因子のRNA塩基認識機構
3 . 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4 . 発表年 2018年

1.発表者名 一瀬瑞穂、杉田千恵子、中島健策、川口康弘、杉田護
2 . 発表標題 ヒメツリガネゴケの新規PLS-type PPRタンパク質はミトコンドリアnad5 pre-mRNAのスプライシングに関与する
3.学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4 . 発表年 2018年
1.発表者名 鈴木遼、杉田千恵子、一瀬瑞穂、青木摂之、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
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, 呉博文, 菊地陽貴, 杉田護, 青木摂之
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケのPAS-Histidine Kinasesの機能解析
3.学会等名 第62回日本植物生理学会年会(オンライン開催)
4 . 発表年 2021年

〔図書〕 計2件

1.著者名 Ichinose M., Sugita M.	4 . 発行年 2021年
2 . 出版社 Humana Press (Springer)	5.総ページ数 XV,352
3.書名 RNA Editing: Methods and Protocols (Picardi E., Pesole G. eds), Methods in Molecular Biology, vol 2181	

〔産業財産権〕

〔その他〕

https://sites.google.com/view/mamoru-sugita-website/	
名古屋大学大学院理学研究科生命理学専攻ホームページ、論文紹介:	
http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/paper/index.html	

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
	杉田 千恵子	名古屋大学・遺伝子実験施設・研究員	
研究協力者	(Sugita Chieko)		
	(30402457)	(13901)	
	青木 摂之	名古屋大学・情報学研究科・准教授	
研究協力者	(Aoki Setsuyuki)		
	(30283469)	(13901)	
連携研究者	一瀬 瑞穂 (Ichinose Mizuho)	名古屋大学・トランスフォーマテイブ生命分子研究所・特任 助教	
	(60755718)	(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	
	The University of Western Australia		