

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 9 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24370017

研究課題名(和文)クロロフィル代謝の統合的理解と新展開

研究課題名(英文) Study on the chlorophyll metabolism from enzymatic, applicable and evolutionary aspects

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,200,000円

研究成果の概要(和文)：クロロフィル代謝は植物にとって必須の代謝系である。本研究では、クロロフィル代謝に関わる全遺伝子の同定、調節機構の解明、クロロフィル代謝の多機能性の解明、クロロフィル代謝経路の誕生と進化の解明、応用研究への展開を目的に研究を進めた。その結果、クロロフィル代謝で、最後まで不明であった酵素、Mg-脱離酵素の同定に成功した。一方、進化の過程でどのように新しい代謝系が誕生するかは、生物進化の中心的な課題である。この課題にクロロフィル代謝経路を材料に進めた。その結果、酵素が持っている広い基質特性と柔軟な反応性が、新しい代謝経路の誕生に重要な役割を担っていることを見出した。

研究成果の概要(英文)：Chlorophyll metabolism is indispensable for photosynthetic organisms. This metabolic pathway is responsible not only for synthesis and degradation of chlorophyll molecules but also for other physiological processes. In this study, we focus on the following topics: (1) identification of chlorophyll metabolic enzymes; (2) regulation of chlorophyll metabolism; (3) multi-function of chlorophyll metabolism; (4) evolution of chlorophyll metabolism; (5) agricultural application. Especially, we have succeeded in identification of Mg-dechelataase which removes central Mg from chlorophyll. This is the last unidentified enzyme of chlorophyll degradation. How a new metabolic pathway has appeared during evolution is a major biological question. We showed that one of the promiscuous activities of the ancestral enzymes have become the main activity of the present enzyme during evolution. We proposed the importance of enzyme promiscuous activity for acquiring a new metabolic pathway.

研究分野：植物生理学

キーワード：色素体機能 光合成

1. 研究開始当初の背景

クロロフィル代謝は、50年以上にわたる研究によって大きく発展してきた。

クロロフィル合成経路に関しては、2007年に最終的な経路が確定した (Plant Cell Physiol, 2007)。

代謝酵素に関しては、分子遺伝学やバイオインフォマティクスなどを利用して活発に研究が行われ、その結果クロロフィル合成経路の最後の未同定酵素である Divinyl reductase が 2005 年に、さらにクロロフィルサイクルの最後の未同定酵素 7-hydroxymethyl chlorophyll a reductase が 2011 年に同定された。残る未同定の遺伝子は分解に関わる Mg 脱離酵素 (Mg-dechelatase) だけであり、この同定が待たれる。

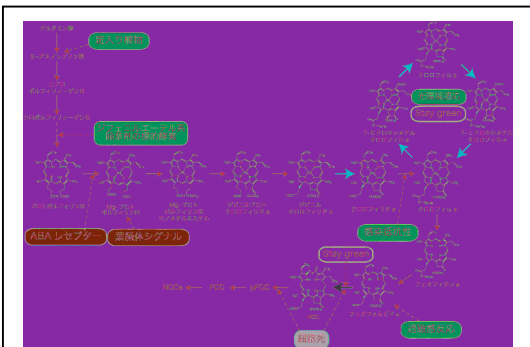


図1 クロロフィル代謝経路とその生理的機能
クロロフィル代謝は、単にクロロフィルの合成と分解だけでなく、図で示したように様々な生理的現象と深く関わっており、また農学的な応用も試みられている。赤い矢印→は応募者が同定した酵素を示す。

代謝調節に関しては、我々は分解シグナル (デグロン) (Plant Cell 2005, JBC 2010) や Lil3 (PNAS 2010) による酵素の安定化を介したクロロフィル合成調節を明らかにし、他のグループも Flu 因子による ALA 合成調節など幾つかの機構を提案してきた。しかし、どのようにしてクロロフィルの全体量を調節しているのかなど、本質的な機構の理解には至っていない。

一方、クロロフィル代謝経路の確定や酵素の同定と前後して、クロロフィル代謝の新たな研究が始まった。その一つは、クロロフィル代謝の多機能性である。従来、クロロフィル代謝の役割は、必要な時に合成し、不要になったら分解することだけと考えられてきた。しかし近年、クロロフィル代謝は様々な生理的役割を担っていることが知られてきた (図1)。我々もクロロフィル分解中間体であるフェオフォルビド a が細胞死を誘導することを明らかにした (PCP 2009)。

クロロフィル代謝の進化も多く研究者の興味を引いてきた。我々もクロロフィル代謝と光合成の進化の新しいシナリオを提案した (PNAS 2011)。さらに、我々はクロロフィル代謝を改変することで、Stay green 植物の作成に成功し、応用研究へと展開し始めた。

2. 研究の目的

クロロフィル代謝に関して、背景に示したような多くの課題が提示されてきた。しかもこれらの課題は互いに強い関連があることがわかってきた。例えば、酵素の生化学的研究を進めていくと代謝系の進化の問題と関連し、調節機構の解明のなかで応用への展開が可能になった。また、これらの課題に取り組む解析手法には多くの共通点があった。

一方で我々は、クロロフィル代謝の全容を解明することで、代謝とは何かとの問いに初めて答えられると考えるようになった。これらを踏まえ、本研究では、①クロロフィル代謝に関わる全遺伝子の同定、②調節機構の解明、③クロロフィル代謝の多機能性の解明、④クロロフィル代謝経路の誕生と進化の解明、⑤応用研究への展開、に取り組み、クロロフィル代謝研究の基盤を整備すると同時に、全面的に展開することを試みた。これらの研究を通じて、クロロフィル代謝にとどまらず、代謝研究の課題を明らかにし、新しい代謝研究の方向を提案することが本研究の目的である。

3. 研究の方法

本研究は多様な課題に取り組むため、生理学、生化学、分光学、分子生物学、分子遺伝学やバイオインフォマティクスなどあらゆる方法を採用する。研究方法の全体像は図2に示した。

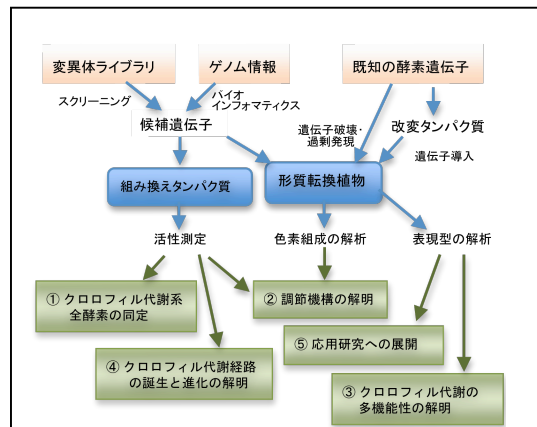


図2 研究の概略

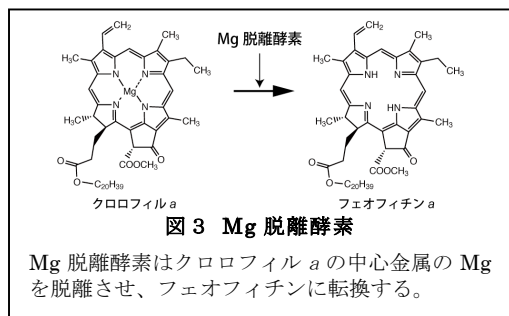
変異体ライブラリー、ゲノム情報、既知の遺伝子を出発点とし、組み替えタンパク質や形質転換植物を作成し、それらを解析することで、5つの研究目的に取り組む。

4. 研究成果

①Mg脱離酵素の同定

クロロフィル分子からの中心金属である Mg の離脱は、クロロフィル分解の最初の反応であると同時に、光化学系 II の必須分子であるフェオフィチンを供給する反応でもある。そのため、Mg 脱離酵素は光化学系の形成と分解と言う全く反対の機能を持っていると推定される。しかし長らくこの酵素が同定されなかった。この反応が酵素反応なの

か、小さな分子 (Mg-dechelating substance) による非酵素的な Mg 離脱反応か、または低 pH の特殊環境下で起こる自発的反応か、多くの仮説が提案されてきた。そこで、我々は今までの知見を集め、候補遺伝子を同定した。この遺伝子の組み換えタンパク質を作製し、

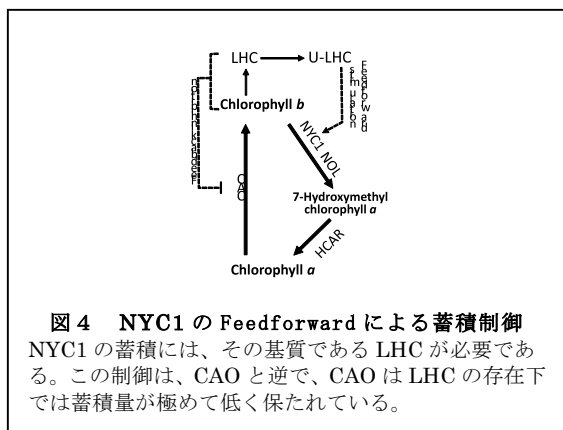


酵素活性を測ったところ、クロロフィルから Mg を離脱させる触媒機能を持っていることが示された。このことによって、クロロフィル分解の最初の反応を触媒する酵素が同定された(未発表)。

②クロロフィル b 還元酵素 NYC1 の蓄積調節機構の解明

これまでの研究により、クロロフィル b はクロロフィル a に転換されてから分解経路に入ることが明らかにされている。クロロフィル b からクロロフィル a への転換の最初のステップは、クロロフィル b 還元酵素によって触媒される。クロロフィル b 還元酵素には互いに相同性のある 2 つの酵素、NYC1 と NOL が知られている。NYC1 は老化やストレス時に発現が誘導され、クロロフィル b の分解に関与している。そこで、NYC1 の発現制御を調べた。クロロフィル b の存在しない ch1-1 変異株では、老化時に NYC1 mRNA の誘導は見られたが、NYC1 タンパク質は蓄積しなかった。また、クロロフィル蛍光を調べたところ、Fo と NYC1 タンパク質の量に高い相関が見られた。これらの実験結果から、NYC1 の蓄積にはクロロフィル b が必須であること、また、光合成として機能しない LHC の蓄積が必要であることが示され、NYC1 の蓄積は、NYC1 の基質によるフィードフォワードな制御を受けていることが解った。

③クロロフィル代謝の多機能性



クロロフィル分解中間体の一つであるフェオフィオルビド a は細胞死を引き起こすことが知られている。フェオフィオルビドによる細胞死の誘導には 2 種類あり、一つはフェオフィオルビドが光を吸収して 3 重項状態になり、それが活性酸素 (1O_2) を生み出し細胞死を誘導するもの、もう一つは光を必要とせず、おそらくフェオフィオルビドが何らかのシグナル、もしくは輸送などの阻害剤として働いていると考えられるものである。これらの結果はフェオフィオルビドを蓄積する変異株の研究から得られたものであるが、本研究によって、野生型の植物でも、フェオフィオルビドによる細胞死が見られることを明らかにした。この生理的な意義を更に調べる必要がある。(未発表)

④クロロフィル代謝経路の誕生と進化の解明

生物は多くの代謝で構成されており、これが多様な生命活動を支えている。このような代謝系がどのように誕生し、進化したのかは生物学の重要な問題である。我々はこの問いにクロロフィル代謝研究を材料に取り組んだ。

一般的に酵素は高い反応特異性と基質特異性を持っていると考えられている。しかし、我々は、酵素とは基本的には反応特性が低く、また幅広く基質を受け入れる、柔軟性がある存在と考えた。反応特性を高めると反応速度が低下するため、細胞にとって有害でなければ、多くの活性を持っていた方が有利であると考えた。この仮説を証明するため、Divinyl chlorophyll reductase (DVR) と 7-hydroxymethyl chlorophyll reductase (HCAR) の進化を調べた。その結果、HCAR は DVR から進化したこと、また DVR は DVR 活性以外に、HCAR 活性を既に持っていることを見出した。

これらの実験に基づき、我々は代謝経路の進化の機構を提案した。すなわち、酵素は多くの不要な活性 (Promiscuous activities) を持っており、この活性が進化に伴い新しい代謝経路の誕生の推進力となっているとする考え方である。この考えをクロロフィル代謝経路を対象に、さらに進めていく予定である。

⑤応用研究への展開

植物に、クロロフィル a からクロロフィル b に転換する酵素クロロフィリド a オキシゲナーゼ (CAO) の制御ドメインを無くしたものを導入すると緑を長く保つステイグリーン形質が誘導される。これをトマトで行ったところ、クロロフィル b の高い蓄積が見られた。しかし、ステイグリーン形質を誘導するかどうかは明らかにすることは出来なかった。

まとめ

本研究はクロロフィル代謝に関わる全ての

分野に取り組み、クロロフィル代謝を全面的に推進し、新しい代謝研究を拓くことを目的とした。多くの課題で研究が進展し、この目的に取り組むことが出来たと考えている。応用展開など少し不満の残るところはあるが、今後もこの方針で研究を展開していく予定である。

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 18 件)

全て査読あり

1. Yokono M, Takabayashi A, Akimoto S and Tanaka A(2015) A megacomplex composed of both photosystem reaction centres in higher plants. Nat. commun. Vol. 6, No. 6675 doi: 10.1038/ncomms7675
2. Jia T, Ito H and Tanaka A(2015) The Chlorophyll *b* Reductase NOL Participates in Regulating the Antenna Size of Photosystem II in *Arabidopsis Thaliana*. Procedia Chemistry 14: 422-427 doi:10.1016/j.proche.2015.03.057 3
3. Hu X, Makita S, Schelbert S, Sano S, Ochiai M, Tsuchiya T, Hasegawa SF, Hörtensteiner S, Tanaka A and Tanaka R(2015) Reexamination of Chlorophyllase Function Implies Its Involvement in Defense against Chewing Herbivores. Plant Physiol.167(3):660-670 doi:10.1104/pp.114.252023
4. Jia T, Ito H, Hu X and Tanaka A(2015) Accumulation of NON-YELLOW COLORING 1 protein of the chlorophyll cycle requires chlorophyll *b* in *Arabidopsis thaliana*. Plant J. 81(4):586-596 doi:10.1111/tpj.12753
5. Lin YP, Lee TY, Tanaka A and Charrng YY(2014) Analysis of an *Arabidopsis* heat-sensitive mutant reveals that chlorophyll synthase is involved in reutilization of chlorophyllide during chlorophyll turnover. Plant J. 80(1):14-26, doi: 10.1111/tpj.12611
6. Harada J, Mizoguchi T, Tsukatani Y, Yokono M, Tanaka A and Tamiaki H(2014) Chlorophyllide *a* oxidoreductase works as one of the divinyl reductases specifically involved in bacteriochlorophyll *a* biosynthesis. J Biol Chem. 289(18):12716-12726 doi: 10.1074/jbc.M113.546739.
7. Ueda M, Tanaka A, Sugimoto K, Shikanai T and Nishimura Y(2014) chlB requirement for chlorophyll biosynthesis under short photoperiod in *Marchantia polymorpha* L. Genome Biol Evol. 6(3):620-628 doi: 10.1093/gbe/evu045
8. Ito H and Tanaka A (2014) Evolution of a new chlorophyll metabolic pathway driven by the dynamic changes in enzyme promiscuous activity. Plant Cell Physiol doi: 10.1093/pcp/pct203
9. Takahashi K, Takabayashi A, Tanaka A, and Tanaka R (2014) Functional analysis of light-harvesting-like protein 3 (LIL3) and its light-harvesting chlorophyll-binding motif in *Arabidopsis*. J Biol Chem 289: 987-999 doi:10.1074/jbc.M113.525428
10. Yamada N, Tanaka A and Horiguchi T (2014) cPPB-aE is discovered from photosynthetic benthic dinoflagellates. Journal of Phycology 50(1):101-107 doi: 10.1111/jpy.12135
11. Satoh S, Mimuro M and Tanaka A (2013) Construction of a Phylogenetic Tree of Photosynthetic Prokaryotes Based on Average Similarities of Whole Genome Sequences. PLoS ONE 8(7): e70290. doi:10.1371
12. Hu X, Tanaka A and Tanaka R (2013) Simple extraction methods that prevent the artifactual conversion of chlorophyll to chlorophyllide during pigment isolation from leaf samples. Plant Methods 2013, 9:19 doi:10.1186/1746-4811-9-19
13. Kunugi M, Takabayashi A and Tanaka A (2013) Evolutionary changes in chlorophyllide *a* oxygenase (CAO) structure contribute to the acquisition of a new light-harvesting complex in *Micromonas* J. Biol. Chem. 288:19330-19341, doi:10.1074/jbc.M113.462663
14. Takabayashi A, Kadoya R, Kuwano M, Kurihara K, Ito H, Tanaka R and Tanaka A (2013) Protein co-migration database (PCoM-DB) for *Arabidopsis* thylakoids and *Synechocystis* cells, SpringerPlus, SpringerPlus. 2013, 2:148. doi: 10.1186/2193-1801-2-148
15. Harada H, Mizoguchi T, Satoh S, Tsukatani Y, Yokono M, Noguchi M, Tanaka A and Tamiaki H (2013) Specific Gene *bcID* for C7-Methyl Oxidation in Bacteriochlorophyll *e* Biosynthesis of Brown-Colored Green Sulfur Bacteria., PLoS ONE 8(4): e60026., doi:10.1371/journal.pone.0060026
16. Yamatani H, Sato Y, Masuda Y, Kato Y, Morita R, Fukunaga K, Nagamura Y, Nishimura M, Sakamoto W, Tanaka A and Kusaba K (2013) NYC4, the rice ortholog of *Arabidopsis* THF1, is involved in the degradation of chlorophyll-protein complexes during leaf senescence., Plant journal 74(4) : 652-662, doi: 10.1111/tpj.12154.
17. Shimoda Y, Ito H and Tanaka A(2012) Conversion of chlorophyll *b* to chlorophyll *a* precedes magnesium dechelation for protection against necrosis in *Arabidopsis*., Plant journal 72(3):501-511, doi: 10.1111/j.1365-313X.2012.05095.x.
18. Nakajima S, Ito H, Tanaka R and Tanaka A(2012) Chlorophyll *b* Reductase Plays an Essential Role in Maturation and Storability of

[学会発表] (計 38 件)

1. 胡学運、田中歩、田中亮一：A chemical-inducible gene silencing system reveals the essential role of the SufBC2D complex for iron-sulfur cluster assembly in plastids, 2015 年 3 月 17 日、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都
2. 松田香織、下田洋輔、伊藤寿、田中歩：シロイヌナズナにおける Chl *b* 分解に対する SGR の機能検証, 第 56 回日本植物生理学会年会, 2015 年 3 月 16 日、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都
3. 功刀基、高林厚史、田中歩：Evolution of green plants accompanied the changes in light-harvesting systems, 第 56 回日本植物生理学会年会, 2015 年 3 月 16 日、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都
4. 高林厚史、田中歩：Comprehensive detection of chloroplastic protein complexes revealed the novel regulator of nitrogen metabolisms, 2015 年 3 月 16 日、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都
5. JIA Ting、伊藤寿、田中歩：Chlorophyll *b* Can be Synthesized from Pre-existing Chlorophyll *a* in Photosystems in *Arabidopsis thaliana*, 2015 年 3 月 16 日、東京農業大学世田谷キャンパス、東京都
6. Ayumi Tanaka；Evolution of chlorophyll metabolism and light-harvesting system in cyanobacteria and green algae, 3rd Asia-Oceania Algae Innovation Summit, November 20, 2014, Daejeon, Korea (Invited)
7. Ayumi Tanaka；Regulation of the Chlorophyll Cycle by the Feed-Back and Feed-Forward Mechanism, INTERNATIONAL CONFERENCE ON NATURAL SCIENCES (ICONS) 2014, September 26, 2014, Jambuluwuk, Batu, Indonesia (Invited)
8. 高橋香織、高林厚史、田中歩、田中亮一；Light-harvesting-like protein による geranylgeranyl reductase の局在化, 第 24 回イソプレノイド研究会例会, 2014 年 9 月 12 日、岡山大学津島キャンパス 50 周年記念館、岡山市
9. 佐藤智亮、高林厚史、田中歩；シロイヌナズナ完全長 cDNA 高発現系による新規ステイグリーンの探索と解析, 第 5 回日本光合成学会年会, 2014 年 5 月 31 日、近畿大学農学部、奈良市
10. 功刀基、高林厚史、田中歩；環境適応のための光化学系の進化とクロロフィル合成酵素 (CAO) の進化は関係しているのか?, 第 5 回日本光合成学会年会, 2014 年 5 月 31 日、近畿大学農学部、奈良市
11. 高橋香織、高林厚史、田中歩、田中亮一；Light-harvesting like protein 3 (LIL3) がもつ LHC motif のクロロフィル結合能の解析, 第 55 回日本植物生理学会年会, 2014 年 3 月 20 日、富山大学五福キャンパス、富山市
12. 前川修吾、高林厚史、山本宏子、田中歩、佐藤長緒、山口淳二；ユビキチンリガーゼ ATL31 及び ATL6 の二重変異体は光強度依存的な HemA1 の転写抑制による黄化現象を呈する, 第 55 回日本植物生理学会年会, 2014 年 3 月 18 日、富山大学五福キャンパス、富山市
13. 佐藤玲惟、伊藤寿、田中歩；The Role of NOL and NYC1 in the Acclimation to High Light Conditions in *Arabidopsis thaliana*, 第 55 回日本植物生理学会年会, 2014 年 3 月 18 日、富山大学五福キャンパス、富山市
14. 秋山雄希、田中歩、田中亮一；Characterization of a HemN homolog encoding an oxygen-independent coproporphyrinogen III oxidase-related protein in *Arabidopsis thaliana*, 第 55 回日本植物生理学会年会, 2014 年 3 月 18 日、富山大学五福キャンパス、富山市
15. 木幡亮哉、村上明男、藤田祐一、伊藤寿、田中歩、田中亮一；ラン藻における Protoporphyrinogen IX oxidase 遺伝子の多様性, 第 55 回日本植物生理学会年会, 2014 年 3 月 18 日、富山大学五福キャンパス、富山市
16. 下田洋輔、伊藤寿、高林厚史、田中歩；クラミドモナスにおける光化学系 II 欠損体の機能解析, 第 55 回日本植物生理学会年会, 2014 年 3 月 18 日、富山大学五福キャンパス、富山市
17. 田中歩；光をキャッチー藻類から陸上植物までの光補足装置の進化, 第 13 回 RIBS バイオサイエンスシンポジウム&日本光合成学会公開講座, 2013 年 11 月 15 日、岡山国際交流センター、岡山市
18. Ayumi Tanaka, Hisashi Ito; Evolution of chlorophyll metabolic pathway by enzyme promiscuity, The 6th Asia & Oceania Conference on Photobiology, November 10-13, 2013, Novotel Sydney Central, Sydney, Australia (Invited)
19. 田中歩；植物を創る, 第 137 回顕真館公開講演会, 2013 年 10 月 15 日、龍谷大学、京都市、招待講演
20. 山田規子、田中歩、Stuart D. Sym、堀口健雄；渦鞭毛藻の光合成色素組成は生活形態に応じて獲得される, 日本植物学会第 77 回大会, 2013 年 9 月 13 日-15 日、北海道大学、札幌市
21. 秋山雄希、田中歩、田中亮一；植物に嫌気型 Coproporphyrinogen III oxidase は存在するか, 日本植物学会第 77 回大会, 2013 年 9 月 13 日-15 日、北海道大学、札幌市
22. 木幡亮哉、伊藤寿、藤田祐一、田中歩、田

- 中亮一；ラン藻における
Protoporphyrinogen IX
oxidase 遺伝子の多様性、日本植物学会第
77 回大会、2013 年 9 月 13 日-15 日、北海
道大学、札幌市
23. 胡学運、田中歩、田中亮一； Simple
extraction methods that prevent the
artifactual conversion of chlorophyll to
chlorophyllide during pigment isolation
from leaf samples、日本植物学会第 77 回
大会、2013 年 9 月 13 日-15 日、北海道大学、
札幌市
24. Ting Jia、伊藤寿、田中歩； Co-regulation
of the enzymes of the chlorophyll cycle
in Arabidopsis、日本植物学会第 77 回大会、
2013 年 9 月 13 日-15 日、北海道大学、札幌
市
25. 功刀基、高林厚史、田中歩； クロロフィル
合成酵素の光化学系の進化への寄与、日本
植物学会第 77 回大会、2013 年 9 月 13 日-15
日、北海道大学、札幌市
26. 佐藤玲惟、伊藤寿、田中歩； シロイヌナズ
ナのクロロフィル *b* 還元酵素を用いた強
光適応、日本植物学会第 77 回大会、2013
年 9 月 13 日-15 日、北海道大学、札幌市
27. 伊藤寿、田中歩； 3,8-Divinyl
Chlorophyllide Reductase から見たクロロ
フィル代謝系の進化、日本植物学会第 77
回大会、2013 年 9 月 13 日-15 日、北海道大
学、札幌市
28. Ayumi Tanaka； Evolutionary modification
of chlorophyllide *a* oxygenase in
Micromonas, The 16th International
Congress on Photosynthesis Research,
August 11-16, 2013, Washington
University, St. Louis, MO, USA (Invited)
29. 伊藤寿、田中歩； ラン藻のクロロフィル代
謝系酵素の進化、第 4 回日本光合成学会年
会、2013 年 5 月 31 日-6 月 1 日、名古屋大
学、名古屋市
30. 森恭一郎、高林厚史、田中歩；
Chlorophyllide *a* oxygenase (CAO) の
negative feedback 制御における A ドメ
インの機能解析、第 54 回日本植物生理学会、
2013 年 3 月 22 日、岡山大学、岡山市
31. 佐藤玲惟、伊藤寿、田中歩； シロイヌナズ
ナのクロロフィル *b* 還元酵素の強光適応に
おける機能解析、第 54 回日本植物生理学会、
2013 年 3 月 22 日、岡山大学、岡山市
32. 高橋香織、高林厚史、田中歩、田中亮一；
シロイヌナズナにおける light-
harvesting-like protein, LIL3 の機能解
析、第 54 回日本植物生理学会、2013 年 3
月 22 日、岡山大学、岡山市
33. 加藤由佳子、高林厚史、田中歩、田中亮一；
シロイヌナズナにおける
light-harvesting-like タンパク質 LIL8 の
機能解析、第 54 回日本植物生理学会、2013
年 3 月 22 日、岡山大学、岡山市
34. Xueyun Hu, Masanori Oshiai, Tohru
Tsuchiya, Stefan Hortensteiner, Ayumi
Tanaka, Ryouichi Tanaka ; Possible
involvement of chlorophyllase in a plant
defense system、第 54 回日本植物生理学会、
2013 年 3 月 22 日、岡山大学、岡山市
35. Ayumi Tanaka； Degradation of chlorophyll
and chlorophyll-protein complexes,
Okayama University International
Symposium “Structure and Dynamics of
Photosynthetic Systems”, October 22,
2012, Okayama University, Okayama
(Invited)
36. 高橋香織、高林厚史、田中歩、田中亮一；
light-harvesting-like protein による
geranylgeranyl reductase の安定化、ドリ
コールおよびイソプレノイド研究会例会、
2012 年 9 月 29 日、新潟大学、新潟市
37. 功刀基、高林厚史、田中歩； 緑藻の色素タ
ンパク質複合体の生化学的手法を用いた網
羅的解析、化学工学会第 44 回秋季大会、
2012 年 9 月 20 日、東北大学、仙台市
38. 功刀基、高林厚史、田中歩； クロロフィル
b 合成酵素 CAO のユニークな分子進化と光
合成の多様化、第 3 回日本光合成学会年会、
2012 年 6 月 1 日、東京工業大学すずかけキ
ャンパス、横浜市

〔図書〕 (計 0 件)

該当なし

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

該当なし

○取得状況 (計 0 件)

該当なし

〔その他〕

ホームページ等

[http://www.lowtem.hokudai.ac.jp/plantad
apt/](http://www.lowtem.hokudai.ac.jp/plantadapt/)

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

高林 厚史 (TAKABAYASHI ATSUSHI)

北海道大学・低温科学研究所・助教

研究者番号：90546417

(3) 連携研究者

該当なし