

令和 3 年 6 月 24 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2017～2019

課題番号：17H01872

研究課題名（和文）植物のCPD光回復酵素オルガネラ局在性の違いが導く、オルガネラ障害とUVB抵抗性

研究課題名（英文）Organelle damage and UVB resistance induced by differences in CPD photolyase organelle localization among plants

研究代表者

日出間 純（HIDEMA, Jun）

東北大学・生命科学研究科・准教授

研究者番号：20250855

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,800,000円

研究成果の概要（和文）：太陽光の下で生きる植物にとって必須であるUVB誘発DNA損傷、シクロブタン型ピリミジン二量体（CPD）を修復するCPD光回復酵素（PHR）は、イネでは独自のDNAを有する核、ミトコンドリア、葉緑体、全てのオルガネラに移行して機能する。一方、シロイヌナズナなどの一部の植物では、PHRが葉緑体に移行するための移行シグナル配列が欠失し、葉緑体に移行できない。このような植物では、損傷した葉緑体、ミトコンドリアを積極的に除去するオートファジーが積極的に機能しており、オートファジーを欠失したシロイヌナズナはUVB感受性を示すことから、オートファジーがUVB抵抗性に重要な働きを演じていることも見出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究成果は、高等植物におけるCPD光回復酵素の生体内における新たな機能やタンパク質のオルガネラ輸送に関わる新たなシグナル配列、輸送機構の発見にとどまるだけではない。「植物において太陽紫外線によって各々のオルガネラDNAに生じた傷が、生体内の諸過程、諸作用にどのような影響を及ぼし、致命的な障害を導いているのか？また障害に対してどのような修復応答を行い、生命を維持しているのか？」といった、放射線（含紫外線）生物学の根幹をなす概念を提唱し、さらには、環境農学的見地からUVB環境耐性植物の創出へと発展させることも可能な成果である。

研究成果の概要（英文）：Cyclobutane pyrimidine dimer (CPD) photolyase, which repairs UVB-induced DNA damage, CPD, is essential for plants living in the sun. In the rice plant, rice CPD photolyase is expressed and targeted to not only the nucleus and the mitochondria but also the chloroplasts. This protein repairs UVB-induced CPDs in all three genomes. Therefore, rice CPD photolyase is a nuclear, mitochondrial and chloroplast triple-targeting protein. On the other hand, in some plants such as *Arabidopsis thaliana*, the transfer signal sequence for PHR to transfer to chloroplast is deleted, and it cannot be transferred to chloroplast. In such plants, autophagy, which removes damaged chloroplasts and mitochondria, is actively functioning, and *Arabidopsis* lacking autophagy shows UVB sensitivity. Therefore, autophagy plays an important role in UVB resistance.

研究分野：植物環境科学

キーワード：紫外線UVB 植物 光回復酵素 細胞内局在 オートファジー 葉緑体 ミトコンドリア

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) 【CPD 光回復酵素のオルガネラ細胞内局在の植物種間差】UVB によって誘発される DNA 損傷の 1 つである、シクロブタン型ピリミジン二量体：cyclobutane pyrimidine dimer (CPD) の蓄積は、イネの UVB による生育障害の主要因であり、CPD を修復する CPD 光回復酵素 (PHR) の活性を増加させることでイネは UVB 耐性を獲得できる (Hidema et al. *Plant Cell*, 2000, *Plant J.*, 2007, Gideon et al. *Sci. Rep.* 2020 : 図 1 参照) ことを報告していた。したがって、太陽光の下で生命を営む植物にとって PHR は必須の酵素である。

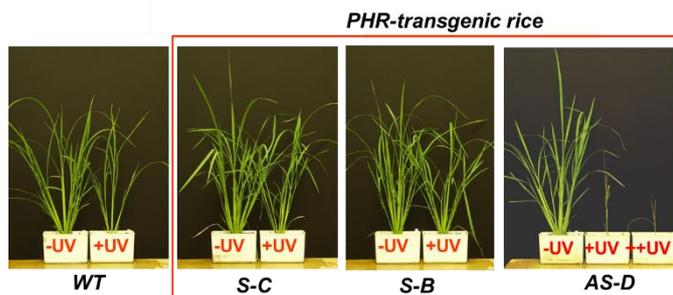


図 1. CPD 光回復酵素活性を増加 (S-B, S-C)、または抑制した (AS-D) 形質転換体イネを UVB 付加条件下で 30 日間生育させた後の植物体の写真 (Hidema et al. 2007, *Plant J.* 改変)

PHR は、有胎哺乳類を除く全ての生物が有しており、原核生物から真核生物へと進化し細胞内にミトコンドリアを有すると同時に、核とミトコンドリアへ移行する dual targeting 機能を獲得した (Yasui et al. 1992, *Mutation Res.*)。一方、葉緑体オルガネラを有する植物の PHR の細胞内局在は、双子葉モデル植物シロイヌナズナを中心に解析が進められ、シロイヌナズナにおいては、核には局在するものの、葉緑体、ミトコンドリアでは検出できないことが報告された (Kaiser et al. *Planta*, 2009)、一方我々は、イネ PHR の細胞内局在に関する生化学的、分子細胞学的解析を実施したところ、①核に 1 コピーでコードされたイネ PHR 遺伝子は発現後、核、ミトコンドリア、葉緑体に移行して機能する“triple targeting protein”であること (Takahashi M et al. 2011. *Plant J.*)、②ミトコンドリア移行は、酵母などの他の生物種とは異なり、植物の PHR においてのみ特有に保存された新規のシグナル配列を利用して移行していることを見出した (Takahashi S et al. 2014. *Plant J.*)。したがって、PHR の細胞内局在に関しては、未だ不明な点が多いものの、植物種によって異なっている可能性が考えられた。PHR は言うまでもなく、太陽光の下で生きる植物にとって必須であり、葉緑体、ミトコンドリア DNA には、光合成、呼吸に関連した重要な遺伝子がそれぞれコードされている。したがって、葉緑体、ミトコンドリアへの PHR の局在性の有無は、UVB 抵抗性に多く影響することが想定される。

(2) 【オートファジー欠損変異体は UVB 感受性を示す】

我々は、UVB 照射された葉内の細胞、オルガネラの動態を経時的に観察したところ、①UVB 照射により障害を受けたと考えられる葉緑体 (葉緑体が膨張し、形態が変化) が、選択的に液胞内に輸送される現象を見出した。これら一連の現象から、申請者らは UVB 障害応答に、細胞内分解系の 1 つで、タンパク質やオルガネラをリソソームや液胞に輸送して除去する、オートファジーが関与しているのではないかと考え、シロイヌナズナのオートファジー欠損変異体 (*atg5*, *atg7*) を用いて更なる解析を行った。その結果、*atg5*, *atg7* 変異体では、障害葉緑体の液胞への輸送が確認できないこと、オートファジー欠損変異体は、CPD 光回復酵素を欠損した変異体 (*phr*) と同様に著しい UVB 感受性を示し、PHR とオートファジーを共に欠損させた二重変異体 (*phr x atg5*) は更なる UVB 感受性を示すことを見出した (Izumi et al. *Plant Cell*, 2017)。これらの結果は、植物における UVB 抵抗性には DNA 損傷 (CPD) の修復に加え、オートファジー機能が重要な役割を演じていることを示している。

2. 研究の目的

以上の研究背景から本研究では、①イネ PHR の葉緑体移行メカニズムを明らかにすると同時に、②PHR のオルガネラ移行性に植物種間差があるのか否か？ある場合は、オルガネラ移行出来ない植物は、③具体的にどのようなオルガネラの機能障害を導き、どのような機構で UVB に対応しているのか？特にそのオルガネラ機能障害とオートファジーに着目して、UVB 抵抗性との関連を解析する。そして太陽光の下で生きる植物のオルガネラにおける UVB 誘発 DNA 損傷 CPD の蓄積と修復の生物学的・生理学的意義を明らかにし、PHR のオルガネラ局在からみた太陽紫外線 UVB 適応戦略、およびオルガネラでの CPD 修復機能賦与による UVB 抵抗性獲得の可能性に関して検証することを目的とする。

3. 研究の方法

(1) イネ CPD 光回復酵素の葉緑体移行シグナル配列の同定と移行メカニズムに関する研究

OsPHR (全長 506 アミノ酸残基) N 末端部分配列に Citrine を連結したコンストラクトを作製した。これらコンストラクトをイネ幼植物の葉鞘へ、パーティクルガンを用いて一過的に発現させ、

24 時間後に共焦点顕微鏡を用いて GFP の細胞内でのシグナルを観察した。そして、この一過的発現系によるディレーション解析により、シグナル配列の絞り込みを行った。また、本方法とは別に、イネの葉身、またはシロイヌナズナ葉身からプロトプラストを調製し、これらのプロトプラストへ、上記で作製した OsPHR 部分配列のコンストラクト、またシロイヌナズナ PHR (AtPHR) に GFP を連結したコンストラクトを PEG 法により導入し、24 時間後に共焦点顕微鏡を用いて GFP の細胞内でのシグナルを観察した。

(2) OsPHR が葉緑体で機能しないイネの UVB 抵抗性に関する解析

推定されたシグナル配列を他のアミノ酸に置換、または欠失させたイネ PHR 遺伝子を GFP に連結させたコンストラクトをアグロバクテリウム法により、イネに導入し、組換えイネを作製した。これら組換えイネを材料に、蛍光顕微鏡による細胞内局在解析、および抗イネ光回復酵素抗体を用いた免疫電顕法による局在性解析を行った。また、これら組換え体を材料に、人工気象器内に UVB 付加試験区、可視光試験区を設け、UVB 抵抗性生育試験を実施した。試験の方法は、これまでに報告した方法 (Hidema et al. 2007) に従って実施した。

(3) オルガネラ DNA 損傷の蓄積が、オートファジーによる障害オルガネラの除去、細胞死誘導に及ぼす影響解析

葉緑体、ミトコンドリアに蛍光タンパク質を組み込むことで、オルガネラを可視化してそれらの動態を観察できるシロイヌナズナ (Col-CT) と、Col-CT をバックグラウンドとして、シロイヌナズナ PHR を欠失した *phr/CT* 変異体、オートファジー機能を欠失した、*atg5/CT* または *atg7/CT* 変異体、および PHR およびオートファジー機能を共に欠失した二重変異体 (*phr x atg5/CT*, *phr x atg7/CT*) を材料に、UVB 照射による各オルガネラ DNA 上での CPD 蓄積量の測定、および UVB 照射によるオルガネラ障害の程度、オートファジーによるオルガネラ除去の頻度、細胞死誘発頻度を、共焦点顕微鏡を利用した細胞学的手法により解析した (Gonul et al. 2020)。なお、各オルガネラに誘発された CPD は、UV endonuclease (UV endo) を用いたサザンブロット法により解析した (Takahashi et al. 2011)。

4. 研究成果

(1) イネ PHR の葉緑体移行シグナル配列の同定と移行メカニズムに関する解析、ならびに他の植物における PHR の葉緑体移行性に関する解析

OsPHR (全長 506 アミノ酸残基) N 末端部分配列に Citrine を連結したコンストラクトを用いて、イネ幼植物の葉鞘への一過的発現系解析をした結果、OsPHR の葉緑体移行には、N 末端領域 (1-47 アミノ酸残基) が関わっている可能性を見出した。そこで、OsPHR の N 末端を削った種々の OsPHR 配列に Citrine を連結し、イネに形質転換した組換え体を材料に、OsPHR の細胞内局在を観察した。その結果、OsPHR の 1 番目から 14 番目のアミノ酸が欠失することでイネ PHR は、葉緑体に移行出来なくなり、少なくとも OsPHR の N 末端 1~14 番目までのアミノ酸配列は、葉緑体移行に必要な配列であることを見出した。さらにイネプロトプラストを用いて、OsPHR の N 末端の 1~14 アミノ酸を対象にアミノ酸に変異を導入し、葉緑体移行に必須のアミノ酸の解析を行った。その結果、葉緑体移行シグナル配列領域内の中で移行に重要なアミノ酸は、7 番目のセリンのリン酸化と、これら 9、10 番目のプロリンが重要な配列であることを突き止めた。さらにイネプロトプラストに OsPHR を形質転換したプロトプラストに小胞輸送阻害剤である BFA を処理したところ葉緑体局在が阻害された。したがって、イネ PHR は小胞輸送を介して葉緑体へ運ばれることが考察された (Otake et al. 投稿準備中)。

イネの PHR が葉緑体に移行するために必要と想定された N 末端 1~47 番目の配列を他の植物の PHR の N 末端配列と比較したものを図 2 に示した。図 2 に示すように、植物 PHR の N 末端領域の配列は、バラエティーに富んでおり、特に OsPHR の N 末端 1~14 番目の配列と高い相同性を有する他の植物の PHR は少なく、葉緑体に PHR が移行できない植物が存在している可能性が示唆された。そこで、シロイヌナズナを材料にシロイヌナズナ PHR (AtPHR) 全長、ならびに部分配列に GFP を連結したコンストラクトをイネプロトプラスト、およびシロイヌナズナプロトプラストに導入

し、GFP の細胞内局在を解析した。その結果、GFP シグナルは核、ミトコンドリアでは検出されるものの、葉緑体では検出できなかった。また、シロイヌナズナの葉身を材料に、PHR の各オルガネラにおける PHR 活性を測定したところ、GFP の蛍光観察の結果サポートする結果を得た。よって、シロイヌナズナでは AtPHR は核、ミトコンドリアへは移行して機能する

図2 イネPHRの葉緑体移行に関わるN末端配列 (1-47アミノ酸) の植物種間での比較

	1	14	47
	イネ MPPTSVSPRPTAPGPANPSPAHP...SRVRLHPG...GGKPGGPVVYMLRD		
イネ科	カモジグサ	MTP...PATVSPGPVGPALVHP...ARVRLHQGQPDAAAGARP...GPVVYMLRD	
	トウモロコシ	MP...PAIPSLVHP...SRVRLHPG...GSHIHGPVVYMLRD	
	ソルガム	MP...PASPVLVHP...SRVRLHPG...GSHIHGPVVYMLRD	
マメ科	ミヤコグサ	...MASAPSPM...SVNP...SRVRLHPG...GGRTTGPVVYMLRD	
	ダイズ	...MASTASPM...TVQP...SRVRLQPG...GGRTTGPVVYMLRD	
	ウマゴヤシ	...MATPSPPSMLPSVNSGRIRLKEGSR...KT...G...PVVYMFDR	
アオイ科	カカオ	...MASLSSPSTEPKSLPPGRIRVLEKGSQ...PL...KKG...PVVYMFDR	
ヤナギ科	ボプラ	...MASLSSPPTQNTIQVGRIRVRKEGSRGQV...GGG...PVVYMFDR	
アマ科	アマ	...MGSLSPPGNSVSNPGRIRVLEKGSQ...PT...GTG...PVVYMFDR	
ヒユ科	ホウレンソウ	...MTSKVPVPTTVQP...ERIRVLEKGSQ...N...PNG...AVVYMFDR	
オレンジ科	オレンジ	...MASLTPPSTAVQP...GRIRVLEKGSQ...DK...KRG...PVVYMFDR	
	クロニジン	...MTLTPSSTPVQS...GRIRVLEKGSQ...DH...LVG...PVVYMFDR	
セリ科	ジャガイモ	...MANAIPVVS...GRIRVVRQGSQ...P...LVG...PVVYMFDR	
	トマト	...MASAIPVVS...GRIRVVRQGSQ...P...LVG...PVVYMFDR	
バラ科	エゾヘビイチゴ	...MAANTASVQP...GRFRVLEKGSQ...KPVEPNPG...PVVYMFDR	
	モモ	...MAANSAAVQP...GRVRLKEAS...KSAGONVG...PVVYMFDR	
アブラナ科	シロイヌナズナ	...MASTVSVQP...GRIRVLEKGSQ...PLDQTVG...PVVYMFDR	

シロイヌナズナでは AtPHR は核、ミトコンドリアへは移行して機能する

ものの、葉緑体へは移行せず機能していない可能性が強く示唆され、PHR の葉緑体移行性には植物種間差があることが示唆された (Otake et al. 投稿準備中)。

(2) OsPHR が葉緑体で機能しないイネの UVB 抵抗性に関する解析

OsPHR 全長、および OsPHR の葉緑体移行シグナル配列の 1~14 番目のアミノ酸を削った部分配列を、35S プロモーターを用いて、PHR を欠失したイネに導入し、全てのオルガネラ、または核、ミトコンドリアのみで機能する組換え体イネを作製した。作製し、選抜された組換え体中で発現している PHR の発現量、オルガネラでの酵素活性を指標に、UVB 抵抗性試験を実施した。その結果、葉緑体に移行できないイネ組換え体は、明らかに UVB 照射により葉が褐色化し、光合成活性の低下、そして生育障害が認められた。一方、シロイヌナズナ等では、葉緑体への移行の有無が UVB 抵抗性に及ぼす影響を確認することは出来なかった。このことは、PHR が葉緑体に移行出来ない植物では新たな UVB 適応戦略、防御機構を兼ね備えている可能性が示唆された。

(3) オルガネラ DNA 損傷の蓄積が、オートファジーによる障害オルガネラの除去、細胞死誘導に及ぼす影響解析

これまでに我々は UVB 照射により、障害を受けた葉緑体はオートファジーにより除去される (クロロファジー) ことを、オートファジーを欠失したシロイヌナズナ変異体は UVB 感受性を示すことを報告してきた。そこで、葉緑体に PHR が局在しないシロイヌナズナを材料に、ミトコンドリアの動態も含め、UVB 照射後の細胞内の様子を観察した。その結果、UVB 照射により障害を受けた葉緑体のクロロファジーによる除去も観察されたが、UVB 強度に依存してミトコンドリアの断片化が観察された。そして、オートファジー欠失変異体では、断片化したミトコンドリアが蓄積され、その後細胞死が観察された。現時点では葉緑体の障害、またはミトコンドリアの障害のどちらが UVB 感受性に強く関係しているか否かは分からないが、いずれにしても障害を受けたオルガネラの除去は UVB 感受性に深く関与していることを見出した (Gonul et al. 2020, *Photochem. Photobiol. Sci.*, Nakamura et al. 2020, *Plant & Cell Physiol.*) 。

<引用文献>

1. Hidema, J., Kumagai, T., and Sutherland, B.M. (2000) UV radiation-sensitive norin 1 rice contains defective cyclobutane pyrimidine dimer photolyase. *Plant Cell*, **12**, 1569–78.
2. Hidema J., Taguchi T., Ono T., Teranishi M., Yamamoto K. and Kumagai T. Increase in CPD photolyase activity functions effectively to prevent growth inhibition caused by UVB radiation. *Plant J.*, 2007, **50**, 70-79.
3. Mmbando GS, Teranishi M, Hidema J. (2020) Very high sensitivity of African rice to artificial ultraviolet-B radiation caused by genotype and quantity of cyclobutane pyrimidine dimer photolyase. *Sci Rep.* 21;10(1):3158.
4. Yasui, A., Yajima, H., Kobayashi, T., Eker, A. and Oikawa, A. (1992) Mitochondrial DNA repair by photolyase. *Mutat. Res.*, 273, 231-236.
5. Kaiser G., Kleiner O., Beisswenger C. and Batschauer A. (2009) Increased DNA repair in Arabidopsis plants overexpressing CPD photolyase. *Planta*, 2009, 230, 505–515.
6. Takahashi M, Teranishi M, Ishida H, Kawasaki J, Takeuchi A, Yamaya T, Watanabe M, Makino A, Hidema J. (2011) CPD photolyase repairs ultraviolet-B-induced CPDs in all DNA-containing organelles in rice. *The Plant Journal* 66, 433-442.
7. Takahashi S., Teranishi M., Izumi M., Takahashi M., Takahashi F. and Hidema J. Transport of rice cyclobutane pyrimidine dimer photolyase into mitochondria relies on a targeting sequence located in its C-terminal internal region. *Plant J.*, 2014, **79**, 951–963.
8. Izumi M., Ishida H., Nakamura S. and J. Hidema, (2017) Entire photodamaged chloroplasts are transported to the central vacuole by autophagy. *Plant Cell*, 29, 377-394.
9. Dündar G , Teranishi M , Hidema J. (2020) Autophagy-deficient Arabidopsis mutant *atg5*, which shows ultraviolet-B sensitivity, cannot remove ultraviolet-B-induced fragmented mitochondria. *Photochem Photobiol Sci.* 19, 1717-1729.

10. Nakamura S, Hagihara S, Otomo K, Ishida H, Hidema J, Nemoto T, Izumi M. (2020) Autophagy contributes to quality control of leaf mitochondria. *Plant Cell Physiol.*62, 229-247.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 8件）

1. 著者名 Gideon S. Mmbando, Mika Teranishi and Jun Hidema	4. 巻 10
2. 論文標題 Very high sensitivity of African rice to artificial ultraviolet-B radiation caused by genotype and quantity of cyclobutane pyrimidine dimer photolyase	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1-14
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-020-59720-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 -
1. 著者名 Izumi M, Ishida H, Nakamura S, Hidema J.	4. 巻 29
2. 論文標題 Entire photodamaged chloroplasts are transported to the central vacuole by autophagy.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Cell	6. 最初と最後の頁 377-394
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1105/tpc.16.00637	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 -
1. 著者名 Nakamura S, Hidema J, Sakamoto W, Ishida H, Izumi M.	4. 巻 177
2. 論文標題 Selective elimination of membrane-damaged chloroplasts via Microautophagy.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1007-1026
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1104/pp.18.00444	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 -
1. 著者名 Zhang, L, Nakagomi Y, Endo T, Teranishi M, Hidema J, Sato S, Higashitani A.	4. 巻 11
2. 論文標題 Divergent evolution of rice blast resistance Pi54 locus in the genus Oryza.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Rice	6. 最初と最後の頁 63-75
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s12284-018-0256-8	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 -

1. 著者名 Dundar G , Teranishi M , Hidema J.	4. 巻 19
2. 論文標題 Autophagy-deficient Arabidopsis mutant atg5, which shows ultraviolet-B sensitivity, cannot remove ultraviolet-B-induced fragmented mitochondria.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Photochem Photobiol Sci.	6. 最初と最後の頁 1717-1729
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1039/c9pp00479c	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 -

1. 著者名 Kikuchi Y, Nakamura S, Woodson JD, Ishida H, Ling Q, Hidema J, Jarvis RP, Hagihara S, Izumi M.	4. 巻 183
2. 論文標題 Chloroplast Autophagy and Ubiquitination Combine to Manage Oxidative Damage and Starvation Responses.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiol.	6. 最初と最後の頁 1531-1544
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.20.00237.	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 -

1. 著者名 Nakamura S, Hagihara S, Otomo K, Ishida H, Hidema J, Nemoto T, Izumi M.	4. 巻 62
2. 論文標題 Autophagy contributes to quality control of leaf mitochondria.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 229-247
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa162.	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 -

1. 著者名 Yoshiyama KO, Aoshima N, Takahashi N, Sakamoto T, Hiruma K, Saijo Y, Hidema J, Umeda M, Kimura S.	4. 巻 103
2. 論文標題 SUPPRESSOR OF GAMMA RESPONSE 1 acts as a regulator coordinating crosstalk between DNA damage response and immune response in Arabidopsis thaliana.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Mol Biol.	6. 最初と最後の頁 321-340
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11103-020-00994-0.	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8件（うち招待講演 5件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 Jun Hidema and A. Takahashi
2. 発表標題 Combined effects of microgravity and UVB radiation on plant.
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 日出間純
2. 発表標題 微小重力環境は、植物の紫外線障害・修復・応答に影響を及ぼすのか？
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Gonul Dundar、原遵、小松千春、小川裕雅、高橋有希、寺西美佳、日出間純
2. 発表標題 植物の核・ミトコンドリア・葉緑体DNA上のCPD蓄積とUVB感受性
3. 学会等名 日本放射線影響学会第61回大会 ワークショップ：高次の紫外線障害における修復機構（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Gideon S. Mmbando, Mika Teranishi and Jun Hidema
2. 発表標題 African rice species (<i>O. glaberrima</i> , <i>O. barthii</i> and <i>O. sativa</i>) exhibit hypersensitivity to UVB radiation caused by lower specific activity and amount of CPD photolyase
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 Hidema J.
2. 発表標題 Biological significance of CPD photolyase in rice grown under natural sunlight: UVB sensitivity and gene expression and subcellular localization of CPD photolyase
3. 学会等名 Symposium entitled DNA repair since the Nobel Prize, European Society of Photobiology Congress (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Hidema J
2. 発表標題 UVB-induced damage and its protection in plant, UVR8-dependent and -independent responses
3. 学会等名 International Symposium on Plant Photobiology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Mamoru Hara, Yuki Takahashi, Mika Teranishi, Kana Miura, Sakuya Nakamura, Masanori Izumi, Jun Hidema
2. 発表標題 Identification of chloroplast target sequence of rice CPD photolyase and the sequence comparison between plant species
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 Gonul Dundar, Sakuya Nakamura, Masanori Izumi, Jun Hidema
2. 発表標題 CPD accumulation is not directly related to induction of autophagy machinery
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 大西 武雄、松本 英樹、甲斐 倫明、宮川清、柿沼志津子、西村恭昌、近藤隆	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 304
3. 書名 放射線医科学の事典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

東北大学大学院生命科学研究科研究成果 https://www.lifesci.tohoku.ac.jp/research/results/detail---id-49255.html 東北大学大学院生命科学研究科分子遺伝生理発表論文 http://www.ige.tohoku.ac.jp/genome/MGP/publications.html 東北大学大学院生命科学研究科研究成果 https://www.lifesci.tohoku.ac.jp/ 東北大学大学院生命科学研究科分子遺伝生理発表論文 http://www.ige.tohoku.ac.jp/genome/index2.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
研究 分 担 者	佐藤 修正 (Sato Shusei) (70370921)	東北大学・生命科学研究科・教授 (11301)	

	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	泉 正範 (Izumi Masanori) (80714956)	東北大学・学際フロンティア研究所・助教 (11301)	

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
---------	---------