

# シンビオジェネシスの基礎となるプロモーター獲得原理の解明

●小保方 潤一<sup>1)2)</sup> ◆山本 義治<sup>3)</sup>

1) 京都府立大学・大学院生命環境科学研究科 2) 名古屋大学遺伝子実験施設・遺伝子解析分野 3) 岐阜大学・応用生物科学部

## <研究の目的と進め方>

細胞内共生者が宿主細胞の一部として統合されオルガネラ化する過程は一般にシンビオジェネシスとよばれ、真核細胞の成立・進化はもちろんのこと、地球上での生物の多様化に大きく寄与してきた。シンビオジェネシスの過程では、一般に共生者ゲノムの縮小と、共生者ゲノムにコードされている遺伝子群の宿主ゲノムへの移動が生じる。

筆者の研究グループは、植物の葉緑体ゲノムから核ゲノムへの遺伝子転移を一つのモデルとして、シンビオジェネシスの基本原理に関わる二つの重要な知見を見いだした。(1) 植物細胞では染色体 DNA の活発なシャフリング活性によって、細胞内の DNA 断片が恒常的に染色体に流れ込む「DNA フラックス」が発生しており、セントロメアの周辺領域がこのフラックスの発生に特に重要な役割を果たしていること、(2) 構造遺伝子が核ゲノムに挿入されると、一定の頻度で「転写単位の新生」が生じること、の二点である。この二つの現象は互いに関連して、シンビオジェネシスの過程で異種ゲノムの統合と再編成を引き起こす要因になっていると考えられる。

本研究では、「植物ゲノム中に転移したコード領域はどのようなメカニズムで新しいプロモーターを獲得するのか？」という問題に焦点を絞り、植物分子生物学とゲノム科学的な実験アプローチからこの謎の解明に挑む。

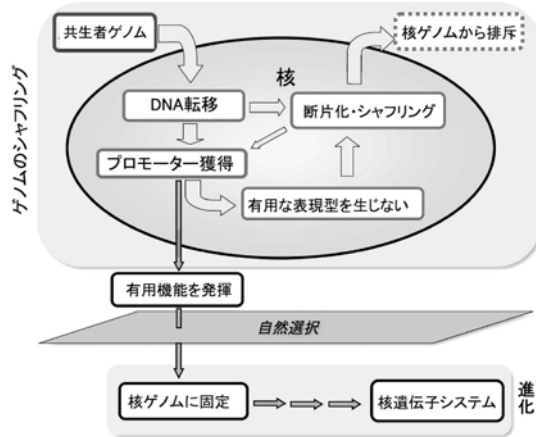


図1. シンビオジェネシスでは共生者から宿主核への遺伝子移動が生じる

## <研究開始時の研究計画>

(1) 遺伝子トラップシステムを用いた「新生プロモーター」の包括的解析

シロイヌナズナの遺伝子トラップ植物系統の中から「転写単位の新生」が生じた系統を出来るだけ多く同定し、収集する。次いで、それらの系統について「新生プロモーター周辺の詳細な転写地図を作製」する。それができたら、順次、「コアプロモーター構造の偏りや揺らぎ」「周辺の転写調節モチーフ」「周辺クロマチ

ンの状態」「近隣のエンハンサーやインシュレーターの有無」、等の情報を収集・整理し、プロモーター新生に必要な諸条件を検討する。

(2) キメラ遺伝子を用いたクリプティックプロモーター活性化機構の解析

遺伝子の構成要素である「タンパク質の読み枠」「転写のターミネーター」「コアプロモーター領域の塩基配列」などに様々な改変を加えたキメラ遺伝子をシロイヌナズナに導入する。次いで、それらの改変によって導入遺伝子の転写開始点の出現位置や強度にどのような変化が生じるのかを解析する。その結果から、遺伝子を構成する塩基配列要素や、転写後プロセッシングなどが、それぞれ転写開始複体のリクルートや安定化にどのような影響を与えているのかを検討する。

## <研究期間の成果>

【1】プロモーターの獲得過程をどう分析するか：研究の枠組みとストラテジーの検討

本研究の推進期間中に、酵母の解析系などが牽引役となり、クロマチンやヌクレオソームレベルでの転写制御に関する知見が急速に蓄積してきた。それらの知見は、本研究を進める上での重要な基礎になる。そこで、シンビオジェネシに伴うプロモーターの獲得過程について、現時点で予想される「検討すべきプロセス」を整理し、その概観を示したのが、図1である。

図1の (I) と (II) は、分子生物学や生化学の研究対象である遺伝子発現の素過程である。それに対して、(III) の諸プロセスは進化と自然選択の所産であり、比較ゲノム学的なアプローチの研究対象である。本稿では、先ず、本研究の主眼である (I)・(II) の過程について得られた研究成果を述べ、次いで、ゲノム科学的アプローチによって解析した (III) の過程に関する研究成果を述べる。

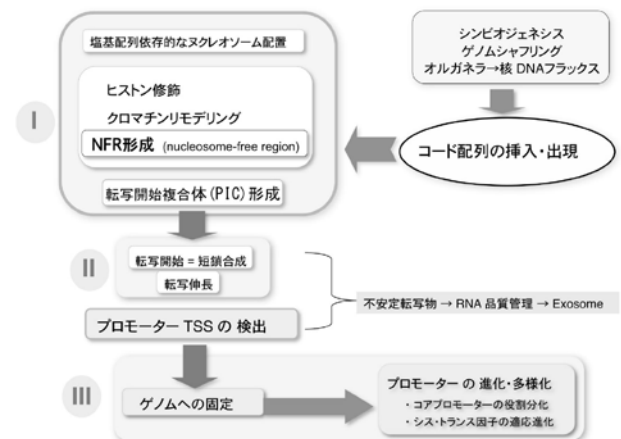


図2. 核ゲノムに挿入されたコード配列が、転写され、機能遺伝子として固定されるまでに予想されるプロセス

## [2] 転写開始領域のクロマチン構造

私たちは、これまで、植物の転写開始領域とコアプロモーター配列に関する包括的な解析を進めてきたが、その結果、(i) 転写開始点の局所的な出現位置は、塩基配列だけから比較的簡単に予測することができるが、(ii) コアプロモーター領域そのものを塩基配列だけから予測することは、一般にかなり難しい、と感じてきた。最近、酵母の系を中心に、転写開始点を挟み込む特殊なヌクレオソームの位置と構造が、相次いで報告された。そこで、シロイヌナズナのタイリングアレイを用いたChIP-on-chip解析によって、幾つかの遺伝子の転写開始点近傍のクロマチン構造を実際に解析してみた。その結果、酵母での報告例と同様に、修飾ヒストンであるH3K4me3とヒストンH2AのパリアントであるH2A.Zをもったヌクレオソームが、およそ300塩基対程度の間隔を挟んで形成され、その間に転写開始点が出現する様子が観察された。植物プロモーターにおけるこのようなクロマチン構造の普遍性については、現在、シロイヌナズナのゲノムで包括的な解析と検討を進めている(後述)。

## [3] 構造遺伝子の挿入によってゲノム上に新規プロモーターが出現するケースには、少なくとも3つのタイプがある。

シロイヌナズナの遺伝子トラップ系統の中から、「構造遺伝子」の挿入によって、それまで転写物の殆ど検出されなかったゲノム領域に、新たな転写単位が出現したように見える系統を選抜した。次いで、その中の代表的な系統について、転写物が出現するメカニズムを、上述したクロマチン構造の観点から解析した。その結果、このような「みかけのプロモーター新生」には、少なくとも図3に示すような3つのタイプのあることがわかった。

(1) のタイプでは、構造遺伝子の挿入によって、その5'近傍領域のクロマチンがリモデリングされ、H3K4me3とH2A.Zをもったヌクレオソームが、およそ300塩基対程度の間隔を挟んで出現する。次いで、この両者の間隙から新規の転写が開始される。図3に示したYB41挿入系統がこのタイプに相当する。これらの系統では、プロモーター機能に対応するクロマチン構造が、「構造遺伝子」の挿入によって新規に生成されたと考えられる。

(3) のタイプは、挿入した「構造遺伝子」が既存のプロモーター構造を捕獲して転写物を生じたケースだが、不思議なことに、野

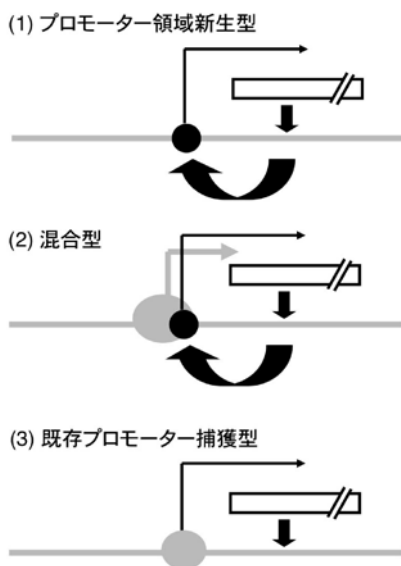


図3 見かけのプロモーター新生が生じる場合の3類型。黒が挿入配列に起因するプロモーター領域と転写物、灰色が既存のコアプロモーターと転写物を示している。

生型植物では、転写物が検出されなかった。これは、構造遺伝子の挿入によって、弱かった転写活性そのものが増強されたか、不安定だった転写物が安定化され、結果として、それまで見えなかったプロモーター活性が検出されたのではないかと考えられる。図4のYB84挿入系統がこのタイプに属する。

(2) のタイプは上記の二つの混合型で、活火山に外輪山ができるように、既存のプロモーター領域に部分的に重複して、新たなプロモーター構造が形成されていた。私たちの調べた範囲では、miRNAの転写開始領域で、このような例が見出された。私たちの解析では、播種後10日目くらいのシロイヌナズナの地上部をまるごと磨り潰しているため、様々な組織由来する核の混合物を解析している。従って、一見重複しているように見える二つのプロモーター領域は、実際にはそれぞれが別々のDNA鎖の上に形成されているのではないかと考えている。

以上の結果は、植物の核ゲノムでは、構造遺伝子の挿入によって、「クロマチンの構造変化を伴ったプロモーター領域の形成」が実際に生じることを示している。これは同時に、次の疑問を導いた。上記(1)のような「プロモーターの形成」は、ゲノム染色体上の特別な領域だけで生じる「部位特異的」な現象なのか、それとも、「構造遺伝子の挿入」というイベント自体が、一般的に「プロモーターの形成」を誘導する性質をもっているのか、ということである。この問題を、次の実験系で検討した。

## [4] コード領域配列は、転写開始複体の形成位置を近傍に誘導する性質をもっている。

シロイヌナズナの光合成遺伝子をモデルにして、次のような実験を行った。まず、野生型プロモーター(図5, ①)のコア領域を重複させて、②のような改変プロモーターを作成した。次に、これらのキメラ遺伝子を野生型植物の核に導入し、得られた形質転換植物系統について、転写開始点と転写開始複体の形成位置を解析した。すると、野生型プロモーターでは調節領域の直下のコア領域に出現していた転写開始点/転写開始複体が、予想通

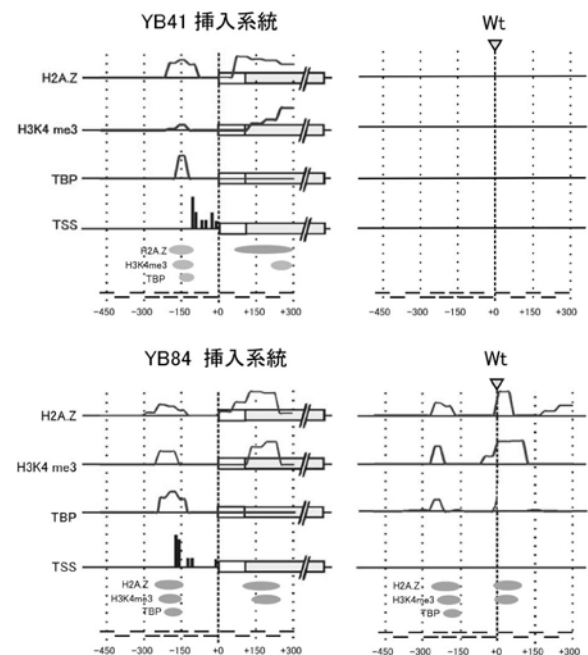


図4 見かけのプロモーター新生が生じた挿入系統のChIP-on-chip解析。YB41挿入系統は図2の(1)に対応し、YB84挿入系統は図2の(3)に対応する。各々の挿入部位の転写開始領域(左)とそれに対応する野生型のゲノム領域(右)を示した。

り、改変プロモーターでは最下流のコア領域に移動していた。この結果は、構造遺伝子領域にはプロモーター領域の形成位置をその5'末端近傍付近に誘導する性質があることを示している。

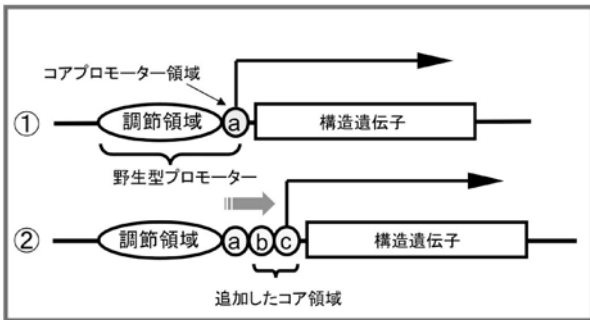


図5 転写開始複合体 (PIC)はコード領域の近傍位置に誘導される

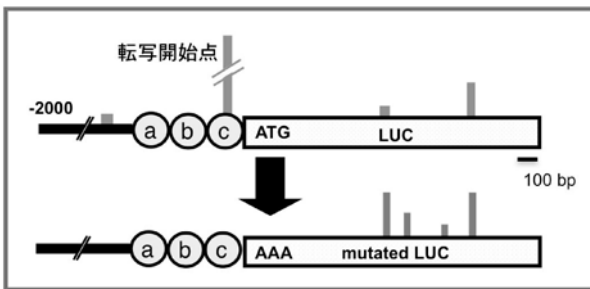


図6 読み枠を破壊すると、図4で誘導された転写開始点は消失する

#### 【5】 なにが転写開始複合体を誘導するのか？

図5の結果は、新たな疑問を生み出した。構造遺伝子領域のいったい何が、どのような機構で、プロモーター領域の誘引を引き起こすのだろうか？

この新しい疑問に答えるための解析は、まだ進行中であり、現時点では、謎を解くための部分的なヒントしか得られていない。図6に示したのは、そのような実験結果の一例である。この実験では、構造遺伝子の開始コドン（ATG）を破壊すると、せっかく近傍に引き寄せられた転写開始点が消失した。このような「誘引作用/転写開始点の消失」が、図1に示したプロセスのどの段階で生じるのかについて、現在ChIP-on-chip等を用いた詳しい解析を進めており、その結果は、本年中に、つまりまもなく、明らかになる予定である。その結果によっては、「ゲノムの変動をトランスクリプトームに反映させるメカニズム」（図7）について、私たちの理解は大きく前進するかも知れない。

#### 【6】 シロイヌナズナの全ヌクレオソームマップの作成

ここまでの研究で、予想通り、クロマチンのリモデリングや構造変換が、「プロモーターの獲得現象」を理解する重要な鍵となっていることが分かってきた。これは、私たちの進めている「プロモーターの出現メカニズム」に関する研究が、「進化」と「エピジェネシス」の双方に、それぞれ強い接点を持っていることを意味している。このような「プロモーター形成」のメカニズムに関する研究をさらに深め、発展させるためには、植物のクロマチン構造に関する基盤的な情報の整備が不可欠である。そこで、最終年度の後半から、シロイヌナズナのヌクレオソームに関するChIP-seq解析に着手し、植物ゲノム上のヌクレオソームの位置と構成成分などに関する包括的な検討を始めた。この検討は、情報支援班と三菱総研のご協力を得て作業を進めており、本年度中に植物のヌクレオソームアトラス（多元的な実験情報を含んだ全ヌクレ

オソームマップ)の原型が完成する予定である。

#### 【7】 シロイヌナズナの高密度転写開始点マッピングとプロモーター配列の包括的解析

本研究課題の主眼は、当初より図1に示したIとIIのプロセスの解明に注がれていたが、プロモーター進化の全体像を解明するためには、図1のIIIのプロセスも重要である。特に、植物では、プロモーターの多様性や包括的解析に関する研究が比較的遅れていたため、シロイヌナズナの高密度転写開始点マッピングとその情報を基礎にしたプロモーター配列の包括的解析についても解析を進めた。

##### (1) バイオインフォマティクス解析によるプロモーター構成配列の抽出

理研植物科学研究センターにより公開されているシロイヌナズナ完全長cDNAの5'末端情報をもとに転写開始点を遺伝子ごと特定し、そこを基点としてLDSS (Local Distribution of Short Sequences) 法と名付けたバイオインフォマティクス手法により位置依存的に出現する8塩基配列をすべてピックアップし、プロモーター上の出現分布のパターンにより分類した。その結果転写制御配列として300配列程度、またコア配列としてTATA、GA、Y (pyrimidine) Patchという3つのグループを同定することに成功した。GAとY Patchは新規の植物コアプロモーター因子である。これら3つのコア因子グループの同定により植物プロモーターの7~8割程度についてコア因子を特定することが可能になった。平行して哺乳類のプロモーター構造も解析したところ、コアプロモーター因子として動植物に共通するもの (TATAボックス、Inr)、動物特異的なもの (CpGアイランド、Sp1)、植物特異的なもの (Y Patch、GA因子) があることがわかり、動植物のコアプロモーター構造は分化していることを明らかにした。

##### (2) 大規模転写開始点タグ解析によるプロモーターの実験的同定並びにコア因子と発現上の特徴との相関解析

これまで植物では、定量的に扱える転写開始点データが整備されていなかった。そこで、プロモーターの定量解析を進めるために、転写開始点タグの大規模シーケンシングを行った。完全長cDNA作成法として定評のあるCap Trapper法と"Cap Signature"というキャップ依存的な塩基付加活性によるcDNA配列上の特徴を組み合わせて、植物分野においてはこれまでで最高の精度での転写開始点タグ情報を取得した。これは16万の転写開始点タグからなり、新規の転写開始点3万点を含んでいる。25,000のシロイヌナズナ遺伝子のうち9,627遺伝子をカバーしており、そのうち2,549遺伝子については新規に転写開始点を同定できた。転写開始点タグのゲノムへのマッピング作業は支援班に援助して頂いた。このデータを用いて以下の知見を明らかにした。1) どの遺伝子モデルとも対応しないプロモーター群が存在する。私達はこれをOrphan Promoterと名付けた。Orphan Promoterの特徴としては、core-less型のプロモーターが多くまた発現レベルが弱いという点が挙げられる。2) TATA、Y Patch、Inrは一つのプロモーターに共局在する傾向があり、協調的に作用していることが示唆された。3) TATA型とGA型のプロモーターは対照的な性質を持っている：両者は転写開始点の形状が異なっており、さらにTATA型は発現制御を受ける遺伝子に多く、一方GA型やcore-less型は恒常的な発現をする遺伝子に多い。

##### (3) ラン藻起源のシロイヌナズナ核遺伝子が持つプロモーター構造の特徴付け

特異なプロモーター構造が示唆されている光合成関連遺伝子群に限らず、葉緑体の祖先であるラン藻ゲノムから核へ転移してき

たとえられるすべての遺伝子についてプロモーター構造の解析を行い、(1)と(2)で得られた植物プロモーターの一般的な特徴と比較した。その結果、ラン藻起源の核遺伝子のプロモーターはTATA型が少なくCore-less型が多いこと、そしてこのグループはプロモーターの長さ(上流の遺伝子までの距離)が平均より相対的に短いこと、などが明らかになった。

**【8】 ケーススタディ：葉緑体から核へのDNA転移と、その結果生じたnupDNAのプロモーター獲得について**

現在の葉緑体DNAと相同性を持つ核ゲノム中の配列を同定し、それらをnupDNA(nuclear-localized plastid DNA)と名付けた。これらはイネの核ゲノム配列の0.2%を占める。変異頻度の解析から、新しく挿入されたnupDNAはペリセントロメアに「長い」形で存在することが多く、より古いものは短く断片化されペリセントロメアから押し出されているように見えること、また古いnupDNAは新しいものに比べると少ないことを発見した。

以上の知見から、葉緑体から核への遺伝子転移は恒常的に起こっていること、転移した遺伝子はほとんどの場合、時の経過とともに消失してしまう傾向があること、が示唆された。

次にnupDNAの転写状況を解析した。材料はシロイヌナズナを用いて、外部データベースに登録されているcDNA情報、及び研究室の大規模転写開始点データを用いた。その結果、nupDNAの2割程度は発現していること、そして発現している場合にはnupDNAはイントロンや非翻訳領域、偽遺伝子にマップされる場合がほとんどであることが分かった。また、葉緑体から持ち込まれるプロモーターは原核型であるので核では機能しないと予想されてきたが、初めて実験的にこのことを確認することが出来た。

**【9】 植物プロモーターデータベースの作成と拡張**

情報支援班のご援助をいただき、「プロモーター獲得機構」の研究を進めるための基盤整備として、植物プロモーターデータベース(ppdb; Plant Promoter Database)を作成し、一般公開した(<http://ppdb.gene.nagoya-u.ac.jp>)。このデータベースは2度にわたり軽微なバージョンアップを行ったが、最終年度の後半には、次世代型シーケンサーによって得られたヌクレオソームの多角的な解析情報を取り込んで提示するために、システムの改良と拡張を進めている。

このppdbは、The Multinational Coordinated *Arabidopsis thaliana* Functional Genomics Projectの2008年の年次報告において、日本での主要な研究活動のひとつとして紹介された。

シロイヌナズナの主要な研究ポータルサイトであるTAIRのGBrowseからの要請を受け、データリンクによるppdbとのパッチな統合化を行っている。ヒメツリガネゴケの主要なゲノムブラウザーCosMossからも同様な要請を受け、同様な作業を進めている。

**【10】 まとめ:プロモーターの獲得原理について**

本研究がシンビオジェネシスの解析からスタートしたのは、その過程でみられるゲノム同士の極端な運動のなかに、すべてのゲノムが共通に備えている重要な性質が現れているだろう、と考えたからである。そして、その性質とは、ゲノムレベルでの変動、つまり、DNAの組換え、切断、シャフリングなどによって生じた有用な遺伝情報の芽を、ゲノムは、トランスクリプトームにいち早く提示できるメカニズムを持っている筈だ、という予想である。

5年間の研究支援をいただいたおかげで、この予想のメカニズムは、どうやら実在することがわかってきた。そして、そのメカ

ニズムの本体は、コード領域の5'末端近傍に、クロマチンの構造変換や転写開始複合体の形成を局在化させる仕組みであると考えられる。この仕組みの存在によって、ゲノム中出现した新規のコード配列は、既存のプロモーターをトラップするだけの場合に比べて、より高い確率で転写される機会を得るのではないかと考えられる。

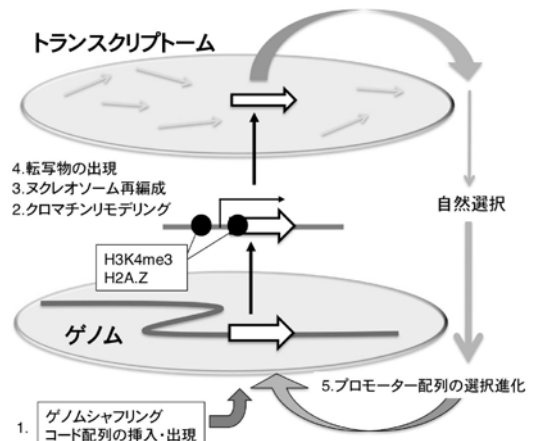


図7. 本研究のまとめと考察:ゲノムの中でコード領域の転写を促進する新規メカニズムのあることが強く示唆された。新生プロモーターの少なくとも一部は、このメカニズムによって出現すると考えられる。

**<国内外での成果の位置づけ>**

BioMed CentralによるFaculty of 1000 Biologyにおいて、本研究課題からの発表論文が4報取り上げられている。

- ・Matsuo et al, Plant Cell, 2005, イネnupDNAの同定とその動態に関する開拓的な研究。
- ・Matsuo & Obokata, Plant J, 2006, 核、葉緑体、ミトコンドリアの3つのオルガネラ間の新規な協調的制御系を発見した。
- ・Yamamoto et al, BMC Genomics, 2007, 位置情報を用いてプロモーターから機能配列を抽出する新規パイオインフォマティクス手法を開発し、新規コア因子を発見した。
- ・Yamamoto et al, Plant J, 2009, シロイヌナズナのコアプロモーター構造と転写様式との間の基本的な関係を発見し、今後の植物プロモーター研究の基盤となるべき知見を示した。

**<達成できなかったこと、予想外の困難、その理由>**

- ・クロマチンレベルの解析への移行が予定より遅れ、結果として、2009年11月末の時点で、まだ実験・解析を継続中の作業課題が多く残っている。使用を予定していた次世代型シーケンサーの稼動が遅れたことなども、全体の作業日程に影響を与えた。
- ・研究代表者、分担者、ともに、研究期間中に転勤や研究室の立ち上げ、大規模施設工事などを経験し、そのことも、全体的な研究の進行や論文出版のスピードをスローダウンさせた。
- ・プロモーター配列やトランジット配列の獲得実験をハイスループットで行うため、単細胞緑藻のクラミドモナスを用いた新規のトラップ実験系の作成に取り組んだが、担当学生が卒業した後の後継者を確保できず、研究は現在休止している。

**<今後の課題、展望>**

- ・ヌクレオソームアトラスを完成させ、さらに拡張する。
- ・「クロマチンレベルでのプロモーター領域の出現」を誘導するコード領域上の因子とその作用メカニズムの解明を進める。

・ 2009年11月末の時点で、まだ論文として未公表のデータが数多く残されている。早急に成果を論文として出版する。

#### <研究期間の全成果公表リスト>

##### 1) 論文/プロシーディング

1. 0911201107

Yamamoto YY, Yusa Y, Yamamoto S, Hirano Y, Hirano Y, Motomura T, Tanemura T, Obokata J. Identification of photosynthetic sacoglossans from Japan. *Endocytobiosis Cell Res* 19 (2009) 112-119.

2. 0911201058

Fujiwara M, Sekine K, Yamamoto YY, Abe T, Sato N, Itoh R. Live imaging of chloroplast FtsZ1 filaments, rings, spirals, and motile dot structures in the *AtMinE1* mutant and overexpressor of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 50 (2009) 1116-1126.

3. 0911201113

Yamamoto YY, Yoshitsugu T, Sakurai T, Seki M, Shinozaki K, Obokata J. Heterogeneity of *Arabidopsis* core promoters revealed by high density TSS analysis. *Plant J* 60 (2009) 350-362.

4. 0801291848

Kobayashi Y, Matsuo M, Sakamoto K, Wakasugi T, Yamada K, Obokata J. Two RNA editing sites with cis-acting elements of moderate sequence identity are recognized by an identical site-recognition protein in tobacco chloroplasts. *Nucleic Acids Res* 36 (2008) 311-318.

5. 0801291942

Yamamoto YY, Obokata J. ppdb: a plant promoter database. *Nucleic Acids Res* 36 (2008) D977-981

6. 091209035

Takabayashi A, Ishikawa N, Obayashi T, Ishida S, Obokata J, Endo T, Sato F. Three novel subunits of *Arabidopsis* chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase identified by bioinformatic and reverse genetic approaches. *Plant J* 57 (2008) 207-219.

7. 0911201117

Brodersen P, Sakvarelidze-Achard L, Bruun-Rasmussen M, Dunoyer P, Yamamoto YY, Sieburth L, Voinnet O. Widespread translational inhibition by plant miRNAs and siRNAs. *Science* 320 (2008) 1185-1190.

8. 0911201123

Kazama Y, Saito H, Yamamoto YY, Hayashi Y, Ichida H, Ryuto H, Fukunishi N, Abe T. LET-dependent effects of heavy-ion beam irradiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biotech* 25 (2008) 113-117.

9. 0705082119

Yamamoto YY, Ichida H, Matsui M, Obokata J, Sakurai T, Satou M, Seki M, Shinozaki K, Abe T. Identification of plant promoter constituents by analysis of local distribution of short sequences. *BMC Genomics* 8 (2007) 67.

10. 0801291757

Yamamoto YY, Ichida H, Abe T, Suzuki Y, Sugano S, Obokata J. Differentiation of core promoter architecture between plants and mammals revealed by LDSS analysis. *Nucleic Acids Res* 35 (2007) 6219-6226.

11. 0608081439

Nagao I, Obokata J. *In vitro* selection of translational regulatory elements. *Anal Biochem* 354 (2006) 1-7.

12. 0609132021

Matsuo M, Obokata J. Remote control of photosynthetic genes by the mitochondrial respiratory chain. *Plant J* 47( 2006) 873-882.

13. 0911201132

Yoshizumi T, Tsumoto Y, Takiguchi T, Nagata N, Yamamoto YY, Kawashima M, Ichikawa T, Nakazawa M, Yamamoto N, Matsui M. INCREASED LEVEL OF POLYPLOIDY1, a conserved repressor of CYCLINA2 transcription, controls endoreduplication in Arabidopsis. *Plant Cell* 18 (2006) 2452-2468. 14. 0602010031

Matsuo M, Ito Y, Yamauchi R, Obokata J. Rice nuclear genome continuously integrates shuffles and eliminates the chloroplast genome to cause chloroplast-nuclear DNA flux. *Plant Cell* 17 (2005) 665-675.

##### 2) 学会発表

1. 工藤久幸、山本義治、中邨真之、小保方潤一「Pol IIの転写開始位置の決定に関わるコード領域の役割」第32回日本分子生物学会年会 2009年12月12日 パシフィコ横浜

2. 吉岡洋平、Naznin Hushna Ara, 百町満朗、小林安文、小山博之、小林佑理子、井内聖、小林正智、坂井優作、山本義治「植物プロモーター工場」第32回日本分子生物学会年会 2009年12月12日 パシフィコ横浜

3. 小保方潤一「植物ゲノムの流動性とプロモーターのダイナミズム - オルガネラから核への遺伝子移動はどのように生じるのか?」2009年度日本植物学会近畿支部会・藻類談話会合同大会 2009年11月14日 神戸大学 瀧川記念学術交流会館

4. Naznin Hushna Ara, Yohei Yoshioka, Mitsuro Hyakumachi, Yoshiharu Y. Yamamoto. "Analysis of cis-regulatory elements in the promoters of genes related with disease resistance." 日本植物病理学会関西支部会 (神戸) 2009年10月17日.

5. 吉岡洋平、Naznin Hushna Ara, 山本義治、百町満朗「シロイヌナズナの全身的抵抗性誘導に関するマイクロアレイデータの比較解析」日本植物病理学会関西支部会 (神戸) 2009年10月17日.

6. 吉岡洋平、Naznin Hushna Ara, 百町満朗、小林安文、小山博之、小林佑理子、井内聖、小林正智、山本義治「マイクロアレイデータを用いたシス配列予測」日本植物病理学会関西支部会 (神戸) 2009年10月18日.

7. 山本義治、佐藤直樹、小保方潤一「植物プロモーターデータベース ppdb の構築」日本育種学会秋季大会 (札幌) 2009年9月26日.

8. 山本義治、松尾充啓、小保方潤一「シロイヌナズナ葉緑体ゲノム由来の核DNA (nupDNA) のプロモーター獲得について」日本遺伝学会年会 (松本) 2009年9月16日.

9. 松尾充啓、福澤秀哉、田畑哲之、小保方潤一「クラミドモナスにおけるオルガネラ間相互作用の解析 - 単細胞藻類だからみえること」第7回クラミドモナスワークショップ 2009年3月26日 名古屋大学野依学術交流館

10. 山本義治、小保方潤一「コアプロモーターと遺伝子の構造や機能との関係」第50回日本植物生理学会年会 2009年3月21-24日 名古屋大学、名古屋

11. 小保方潤一「葉緑体から核への遺伝子移動はどのように生じるのか?」第4回「光計測技術と生物発光リアルタイム測定システムの応用」研究会 2009年3月6日 名大・野依学術交流館

12. 小保方潤一「包括的ゲノム解析が明らかにする 植物ゲノムの流動性とプロモーターのダイナミズム」第8回名古屋大学遺伝子実験施設公開セミナー「新たなDNA解析:次世代DNA解析のすべてとDNA解析の新分野への展開」2008年12月16日 名古屋大学環境総合館 名古屋

13. 山本義治, 小保方潤一「ppdb 2.0: 植物プロモーターデータベース」BMB2008 (第31回日本分子生物学会年会/第81回日本生化学会大会合同大会) 2008年12月9-12 神戸ポートアイランド 神戸
14. 工藤久幸, 山本義治, 中邨真之, 大谷将人, 長谷川桂子, 小保方潤一「コード領域の上流近傍における転写開始位置の決定機構」BMB2008 (第31回日本分子生物学会年会/第81回日本生化学会大会合同大会) 2008年12月9-12 神戸ポートアイランド 神戸
15. Yamamoto YY, Oboakta J. "Promoter prediction from genome sequence" The 55th NIBB Conference & Arabidopsis Workshop 2008 "Frontier of Plant Science in the 21st Century" Okazaki Conference Center, Okazaki, September 13-15, 2008
16. 山本義治, 小保方潤一「高等植物におけるコアプロモーターと遺伝子機能・構造の関係」日本遺伝学会第80回大会 2008年9月3日-5日 名古屋大学, 名古屋
17. 工藤久幸, 山本義治, 中邨真之, 大谷将人, 長谷川桂子, 小保方潤一「プロモーター下流の転写領域による転写開始位置制御機構」日本遺伝学会第80回大会 2008年9月3日-5日 名古屋大学, 名古屋
18. 山本義治, 種村尚典, 遊佐陽一, 平野弥生, 平野義昭, 本村泰三, 小保方潤一「『盗葉緑体』によって光合成を行う囊胞目ウミウシの検索」第8回日本光合成研究会 2008年5月30日-31日 野依記念学術交流館, 名古屋
19. 松尾充啓, 小保方潤一「光合成シグナルと呼吸シグナルによる光合成装置の相補的な形成制御」第8回日本光合成研究会 2008年5月30日-31日 名大・野依記念学術交流館, 名古屋
20. 工藤久幸, 山本義治, 中邨真之, 大谷将人, 長谷川桂子, 小保方潤一「光合成核遺伝子群にみられるTATA-less型プロモーターの転写開始位置決定機構」第49回日本植物生理学会年会 2008年3月20日 札幌コンベンションセンター, 札幌
21. 山本義治, 吉次友昭, 櫻井哲也, 関原明, 篠崎一雄, 小保方潤一「高密度転写開始点解析から明らかになったシロイヌナズナのコアプロモーター構造の多様性」第49回日本植物生理学会年会. 2008年3月20日, 札幌コンベンションセンター, 札幌
22. 山本義治, 小保方潤一「ppdb:植物プロモーターデータベース」第49回日本植物生理学会年会 2008年3月20日 札幌コンベンションセンター, 札幌
23. 山本義治, 小保方潤一「ppdb:植物プロモーターデータベース」第30回日本分子生物学会年会・第80回日本生化学会大会合同大会 2007年12月12日, 横浜
24. 小保方潤一「植物ゲノムの流動性とプロモーターの出現」京都植物バイオテク談話会, 第6回植物バイオテクシンポジウム「植物分子生物学の最前線」2007年11月8日 京都府立大学
25. Yamamoto YY, Obokata J. "ppdb, a plant promoter database for rice and Arabidopsis" The 5th International Symposium of Rice Functional Genomics. October 15-17 2007, Tsukuba
26. 山本義治, 小保方潤一「高密度転写開始点解析から明らかになったシロイヌナズナのコアプロモーター構造の多様性」日本遺伝学会第79回大会, 2007年9月19-21日, 岡山大学, 岡山
27. Matsuo M, Obokata J. "Mitochondrial signal and chloroplast signal: their reciprocal roles in regulating chloroplast biogenesis." The 10th International Colloquium on Endocytobiology and Symbiosis. September 10-13 2007 Gmunden, Austria
28. Yamamoto YY, Matsuo M, Obokata J. "Identification and characterization of promoters scattered in the Arabidopsis genome." The 10th International Colloquium on Endocytobiology and Symbiosis. September 10-13 2007 Gmunden, Austria
29. 山本義治, 市田裕之, 阿部知子, 松井南, 鈴木穰, 菅野純夫, 櫻井哲也, 佐藤将一, 関原明, 篠崎一雄, 小保方潤一「in silico 解析による動植物ゲノムのコアプロモーター構造の比較」第48回日本植物生理学会年会, 2007年3月30日, 愛媛大学, 松山
30. 山本義治, 市田裕之, 阿部知子, 鈴木穰, 菅野純夫, 櫻井哲也, 佐藤将一, 関原明, 篠崎一雄, 松井南, 小保方潤一「LDSS法によるプロモーター構成配列の抽出と動植物のプロモーター構造の比較」日本分子生物学会 2006 フォーラム 2006年12月6日 名古屋
31. 山本義治, 市田裕之, 阿部知子, 鈴木穰, 菅野純夫, 櫻井哲也, 佐藤将一, 関原明, 篠崎一雄, 松井南, 小保方潤一「動植物ゲノムからのプロモーター構成因子の新規抽出法」日本遺伝学会第78回大会 2006年9月25日, 筑波
32. 山本義治, 市田裕之, 阿部知子, 鈴木謙, 菅野純夫, 松井南, 佐藤将一, 関原明, 篠崎一雄, 小保方潤一「LDSS法によるプロモーター構成因子の抽出と動植物のプロモーター構造の比較」日本進化学会 2006年大会 2006年8月29日-31日, 東京
33. 小保方潤一「葉緑体から核への遺伝子転移」日本進化学会 2006年大会シンポジウム「光合成細胞の進化と細胞内共生」(東京) 2006年8月31日
34. Yamamoto YY, Ichida H, Matsui M, Obokata J, Suzuki Y, Sugano S, Sakurai T, Satou M, Seki M, Shinozaki K, Abe T. "LDSS: Local Distribution of Short Sequences : a novel in silico approach for extraction of promoter constituents from plant and mammalian genomes." The 20th International Congress of Biochemistry and Molecular Biology. June 18-23, 2006, Kyoto
35. 蜂須麗, 白川彩弓, 山本義治, 吉積毅, 津本裕子, 武藤周, 越智子, 松井南, 小保方潤一「遺伝子トラップ植物系統を用いたプロモーターの新生機構の解析」第28回日本分子生物学会, 2005年12月7-10日, 福岡ヤフドーム

### 3) 図書

[著者名, 出版社名, 書名, 発行年(西暦), 総ページ数]

1. 0911201156
2. 0911201203
3. 0911201546  
Yamamoto YY, Obokata J. Nova Science Publishers, Hauppauge, NY. Extraction of position-sensitive promoter constituents In Computational biology: new research, Russe AS (ed), (2009) pp361-373. 13 ページ
4. 0708161224  
小保方潤一 流動するゲノム - 葉緑体 DNA から垣間見る真核ゲノムの動態 - 現代化学 436 巻 46-47 頁 (2007) 2 ページ
5. 0801291942
6. 0912090942  
小保方潤一 遺伝子が「一生を過ごす」場としてのゲノム. 生る - 生命誌年刊号 vol 53-56 101-107 頁 (2008) 4 ページ  
JT 生命誌研究館 ISBN:978-4-7885-1100-2.

7. 0911201154

8. 0602010042

9. 0602010037

10. 0602010046

4) データベース/ソフトウェア

1. 0707251539

ppdb: Plant Promoter Database

<http://ppdb.gene.nagoya-u.ac.jp>

5) 研究成果による産業財産権の出願・取得状況

なし

6) 新聞発表、その他顕著なもの

1. 0708161237

新聞記事：イネ品種改良が加速 名大がプロモーターをデータベース化 中日新聞朝刊 2007年8月10日

2. 0708161233

新聞記事：シロイヌナズナやイネのプロモーター 名大が機能配列DB化 日刊工業新聞 2007年8月10日