

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 18 日現在

機関番号：12401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07097

研究課題名(和文) 光化学系II修復の強光順化メカニズムの解明

研究課題名(英文) Mechanism of the acclimation of photosystem II repair to strong light

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) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：光化学系IIは強光に対する感受性が高く、強光下で容易に失活する。この光阻害現象に、タンパク質合成系の構成成分である翻訳因子EF-Tuの酸化が関与することをシアノバクテリアで明らかにした。強光下で発生した活性酸素によってEF-Tuのシステイン残基が酸化すると、タンパク質合成が抑制されて光化学系IIの修復が阻害されることが示唆された。一方、細胞が強光環境に順化すると、光化学系IIの強光耐性が增大する。この強光順化機構にEF-Tuの発現促進が関与していることを見出した。強光順化の際にEF-Tuを介してタンパク質合成系が機能強化され、光化学系IIの修復能力が増大することが示唆された。

研究成果の概要(英文)：Photosystem II (PSII) is susceptible to inactivation under strong light, and this phenomenon is referred to as photoinhibition of PSII. In the present study, we found that oxidation of translation factor EF-Tu is associated with photoinhibition of PSII in cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. Under strong light, reactive oxygen species, which are generated from the photosynthetic machinery, oxidize a specific cysteine residue of EF-Tu and inactivate its function, resulting in the suppression of protein synthesis and inhibition of the repair of PSII. When photosynthetic cells acclimate to strong light, PSII becomes more resistant to photoinhibition. We found that increased levels of EF-Tu play an important role in the acclimation of PSII to strong light, by protecting protein synthesis from oxidative stress and by enhancing the repair of PSII.

研究分野：植物分子生理学

キーワード：光合成 強光ストレス 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、強光下における光合成生物の生育阻害の主な要因となる。これまで光阻害の原因は、活性酸素による光化学系 II の損傷によると考えられてきた。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ところ、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がわかった。すなわち、光阻害は、光損傷と修復阻害という二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、酸素発生系マンガングラスタ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伸長過程で阻害されることをシアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 を用いて明らかにした。*in vitro* の解析から、タンパク質合成の阻害が、翻訳伸長因子 EF-G や EF-Tu の酸化失活によることを特定した。さらに EF-G や EF-Tu の失活が、特定のシステイン残基の酸化およびジスルフィド結合やスルフェン酸の形成によることを明らかにした。

酸化標的システイン残基をセリンに改変した EF-G を *Synechocystis* で発現させると、強光下でタンパク質合成および光化学系 II の修復が促進し、光阻害が緩和した。この結果から、EF-G の特定のシステイン残基の酸化が光化学系 II の修復を抑制することが *in vivo* で検証することができた。しかし、その緩和効果は限定的であったため、EF-Tu など他の標的タンパク質が酸化され、その影響がタンパク質合成に及んでいる可能性がある。

また、光合成生物は光環境に順化して光合成の強光耐性を変化させる。強光への順化過程で、EF-G や EF-Tu がどのような役割を担っているかは不明である。

2. 研究の目的

本研究では、翻訳因子 EF-Tu のシステイン残基の酸化と光化学系 II の光阻害の関係を *in vivo* で明らかにするとともに、光化学系 II の強光順化における翻訳因子 EF-Tu および EF-G、また抗酸化物質カロテノイドの役割を明らかにすることを目的とした。研究材料としては、まず *Synechocystis* sp. PCC 6803 を用いて研究を進め、得られた知見をもとにシロイヌナズナを用いて植物葉緑体へ研究を展開した。

3. 研究の方法

(1) EF-Tu の改変と光化学系 II の光阻害解析

Synechocystis の EF-Tu の酸化標的システイン残基 Cys82 をセリンに置換するための遺伝子改変を施し、改変 EF-Tu 遺伝子を EF-Tu 自身のプロモーターに接続して、*Synechocystis* のゲノムのニュートラルサイトに導入した変異株 EF-Tu (C82S) を作製した。コントロールとして、野生型 EF-Tu 遺伝子を自身のプロモーターに接続して、ゲノムに導入した変異株 EF-Tu (WT) も作製した。これらの変異株で EF-Tu の発現を確認したのち、光化学系 II の光阻害およびタンパク質の新規合成を解析した。

(2) 強光順化における翻訳因子の機能解析

Synechocystis の野生株を様々な光強度の下で培養したのち、光化学系 II の光阻害を解析した。その際、リンコマイシン存在下における光損傷の様子も解析した。次に、EF-Tu や EF-G の発現量を解析し、これらの発現量と光化学系 II の強光順化の関係を調べた。また、コントロール株 EF-Tu (WT) での光阻害の様子を詳細に解析した。また、強光下における EF-Tu のレドックス状態も解析した。

(3) 強光順化におけるカロテノイドの機能解析

Synechocystis のゼアキサンチン、エキネノンの欠損株 $\Delta ctrO \Delta crtR$ を様々な光強度の下で培養したのち、光化学系 II の光阻害および光損傷を解析した。

(4) シロイヌナズナ葉緑体翻訳因子の酸化傷害機構

シロイヌナズナの葉緑体翻訳因子 EF-G および EF-Tu に関して、組換えタンパク質を作製し、過酸化水素の存在下でシステイン残基のレドックス変化および翻訳活性の変化を調べ、酸化傷害機構を解析した。

4. 研究成果

(1) EF-Tu の酸化と光化学系 II の光阻害の関係

酸化標的のシステイン残基 Cys82 をセリンに改変した EF-Tu を発現させた *Synechocystis* の変異株 EF-Tu (C82S) を作製した。この変異株では、改変型 EF-Tu がタンパク質レベルで野生型 EF-Tu と同量程度発現していることを確認した。この変異株では、強光下で光化学系 II の光阻害が緩和していた。しかし、リンコマイシン存在下で光化学系 II の光損傷をモニターしたところ、野生株と差が見られなかったことから、EF-Tu (C82S) 株では光化学系 II の修復能力が促進していることがわかった。また、この変異株では D1 タンパク質など光化学系 II の修復に必要なタンパク質の新規合成が強光下で促進していた。

野生型 *Synechocystis* で EF-Tu の Cys82 のレドックス状態をモニターしたところ、細胞を強光に曝すと、Cys82 が速やかに酸化されることが観察された。

以上の結果から、EF-Tu の酸化と光合成の光阻害に関して、以下のようなスキームが考えられた。①強光下で EF-Tu の Cys82 が酸化さ

れると、EF-Tuの機能が失われ、タンパク質合成が抑制される。②その結果、光化学系IIの修復が阻害され、光阻害が促進する。

(2) 光化学系IIの強光順化におけるEF-Tuの役割

様々な強度の光条件下で生育させた *Synechocystis* 野生株で、光化学系IIの光阻害を解析した。その結果、生育光が強いほど、光化学系IIの光阻害が緩和し、強光耐性が增大することがわかった。リンコマイシン存在下で光損傷を解析した結果、生育光は光損傷に影響を及ぼさなかったため、光化学系IIの修復能力が増大したことが強光耐性増大の要因であることが判明した。

強光に順化した細胞では、強光下でD1タンパク質などのチラコイド膜タンパク質の新規合成が促進していた。さらに、強光順化株ではEF-Tuの発現量が增大していた。一方でEF-Gやリボソーム構成タンパク質の発現量は強光順化の影響を受けず一定であった。EF-Tuの発現量と生育光、光化学系IIの強光耐性には強い相関関係が見られた。

野生型EF-Tuをゲノムのニュートラルサイトから発現させた *Synechocystis* 変異株EF-Tu(WT)では、EF-Tuの発現量が野生型に比べ2倍程度増大していた。この変異株で光化学系IIの光阻害を解析したところ、EF-Tu(C82S)株ほどではないものの、光化学系IIの強光耐性が增大していることがわかった。したがって、強光順化によってEF-Tuの発現量が增大することが光化学系IIの強光耐性増大に寄与することが示唆された。

(3) 強光順化におけるカロテノイドの役割

Synechocystis の $\Delta crtO \Delta crtR$ を用いて、光化学系IIの強光順化を解析した。この変異株を強光下で生育させると、光化学系IIの強光耐性が増大した。リンコマイシン存在下では強光順化の影響が見られなかったため、強光順化は修復能力の増大によることがわかった。しかし、強光耐性の増大は、野生株と比べると極めて限定的であったため、光化学系IIの修復能力の増大にゼアキササンチンやエキネノンが重要な役割を担っていることが示唆される。

(4) シロイヌナズナ葉緑体翻訳因子の酸化傷害機構と強光応答

植物葉緑体翻訳因子の酸化傷害と強光応答：シロイヌナズナ葉緑体局在性の翻訳因子cpEF-GおよびcpEF-Tuに関して、C末端にHisタグを融合した組換えタンパク質を調製した。これらを様々な濃度の過酸化水素で処理した後、システイン残基のレドックス状態と翻訳活性を *in vivo* で解析した。その結果、cpEF-Gは中性領域では酸化耐性を示したが、アルカリ性領域ではシステイン残基の酸化と活性の低下が見られた。一方、cpEF-Tuは中性領域でもシステイン残基が容易に酸化され翻訳活性が低下した。成熟型cpEF-Tuの2つのシステイン残基のうちCys149が酸化されてスルフェン酸を形成することがわかった。次に野生

型植物体のリーフディスクに強光照射し、細胞抽出液中のcpEF-Tuのシステイン残基の *in vivo* レドックス状態をモニターした。その結果、強光照射に伴って酸化型cpEF-Tuの割合が増大することが観察された。

現在、Cys149をセリンに改変したcpEF-Tuを葉緑体で発現させた形質転換植物を作製しており、光化学系IIおよび植物体の強光耐性を解析することを計画している。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計17件)

1. Yuasa, K., Shikata, T., Kuwahara, Y. and Nishiyama, Y. (2018) Adverse effects of strong light and nitrogen deficiency cell viability, photosynthesis, and motility of the red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Phycologia*, 57(4), in press. DOI: 10.2216/17-61.1 (査読有).
2. Jimbo, H., Yutthanasirikul, R., Nagano, T., Hisabori, T., Hihara, Y. and Nishiyama, Y. (2018) Oxidation of translation factor EF-Tu inhibits the repair of photosystem II. *Plant Physiol.*, 176(4): 2691-2699. DOI: 10.1104/pp.18.00037 (査読有).
3. Murata, N. and Nishiyama, Y. (2018) ATP is a driving force in the repair of photosystem II during photoinhibition. *Plant Cell Environ.*, 41: 285-299. DOI: 10.1111/pce.13108 (査読有).
4. Kujirai, J., Nanba, S., Kadowaki, T., Oka, Y., Nishiyama, Y., Hayashi, Y., Arai, M. and Hihara, Y. (2018) Interaction of the GntR-family transcription factor Sll1961 with thioredoxin in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Sci. Rep.*, 8: 6666. DOI:10.1038/s41598-018-25077-5 (査読有).
5. Sato, N., Ebiya, Y., Kobayashi, R., Nishiyama, Y. and Tsuzuki, M. (2017) Disturbance of cell-size determination by forced overproduction of sulfoquinovosyl diacylglycerol in the cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 487(3): 734-739. DOI: 10.1016/j.bbrc.2017.04.129 (査読有).
6. Kizawa, A., Kawahara, A., Takashima, K., Takimura, Y., Nishiyama, Y. and Hihara, Y. (2017) The LexA transcription factor regulates fatty acid biosynthetic genes in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant J.*, 92(2): 189-198. DOI: 10.1111/tpj.13644 (査読有).
7. Yutthanasirikul, R., Nagano, T., Jimbo, H., Hihara, Y., Kanamori, T., Ueda, T., Haruyama, T., Konno, H., Yoshida, K., Hisabori, T. and Nishiyama, Y. (2016) Oxidation of a cysteine residue in elongation factor EF-Tu reversibly inhibits translation

- in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J. Biol. Chem.*, 291(11): 5860-5870. DOI: 10.1074/jbc.M115.706424 (査読有).
8. Saito, S., Hirose, K., Tsuchida, M., Wakui, K., Yoshimoto, K., Nishiyama, Y. and Shibukawa, M. (2016) Rapid acquisition of high-affinity DNA aptamer motifs recognizing microbial cell surfaces using polymer-enhanced capillary transient isotachopheresis. *Chem. Commun.*, 52(3): 461-464. DOI: 10.1039/c5cc07268a (査読有).
 9. Kadowaki, T., Nagayama, R., Georg, J., Nishiyama, Y., Wilde, A., Hess, W. and Hihara, Y. (2016) A feed-forward loop consisting of the response regulator RpaB and the small RNA PsrR1 controls light acclimation of photosystem I gene expression in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.*, 57(4): 813-823. DOI: 10.1093/pcp/pcw028 (査読有).
 10. Kizawa, A., Kawahara, A., Takimura, Y., Nishiyama, Y. and Hihara, Y. (2016) RNA-seq profiling reveals novel target genes of LexA in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Front. Microbiol.*, 7: 193. DOI: 10.3389/fmicb.2016.00193 (査読有).
 11. Shikata, T., Matsunaga, S., Kuwahara, Y., Iwahori, S. and Nishiyama, Y. (2016) Light spectrum regulates cell accumulation during daytime in the raphidophyte *Chattonella antiqua* causing noxious red tides. *J. Photochem. Photobiol. B Biol.*, 160: 128-133. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2016.03.046 (査読有).
 12. Sae-Tang, P., Hihara, Y., Yumoto, I., Orikasa, Y., Okuyama, H. and Nishiyama, Y. (2016) Overexpressed superoxide dismutase and catalase act synergistically to protect the repair of PSII during photoinhibition in *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Plant Cell Physiol.*, 57(9): 1899-1907. DOI: 10.1093/pcp/pcw110 (査読有).
 13. Ueno, M., Sae-Tang, P., Kusama, Y., Hihara, Y., Matsuda, M., Hasunuma, T. and Nishiyama, Y. (2016) Moderate heat stress stimulates repair of photosystem II during photoinhibition in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.*, 57(11): 2417-2426. DOI: 10.1093/pcp/pcw153 (査読有).
 14. 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).
 15. 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).
 16. 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.*, 158(2): 165-172. DOI: 10.1093/jb/mvv026 (査読有).
 17. 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.*, 126(2-3): 465-475. DOI: 10.1007/s11120-015-0143-8 (査読有).
- [学会発表] (計 32 件)
1. 出原太智、神保晴彦、高市真一、西山佳孝 「シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 の超強光下における生存戦略」第 59 回日本植物生理学会年会(2018) 3.30 札幌コンベンションセンター (北海道・札幌市)
 2. 神保晴彦、出原太智、西山佳孝 「*Synechocystis* sp. PCC 6803 の強光順化における PSII 修復能力と翻訳因子 EF-Tu の役割」第 59 回日本植物生理学会年会(2018) 3.29 札幌コンベンションセンター (北海道・札幌市)
 3. 高橋拓子、西山佳孝 「*Chlamydomonas reinhardtii* の PSI 光防御における PGRL1 の役割」第 59 回日本植物生理学会年会(2018) 3.29 札幌コンベンションセンター (北海道・札幌市)
 4. 新庄梓、神保晴彦、熊木裕香、西山佳孝 「シロイヌナズナの光化学系 II 光阻害における葉緑体翻訳因子 EF-Tu の役割」第 59 回日本植物生理学会年会(2018) 3.28 札幌コンベンションセンター (北海道・札幌市)
 5. 湯浅光貴、紫加田知幸、西山佳孝 「赤潮藻類 *Karenia mikimotoi* の生残、光合成、遊泳に及ぼす貧栄養と強光の影響」平成 30 年度日本水産学会年会 2018.3.27 東京海洋大学 (東京都・港区)
 6. Nishiyama, Y., Redox regulation of translation and high-light response of photosynthesis, Department Seminar, 2018.3.20, University of California, Berkeley, Berkeley, CA (USA)
 7. Nishiyama, Y., Redox regulation of translation and stress response of

- photosynthesis, Tokyo Tech CLS International Forum 2018 “Redox regulation of protein function, transcription, translation and folding” (2018) 3.5 東京工業大学 (東京都・港区)
8. Jimbo, H., Izuhara, T. and Nishiyama, Y., Enhanced expression of translation factor EF-Tu accelerates the repair of photosystem II during acclimation to strong light in *Synechocystis* sp. PCC 6803, Tokyo Tech CLS International Forum 2018 “Redox regulation of protein function, transcription, translation and folding” (2018) 3.5 東京工業大学 (東京都・港区)
 9. Takahashi, H. and Nishiyama, Y., Characterization of PGRL1 in photoprotection of PSI in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*, Tokyo Tech CLS International Forum 2018 “Redox regulation of protein function, transcription, translation and folding” (2018) 3.5 東京工業大学 (東京都・港区)
 10. 西山佳孝「翻訳因子のレドックス制御と光合成の強光応答」藍藻の分子生物学 2017 (2017) 12.1 かずさアーク (千葉県・木更津市)
 11. 高橋拓子、李新祥、山川伯壽、高市真一、伊藤繁、西山佳孝「シアノバクテリア光化学系 II の修復過程におけるオレンジカロテノイドプロテインの役割」藍藻の分子生物学 2017 (2017) 12.1 かずさアーク (千葉県・木更津市)
 12. 神保晴彦、出原太智、西山佳孝「*Synechocystis* sp. PCC 6803 における光化学系 II の強光順化機構」藍藻の分子生物学 2017 (2017) 12.1 かずさアーク (千葉県・木更津市)
 13. 西山佳孝「光合成におけるカロテノイドの機能解析」日本植物学会第 81 回大会シンポジウム「カロテノイド：その多様性と普遍性が切り拓く新展開」(2017) 9.8 東京理科大学 (千葉県・野田市)
 14. 高橋拓子、曾根和樹、西山佳孝「緑藻クラミドモナスの PSI 光防御における PGRL1 の役割」第 8 回日本光合成学会年会 (2017) 5.28 龍谷大学 (滋賀県・大津市)
 15. 神保晴彦、Rayakorn Yutthanasirikul、西山佳孝「翻訳因子 EF-Tu の酸化傷害と光化学系 II の修復阻害の関係」第 8 回日本光合成学会年会 (2017) 5.28 龍谷大学 (滋賀県・大津市)
 16. 熊木裕香、小林達巧、西山佳孝「シロイヌナズナ葉緑体翻訳因子 EF-Tu の酸化傷害の分子機構」第 58 回日本植物生理学会年会 (2017) 3.18 鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
 17. 河村大介、渡辺智、吉川博文、西山佳孝「シアノバクテリア光化学系 II の修復における熱ショックタンパク質 DnaK3 の役割」第 58 回日本植物生理学会年会 (2017) 3.18 鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
 18. 高橋拓子、草間友里、李新祥、高市真一、伊藤繁、山川伯壽、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オレンジカロテノイドプロテインの役割」第 58 回日本植物生理学会年会 (2017) 3.17 鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
 19. 湯浅光貴、紫加田知幸、西山佳孝「赤潮渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* の光合成に対する強光と貧栄養条件の影響」第 58 回日本植物生理学会年会 (2017) 3.16 鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
 20. 神保晴彦、西山佳孝、Krishna K. Niyogi「緑藻クラミドモナスの葉緑体光応答における MAP キナーゼの役割」第 58 回日本植物生理学会年会 (2017) 3.16 鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
 21. 西山佳孝「光合成の環境応答におけるタンパク質合成系のレドックス制御の役割」ダイナミックアライアンス G3 分科会 (2016) 12.2 北海道大学 (北海道・札幌市)
 22. Nishiyama, Y. (2016) Effects of temperature stress on photoinhibition of photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803. Finnish-Japanese Symposium 2016 (2016) 9.6 Saariselkä (Finland)
 23. Takahashi, H., Kusama, Y., Takaichi, S., Itoh, S., Yamakawa, H. and Nishiyama, Y. (2016) Roles of the overexpression of orange carotenoid protein in the protection of photosystem II against photoinhibition in *Synechocystis* sp. PCC 6803. Finnish-Japanese Symposium 2016 (2016) 9.6 Saariselkä (Finland)
 24. Nishiyama, Y. Redox regulation of the repair of photosystem II under photoinhibition. The 17th International Photosynthesis Congress (2016) 8.11, Maastricht (The Netherlands)
 25. 西山佳孝「光合成システムの強光応答」分子研 CIMoS セミナー (2016) 3.28 分子科学研究所 (愛知県・岡崎市)
 26. Sae-Tang, P. and Nishiyama, Y. Synergistic effects of iron superoxide dismutase and catalase on the protection of photosynthesis to strong light in *Synechococcus elongatus* PCC 7942. 第 57 回日本植物生理学会年会 (2016) 3.19 岩手大学 (岩手県・盛岡市)
 27. 桑原悠輔、紫加田知幸、西山佳孝「赤潮藻類における光化学系 II の強光と高温ストレスに対する応答」第 57 回日本植物生理学会年会 (2016) 3.19 岩手大学 (岩手県・盛岡市)
 28. 高橋拓子、草間友里、李新祥、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オレンジカロテノイド

- プロテインの機能解析」第 57 回日本植物生理学会年会 (2016)3.18 岩手大学(岩手県・盛岡市)
29. 熊木裕香、濱川菜桜、米山拓、西山佳孝「シロイヌナズナ葉緑体翻訳因子 EF-G と EF-Tu の酸化ストレス応答」第 57 回日本植物生理学会年会 (2016) 3.17 岩手大学 (岩手県・盛岡市)
30. 西山佳孝「微細藻類における強光阻害現象」日本プランクトン学会シンポジウム「光環境を巡る植物プランクトンの生理生態学最前線」(2016)3.14 東京大学(東京都・文京区)
31. Nishiyama, Y. Regulation and protection of the repair of photosystem II under oxidative stress. Yamada Conference “International Symposium on Dynamics and Regulation of Photosynthesis”, (2015) 10.30 奈良春日野国際フォーラム (奈良県・奈良市)
32. Nishiyama, Y. Photo-oxidative stress to photosynthesis: a new mechanism for photoinhibition of PSII and roles of reactive oxygen species. Invited Special Seminar, (2015) 9.16, King’s Mongkut University of Technology, Thonburi (Thailand)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

○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：3 0 2 8 1 5 8 8

(2)研究分担者

(3)連携研究者

()

研究者番号：