

平成18年度 学術創成研究費 研究進捗状況報告書（中間評価用）

平成18年3月31日現在

ふりがな	たなか かん		所属研究機関・ 部局・職	東京大学・分子細胞生物学研究所 ・助教授				
研究代表者 氏名	田中 寛							
研究課題名 (英訳名)	核・オルガネラコンソーシアムによる真核細胞の構築原理の研究 (Studies of the principles of the eukaryotic cell architecture based on the nucleus-organelle consortium)							
研究経費 (千円未満切捨) <small>平成16,17年度使用内訳は支出額、平成18年度以降の交付額は内約額、使用内訳は支出予定額を記入</small>	年度	研究経費(千円)		使用内訳(千円) <平成18年度以降は支出予定額>				
		交付額	支出額	設備備品費	消耗品費	旅費	謝金等	その他
	平成16年度	80,900	80,900	50,630	23,126	1,355	4,925	861
	平成17年度	84,700	84,700	8,173	30,943	1,662	39,379	4,540
	平成18年度	81,500	.	15,000	28,000	2,000	32,000	4,500
	平成19年度	81,700	.	13,000	30,000	2,000	32,000	4,700
	平成20年度	91,400	.	10,000	40,000	2,000	32,000	7,400
	総計	420,200						
研究組織(研究代表者及び研究分担者)								
氏名	所属研究機関・部局・職	現在の専門	役割分担(研究実施計画に対する分担事項)					
田中 寛	東京大学・分子細胞生物学研究所・助教授	分子遺伝学	核およびオルガネラ複製周期に関する基礎的解析、葉緑体自律的環境応答系の解析、核ゲノム転写ネットワークの網羅的解析、形質転換系の開発、シゾン100%ゲノム配列の確定 ならびにプロジェクト全体の研究統括					
佐藤直樹	東京大学・大学院総合文化研究科・教授	植物機能ゲノム学	オルガネラDNA複製酵素の同定、オルガネラ核様体構造の解析、紅藻の脂質生合成系の解明、100%シゾンゲノム配列の確定					
野崎久義	東京大学・大学院理学系研究科・助教授	藻類系統進化学	オルガネラ共生による真核細胞の大系統解析、100%シゾンゲノム配列の確定					
河村富士夫	立教大学・理学部・教授	分子遺伝学	細胞質およびオルガネラ翻訳装置(リボソーム、tRNA)の基盤的解析、100%シゾンゲノム配列の確定					
計 4名								

当初の研究目的 (交付申請書に記載した研究目的を簡潔に記入してください。)

真核細胞は、細胞核の祖先にあたる古細菌様の原核細胞と、ミトコンドリアの起源となったプロテオバクテリアが共生して誕生したと考えられる。そしてその後シアノバクテリアの共生から葉緑体が発生したように、真核細胞は本質的にバクテリアの共生体(コンソーシアム、あるいは超細胞)として進化してきた。本研究では最も原始的な体制をもつ真核細胞であり、本研究の代表者・分担者を含む黒岩研究グループにより核(*Nature* 2004)、ミトコンドリア(*DNA Res.* 1998)、葉緑体(*Nucleic Acids Res.* 2003)の3ゲノムが完全に解明された単細胞紅藻*Cyanidioschyzon merolae*(以下シゾン)を用い、コンソーシアムが一つの統合された細胞として機能するメカニズムや、その進化的背景を明らかにする。そして、ここで得られる基本的な概念を高度に複雑化した動植物細胞に展開することで、真核細胞の普遍的な構築原理を明らかにする。

本研究の独創性は真核細胞をその構成要素であるバクテリアのコンソーシアムとして捉え直す点であり、また本研究の特色は材料として用いるシゾンである。シゾンはそれぞれ単一の核、ミトコンドリア、葉緑体を持ち、細胞周期でこれらが完全に同調して複製、分裂、分配される。また光環境の制御により高度の同調培養が可能であり、オルガネラ複製周期の解析には最適な材料である。類似の実験生物は他には存在せず、本研究で基本的な実験系を開発することで、シゾンを日本発のモデル真核生物として確立することを目指す。さらに、シゾンのゲノム解読は光合成真核微生物として初めてのものであり、光と細胞周期の関係、光合成系の構築に関わるシグナル伝達系の解明など、植物に特徴的な分子機構の解明も本研究の目的である。

これまでの研究経過

1. 本研究は、学術創成研究費の趣旨の3つの観点のうち、どの観点到に主眼を置いて研究を行っているかについてお書きください。
2. 研究の進捗状況について、必要に応じて図表等を用いながら、研究組織内の連携状況を含め、具体的に記入してください。

1、本研究は学術創成研究費の趣旨の3つの観点のうち、「創造的・革新的・学際的学問領域を創成する研究」に主眼をおいて研究を行っている。

2、研究の進捗状況**i) シゾン100%核ゲノム配列の確定**

これまでに決定された真核生物の核ゲノム情報には、高次繰り返し配列や末端配列全域の塩基配列は含まれていない。しかし、真核細胞の基盤情報として、ギャップのない完全なゲノム配列の決定は極めて重要である。このような観点から本研究では黒岩教授グループと連携し、ゲノム決定論文(*Nature* 2004)の時点で46カ所存在したコンテグ間のギャップを埋め、さらにテロメアを含む全ての染色体末端構造を決定した(Nozakiら、投稿準備中)。その結果、ヒストン遺伝子群が真核生物で最小の領域にクラスターとして存在すること。植物で初めてテロメラーゼRNAサブユニット遺伝子が推定されたことなどが明らかになった(野崎、佐藤、河村、田中)。

ii) オルガネラ細胞周期の解析・オルガネラチェックポイントの発見

シゾン細胞には核・ミトコンドリア・葉緑体が一個ずつ含まれ、これらが細胞周期で葉緑体->ミトコンドリア->核の順に分裂する。細胞全体の細胞周期と各オルガネラの複製周期の関係を調べるため、本研究ではまず光周期による高度の細胞同調培養系を確立した。明暗周期の同調培養条件において、細胞は明->暗シフト後に同調して分裂を開始する。しかし、DNA複製に着目すると、暗->明シフトにより葉緑体、ミトコンドリア、核ゲノムがこの順番で複製していた。通常、真核細胞の細胞周期はG1チェックポイントで区切られるが、このポイントでは既にオルガネラのDNA複製は終了している。しかしシゾン細胞では、暗条件によりオルガネラDNA複製直前の状態で細胞周期が停止しており、このポイントで細胞周期を止める「オルガネラチェックポイント」の存在が示唆された。(特記事項参照)(田中、佐藤)。

iii) オルガネラDNA複製酵素、核様体構造の解析

植物細胞でミトコンドリアや葉緑体DNA複製に関わる酵素は未同定であった。本研究によりミトコンドリアと葉緑体に共局在するDNAポリメラーゼを同定し、DNA複製酵素であると推定した。これは動物などのミトコンドリアで機能するPol γ とは異なり、バクテリアのPolII型酵素である。また、葉緑体核様体を単離することで、HUおよび亜硫酸還元酵素が核様体を構築していることを明らかにした(佐藤)。

iv) オルガネラの自律性と他律性/葉緑体転写制御系

細胞共生の後、祖先バクテリアの持っていた自律性は一般に失われていくが、シゾン葉緑体では自律的環境応答系(転写因子群)が維持されている。核とオルガネラの間関係を考える上で、この自律性と

これまでの研究経過 つづき

他律性の解明は重要である。本研究ではこれまでに、葉緑体の転写因子 Ycf27、Ycf30 の標的遺伝子を特定し、また単離葉緑体を用いた Run-on 転写系を確立し、現在、さらに単離した葉緑体が転写レベルの環境応答をする能力をもっているかどうかについて検討を進めている（田中）。

v) オルガネラ翻訳装置の基盤解析

リボソームおよび関連の翻訳システムは遺伝情報系の中心に位置し、オルガネラ共生の成立にも重要な役割を果たしていることが想定される。本研究では翻訳システム間のコミュニケーション機構の解明を目指し、各オルガネラ翻訳装置の基盤解析を進めている。これまでのところ、細胞質80Sリボソームの単離法を確立し、二次元電気泳動法により55スポットを検出、プロテオーム解析を進めている。また、葉緑体リボソームについても単離法を確立し、23S rRNAが断片化していることなどを示した。また、通常とは異なる位置のイントロン構造を考慮することで、核から新規のtRNA遺伝子を多数同定するとともに、数種のtRNAの修飾構造を明らかにした（河村）。

vi) 核ゲノムにおける転写ネットワークの網羅的解析

シゾン核ゲノムにコードされる転写因子の発現、局在、クロマチン免疫沈降等の解析を行う目的で、約80種の全転写因子に対する抗体の作製を進めており、これまでに転写因子および関連調節因子33種の抗体作製を完了した。また、5 MPSS法を用いた転写開始点の網羅的な決定を行った。これを基にした転写開始点情報をデータベース化し、既に研究チーム内には公開している。現在、このデータを基にした制御シス配列の同定を検討中である。これと連動して、細胞周期や外環境変動に依存した核遺伝子の網羅的発現情報をマイクロアレイにより収集中であり、発現変動のクラスター解析に向けた準備を進めている。これらの解析を総合し、核転写制御ネットワークの全体像の解明に向かいつつある（田中）。

vii) 酵母ツーハイブリッド系による蛋白質相互作用ネットワークの解析

本プロジェクトではハイスループット酵母ツーハイブリッド法により、ゲノム全体を対象としたスクリーニング系を構築した。これまでに約60蛋白質について相互作用蛋白質の検索を終えており、プロジェクト終了時までには600蛋白質のスクリーニングを予定している。（田中）

viii) シゾン形質転換系の開発

シゾン細胞への遺伝子導入技術は分子遺伝学的観点からも必須の解析技術である。本研究以前には、外来DNAの取り込みによる相同組換えは示唆されていたものの、実際の証明はなされていなかった。本研究ではこれまでに、部位特異的な変異を導入したマーカー遺伝子（URA5.3）を染色体上の相同なコピーと置き換えることに成功した。従って、外来遺伝子が取り込まれ、相同組換えによって染色体上に組み込まれることは証明された。現在、より使いやすいマーカー遺伝子および宿主株の構築を進めており、実用的な遺伝子破壊系の構築まであと一步の段階にある。また今回、本研究では国立環境研究所との共同研究により、シゾン細胞の凍結保存法の確立に初めて成功した（田中）。

ix) オルガネラ共生の進化的系譜、分子基盤の解明を目指して

シゾンゲノム配列を基にした野崎の解析では、葉緑体の起源は只一度のシアノバクテリアの共生によるが、その後一旦葉緑体を失った系統の中でのみ二次共生が起こり、多様な二次共生藻が誕生したことが示唆されている（Nozakiら、2003）。これに対する反論として143個の核遺伝子を用いた系統解析による一次共生植物3群の単系統性が示されたが（Rodriguez-Ezpeletaら、2005）、我々は進化速度の遅い大系統の解析に適切と思われる26遺伝子だけを使用するなどして再解析した結果、一次共生植物3群の強い単系統性は指示されなかった。この結果は、一次共生の痕跡が二次共生を容易とする何らかの分子基盤の存在を示唆するものである（野崎）。

x) 紅藻の脂質合成系の解明

藻類の脂質生合成系は植物とは異なるものの、殆ど解析されていない。本研究ではシゾン細胞の基本的性質を解明する一環として、膜脂質組成を完全に分析した。その結果、1) カルジオリピンが殆どないこと、2) DGDGの合成が新規酵素により触媒されること、3) 葉緑体内部では脂肪酸の不飽和化が起きないことなどを明らかにした（佐藤）。

全体を通じての連携体制としては、各研究グループの得意な分野から解析を進め（各項目末に担当者を記載）それぞれの視点から見たオルガネラ構築や細胞周期像を持ち寄ることで全体像を得るように進めている。全体の班会議を年二回開催している他、ポスドク等も必要に応じて交流し、研究グループ間の情報交換につとめている。

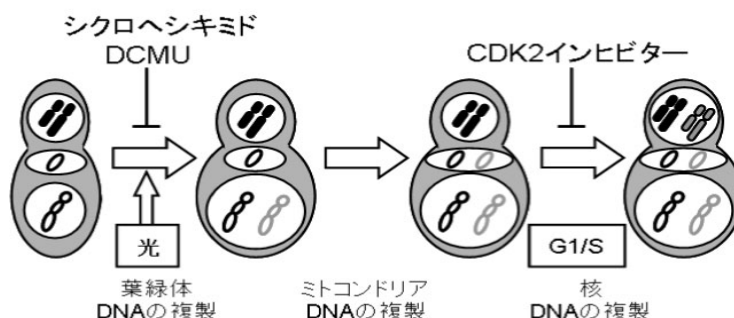
特記事項

これまでの研究において得られた、独創性・新規性を格段に発展させる結果あるいは可能性、新たな知見、学問的・学術的なインパクト等特記すべき事項があれば記入するとともに、推薦者の期待がどの程度達成されつつあるかについて記入してください。

オルガネラコンソーシアムとしての細胞周期制御機構

通常真核細胞の細胞周期コントロールの原動力は、サイクリン-サイクリン依存性キナーゼ(CDK)複合体という蛋白質リン酸化酵素である。そして、その活性がユビキチン依存性の蛋白質分解による調節を受けることで、G1->S->G2->M のように細胞周期が進行する。しかし、この概念はミトコンドリアのようなオルガネラの複製周期をも考慮したものではない。シゾンのゲノム配列によれば、これらサイクリン、CDK といった細胞周期エンジンの基本構造は他の真核細胞と変わらない。しかし、シゾン細胞周期では核のみならずオルガネラと同調的な複製が観察されることから、本研究ではオルガネラの複製周期に注目し、この周期と細胞全体の複製周期の関係に注目して解析を進めた。

シゾンでは、明暗周期のコントロールにより高度の同調培養を達成することが可能である。本研究ではこの培養系を用い、細胞周期の指標になる DNA 複製のタイミングについて、核・オルガネラ DNA の量的な変動を調べることで解析した。その結果、暗条件で G1 期に静止していた細胞が、照射直後より葉緑体 DNA 合成を行うこと。それに引き続いてミトコンドリア、最後に核の DNA がこの順番に、それぞれ 10 分以内という短時間内に複製されることが明らかとなった(図)。この結果は、細胞周期のうちで停止できるチェックポイントが、少なくとも葉緑体 DNA 複製よりも前にも設定されていることを示している。このチェックポイントとサイクリン CDK の関係を調べるために、唯一の G1 サイクリンと考えられる蛋白(E型サイクリン)の存在量について細胞周期を追って調べた。その結果、このサイクリンは核 DNA の複製開始と同時期に消失した。また、G1/S 期の移行を阻害すると考えられる CDK2 阻害剤は、葉緑体・ミトコンドリアの DNA 複製には影響せず、核 DNA 複製のみを阻害した。これは、サイクリン CDK からなる細胞周期エンジンが、細胞(オルガネラコンソーシアム)全体ではなく、核の複製開始のみに関与することを示している。



暗条件の細胞は静止期にあり、一定のチェックポイントで停止した状態が観察されるが、このポイントはサイクリン CDK の解析からも、古典的な G1 チェックポイントとは異なる。明条件への移行の際に、シクロヘキシミドで 80S リボソームを阻害するとオルガネラ DNA の複製も全く起こらない。また、DCMU のような葉緑体の光合成電子伝達阻害剤も、同様に細胞周期の開始を完全に阻害する。従ってシゾン細胞周期には核の細胞周期エンジンとは別個に、オルガネラの状態をモニターしてオルガネラ DNA 複製を支配するオルガネラチェックポイントが想定される。オルガネラ DNA の複製が起こった後に、はじめてサイクリン CDK の支配下に核の S 期が開始されると考えられる。

真核細胞は、古細菌とバクテリアの共生により生じたと考えられるが、共生前の細胞は個別の細胞周期制御機構を持っていたに違いない。それらを統合して一つの細胞として挙動させるしくみが、真核生物を誕生させた。シゾンのオルガネラ複製を統合するしくみを明らかにすることで、まさにその実体に迫ることができる。オルガネラ DNA 複製が核 DNA 複製に先行して進む現象は、高等植物の成長点付近や、培養細胞でも普遍的に観察される (Sakai et al. 2004 など)。今後の本プロジェクトでは、シゾンを用いた研究成果を高等植物の細胞周期の理解にも展開していくことが可能となる。

このような細胞周期の制御構造の解析とともに、本プロジェクトでは細胞周期に依存した転写ネットワーク、オルガネラ複製装置、オルガネラ転写装置、オルガネラ・細胞質翻訳装置などの実体解明を体系的に進めており、この最小のモデル真核細胞を生かした解析を着実に進めていっている。

研究成果の発表状況

この研究費による成果の発表に限り、学術誌等に発表した論文（投稿中の論文を記入する場合は、掲載が決定しているものに限ります。）の全著者名、論文名、学協会誌名、巻（号） 最初と最後のページ、発表年（西暦）及び国際会議、学会等における発表状況について、2頁以内に記入してください。

査読付き原著論文）

1. Minoda, A., Sakagami, R., Yagisawa, F., Kuroiwa, T., and Tanaka, K. Improvement of culture conditions and evidence for nuclear transformation by homologous recombination in a red alga, *Cyanidioschyzon merolae* 10D. *Plant Cell Physiol.* **45**, 667-671 (2004).
2. Yagisawa, F., Nishida, K., Okano, Y., Minoda, A., Tanaka, K., and Kuroiwa, T. Isolation of cycloheximide-resistant mutants of *Cyanidioschyzon merolae*. *Cytologia* **69**, 97-100 (2004).
3. Kanamaru, K., and Tanaka, K. Function of a nuclear-encoded sigma factor in chloroplasts; SIG2-dependent expression of some plastid-encoded tRNA genes including *trnE* in *Arabidopsis thaliana*. *Endocytobiosis Cell Res.* **15**, 218-234 (2004).
4. Sato, N., Sekine, K., Kabeya, Y., Ehira, S., Onuma, M., and Ohta, N. Discontinuous evolution of plastid genomic machinery: Radical replacement of major DNA-binding proteins. *Endocytobiosis Cell Res.* **15**, 286-293 (2004).
5. Nozaki, H., Matsuzaki, M., Misumi, O., Kuroiwa, H., Hasegawa, M., Higashiyama, T., Shin-I, T., Kohara, Y., Ogasawara, N., and Kuroiwa, T. Cyanobacterial genes transmitted to the nucleus before divergence of red algae in the Chromista. *J. Mol. Evol.* **59**, 103-113 (2004).
6. Maruyama, S., Misumi, O., Ishii, Y., Asakawa, S., Shimizu, A., Sasaki, T., Matsuzaki, M., Shin-I, T., Nozaki, H., Kohara, Y., Shimizu, N., and Kuroiwa, T. The minimal eukaryotic ribosomal DNA units in the primitive red alga *Cyanidioschyzon mrolae*. *DNA Res.* **11**, 83-91 (2004).
7. Kuroiwa, T., Nozaki, H., Matsuzaki, M., Misumi, O., and Kuroiwa, H. Does cell size depend on the nuclear genome size in ultra-small algae such as *Cyanidioschyzon merolae* and *Osteococcus tauri*? *Cytologia* **69**, 93-96 (2004).
8. Nakazawa, A., and Nozaki, H. Phylogenetic analysis of the tetrasporalean genus *Asterococcus* (Chlorophyceae) based on 18S ribosomal RNA gene sequences. *J. Jpn. Bot.* **79**, 255-261 (2004).
9. Sakayama, H., Hara, Y., Arai, S., Sato, H., and Nozaki, H. Phylogenetic analyses of *Nitella* subgenus *Tieffallenia* (Charales, Charophyceae) using nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. *Phycologia* **43**, 672-678 (2004).
10. Nakazawa, A., Yamada, T., and Nozaki, H. Taxonomic study of *Asterococcus* (Chlorophyceae) based on comparative morphology and *rbcl* gene sequences. *Phycologia* **43**, 711-721 (2004).
11. Nanamiya, H., Akanuma, G., Natori, Y., Murayama, R., Kosono, S., Kudo, T., Kobayashi, K., Ogasawara, N., Park, S.-M., Ochi, K., and Kawamura, F. Zinc is a key factor in controlling alteration of two types of L31 protein in the *Bacillus subtilis* ribosome. *Mol. Microbiol.* **52**, 273-283 (2004).
12. Murayama, R., Akanuma, G., Makino, Y., Nanamiya, H., and Kawamura, F. Spontaneous transformation and its use for genetic mapping in *Bacillus subtilis*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **68**, 1672-1680 (2004).
13. Hanaoka, M., Kanamaru, K., Fujiwara, M., Takahashi, H., and Tanaka, K. A Switch in RNA Polymerase Usage Mediated by tRNA^{Glu} During Chloroplast Development. *EMBO Rep.* **6**, 545-550 (2005).
14. Minoda, A., Hanaoka, M., Nagasawa, K., Horiuchi, M., Takahashi, H., and Tanaka, K. Microarray profiling of plastid gene expression in a unicellular red alga, *Cyanidioschyzon merolae*. *Plant Mol. Biol.* **59**, 375-385 (2005).
15. Koga, K., Harada, T., Shimizu, H., and Tanaka, K. Bacterial luciferase activity and the intracellular redox pool in *Escherichia coli*. *Mol. Genet. Genomics* **274**, 180-188 (2005).
16. Osanai, T., Nakano, T., Takahashi, H., Kanehisa, M., Asayama, M., Shirai, M., Suzuki, I., Murata, N., and Tanaka, K. Positive regulation of sugar catabolic pathways in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 by the group 2 sigma factor SigE. *J. Biol. Chem.* **280**, 30653-30659 (2005).
17. Osanai, T., Sato, S., Tabata, S., and Tanaka, K. Identification of PamA as a PII-binding membrane protein important in nitrogen-related and sugar-catabolic gene expression in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J. Biol. Chem.* **280**, 34684-34690 (2005).

研究成果の発表状況

この研究費による成果の発表に限り、学術誌等に発表した論文（投稿中の論文を記入する場合は、掲載が決定しているものに限ります。）の全著者名、論文名、学協会誌名、巻（号） 最初と最後のページ、発表年（西暦）及び国際会議、学会等における発表状況について、2頁以内に記入してください。

18. Favory, J.-J., Kobayashi, M., Tanaka, K., Peltier, G., Kreis, M., Valay, J.-G., and Lerbs-Mache, S. Specific function of a plastid sigma factor for *ndhF* gene transcription. *Nucleic Acids Res.* **33**, 5991-5999 (2005).
19. Imamura, S., Tanaka, K., Shirai, M., and Asayama, M. Growth phase-dependent activation of nitrogen-related genes by a control network of group 1 and group 2 sigma factors in a cyanobacterium. *J. Biol. Chem.* **281**, 2668-2675 (2006).
20. Sato, N., Ishikawa, M., Fujiwara, M., and Sonoike, K. Mass identification of chloroplast proteins of endosymbiont origin based on organism-optimized homologous protein groups. *Genome Informatics* **16**, 56-68 (2005).
21. Sakayama, H., Miyaji, K., Magumo, T., Kato, M., Hara, Y., and Nozaki, H. Taxonomic re-examination of 17 species of *Nitella* subgenus *Tieffallenia* (Charales, Charophyceae) based on internal morphology of the oospore wall and multiple DNA marker sequences. *J. Phycol.* **41**, 195-211 (2005).
22. Misumi, O., Matsuzaki, M., Nozaki, H., Miyagishima, S., Mori, T., Nishida, K., Yagisawa, F., Yoshida, Y., Kuroiwa, H., and Kuroiwa, T. *Cyanidioschyzon merolae* genome: A tool for facilitating comparable studies on organelle biogenesis in photosynthetic eukaryotes. *Plant Physiol.* **137**, 567-585 (2005).
23. Nozaki, H., Matsuzaki, M., Misumi, O., Kuroiwa, H., Higashiyama, T., and Kuroiwa, T. Phylogenetic implications of the cad complex from the primitive red alga *Cyanidioschyzon merolae* (Cyanidiales, Rhodophyta). *J. Phycol.* **41**, 652-657 (2005).
24. Tanabe, Y., Hasebe, M., Sekimoto, H., Nishiyama, T., Kitani, M., Hensche, K., Mnster, T., Theißen, G., Nozaki, H., and Ito, M., Characterization of MADS-box genes in charophycean green algae and its implication for the evolution of MADS-box genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 2436-2441 (2005).
25. Nakada, T. Nakazawa, A., and Nozaki, H. Two species of Chlorogonium (Volvocales, Chlorophyceae) from Japan. *J. Jpn. Bot.* **80**, 197-207 (2005).
26. Suda, S., Nozaki, H., and Watanabe, M. M. Morphology and seksual reproduction of *Carteria palmate* sp. nov. belonging to the *Carteria* group I sensu Lembi (Chlorophyceae, Volvocales). *Phycologia* **44**, 596-607 (2005).
27. Sakayama, H., Arai, S., Nozaki, H., Kasai, F., and Watanabe, M. M. Morphology, molecular phylogeny, and taxonomy of *Nitella comptonii* (Charales, Characeae). *Phycologia* (in press).
28. Nozaki, H., Ott., F. D., and Coleman, A. W. Morphology, molecular phylogeny and taxonomy of two new species of *Pleodorina* (Volvoceae, Chlorophyceae). *J. Phycol.* (in press).
29. Akanuma, G., Nanamiya, H. Natori, Y., Nomura, N., and Kawamura, F. Liberation of zinc-containing L31 (RpmE) from ribosomes by its paralogous gene product, YtiA, in *Bacillus subtilis*. *J. Bacteriol.* **188**, 2715-2720 (2006). (他、計3編)

レビュー論文)

1. Kanamaru, K., and Tanaka, K. Roles of chloroplast RNA polymerase sigma factors in chloroplast development and stress responses in higher plants. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **68**, 2215-2223 (2004). (他、計2編)

和文総説、図書等) 6編

国際会議発表) 10件(招待) 16件(一般)

国内学会発表) 12件(招待) 35件(一般)

等