

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 25 日現在

機関番号：12401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2014

課題番号：24570039

研究課題名(和文) 光合成の強光ストレス傷害からの再生機構

研究課題名(英文) Molecular mechanism for the repair of photosynthesis from light-induced damage

研究代表者

西山 佳孝 (NISHIYAMA, Yoshitaka)

埼玉大学・理工学研究科・教授

研究者番号：30281588

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：光合成の光阻害に関して、研究代表者らはこれまでに1) 強光下で発生する活性酸素が光化学系IIの修復を阻害すること、2) 活性酸素が修復に必要なタンパク質合成を阻害すること、3) タンパク質合成系の中で翻訳因子EF-Gが活性酸素の標的になることを明らかにした。本研究では、1) シアノバクテリアでは他の翻訳因子EF-Tuも活性酸素の標的となり、Cys82で分子間ジスルフィド結合やスルフェン酸を形成して失活すること、2) Cys82をセリンに改変したEF-Tuを発現させると光化学系IIの強光耐性が增大すること、3) シロイヌナズナ葉緑体翻訳因子EF-GやEF-Tuも酸化標的になることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：We have previously reported that reactive oxygen species (ROS) act primarily by inhibiting the repair of photosystem II (PSII) during photoinhibition; that ROS suppress the synthesis de novo of proteins that are necessary for the repair of PSII; and that translation factor EF-G is a target of ROS. In the present study, we found that another translation factor EF-Tu is also a target of ROS, being inactivated via formation of an intermolecular disulfide bond and sulfenic acid at Cys82 in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803; that expression of EF-Tu in which Cys82 had been replaced by serine rendered *Synechocystis* cells more resistant against photoinhibition of PSII; and that chloroplast-localized EF-G and EF-Tu from *Arabidopsis thaliana* are also sensitive to oxidation by ROS.

研究分野：植物分子生理学

キーワード：光合成 ストレス タンパク質合成 翻訳因子

## 1. 研究開始当初の背景

光化学系 II は光に対する感受性が高く、強光下では容易に失活する。この現象は光阻害と呼ばれ、強光下における植物の生長阻害の主な要因となる。これまで光阻害は、活性酸素による光化学系 II の損傷が原因だと考えられてきた。しかし、研究代表者らは、光阻害を光損傷と修復の 2 つのプロセスに分けて再検討した結果、光損傷のプロセスは光にのみ依存して起こり、修復のプロセスが活性酸素の作用で阻害されることを明らかにした。すなわち、光阻害は、光損傷と修復阻害という 2 つの異なった作用の相乗効果によると考えられる。

研究代表者らは、光化学系 II の光損傷が、光吸収に依存して 2 段階で進行することを明らかにした。最初に、酸素発生系マンガククラスターが紫外光や青色光を吸収して崩壊し、次に反応中心が可視光を吸収して損傷を受けることが推定されている。この“Two-step”メカニズムは、活性酸素に依存しないため、従来の光阻害説とは大きく異なる。

光化学系 II の修復は、D1 タンパク質などの反応中心タンパク質の新規合成に依存している。研究代表者らは、これらのタンパク質の新規合成が、活性酸素により翻訳過程で阻害されることを明らかにした。活性酸素によるタンパク質合成阻害の主な要因として、翻訳伸長因子 EF-G の失活を特定した。さらに EF-G の失活が、特定のシステイン残基の酸化とジスルフィド結合の形成によることを明らかにした。この標的システイン残基をセリンに改変すると、光化学系 II の修復が促進し、光阻害が緩和された。

光阻害の過程で失活した EF-G は、チオレドキシンの働きでジスルフィド結合が還元され、再活性化されることがわかった。この結果は、光合成電子伝達に由来する還元力が、チオレドキシンを介してタンパク質合成系を活性化することを示唆している。タンパク質合成の活性化は修復を促進するので、このレドックス制御機構は、光阻害からの修復に重要な役割を果たしていることが考えられる。しかし、この仕組みは再生機構の一端を担うのみで、他に様々な因子やメカニズムが関与していることが考えられる。

## 2. 研究の目的

これまでの研究から、タンパク質合成系が EF-G を介してレドックス制御を受けることが初めて示されたが、EF-G による制御は、タンパク質合成系のレドックス制御機構の一端であることが予想され、その全容は未解明である。また、この制御機構の生理学的役割も不明である。さらに、この制御機構が他の生物種に存在するかどうか不明である。

そこで本研究では、シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 を研究材料に用いて、EF-G 以外の翻訳因子 EF-Tu や EF-Ts に

も焦点を当て、翻訳因子のレドックス制御のメカニズムやその生理学的役割、生物種を超えた制御機構の相同性と相違性を明らかにすることを目指した。さらに、シアノバクテリアで得られた知見をもとに、これらの翻訳因子をシロイヌナズナの葉緑体で発現させ、植物の強光ストレス耐性の増強を試みた。

## 3. 研究の方法

### (1) 翻訳因子のレドックス制御の *in vitro* 解析

*Synechocystis* の翻訳因子 EF-Tu および EF-Ts の組み換えタンパク質を調製し、 $H_2O_2$  の存在下で翻訳活性の変化およびシステイン残基のレドックス変化を観察した。システイン残基の改変を行い、酸化の標的となるアミノ酸残基の同定を行った。さらに、チオレドキシニンによる翻訳因子の還元と再活性化を解析した。EF-Tu に関しては、原子間力顕微鏡 (AFM) を用いて、レドックス状態に依存した構造変化を観察した (金沢大理工学研究域・紺野宏記准教授との共同研究)。

### (2) 翻訳因子のレドックス制御の *in vivo* 解析

EF-Tu 過剰発現株、酸化標的アミノ酸を改変した改変株を *Synechocystis* で作製し、タンパク質合成および光合成への影響を解析した。

### (3) タンパク質合成系制御の相同性

シロイヌナズナ葉緑体および大腸菌由来の翻訳因子 EF-G および EF-Tu に関して、酸化感受性を *in vitro* で解析した。さらに、その過剰発現株や改変株を作製し、光合成の強光応答に対する影響を解析した。

### (4) タンパク質合成系制御の分子機構

大腸菌 EF-G の酸化によるリボソームの機能抑制機構を、大腸菌 *in vitro* 翻訳系 PURE system を用いて分子生物学的に解析した。

## 4. 研究成果

### (1) 翻訳因子のレドックス制御の *in vitro* 解析

*Synechocystis* の翻訳因子 EF-Tu は  $H_2O_2$  に対して高い感受性を示したが、EF-Ts は  $H_2O_2$  に対して耐性であった。EF-Tu の酸化感受性はヌクレオチドの結合によって大きく影響を受けた。GTP を結合した状態では、 $H_2O_2$  に感受性を示したが、GDP 結合状態では酸化耐性となった。また、これらのヌクレオチドが結合していないと、 $H_2O_2$  に対する感受性がさらに増大した。これらの酸化感受性は、EF-Tu に唯一存在するシステイン残基 Cys82 の酸化と、分子間ジスルフィド結合およびスルフェン酸の形成によることがわかった。酸化型 EF-Tu はチオレドキシニンによって還元され、再活性化した。以上の結果から、EF-Tu も EF-G と同様にレドックス制御を受けることがわかった。AFM 解析から、ヌクレオチドフリー型の EF-Tu は、酸化条件下では 30 分子以上からなる巨大な複合体を形成することがわかった。さらに、この複合体に還元剤 DTT を添加すると、数分以内に単量体へ解離することも観察された。

(2) 翻訳因子のレドックス制御の *in vivo* 解析  
*in vitro* の結果を踏まえ、EF-Tu の過剰発現株および Cys82 改変株を作製した。これらの株では強光下でタンパク質合成が促進した。強光下で光化学系 II の活性を測定したところ、双方の変異株ともに野生株に比べて強光阻害 (光阻害) が緩和しているのが観察された。クロラムフェニコール存在下で観察した光化学系 II の光損傷は野生株との差が見られなかったことから、変異株では光化学系 II の修復が促進していることがわかった。

#### (3) タンパク質合成系制御の相同性

シロイヌナズナ葉緑体局在型の EF-G と EF-Tu に関して H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> に対する感受性を調べたところ、双方とも弱アルカリ領域で H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> に対して酸化感受性を示した。また、葉緑体 EF-Tu の酸化感受性もヌクレオチドの結合に依存し、Cys149 の酸化によることも明らかになった。一方、大腸菌では EF-G、EF-Tu ともに酸化感受性を示し、このうち EF-G の酸化は、Cys114 と Cys266 のジスルフィド結合の形成に由来していることがわかった。したがって、タンパク質合成系の酸化傷害やレドックス制御は、生物種によって異なることが示唆された。

#### (4) タンパク質合成系制御の分子機構

リボソーム内における EF-G の作用機序の中で、どのステップが酸化による影響を受けるか詳細に解析した。その結果、EF-G の GTP 加水分解活性とリボソームからの解離が抑制されることがわかった。また、この抑制がチオレドキシニンによって速やかに解除されることもわかり、新たな翻訳制御機構の存在が示唆された。

#### (5) タンパク質合成系の改変と植物光合成の強光耐性

葉緑体 EF-G を過剰発現させたシロイヌナズナのトランスジェニック植物を作製した。リーフディスクを強光照射し、光化学系 II 活性の変化を解析した結果、光化学系 II の光阻害が野生型と比べ緩和されていることが観察された。したがって、シロイヌナズナにおいても翻訳因子の酸化が光化学系 II の修復を阻害する要因になっていることが示唆された。また、葉緑体のタンパク質合成系を改変することによって光合成の強光耐性が増大することが示唆された。

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 11 件)

1. Nagano, T., Yutthanasirikul, R., Hihara, Y., Hisabori, T., Kanamori, T., Takeuchi, N., Ueda, T. and Nishiyama, Y. (2015) Oxidation of translation factor EF-G transiently retards the translational elongation cycle in *Escherichia coli*. *J. Biochem.*, in press, DOI: 10.1093/jb/mvv026 (査読有).
2. Nishijima, Y., Kanesaki, Y., Yoshikawa, H., Ogawa, T., Sonoike, K., Nishiyama, Y.

and Hihara, Y. (2015) Analysis of spontaneous suppressor mutants from the photomixotrophically-grown *pmgA*-disrupted mutant in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photosynth. Res.*, in press, DOI: 10.1007/s11120-015-0143-8 (査読有).

3. Kusama, Y., Inoue, S., Jimbo, H., Takaichi, S., Sonoike, K., Hihara, Y. and Nishiyama, Y. (2015) Zeaxanthin and echinenone protect the repair of photosystem II from inhibition by singlet oxygen in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.*, 56(5): 906-916, DOI: 10.1093/pcp/pcv018 (査読有).
4. Kadowaki, T., Nishiyama, Y., Hisabori, T. and Hihara, Y. (2015) Identification of OmpR-family response regulators interacting with thioredoxin in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *PLoS One*, 10(3): e0119107, DOI: 10.1371/journal.pone.0119107 (査読有).
5. Hanai, M., Sato, Y., Miyagi, A., Kawai-Yamada, M., Tanaka, K., Kaneko, Y., Nishiyama, Y. and Hihara, Y. (2014) The effects of dark incubation on cellular metabolism of the wild type and the mutant lacking the transcriptional regulator cyAbrB2 in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Life*, 4(4): 770-787, DOI: 10.3390/life4040770 (査読有).
6. Nishiyama, Y. and Murata, N. (2014) Revised scheme for the mechanism of photoinhibition and its application to enhance the abiotic stress tolerance of the photosynthetic machinery. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 98(21): 8777-8796, DOI: 10.1007/s00253-014-6020-0 (査読有).
7. 西山佳孝 (2013) 光化学系 II の光阻害: 光損傷と修復阻害のメカニズム 光合成研究 23(2): 50-56 (査読有).
8. Kaniya, Y., Kizawa, A., Miyagi, A., Kawai-Yamada, M., Uchimiyama, H., Kaneko, Y., Nishiyama, Y. and Hihara, Y. (2013) Deletion of the transcriptional regulator cyAbrB2 de-regulates primary carbon metabolism in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Physiol.*, 162(2): 1153-1163, DOI: 10.1104/pp.113.218784 (査読有).
9. Kore-eda, S., Nozawa, A., Okada, Y., Takashi, K., Azad, M.A.K., Ohnishi, J., Nishiyama, Y. and Tozawa, Y. (2013) Characterization of the plastidic phosphate translocators in the inducible crassulacean acid metabolism plant *Mesembryanthemum crystallinum*. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 77(7): 1511-1516, DOI: 10.1271/bbb.130174 (査読有).
10. Jimbo, H., Noda, A., Hayashi, H., Nagano,

- T., Yumoto, I., Orikasa, Y., Okuyama, H. and Nishiyama, Y. (2013) Expression of a highly active catalase VktA in the cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC 7942 alleviates the photoinhibition of photosystem II. *Photosynth. Res.*, 117: 509-515, DOI: 10.1007/s11120-013-9804-7 (査読有).
11. Nagano, T., Kojima, K., Hisabori, T., Hayashi, H., Morita, E.H., Kanamori, T., Miyagi, T., Ueda, T. and Nishiyama, Y. (2012) Elongation factor G is a critical target during oxidative damage to the translation system of *Escherichia coli*. *J. Biol. Chem.*, 287(34): 28697-28704, DOI: 10.1074/jbc.M112.378067 (査読有).
- [学会発表] (計 42 件)
1. Nishiyama, Y. Role of reactive oxygen species in photoinhibition of photosystem II. The German-Japanese Binational Seminar 2015 (2015) 3.22 かんぼの宿熱海 (静岡県・熱海市)
  2. 神保晴彦、Rayakorn Yutthanasirikul、永野孝典、西山佳孝「シアノバクテリア翻訳因子 EF-Tu の酸化傷害機構とその生理学的意義」第 56 回日本植物生理学会年会 (2015) 3.18 東京農業大学 (東京都・世田谷区)
  3. 草間友里、井上修平、神保晴彦、園池公毅、高市真一、西山佳孝「シアノバクテリア光化学系 II の光防御機構における熱放散の役割」第 56 回日本植物生理学会年会 (2015) 3.17 東京農業大学 (東京都・世田谷区)
  4. 西山佳孝「タンパク質合成系の改変による光合成の強光ストレス耐性の向上」新学術“植物環境突破力”平成 26 年度領域会議 (2015) 3.12 東京大学 (東京都・文京区)
  5. 西山佳孝「光合成生物におけるタンパク質合成系のレドックス制御」物質・デバイス領域共同研究拠点特定研究課題 (B-3)「生体機能物質の機能および制御の解析とバイオデバイスへの応用」第 2 回ワークショップ (2015) 3.6 東京工業大学 (神奈川県・横浜市)
  6. Jimbo, H., Yutthanasirikul, R., Nagano, T., Nishiyama, Y. The redox regulation of elongation factor EF-Tu in photoinhibition of photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803. Tokyo Tech-HHH Dusseldorf Joint Symposium in Photosynthesis as a New Chemical Resource (2015) 3.4 東京工業大学 (東京都・港区)
  7. Nishiyama, Y. Redox regulation of protein synthesis in photosynthetic organisms. Tokyo Tech-HHH Dusseldorf Joint Symposium in Photosynthesis as a New Chemical Resource (2015) 3.4 東京工業大学 (東京都・港区)
  8. Nishiyama, Y. Roles of carotenoids in the protection of photosystem II from photoinhibition. Japan-Finland Binational Seminar 2014 (2014) 10.10 定山溪ホテル (北海道・札幌市)
  9. 西山佳孝、上野護、草間友里「光化学系 II の光阻害に対する高温ストレスの影響」第 78 回日本植物学会年会 (2014) 9.1 明治大学 (神奈川県・川崎市)
  10. 西山佳孝「リボソームのレドックス制御」第 13 回微生物研究会「微生物研究の温故知新」(2014) 7.26 東京農業大学 (東京都・世田谷区)
  11. Nishiyama, Y., Action of reactive oxygen species in photoinhibition of photosystem II, Department Seminar (2014) 3.25 University of California, Berkeley, Berkeley (USA)
  12. 桑原悠輔、濱口卓也、紫加田知幸、西山佳孝「赤潮藻類における光化学系IIの光阻害に対する温度の影響」第55回日本植物生理学会年会 (2014) 3.18 富山大学 (富山県・富山市)
  13. 米山拓、大窪孝幸、永野孝典、金森崇、上田卓也、久堀徹、西山佳孝「葉緑体翻訳因子EF-GおよびEF-Tuの酸化ストレス応答性」第55回日本植物生理学会年会 (2014) 3.20 富山大学 (富山県・富山市)
  14. 草間友里、井上修平、園池公毅、高市真一、西山佳孝「シアノバクテリアの光阻害防御機構における熱放散の役割」第55回日本植物生理学会年会 (2014) 3.19 富山大学 (富山県・富山市)
  15. Rayakorn Yutthanasirikul, Takanori Nagano, Takashi Kanamori, Takuya Ueda, Takamitsu Haruyama, Hiroki Konno, Keisuke, Yoshida, Toru Hisabori, Yoshitaka Nishiyama, Redox regulation of the translation factor EF-Tu in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, 第55回日本植物生理学会年会 (2014) 3.20 富山大学 (富山県・富山市)
  16. 神保晴彦、Rayakorn Yutthanasirikul、永野孝典、西山佳孝「シアノバクテリア翻訳因子EF-Tuの酸化傷害と光化学系IIの強光応答」第55回日本植物生理学会年会 (2014) 3.19 富山大学 (富山県・富山市)
  17. 西山佳孝「タンパク質合成系の改変による光合成の強光ストレス耐性の向上」新学術領域「植物環境突破力」班会議 (2014) 3.10 京都ガーデンパレス (京都府・京都市)
  18. 永野孝典、西山佳孝「大腸菌翻訳因EF-Gの酸化傷害とレドックス制御」物質・デバイス領域共同研究拠点「生体機能物質の機能および制御の解析とバイオデバイスへの応用」第1回ワークショップ (2014) 3.6 東京工業大学 (神奈川県・横浜市)

19. 西山佳孝、Rayakorn Yutthanasirikul、神保晴彦、永野孝典「光合成生物におけるタンパク質合成系のレドックス制御」物質・デバイス領域共同研究拠点「生体機能物質の機能および制御の解析とバイオデバイスへの応用」第1回ワークショップ (2014) 3.6 東京工業大学 (神奈川県・横浜市)
20. 永野孝典、Rayakorn Yutthanasirikul、久堀徹、金森崇、竹内 (富田) 野乃、上田卓也、西山佳孝「大腸菌翻訳系におけるEF-Gの酸化傷害とレドックス制御の分子機構」第36回日本分子生物学会 (2013) 12.3 神戸ポートアイランド (兵庫県・神戸市)
21. 草間友里、井上修平、園池公毅、高市真一、西山佳孝「光化学系IIの光防御機構におけるカロテノイドの作用」かずさDNA研究所研究会「ラン藻の分子生物学2013」(2013) 11.23 かずさアーク (千葉県・木更津市)
22. 神保晴彦、Yutthanasirikul, R.、永野孝典、西山佳孝「翻訳因子EF-Tuの改変が光化学系IIの光阻害に及ぼす効果」かずさDNA研究所研究会「ラン藻の分子生物学2013」(2013) 11.23 かずさアーク (千葉県・木更津市)
23. Yutthanasirikul, R., Nagano, T., Hisabori, T., Kanamori, T., Ueda, T., Nishiyama, Y. Oxidative damage to translation factor EF-Tu and its redox regulation in *Synechocystis* sp. PCC 6803. かずさDNA研究所研究会「ラン藻の分子生物学2013」(2013) 11.22 かずさアーク (千葉県・木更津市)
24. 西山佳孝「光合成の強光ストレス耐性の向上」第1回SUPER FORUMシンポジウム「植物バイオマス資源形成の統合的理解と応用への発展をさぐる」(2013) 11.20 埼玉大学 (埼玉県・さいたま市)
25. 永野孝典、Rayakorn Yutthanasirikul、久堀徹、金森崇、竹内 (富田) 野乃、上田卓也、西山佳孝「大腸菌翻訳系におけるEF-Gの酸化傷害とレドックス制御」第8回無細胞生命科学研究会 (2013) 10. 21 新潟大学 (新潟県・新潟市)
26. Yutthanasirikul, R., Nagano, T., Hisabori, T., Kanamori, T., Ueda, T., Nishiyama, Y. Molecular mechanism of oxidative damage to the translation factor EF-Tu from the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. 第86回日本生化学会 (2013) 9.12 パシフィコ横浜 (神奈川県・横浜市)
27. 永野孝典、Yutthanasirikul, R.、久堀徹、金森崇、竹内 (富田) 野乃、上田卓也、西山佳孝「大腸菌翻訳因子EF-Gの酸化傷害とレドックス制御の分子機構」第86回日本生化学会 (2013) 9.13 パシフィコ横浜 (神奈川県・横浜市)
28. Jimbo, H., Yutthanasirikul, R., Nagano, T., Nishiyama, Y. Effects of oxidative damage to the translation factor EF-Tu on photoinhibition of photosystem II in cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. 16th International Congress on Photosynthesis Research (2013) 8.13 Hyatt Regency at the Arch, Saint Louis (USA)
29. 草間友里、井上修平、園池公毅、高市真一、西山佳孝「シアノバクテリア光化学系IIの光防御機構におけるカロテノイドの役割」第4回日本光合成学会年会 (2013) 5.31 名古屋大学 (愛知県・名古屋市)
30. 神保晴彦、Yutthanasirikul, R.、永野孝典、西山佳孝「シアノバクテリア光化学系IIの強光応答における翻訳因子EF-Tu改変の影響」第4回日本光合成学会年会 (2013) 5.31 名古屋大学 (愛知県・名古屋市)
31. Nishiyama, Y. Oxidative damage to protein synthesis during photoinhibition of photosystem II. RSB Seminar (2013) 5.29 The Australian National University, Canberra (Australia)
32. 西山佳孝「タンパク質合成系の改変による光合成の強光ストレス耐性の向上」新学術領域”植物環境突破力” 班会議 (2013) 6.18 東北大学 (宮城県・仙台市)
33. 草間友里、井上修平、高市真一、西山佳孝「光化学系IIの光阻害におけるカロテノイドの保護作用」第54回日本植物生理学会年会 (2013) 3.21 岡山大学 (岡山県・岡山市)
34. 神保晴彦、Rayakorn Yutthanasirikul、永野孝典、西山佳孝「光化学系IIの強光ストレス応答における翻訳因子EF-Tuの役割」第54回日本植物生理学会年会 (2013) 3.22 岡山大学 (岡山県・岡山市)
35. Yutthanasirikul, R., Nagano, T., Hisabori, T., Kanamori, T., Ueda, T. and Nishiyama, Y. Response of elongation factor Tu to oxidative stress in the translation system of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 第54回日本植物生理学会年会 (2013) 3.22 岡山大学 (岡山県・岡山市)
36. Nishiyama, Y. Separation of photodamage from repair reveals new aspects of the mechanism of photoinhibition 第54回日本植物生理学会年会シンポジウム “New paradigm in photoinhibition research” (2013) 3.23 岡山大学 (岡山県・岡山市)
37. 永野孝典、小島幸治、久堀徹、林秀則、金森崇、宮城智子、竹内 (富田) 野乃、上田卓也、西山佳孝「大腸菌翻訳因子EF-Gの酸化傷害と翻訳のレドックス制御」第85回日本生化学会(2012) 12.16 福岡国際会議場 (福岡県・福岡市)
38. 西山佳孝「光合成微生物におけるタンパク質合成系のレドックス制御」物質・デ

- バイス領域共同研究拠点 特定研究課題 (B-3) 「生体機能物質の機能解析と光制御」第2回ワークショップ (2013) 1.17 東京工業大学 (東京都・港区)
39. 永野孝典、小島幸治、久堀徹、林秀則、金森崇、宮城智子、竹内 (富田) 野乃、上田卓也、西山佳孝 「大腸菌翻訳因子 EF-G のレドックス状態を介した翻訳制御機構」第7回無細胞生命科学研究会 (2012) 11.17 愛媛大学 (愛媛県・松山市)
40. 西山佳孝、永野孝典、小島幸治、久堀徹、林秀則、金森崇、宮城智子、上田卓也、戸澤譲、林秀則 「光合成微生物シアノバクテリアにおけるタンパク質合成系の酸化傷害とレドックス制御」第7回無細胞生命科学研究会 (2012) 11.17 愛媛大学 (愛媛県・松山市)
41. Nishiyama, Y. Oxidative stress to photosynthesis: protein synthesis is a critical target of reactive oxygen species. Colloquium, (2012) 9.14 le Commissariat à l'Énergie Atomique et aux Énergies Alternatives (CEA)-Grenoble, Grenoble (France)
42. Nishiyama, Y. Protein synthesis is a primary target of reactive oxygen species during oxidative stress to photosynthesis. Japanese-Finnish Seminar, (2012) 9.9 Naantali Spa Hotel, Naantali (Finland)

〔図書〕 (計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 1 件)

名称：赤潮原因ラフィド藻の光逃避行動を誘導する方法

発明者：紫加田知幸、鬼塚剛、松永茂、西山佳孝、宮村和良

権利者：同上

種類：特許

番号：2014-264782

出願年月日：2014年12月26日

国内外の別：国内

○取得状況 (計 0 件)

名称：

発明者：

権利者：

種類：

番号：

出願年月日：

取得年月日：

国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

<http://park.saitama-u.ac.jp/~kankyo/index.html>

## 6. 研究組織

### (1)研究代表者

西山 佳孝 (NISHIYAMA, Yoshitaka)  
埼玉大学・大学院理工学研究科・教授  
研究者番号：30281588

### (2)研究分担者

高橋 康弘 (TAKAHASHI, Yasuhiro)  
埼玉大学・大学院理工学研究科・教授  
研究者番号：10154874

### (3)連携研究者

( )

研究者番号：