

令和 4 年 6 月 22 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18H02462

研究課題名(和文)植物オルガネラのRNA編集複合体を再構築する

研究課題名(英文)Reassembly of active RNA editosomes in plant organelles

研究代表者

竹中 瑞樹 (Takenaka, Mizuki)

京都大学・理学研究科・准教授

研究者番号：10796163

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文)：陸上植物のミトコンドリアと葉緑体ではRNA上の特定のC(シチジン)がU(ウリジン)に変換されるRNA編集が存在する。これまでRNA編集に関する因子が多数単離されてきたが、その詳しい分子機構は未解明であった。本研究では、RNA編集因子であるPPRタンパク質を用いて、RNA編集タンパク質を大腸菌内や試験管内で再現することに成功した。また長年謎であったRNA編集酵素の構造を決定し、その分子的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：現象としては30年以上前から知られていた植物オルガネラのRNA編集を一つのタンパク質で試験管内で再現したこと、また長年謎であったRNA編集酵素の構造を解明したことは学術的に大きな意義があり、この分野における大きなブレイクスルーとなった。

社会的意義：植物オルガネラに独特なRNA編集に関わる分子機構、特に酵素を特定したことで植物生産性を上げ、持続可能な農業の発展に寄与することが期待される。またこのシステムを用いることで遺伝病、ガンなど遺伝子変異によって引き起こされる病気治療の新たな手法の開発も期待される。

研究成果の概要(英文)：Land plants have C-to-U RNA editing in chloroplasts and mitochondria. Many types of RNA editing factors have been identified last decades, their detailed molecular function is still unclear. In this research project, we successfully reproduced RNA editing reaction in E.coli as well as in vitro. Furthermore, we determined 3D structure of RNA editing enzyme, which has been enigmatic for long time, and revealed its molecular mechanism for catalysis.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：RNA編集 PPRタンパク質 シチジンデアミナーゼ ミトコンドリア RNA結合タンパク質 葉緑体

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

陸上植物のオルガネラには mRNA 上の特定の C (シチジン) が U (ウリジン) へと変換される RNA 編集が存在している。編集される C の数は被子植物の葉緑体では 30-50、ミトコンドリアでは 400-600 に及ぶ。この RNA 編集の約 8 割が翻訳産物中のアミノ酸配列を変化させることは、この機構が植物オルガネラのタンパク質機能発現に重要な役割を果たしていることを示唆している。

2005 年に最初の葉緑体の RNA 編集因子である CRR4 が報告されて以降¹、研究代表者らを含む多くのグループにより、数多くの植物オルガネラ RNA 編集因子が主に遺伝学的手法により単離されてきていた²⁻⁴。これらの RNA 編集因子のほとんどは PPR (Pentatricopeptide repeat) タンパク質と呼ばれる RNA 結合タンパク質であり、その塩基配列特異性が個々の編集サイトの認識に関与している。これらの PPR タンパク質の約半数で、その C 末端に DYW ドメインが存在する。この DYW ドメインは、シチジンデアミナーゼ様配列を含んでいるため、長年 RNA 編集酵素の候補と考えられてきた。しかし、その酵素活性を生化学的に証明した例は報告されていなかった。近年 PPR タンパク質以外にも RNA 編集部位に MORF タンパク質⁵ など様々なタンパク質が RNA 編集因子として単離されてきた。このため、RNA 編集には複数のタンパク質からなる RNA 編集複合体の形成が必要であると考えられていた。

2. 研究の目的

本研究では、新規 RNA 編集因子の単離とその機能解析、および活性を持つ RNA 編集タンパク質複合体の再構築を目的とした。

3. 研究の方法

(1) RNA 編集複合体に含まれる未知因子の単離

RNA 編集因子 MORF タンパク質と結合するタンパク質を免疫沈降法により単離した。これらのタンパク質遺伝子の T-DNA 変異体の表現型を解析した。候補タンパク質の変異が致死の場合には、胚発生初期特異的 ABI3 プロモーターベクターヘクローニングし、変異体に導入することで、胚発生時期特異的な相補ラインを作成し、RNA 編集の活性を調べた。また引き続き RNA 編集に関する PPR タンパク質の同定を進めた。

(2) MORF タンパク質の複体内での役割

立体構造より予想される MORF-MORF または MORF-PPR タンパク質相互作用に影響を与えうるアミノ酸を置換した変異体を用い、酵母ツーハイブリッド法により、MORF とその他の RNA 編集タンパク質との相互作用の変化を解析した。これにより MORF タンパク質の複体内での機能解析を目指した。

(3) RNA 編集複合体の再構築

単離された RNA 編集因子を異所的に発現させることで RNA 編集の再現を目指した。当初はオルガネラ RNA 編集をもたない唯一の植物であるゼニゴケをその発現基盤として用いていた。その後、共同研究者であるドイツ、ボン大学の Knoop 博士のグループが DYW ドメインをもつ PPR タンパク質を発現させることにより大腸菌内で RNA 編集を再現することに成功した⁶。この手法をいち早く取り入れるとともに、単離タンパク質による試験管内での RNA 編集再現を目指した。

(4) RNA 編集酵素 DYW ドメインの構造解析

RNA 編集酵素の候補であった DYW ドメインの三次元構造解析をベルリン大学の Weber 博士との共同研究で行った。PPR タンパク質および DYW ドメインは大腸菌内で発現されることが困難であることからまずは発現しやすい DYW ドメインをスクリーニングすることから始めた。

4. 研究成果

(1) MORF タンパク質と相互作用するタンパク質を免疫沈降により同定し、これらを新規 RNA 編集因子の候補として遺伝子破壊株の解析をおこなった。遺伝子破壊株が得られた 6 種類の変異体についてはミトコンドリア、葉緑体のすべての RNA 編集サイトを解析したが異常は見られなかった。また、いくつかの候補タンパク質はホモ変異体が致死であったため、その遺伝子を胚発生初期特異的 ABI3 プロモーターの下流ヘクローニングし、シロイヌナズナ変異体へ形質転換した。ABI3 プロモーターで目的遺伝子を発現させても胚発生異常を克服できないことがあった。しかしながら、そのうちのひとつである機能未知の遺伝子については、ミトコンドリア内で RNA 編集以外の RNA プロセッシングへの関与を示唆する結果が得られた (未発表)。

並行しておこなった PPR 型 RNA 編集因子の解析では、ミトコンドリアの特定の RNA 編集サイトに必須である MEF37 と OTP90⁷ を同定した。MEF37 による ccmB-551 の RNA 編集がなくなると MEF19 が RNA に結合できなくなり、結果として下流の ccmB-569 も編集できなくなることが

示された。複数の RNA 編集がリンクしうることはこれまで予想されていたが、これを遺伝学的に示した 2 番めの例となった。また nad 遺伝子を標的とする 2 つの RNA 編集因子、MEF46 と MEF47 を同定した⁸。さらに、進化的に異なる起源をもつヒメツリガネゴケとシロイヌナズナの PPR タンパク質が種を超えて、同じ編集サイトを標的とすることをドイツ、ボン大学の Knoop 博士との共同研究で明らかにした⁹。

(2) MORF タンパク質の複体内での役割の決定

MORF-MORF または MORF-PPR 相互作用に影響を与えうるアミノ酸を置換した変異体を用いた酵母ツーハイブリッド法により、MORF とその他の RNA 編集タンパク質との相互作用の変化を解析した。MORF1 タンパク質の C85 残基を A へ変化させた場合、MORF-PPR よりも MORF-MORF 相互作用により強い影響が見られた。しかしこの変異体は植物体内で RNA 編集因子として正常に機能しなかった。このことは MORF タンパク質の 2 量体の形成が RNA 編集に関与している可能性を示唆している (2019 年学会発表)。酵母スリーハイブリッド系を確立し、E+クラスと DYW クラスの 2 種類の PPR タンパク質の相互作用が MORF タンパク質により促進されるという仮説を検証した。しかしながら、2 種類のタンパク質の結合が MORF タンパク質の有無によって変化する例はみられなかった (未発表)。

(3) RNA 編集複体の再構築

当初はシロイヌナズナの RNA 編集因子を、RNA 編集を持たない植物であるゼニゴケに形質転換することで RNA 編集複体の再構築を目指した。PPR タンパク質 SLO2、DYW2、MORF3 をゼニゴケミトコンドリア内で共発現させたが RNA 編集を再現されなかった。その後、大腸菌内でヒメツリガネゴケの PPR タンパク質を一種類だけ導入することで RNA 編集を再現できたという報告を受け⁶、共同研究関係にあった Knoop 博士から、いち早くベクターを供与してもらい、これをもとに試験管内での RNA 編集の再現を目指した。単離、精製した PPR56 と合成した標的 RNA を試験管内で反応させることにより in vitro RNA 編集系の確立に成功した¹⁰。これにより PPR タンパク質の C 末端側にある DYW ドメインこそが RNA 編集酵素であることがほぼ証明された。また、大腸菌 RNA 編集系を用いて各 RNA 編集因子がもつ DYW ドメインの機能を解析した。その結果、各 DYW ドメインの機能は少しずつ異なり、標的サイトの選択に関わっていることを明らかにした¹¹。

(4) RNA 編集酵素 DYW ドメインの構造解析

ドイツ・Helmholtz センターの Dr. Weber らと共同研究をおこない、葉緑体の RNA 編集因子 OTP86 の一部であり、RNA 配列中の特定のシチジン (C) をウリジン (U) に書き換える酵素である DYW ドメインの、活性型および非活性型の立体構造をはじめて明らかにした¹⁰。

非活性型 DYW ドメインでは、内部の「ゲーティング (門) ドメイン」が活性中心に覆いかぶさり、標的となる RNA との接近を妨げていた。これが ATP などの核酸存在下では活性型に変わる。すると、ゲーティングドメインは、つまみスイッチのようにひねられ、活性中心付近に RNA が収まる空間が生じた。また活性中心の構造も変化し、アミノ酸残基 亜鉛 水分子の距離が接近することにより触媒反応のスイッチが入ることがわかった (図 1)。このユニークな機構は、ATP 合成を行う葉緑体やミトコンドリアで RNA 編集を制御するために必要なくみとえられる。今後、RNA 編集を制御する詳しいしくみの解明や、医療や産業に応用できる制御可能な遺伝情報書き換えツールなどへの展開が期待される。

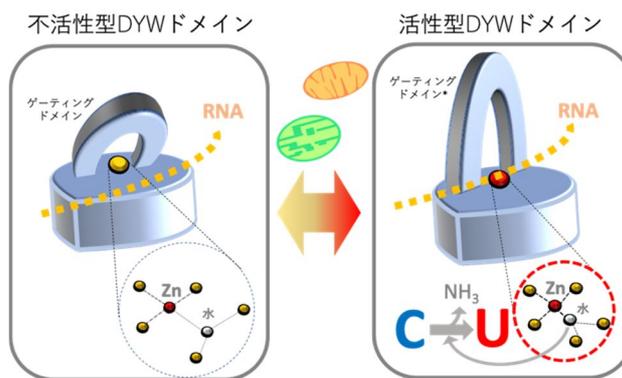


図 1 ゲーティングドメインの転移による DYW ドメインの活性制御

< 引用文献 >

1. Kotera, E., Tasaka, M. & Shikanai, T. A pentatricopeptide repeat protein is essential for RNA editing in chloroplasts. *Nature* **433**, 326–330 (2005).
2. Zehrmann, A., Verbitskiy, D., van der Merwe, J. A., Brennicke, A. & Takenaka, M. A DYW Domain-Containing Pentatricopeptide Repeat Protein Is Required for RNA Editing at Multiple Sites in Mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **21**, 558–567 (2009).

3. Guillaumot, D. *et al.* Two interacting PPR proteins are major Arabidopsis editing factors in plastid and mitochondria. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**, 8877–8882 (2017).
4. Small, I. D., Schallenberg-Rüdinger, M., Takenaka, M., Mireau, H. & Ostersetzer-Biran, O. Plant organellar RNA editing: what 30 years of research has revealed. *Plant J* **101**, 1040–1056 (2020).
5. Takenaka, M. *et al.* Multiple organellar RNA editing factor (MORF) family proteins are required for RNA editing in mitochondria and plastids of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 5104–9 (2012).
6. Oldenkott, B., Yang, Y., Lesch, E., Knoop, V. & Schallenberg-Rüdinger, M. Plant-type pentatricopeptide repeat proteins with a DYW domain drive C-to-U RNA editing in Escherichia coli. *Commun Biol* **2**, 85 (2019).
7. Malbert, B. *et al.* The Analysis of the Editing Defects in the *dyw2* Mutant Provides New Clues for the Prediction of RNA Targets of Arabidopsis E+-Class PPR Proteins. *Plants* **9**, 280 (2020).
8. Brehme, N., Glass, F., Jörg, A. & Takenaka, M. MEF46 and MEF47 are novel specificity factors for RNA editing sites in mitochondrial nad transcripts. *Mitochondrion* **53**, 121–127 (2020).
9. Oldenkott, B. *et al.* One C-to-U RNA Editing Site and Two Independently Evolved Editing Factors: Testing Reciprocal Complementation with DYW-Type PPR Proteins from the Moss *Physcomitrium* (*Physcomitrella*) *patens* and the Flowering Plants *Macadamia integrifolia* and Arabidopsis. *Plant Cell* **32**, 2997–3018 (2020).
10. Takenaka, M. *et al.* DYW domain structures imply an unusual regulation principle in plant organellar RNA editing catalysis. *Nat Catal* **4**, 510–522 (2021).
11. Maeda, A. *et al.* DYW deaminase domain has a distinct preference for neighboring nucleotides of the target RNA editing sites. *The Plant Journal* **n/a**, (2022).

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計14件（うち査読付論文 14件 / うち国際共著 8件 / うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Maeda Ayako, Takenaka Sachi, Wang Tenghua, Frink Brody, Shikanai Toshiharu, Takenaka Mizuki	4. 巻 in press
2. 論文標題 <scp>DYW</scp> deaminase domain has a distinct preference for neighboring nucleotides of the target RNA editing sites	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.15850	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 Takenaka Mizuki, Takenaka Sachi, Barthel Tatjana, Frink Brody, Haag Sascha, Verbitskiy Daniil, Oldenkott Bastian, Schallenberg-Ru?dinger Mareike, Feiler Christian G., Weiss Manfred S., Palm Gottfried J., Weber Gert	4. 巻 4
2. 論文標題 DYW domain structures imply an unusual regulation principle in plant organellar RNA editing catalysis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Catalysis	6. 最初と最後の頁 510 ~ 522
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41929-021-00633-x	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 該当する
1. 著者名 Takenaka Mizuki	4. 巻 2363
2. 論文標題 Quantification of Mitochondrial RNA Editing Efficiency Using Data	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 263 ~ 278
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-1653-6_18	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 Takenaka Mizuki, Takenaka Sachi, Barthel Tatjana, Frink Brody, Haag Sascha, Verbitskiy Daniil, Oldenkott Bastian, Schallenberg-Ru?dinger Mareike, Feiler Christian G., Weiss Manfred S., Palm Gottfried J., Weber Gert	4. 巻 4
2. 論文標題 DYW domain structures imply an unusual regulation principle in plant organellar RNA editing catalysis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Catalysis	6. 最初と最後の頁 510 ~ 522
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41929-021-00633-x	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 該当する

1. 著者名 Higashi Haruka, Kato Yoshinobu, Fujita Tomoya, Iwasaki Shintaro, Nakamura Masayuki, Nishimura Yoshiki, Takenaka Mizuki, Shikanai Toshiharu	4. 巻 62
2. 論文標題 The Pentatricopeptide Repeat Protein PGR3 Is Required for the Translation of <i>petL</i> and <i>ndhG</i> by Binding Their 5' UTRs	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1146 ~ 1155
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa180	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 Oldenkott Bastian, Burger Matthias, Hein Anke-Christiane, J?rg Anja, Senkler Jennifer, Braun Hans-Peter, Knoop Volker, Takenaka Mizuki, Schallenberg-R?dinger Mareike	4. 巻 32
2. 論文標題 One C-to-U RNA Editing Site and Two Independently Evolved Editing Factors: Testing Reciprocal Complementation with DYW-Type PPR Proteins from the Moss Physcomitrium (Physcomitrella) patens and the Flowering Plants Macadamia integrifolia and Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 2997 ~ 3018
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.20.00311	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 該当する

1. 著者名 Brehme Nadja, Glass Franziska, J?rg Anja, Takenaka Mizuki	4. 巻 53
2. 論文標題 MEF46 and MEF47 are novel specificity factors for RNA editing sites in mitochondrial nad transcripts	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mitochondrion	6. 最初と最後の頁 121 ~ 127
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.mito.2020.05.002	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 該当する

1. 著者名 Marchetti Fernanda, Cainzos Maximiliano, Shevtsov Sof?a, C?rdoba Juan Pablo, Sultan Laure Dora, Brennicke Axel, Takenaka Mizuki, Pagnussat Gabriela, Ostersetzer-Biran Oren, Zabaleta Eduardo	4. 巻 61
2. 論文標題 Mitochondrial Pentatricopeptide Repeat Protein, EMB2794, Plays a Pivotal Role in NADH Dehydrogenase Subunit nad2 mRNA Maturation in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1080 ~ 1094
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa028	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 該当する

1. 著者名 Malbert Bastien, Burger Matthias, Lopez-Obando Mauricio, Baudry Kevin, Launay-Avon Alexandra, Haertel Barbara, Verbitskiy Daniil, Joerg Anja, Berthome Richard, Lurin Claire, Takenaka Mizuki, Delannoy Etienne	4. 巻 9
2. 論文標題 The Analysis of the Editing Defects in the dyw2 Mutant Provides New Clues for the Prediction of RNA Targets of Arabidopsis E+ Class PPR Proteins	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 280 ~ 280
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9020280	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 該当する

1. 著者名 Small Ian D., Schallenberg Ruedinger Mareike, Takenaka Mizuki, Mireau Hakim, Ostersetzer Biran Oren	4. 巻 101
2. 論文標題 Plant organellar RNA editing: what 30 years of research has revealed	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1040 ~ 1056
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tbj.14578	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 該当する

1. 著者名 Takenaka Mizuki, Joerg Anja, Burger Matthias, Haag Sascha	4. 巻 135
2. 論文標題 RNA editing mutants as surrogates for mitochondrial SNP mutants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Physiology and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 310 ~ 321
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.plaphy.2018.12.014	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 該当する

〔学会発表〕 計16件 (うち招待講演 6件 / うち国際学会 6件)

1. 発表者名 Mizuki Takenaka, Sachi Takenaka, Tatjana Barthel, Brody Frink, Sascha Haag, Daniil Verbitskiy, Bastian Oldenkott, Mareike Schallenberg-Ruedinger, Christian G. Feiler, Manfred S. Weiss, Gottfried J. Palm, Gert Weber
2. 発表標題 Structural insight into C-to-U RNA editing enzyme in plant mitochondria and plastids
3. 学会等名 12th International congress of plant mitochondria, Malmoe, Sweden (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名	Mizuki Takenaka, Sachi Takenaka, Tatjana Barthel, Brody Frink, Sascha Haag, Daniil Verbitskiy, Bastian Oldenkott, Mareike Schallenberg-Ruedinger, Christian G. Feiler Manfred S. Weiss, Gottfried J. Palm, Gert Weber
2. 発表標題	The DYW deaminase domains of plant C-to-U RNA editing factors contribute target site selection
3. 学会等名	第22回 日本RNA学会
4. 発表年	2021年

1. 発表者名	竹中 瑞樹
2. 発表標題	構造解析から見えてきた植物オルガネラのRNA編集反応の分子機構
3. 学会等名	第24回植物オルガネラワークショップ（招待講演）
4. 発表年	2022年

1. 発表者名	竹中 瑞樹
2. 発表標題	植物オルガネラのC-to-U RNA編集酵素の構造が示すユニークな活性制御機構
3. 学会等名	63rd 日本植物生理学会（招待講演）
4. 発表年	2022年

1. 発表者名	前田 彩子、竹中 佐知、竹中 瑞樹
2. 発表標題	DYWドメインのシチジンデアミナーゼ活性は標的シチジンとその周辺配列に依存する
3. 学会等名	第62回 日本植物生理学会年会
4. 発表年	2021年

1. 発表者名 Mizuki Takenaka, Brody Frink, Ayako Maeda, Sachi Takenaka, Matthias Burger, Gert Weber
2. 発表標題 On the C-terminal DYW domain of PPR type RNA editing factors in plant organelles
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 前田彩子、竹中佐知、竹中瑞樹
2. 発表標題 RNA編集因子のDYWドメインはRNA配列の認識に関与するのか
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Mizuki Takenaka, Matthias Burger, Sascha Haag, Anja Zehrmann, Gert Weber
2. 発表標題 Multiple RNA editing factors form active protein complexes in plant organelles
3. 学会等名 第21回日本RNA学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mizuki Takenaka
2. 発表標題 Molecular machinery of C to U RNA editing in plant mitochondria and chloroplasts
3. 学会等名 第92回日本生化学会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 竹中瑞樹
2. 発表標題 植物オルガネラRNA editing複合体のフロンティア
3. 学会等名 第136回日本植物育種学会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mizuki Takenaka, Matthias Burger, Sascha Haag, Anja Zehrmann, Brody Frink, Ayako Maeda, Sachi Takenaka, Gert Weber
2. 発表標題 C-to-U RNA editing in chloroplasts and plant mitochondria requires PPR proteins and several co-factors
3. 学会等名 1st Japan-US Binational Seminer (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 竹中瑞樹
2. 発表標題 植物オルガネラのRNA編集を担う酵素とその複合体
3. 学会等名 植物RNA研究ネットワークシンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mizuki Takenaka
2. 発表標題 RNA editing factors in chloroplasts
3. 学会等名 International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Biogenesis, Kurashiki (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Mizuki Takenaka
2. 発表標題 Dimerization is required for function of MORF proteins in the RNA editing complex in plant organelles.
3. 学会等名 Gordon Research Conference: RNA editing, Lucca, Italy (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mizuki Takenaka
2. 発表標題 Reassembly of complex plant RNA editosomes in mitochondria of Marchantia polymorpha.
3. 学会等名 11th International congress of plant mitochondria, Ein Gedi, Israel (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mizuki Takenaka
2. 発表標題 Function of MORF proteins in RNA editosomes of plant organelles.
3. 学会等名 The 1st Asia-Oceania International Congress on Photosynthesis, Beijing, China (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 Mizuki takenaka	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 342
3. 書名 Quantification of Mitochondrial RNA Editing Efficiency Using Sanger Sequencing Data, Plant Mitochondria, Methods in Molecular Biology	

1. 著者名 Mizuki Takenaka, Anja Joerg, Matthias Burger, Sascha Haag	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 258
3. 書名 Requirement of Various Protein Combinations for Each C-to-U RNA Editosome in Plant Organelles. RNA Metabolism in Mitochondria. Nucleic Acids and Molecular Biology, vol 34	

1. 著者名 Franziska Glass, Mizuki Takenaa	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Humana Press, New York, NY	5. 総ページ数 355
3. 書名 The Yeast Three-Hybrid System for Protein Interactions, Two-Hybrid Systems, Methods in Molecular Biology	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>Mizuki Takenaka's lab https://sites.google.com/site/mizukitakenakassite/home 京都大学理学研究科 竹中 瑞樹 http://www.sci.kyoto-u.ac.jp/ja/research/researcher/mizukitakenaka-bi.html 京都大学理学研究科 植物分子遺伝学 https://sites.google.com/view/shikanailab/ Mizuki Takenaka's lab https://sites.google.com/site/mizukitakenakassite/home 京都大学理学研究科 竹中 瑞樹 http://www.sci.kyoto-u.ac.jp/ja/research/researcher/mizukitakenaka-bi.html 京都大学理学研究科 植物分子遺伝学 https://sites.google.com/view/shikanailab/</p>

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
連携研究者	鹿内 利治 (Shikanai Toshiharu) (70273852)	京都大学・理学研究科・教授 (14301)	

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			
ドイツ	University of Greifswald	University Ulm	Helmholtz-Zentrum Berlin	他1機関
イスラエル	The Hebrew University of Jerusalem			
アルゼンチン	CONICET - University of Mar del Plata			
米国	University of Nebraska-Lincoln			
フランス	Institute of Plant Science Paris-Saclay			