

平成21年4月21日現在

研究種目：基盤研究 (B)
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18370013
 研究課題名 (和文) クロロフィル代謝の総合的研究
 研究課題名 (英文) Study on chlorophyll metabolism
 研究代表者
 田中 歩 (TANAKA AYUMI)
 北海道大学・低温科学研究所・教授
 研究者番号：10197402

研究成果の概要：

クロロフィルは光合成の中心的な機能を担う分子である。この分子は、アミノ酸の一種であるグルタミン酸から作られる。また、クロロフィルは危険な分子であるため、老化時には安全な分子に転換される。本研究ではこのようなクロロフィルの代謝経路と代謝調節機構の解明に取り組んだ。また、クロロフィル代謝経路は、クロロフィルを必要な時に合成し、不要な時に分解するだけでなく、細胞死など多様な生理機能を担っていることを見出した。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	3,800,000	1,140,000	4,940,000
2007年度	3,600,000	1,080,000	4,680,000
2008年度	3,600,000	1,080,000	4,680,000
年度			
年度			
総計	11,000,000	3,300,000	14,300,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・植物分子生物・生理学

キーワード：クロロフィル、代謝、酵素、常緑、細胞死

1. 研究開始当初の背景

クロロフィルはテトラピロール構造をもつ分子であり、青色と赤色に特徴的な吸収を持っている。19世紀の末に、緑藻と好気性細菌を用いた巧妙な実験によって、クロロフィルが吸収する波長の光を照射した時に、光合成による酸素発生が活発に行われることが示され、クロロフィルが光合成の光エネルギー捕捉に中心的な役割を担っていることが示された。このようなクロロフィルは、有機化学の興味深い研究対象となり、その構造の解明や化学合成が早くから

取り組まれ、クロロフィル代謝研究の基盤が形成された。ヘムはクロロフィルと同じく、テトラピロール構造をしており、一部の代謝経路が共通している。クロロフィル代謝研究に先立ち、ヘム代謝の研究が始められた。ヘムの代謝異常によって引き起こされるポルフィリン症の解明が、その大きな動機であった。しかし、クロロフィル代謝には、ヘム代謝にはない経路が存在する。この経路の解明を目指し、1950年代に入ると、遺伝学的な手法による研究が行われた。クロレラ等の緑藻を X 線によって変異を起

こし、その変異株が蓄積するテトラピロール中間体を同定し、代謝経路を推定する手法である。これらの研究によって、1950-1960年にかけて、クロロフィルの合成経路がほぼ確定した。この代謝経路を基盤に、*in vitro*での酵素活性の測定法が確立し、反応機構の研究がはじめられた。しかし、クロロフィル代謝経路の酵素の同定は困難を極め、生化学的手法によって成功したものは、わずかな酵素に限られた。この事態を根本的に解決したのは、光合成細菌を用いた分子遺伝学的解析である。ある種の光合成細菌は、**Photosynthesis gene cluster**を持っており、この中にほとんどのクロロフィル合成酵素の遺伝子が存在していた。これらの遺伝子を破壊し、蓄積する中間体を調べることで、酵素遺伝子が同定された。一方、植物は、クロロフィルb合成や好氣的経路、分解経路など、光合成細菌にはない独自の代謝経路を持っている。これらの経路と酵素遺伝子は、生化学的手法やシロイヌナズナやクラミドモナスを用いた分子遺伝学的手法によって同定された。このようにして、クロロフィル代謝の遺伝子が決定され、代謝経路が確立した(2005年)。一方、これらの研究と並行して、テトラピロールの代謝調節の研究が続けられている。

これら一連の研究により、クロロフィル代謝の概要が明らかになったと考えられた。しかし、近年、クロロフィル代謝がクロロフィル分子の合成分解以外に、細胞死や常緑化、シグナル伝達など、多様な生理的機能を持っていることが報告されてきた。また、クロロフィル分解系も、単に不要な分子を分解するのではなく、植物の障害回避機構の一つとして捉えられてきた。これらの研究を背景に、クロロフィル代謝の考え方が大きく変わってきた。クロロフィル代謝は、我々が想像していた以上に、多くの現象と関わっており、植物の様々な現象をクロロフィル代謝の視点で捉え直す必要がでてきた。また、クロロフィル代謝の農学的応用も、除草剤以外に、新しい展開を示してきた。

2. 研究の目的

以上のような研究動向のなかで申請者は、

- (1) クロロフィル代謝に関わる遺伝子の単離同定
- (2) 成果を基にクロロフィル代謝経路の確定
- (3) クロロフィル代謝の調節機構
- (4) クロロフィル代謝中間体の流れ
- (5) クロロフィル代謝の生理的役割を解明することを本基盤研究の目的として3年間取り組んだ。

3. 研究の方法

本研究は、下記の方法を基本的な方針とした。

クロロフィル代謝系の網羅的解析を行うため、EMSで変異処理したシロイヌナズナの変異株、葉緑体移行タンパク質変異株(理化学研究所提供)、バイオフィンフォマティクスによって推定された遺伝子のタグライン(タグラインがない場合は発現を抑えた形質転換株)の種子を発芽させ、成熟葉と暗所で一定時間強制老化させた老化葉の色素(クロロフィルとその全ての代謝中間体)を高速液体クロマトグラフィーで分析した。得られた変異株、形質転換体、遺伝子の解析を行った。

4. 研究成果

(1) クロロフィル代謝に関わる遺伝子の単離同定課題に関しては、バイオフィンフォマティクスを利用した、酵素遺伝子同定のツールを開発し、実際にこれを用いてシアノバクテリアのジビニル還元酵素など不明な酵素遺伝子を同定した。このように、多くの成果を上げたが、依然未同定な代謝酵素遺伝子を残している。特に、**Mg-dechelata**はクロロフィル分解の中心的な役割を担っており、この酵素の同定は、今後の大きな問題である。

(2) クロロフィル代謝経路の確定に関しては、分解経路が依然不明のまま残されている。これに関しては、海外の研究者が従来とは違う新しい代謝経路の解明に迫っており、また我々の研究室も分解経路の多様性と局在性の解明の糸口をつかんだと考えている。今後1~2年でクロロフィル分解経路の全貌が明らかになるであろう。

(3) クロロフィル代謝の調節機構は大きな前進があった。**CAO**の安定化による調節機構が解明されると同時に、このシステムが葉緑体で一般的に働いていることを示唆する結果を得た。また分解系全体を司ると予想される遺伝子を同定した。特に、我々が同定した分解系全体に還元力を供給すると予想される新規フラビンタンパク質に関しては、今後の大きな研究の発展が期待される。

(4) クロロフィル代謝中間体の流れに関しては、さまざまな変異株におけるクロロフィル代謝中間体のデータベースの蓄積と、中間体の細胞内局在性の解明を目指し共焦点顕微鏡の利用などで解析を始めている。これは、クロロフィル代謝の中心的課題であるが、明快に方針は提示されていない。新しいアイデアを含めた、今後の展開に期待したい。

(5) クロロフィル代謝の生理的役割に関

しては、常緑化を中心に多くの成果が得られた。**Chlorophyll b reductase** だけでなく、他の遺伝子による制御も明らかになりつつある。一方、**CAO** を変異させ、光化学系の色素組成を変えた形質転換株は、機能的常緑化能が獲得された。これは、今後の農学的利用に大きな展望を開くものである。

このように、基盤研究 (B) の成果は期待を上回るものであり、多くの研究成果を上げることができたと同時に、今後の研究方向に多くの示唆を与えるものであった。今後は、これらの研究成果を背景に、クロロフィル代謝の基盤的研究を進めると同時に、クロロフィル代謝を利用した応用研究にも積極的に取り組んでいきたいと考えている。

クロロフィル代謝研究を進める過程で、クロロフィル代謝が多くの細胞プロセスと密接な関係を持っていることを実感した。例えば、クロロフィル代謝調節の研究の過程で、この調節が葉緑体 **Clp** プロテアーゼによって行われていることと、**Clp** プロテアーゼの分解認識配列を見出した。このことによって、単にクロロフィル代謝調節だけでなく、他の葉緑体タンパク質の蓄積調節機構の解明にもつながると考えられる。またクロロフィルの分解過程を研究していると、鉄硫黄クラスター形成にかかわっていると考えられている、**SUF** タンパク質が浮かび上がってきた。**SUF** タンパク質は、鉄硫黄クラスター形成だけでなく、鉄の供給や、他の生物学的機能を持っていることが期待されている。われわれの研究が、**SUF** タンパク質の多機能性の解明に寄与することが期待される。一方、代謝経路の分子遺伝学的変化を行う過程で、光化学反応中心における、電子・エネルギー伝達と光傷害の解明に、有効な実験系の提供に至った。また、クロロフィル代謝を改変する事で、二酸化炭素固定の最初の反応を担う **RuBPCase** の安定化と光合成機能の維持を引き起こすことができた。これは、光合成全体の形成分解調節に新しい考えを提供するかもしれない。

このように、研究を進めていく過程で、クロロフィル代謝は細胞内の多くのプロセスと密接な関係を持っていることを実感した。また、クロロフィル代謝研究は、細胞内の生理的生化過程とかかわっているだけでなく、光合成の進化や光合成の機構そのものの理解へもつながっていった。さらに、農学的应用の可能性も浮かび上がってきた。これは、クロロフィル色素代謝という小さな窓から、細胞機能、進化、応用など生物全体を広く眺めることとなり、大変楽しい作業である。これは、クロロフィル代謝研

究の本質的な姿と考えている。クロロフィル代謝の研究が、何故このような構造を持っているのかは大変興味深い課題である。これは、クロロフィル代謝研究の階層性から検討する必要がある。すなわち、クロロフィル代謝研究を一般的な課題まで掘り下げると、様々な過程と深く関連して行くとするものである。この「クロロフィル代謝研究の構造」の解明は、今後の重要な課題にしたいと考えている。この視点を大切に、これからの研究に取り入れたいと考えている。

本研究を進めていくにあたり、ともに研究を進めていただいた研究室の皆さんに心より感謝する。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 24 件)

1. Kobayashi Y, Kanesaki Y, Tanaka A, Kuroiwa H, Kuroiwa T, Tanaka K.(2009) Tetrapyrrole signal as a cell-cycle coordinator from organelle to nuclear DNA replication in plant cells. Proc Natl Acad Sci U S A. 106:803-807、査読有り
2. Tomo T, Akimoto S, Ito H, Tsuchiya T, Fukuya M, Tanaka A, Mimuro M.(2009) Replacement of chlorophyll with di-vinyl chlorophyll in the antenna and reaction center complexes of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803: Characterization of spectral and photochemical properties. Biochim Biophys Acta. 1787:191-200、査読有り
3. Sato, Y, Morita, R, Katsuma, S, Nishimura, M, Tanaka, A and Kusaba, M (2009) Two Short-Chain Dehydrogenase/Reductases, NON-YELLOW COLORING 1 and NYC1-LIKE, are Required for Chlorophyll b and Light-Harvesting Complex II Degradation during Senescence in Rice. Plant J 57:120-131、査読有り
4. 田中 歩, 田中 亮一 (2008) クロロフィル代謝、植物の生長調節 43:95-105、査読有り
5. Mochizuki N, Tanaka R, Tanaka A, Masuda T and Nagatani A (2008) The steady-state level of Mg-protoporphyrin IX is not a determinant of plastid-to-nucleus signaling in Arabidopsis. Proc Natl Acad Sci U S A 105: 15184-15189、査読有り
6. Yamasato A, Tanaka R, Tanaka A (2008) Loss of the N-terminal domain of chlorophyllide a oxygenase induces

- photodamage during greening of Arabidopsis seedlings. BMC Plant Biology 8, Article No.64、査読有り
7. Kanematsu S, Sakuraba Y, Tanaka A, Tanaka R (2008) Characterization of Arabidopsis Mutants Defective in the Regulation of Chlorophyllide a Oxygenase. Photochem Photobiol Sci., 7:1196-1205、査読有り
 8. Yokono, M., Akimoto, S. and Tanaka A.(2008) Seasonal changes of excitation energy transfer and thylakoid stacking in the evergreen tree *Taxus cuspidata*: How does it divert excess energy from photosynthetic reaction center? Biochimica et Biophysica Acta. 1777:379-387、査読有り
 9. Ito H., Yokono M., Tanaka R. and Tanaka A. (2008) Identification of a novel vinyl reductase gene essential for the biosynthesis of monovinyl chlorophyll in synechocystis sp. PCC6803. *J. Biol. Chem.* 283(14): 9002-9011、査読有り
 10. Sakuraba Y, Yamasato A, Tanaka R, and Tanaka A (2008) Analysis of the N-terminal domain of chlorophyllide a oxygenase by random mutagenesis. Photosynthesis. Energy from the Sun: 14th International Congress on Photosynthesis, 1049-1054、査読有り
 11. Nagata N., Tanaka R. and Tanaka A. (2007) The Major Route for Chlorophyll Synthesis Includes [3,8-divinyl]-chlorophyllide a Reduction in Arabidopsis thaliana. Plant Cell Physiol 48: 1803-1808、査読有り
 12. Sakuraba Y., Akihiro Yamasato A., Tanaka R. and Tanaka A. (2007) Functional analysis of N-terminal domains of Arabidopsis chlorophyllide a oxygenase. Plant Physiol Biochem. 45:740-749、査読有り
 13. Moharekar, S., Moharekar, S., Tanaka R., Ogawa, K.I., Tanaka A. and Hara, T. (2007) Great promoting effect of high irradiance from germination on flowering in Arabidopsis thaliana – a process of photo-acclimation. Photosynthetica 45(2): 259-265、査読有り
 14. Kusaba M, Ito H, Morita R, Iida S, Sato Y, Fujimoto, M., Kawasaki S, Tanaka R, Hirochika H, Nishimura M, Tanaka A (2007) Rice NON-YELLOW COLORING1 Is Involved in Light-Harvesting Complex II and Grana Degradation during Leaf Senescence. Plant Cell 19(4)1362-1375、査読有り
 15. Tanaka A. (2007) Photosynthetic activity in winter needles of the evergreen tree *Taxus cuspidata* at low temperatures. Tree physiology. 27,641-648、査読有り
 16. Takahashi, H. Watanabe, A. Tanaka A. Hashida, S. Kawai-Yamada, M. Sonoike, K. and Uchimiya, H (2006) Chloroplast NAD Kinase is Essential for Energy Transduction Through the Xanthophyll Cycle in Photosynthesis Plant Cell Physiol., 47: 1678 – 1682、査読有り
 17. Satoh, S. and Tanaka A. (2006) Identification of Chlorophyll a Oxygenase in Prochlorococcus Genome by Comparative Genomic Approach. Plant Cell Physiol. 47(12)1622-1629、査読有り
 18. P. D., Aarti, Tanaka R. and Tanaka A. (2007) High Light inhibits Chlorophyll Biosynthesis at the Level of 5-Aminolevulinate Synthesis during Deetiolation in Cucumber (*Cucumis sativus*) Cotyledons. Photochemistry and Photobiology. 83(1):171-176、査読有り
 19. Tanaka R. and Tanaka A. (2007) Tetrapyrrole Biosynthesis in Higher Plants. Annual Review of Plant Biology. 58:321-346、査読有り
 20. Nakagawara, E., Sakuraba, Y., Yamasato, A., Tanaka R. and Tanaka A. (2007) Clp Protease Controls Chlorophyll b Synthesis by Regulating the Level of Chlorophyllide a Oxygenase. The Plant Journal. 49(5):800-809、査読有り
 21. Hirashima, M., Satoh, S., Tanaka R. and Tanaka A. (2006) Pigment shuffling in antenna systems achieved by expressing prokaryotic chlorophyllide a oxygenase in Arabidopsis. J. Biol. Chem. 281(22): 15385-15393、査読有り
 22. Tanaka A. and Tanaka R. (2006) Chlorophyll metabolism. Current Opinion in Plant Biology. 9:248-255、査読有り
 23. P. D., Aarti, Tanaka R. and Tanaka A. (2006) Effects of oxidative stress on chlorophyll biosynthesis in cucumber (*Cucumis sativus*) cotyledons. Physiol. Plant. 128:186-197、査読有り
 24. Tanaka A. and Tanaka R. (2006) Chlorophyll metabolism. Current Opinion in Plant Biology. 9:248-255、査読有り
- [学会発表] (計 3 5 件)
1. 中島沙織、伊藤寿、草場信、田中亮一、田中歩；シロイヌナズナのクロロフィル b 還元酵素の生理機能解析、第 50 回日本植物生理学会年会、2009 年 3 月 23 日、名古屋大学
 2. 長谷川博之、伊藤寿、田中亮一、田中歩；クロロフィル分解の中間体を蓄積する変異株の解析、第 50 回日本植物生理学

- 会年会、2009年3月23日、名古屋大学
3. 小林勇氣, 兼崎友, 田中歩, 黒岩晴子, 黒岩常祥, 田中寛; オルガネラ-核間に存在する DNA 複製協調機構の解析、第 50 回日本植物生理学会年会、2009年3月23日、名古屋大学
 4. Ayumi Tanaka; Regulation of chlorophyll metabolism. International symposium, BACTERIA made ORGANELLES made EUKARYOTIC CELLS, November 29-30, 2008, University of Tokyo, Tokyo, Japan
 5. Ayumi Tanaka; Regulation of chlorophyll cycle. Japanese-Finnish Seminar 2008, Genomics and Molecular Mechanisms of Regulation in Photosynthetic Organisms, October 28- November 1, 2008, Helsinki, Finland
 6. Ayumi Tanaka; Regulation and function of the chlorophyll cycle. Japan-Swiss workshop: Photosynthetic adaptation and chloroplast dynamics, October 7-12, 2008, Hotel Fujita, Nara, Japan
 7. Ayumi Tanaka; Regulation and function of chlorophyll metabolism. Gordon Research Conferences, Mitochondria & Chloroplasts, August 10-15, 2008, Biddeford, ME, USA
 8. 加登一成, 田中亮一, 田中歩, 保坂秀夫; ラン藻 *Synechocystis* sp. PCC 6803 由来プロトポルフィリノーゲン IX オキシダーゼ遺伝子の探索、第 49 回日本植物生理学会年会、2008年3月20日~22日、札幌コンベンションセンター
 9. 伊藤寿, 横野牧生, 田中亮一, 田中歩; 全ゲノムの比較によるラン藻のジビニルクロロフィル還元酵素の同定と解析、第 49 回日本植物生理学会年会、2008年3月20日~22日、札幌コンベンションセンター
 10. 兼松慧, 櫻庭康仁, 田中亮一, 田中歩; クロロフィルド a オキシゲナーゼ (CAO) の蓄積制御機構に異常のあるシロイヌナズナ変異体の解析、第 49 回日本植物生理学会年会、2008年3月20日~22日、札幌コンベンションセンター
 11. 堀江裕紀子、伊藤寿、草場信、田中亮一、田中歩; シロイヌナズナのクロロフィル b 還元酵素の機能解析、第 49 回日本植物生理学会年会、2008年3月20日~22日、札幌コンベンションセンター
 12. 櫻庭康仁, 田中亮一, 田中歩; クロロフィルド a オキシゲナーゼの蓄積量を調節する内部配列の解析、第 49 回日本植物生理学会年会、2008年3月20日~22日、札幌コンベンションセンター
 13. Ayumi Tanaka; Regulation of chlorophyll metabolism by protease and a degradation signal sequence., 2nd International Conference on Trends in Cellular and Molecular Biology. January 5-7, 2008, New Delhi, India
 14. Ayumi Tanaka; Function and regulation of chlorophyll cycle in Arabidopsis., 7th International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptor in Photosynthetic Organisms, December 10, 2007, Kyoto TELLSA, Kyoto, Japan
 15. Hisashi Ito, Makio Yokono, Ryouichi Tanaka and Ayumi Tanaka; Identification of a divinyl chlorophyll reductase gene in cyanobacteria by bioinformatics analysis and reverse genetics. , 7th International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptor in Photosynthetic Organisms, December 9-14, 2007, Kyoto TELLSA, Kyoto, Japan
 16. Yasuhito Sakuraba, Ryouichi Tanaka and Ayumi Tanaka; A short sequence in the N-terminal domain of chlorophyllide a oxygenase regulates its accumulation., 7th International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptor in Photosynthetic Organisms, December 9-14, 2007, Kyoto TELLSA, Kyoto, Japan
 17. R. Tanaka, T. Nagane, F. Myouga, R. Motohashi, K. Shinozaki and A. Tanaka; HPLC-based screening for pigment metabolism mutants in Arabidopsis thaliana., 7th International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptor in Photosynthetic Organisms, December 9-14, 2007, Kyoto TELLSA, Kyoto, Japan
 18. N. Mochizuki, R. Tanaka, A. Tanaka, T. Masuda, A. Nagatani; Relationships between the plastid signal, tetrapyrrole intermediates, ROS and ABA., 7th International Conference on Tetrapyrrole Photoreceptor in Photosynthetic Organisms, December 9-14, 2007, Kyoto TELLSA, Kyoto, Japan
 19. 田中歩; クロロフィルの多様性と代謝系研究の新しい流れ、日本植物学会第 71 回大会、2007年9月7日、東京理科大学野田キャンパス
 20. Tomohiro Nagane, Ryouichi Tanaka, Ayumi Tanaka; Analysis of an Arabidopsis mutant that accumulates 7-hydroxymethyl chlorophyll a, 14th International Photosynthesis Congress, July 21-27, 2007, Glasgow, UK
 21. Yasuhito Sakuraba, Ryouichi Tanaka and Ayumi Tanaka; A short sequence in the N-terminal domain of chlorophyllide a oxygenase regulates its accumulation., 14th International Photosynthesis Congress,

- July 21-27, 2007, Glasgow, UK
22. Ayumi Tanaka; Function and Regulation of Chlorophyll Cycle. The 14th Annual Meeting of the Korea Society of Photoscience. (Plenary Lecture), 2007, 6.7-8, Pusan National Univ., Korea
 23. 堀江裕紀子, 長根智洋, 伊藤寿, 草場信, 田中亮一, 田中歩; シロイヌナズナのクロロフィル b 還元酵素遺伝子 (NYC1) 変異体の解析、第 48 回日本植物生理学会年会、シロイヌナズナのクロロフィル b 還元酵素遺伝子 (NYC1) 変異体の解析、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 28-30 日、愛媛大学
 24. 兼松慧、櫻庭康仁、田中亮一、田中歩; クロロフィルド a オキシゲナーゼの局在および分解機構の解析、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 28-30 日、愛媛大学
 25. 櫻庭康仁、田中亮一、田中歩; クロロフィルド a オキシゲナーゼの蓄積制御機構のドメイン機能解析、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 28-30 日、愛媛大学
 26. 横野牧生、岸本純子、田中歩、秋本誠志; 常緑樹イチイにおける励起エネルギー移動過程の季節変化、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 28-30 日、愛媛大学
 27. 伊藤寿、田中亮一、田中歩; Synechococcus WH8102 の光化学系の形質転換、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 29 日、愛媛大学
 28. 長根智洋、田中亮一、平島真澄、田中歩; 7-ヒドロキシメチルクロロフィル a を蓄積するシロイヌナズナ変異体の解析、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 28-30 日、愛媛大学
 29. 菅原誠、田中亮一、澤進一郎、田中歩; シロイヌナズナの葉緑体プロテアーゼ Chlorina5 の変異体の解析、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 28-30 日、愛媛大学
 30. 望月伸悦、田中亮一、田中歩、増田建、長谷あきら; プラスチドシグナル伝達におけるテトラピロール中間体と GUN5 の役割、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 28-30 日、愛媛大学
 31. 田中歩、草場信、田中亮一; クロロフィル代謝とチラコイド膜の形成、第 48 回日本植物生理学会年会、2007 年 3 月 28-30 日、愛媛大学
 32. Yasuhito Sakuraba, Ryouichi Tanaka and Ayumi Tanaka; Analysis of regulation mechanism of chlorophyllide a oxygenase. Japanese-Finnish seminar 2006 “Molecular mechanisms for regulation of photosynthetic

- organisms under stressed conditions”, 2006.10.31, Hotel Fujita, Nara, Japan
33. Ryouichi Tanaka and Ayumi Tanaka; Isolation of *Arabidopsis* mutants that have defects in pigment metabolism during leaf senescence by an HPLC-based screening method. Japanese-Finnish seminar 2006 “Molecular mechanisms for regulation of photosynthetic organisms under stressed conditions”, 2006.10.30, Hotel Fujita, Nara, Japan
 34. Aarti P.D., Ryouichi Tanaka, Hisashi Ito and Ayumi Tanaka; Effects of high light stress on chlorophyll biosynthesis pathway. Japanese-Finnish seminar 2006 “Molecular mechanisms for regulation of photosynthetic organisms under stressed conditions”, 2006.10.31, Hotel Fujita, Nara, Japan
 35. 田中歩、佐藤壮一郎; 光合成細胞の進化と細胞内共生、日本進化学会 2006 年度大会、2006 年 8 月 31 日、国立オリンピック記念青少年総合センター

〔図書〕 (計 1 件)

1. 池内昌彦, 伊藤繁, 鹿内利治, 園池公毅, 田中歩, 村岡裕由, 三宅親弘、編: 光合成研究法、北海道大学低温科学研究所紀要「低温科学」第 67 巻、全 627 ページ、2009 年 3 月 31 日発行

〔その他〕

ホームページ

<http://www.lowtem.hokudai.ac.jp/plantadapt/ayumi/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

田中 歩 (TANAKA AYUMI)
北海道大学・低温科学研究所・教授
研究者番号: 10197402

(2) 研究分担者

田中 亮一 (TANAKA RYOUICHI)
北海道大学・低温科学研究所・助教
研究者番号: 20311516