

戦略的創造研究推進事業 CREST  
研究領域「二酸化炭素資源化を目指した  
植物の物質生産力強化と生産物活用のための  
基盤技術の創出」  
研究課題「構造と進化の理解に基づく光合成の環  
境適応能力の強化」

## 研究終了報告書

研究期間 平成23年12月～平成29年3月

研究代表者：鹿内利治  
(京都大学大学院理学研究科、教授)

## § 1 研究実施の概要

### (1) 実施概要

我々のチームは、光合成の基礎研究の成果を基礎に、各モデル光合成生物の利点を生かした研究を行い、その成果をイネに導入、さらに光合成強化における改変の効果を正しく評価することを目指して研究を行ってきた。

光化学系 II (PSII) のプロトン汲み出し能力の強化の試みは、2011 年に発表された 1.9 Å の PSII の結晶構造をもとに、光合成の最も基本的な反応を改変しようという挑戦的なものである。高橋 G は、クラミドモナスを材料に、プロトンチャネルに関わると考えられる複数のアミノ酸残基をそれ以外の 19 アミノ酸全てに置換する精力的な研究を行った。その結果、プロトンチャネルの存在を示唆する変異株 (S サイクルが特定のところで停止) に加えて、強光に対して耐性を示す変異株や、酸素に対して感受性が変化した変異株を単離した。この成果は、PSII のプロトン汲み出し能力の強化につながる可能性を秘めている。標的となる遺伝子は葉緑体ゲノムコードであり、作物での評価のために、葉緑体形質転換が困難なイネに代えて、タバコを用いた変異導入を行っている。池内 G は、この発見の普遍性を調べるため、シアノバクテリアを用いた PSII 改変の技術開発に取り組んだ。特に、シアノバクテリアを用いた研究の障壁となっていた生育の光合成依存性の問題を解決し、グルコースによる従属栄養増殖系を確立した。

近年、光化学系 I (PSI) の光阻害の軽減の重要性が理解され始め、特に強度が変動する光 (変動光) に対する耐性のメカニズムが注目されている。池内 G は、フィロキノン合成能を欠くため PSI が光感受性のシアノバクテリア変異株を用いて、PSI の光耐性を強化する遺伝子を探索した。その結果、PSI からの電子受容を行う Flavodiiron タンパク質 (Flv) や PSI のアセンブリに関わる Ycf3 の強化に効果があることを明らかにした。一方、高橋 G は、クラミドモナスを用いて同様のアプローチを行い、同じく PSI のアセンブリに機能する Ycf4 の高発現が、クラミドモナスの生育を促進することを見いだした。

シアノバクテリアで PSI の光耐性に効果のあった Flv は、シアノバクテリアから裸子植物に存在するが、被子植物には保存されていない。鹿内 G は、ヒメツリガネゴケから Flv をコードする遺伝子 (*FlvA* 及び *FlvB*) を単離し、Flv をもたないシロイヌナズナの野生株と *pgr5* 変異株に導入を行った。Flv 依存の偽サイクリック電子伝達 (水から引き抜いた電子で酸素を水まで還元するため、そう呼ばれる) は、PGR5 依存のサイクリック電子の機能を NPQ の誘導をのぞいて相補した。さらに重要なことに、野生株での Flv の蓄積は、定常状態での光合成に影響を与えなかったが (CO<sub>2</sub> 固定と競合しない)、PSI の変動光に対する耐性を強化した。また耐性のメカニズムを明らかにした。この成果を受けて、牧野 G は、同じ遺伝子をイネの野生株及びサイクリック電子伝達の変異株に導入し、本プロジェクトで立ち上げた光合成解析システムを用いて詳細な解析を行った。その結果、イネにおいても Flv の導入が、シロイヌナズナと同じメカニズムで PSI の変動光に対する耐性を付与することを示した。このように、PSI の光感受性の強化について、目標を達成した。残された課題は、圃場環境やさらに過酷な自然環境下で、いかに作成した植物の光合成の効率をあげることができるかの評価である。

Rubisco は、その性能の低さから多量に葉に蓄積する酵素であり、その蓄積量の最適化は、窒素の利用と光合成の効率を決める鍵を握る。牧野 G は、Rubisco の蓄積量を上昇させる技術を開発している。しかし、蓄積量の増加に伴い、Rubisco の活性化率が低下することを明らかにした。そこで、Rubisco の活性化を調節するいくつかの因子について研究を行い、電子伝達からの制御は、Rubisco の活性化を介するものではないことを明らかにしている。さらに、葉の発生ステージにおいて、Rubisco activase (RCA) の発現が、Rubisco の発現に対して遅れる事実を見いだした。そこで RCA の発現を Rubisco と同調させるようにプロモーターの改変を行い、Rubisco 高蓄積イネに交配で導入を行った。

全体として、PSII の基本反応の改変という挑戦的なテーマにおいて、一定の成果をあげたのに加え、シアノバクテリアで見つかった Flv の機能をシロイヌナズナで評価し、最終的にイネの光合成の光ストレス耐性に結びつけるグループ研究としての大きな成果を得ることができ

た。

## (2) 顕著な成果

### <優れた基礎研究としての成果>

#### 1.

概要: Flavodiiron タンパク質 (Flv) は、酸素を水まで還元し、シアノバクテリアから裸子植物に保存されるが、被子植物は Flv を失っている。ヒメツリガネゴケの Flv をコードする遺伝子を単離し、シロイヌナズナに導入した。Flv 依存の偽サイクリック電子伝達は PGR5 依存のサイクリック電子伝達の機能の多くを相補した。野生株背景では、Flv は、PGR5 依存のサイクリック電子伝達と競合できないが、変動光条件下で大きな電子シンクをつくり、PSI に変動光耐性を与えることを明らかにした。

#### 2.

概要: フィコビリソームは、本来 PSII に結合する集光アンテナである。窒素固定シアノバクテリアからフィコビリソームを結合する PSI を単離精製し、その構造を単分子解析で明らかにし、また結合に関わるタンパク質を同定した。窒素固定に ATP を供給する特殊な光化学系の機能を支えるアンテナの構造を明らかにした。

#### 3.

概要: KEA3 はチラコイド膜に局在する H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> アンチポーターである。シロイヌナズナ *dpgr* 変異株は KEA3 の活性を抑制できない優性の変異株であった。KEA3 のノックアウト変異株との表現型の比較から、KEA3 の活性 (ルーメンからの H<sup>+</sup> 排出) は光合成の開始時に抑制され NPQ 誘導に寄与するが、光合成の継続とともに活性化され、 $\Delta pH$  から膜電位へのプロトン駆動力の成分変換を行うことで NPQ を解消し、効率の良い光合成を行うために必須であることを明らかにした。

### <科学技術イノベーションに大きく寄与する成果>

#### 1.

概要: ヒメツリガネゴケの Flv をコードする遺伝子をイネの野生株と PSI サイクリック電子伝達変異株に導入した。シロイヌナズナの場合と同様、PSI の変動光に対する耐性強化を確認した。これは、PSI の変動光耐性強化の初めての成功例である。また耐性のメカニズムをシロイヌナズナとイネで明らかにし、この技術が極めて汎用性の高いものであることを示した。

#### 2.

概要: PSII のプロトン排出チャネルを構成すると考えられるアミノ酸残基に網羅的に変異を導入した。膨大で貴重なリソースの中には、野生型の機能を凌ぐものが含まれ、光合成の最も基本的な反応 (水分解) の強化の可能性を示唆した。

#### 3.

概要: Rubisco 量は、窒素の有効利用と光合成の効率を決める最重要の要因である。その蓄積量を上昇させる技術を開発し、その効果を隔離圃場試験に持ち込んだ。また、Rubisco の蓄積量を上昇させても、その活性化率が低下する問題を見だし、Rubisco activase の同調的な発現が必要であることを見いだした。

## §2 研究実施体制

(1) 研究チームの体制について

### ①「鹿内」グループ

研究参加者

	氏名	所属	役職	参加時期
○	鹿内利治	京都大学理学研究科	教授	H23.12～
	槻木竜二	同上	助教	H23.12～
	西村芳樹	同上	助教	H23.12～
*	山本宏	同上	CREST研究員	H23.12～
*	Melanie J Mermod	同上	CREST研究員	H23.12～H27.3
*	佐藤望	同上	研究補助員	H23.12～H.28.3 産休2回
*	高木麻友子	同上	研究補助員	H23.12～
*	杉澤恵利香	同上	研究補助員	H23.12～H.25.3
	杉本和彦	同上	D3	H24.4～H26.3
	王彩娟	同上	D1～D3	H25.4～H.28.3
	横山 諒	同上	M1～D3	H24.4～
	大谷卓人	同上	M1～D3	H24.4～
	加藤義宣	同上	B4～D2	H24.4～
	石橋幸大	同上	M1～D2	H25.4～
	矢野晴菜	同上	M1～D1	H26.4～
	孫啓翔	同上	M1～M2	H27.4～
	飯田健一	同上	B4～M1	H27.4～
	木村真由子	同上	B4～M1	H27.4～

研究項目

- ・ シロイヌナズナを用いた研究全体の統括(鹿内担当)
- ・ 光化学系 I の強化(山本担当)
- ・ サイクリック電子伝達の最適化(Mermod 担当)
- ・ 炭酸固定の強化と光合成系全体の最適化(王担当)

### ②「池内」グループ

研究参加者

	氏名	所属	役職	参加時期
○	池内 昌彦	東京大学総合文化研究科	教授	H19.10～
	榎本 元	同上	助教	H19.10～
*	奥田 裕紀子	同上	学術支援職員	H20.4～H28.12
*	渡辺 麻衣	同上	特任研究員	H20.4～
	鈴木 布美子	同上	D1～3	H23.4～
	吉野 宏明	同上	M1～D3	H20.4～
	前田 海成	同上	M1～D2	H24.4～
	陳 泰駿	同上	D1～2	H27.4～
	松村 雅子	同上	M1	H27.4～
*	清田 浩史	同上	特任研究員	H23.12～H28.3
	緑川 貴文	同上	助教	H27.4～H28.6
	神谷 綾子	同上	M1～2	H25.4～H27.3

	成川 礼	同上	助教	H23.12～H27.3
	長尾 遼	同上	D3	H23.12～H24.3
	早乙女 敏行	同上	D3	H23.12～H24.9
	田村 洵也	同上	M2	H23.12～H24.3

研究項目

- ・光化学系Ⅰの修復能の強化
- ・光化学系Ⅰの機能の強化
- ・光化学系Ⅰの還元側の機能の強化
- ・光化学系Ⅱの水分解系の強化と最適化

③「高橋裕一郎」グループ

研究参加者

	氏名	所属	役職	参加時期
○	高橋 裕一郎	岡山大学大学院 自然科学研究科	教授	H23.12～
*	黒田 洋詩	同上	特別契約職員・助教	H24.4～H25.5
	黒田 洋詩	同上	特別契約職員・助教	H25.6～H28.3
	黒田 洋詩	同上	特別契約職員・准教授	H28.4～
*	兒玉 なつ美	同上	非常勤研究員	H24.2～H24.2
*	兒玉 なつ美	同上	特別契約職員・助手	H24.3～
*	小澤 真一郎	同上	特別契約職員・助教	H25.12～H27.3
*	小澤 真一郎	同上	非常勤研究員	H27.4～
*	Nellaepalli Sreedhar	同上	特別契約職員・助教	H24.11～H25.5
	Nellaepalli Sreedhar	同上	特別契約職員・助教	H25.6～
	西村 美保	同上	助教	H26.4～
*	Sireesha Kodru	同上	非常勤研究員	H26.4～H27.10
*	森田 典子	同上	技術職員	H26.4～
	松崎 英典	同上	大学院博士前期課程	H23.12～H24.3
	石堂 廣士	同上	大学院博士前期課程	H23.12～H24.3
	井坂 敬文	同上	大学院博士前期課程	H25.4～H26.3
	松本 洋平	同上	大学院博士前期課程	H25.4～H27.3
	孫 小羽	同上	大学院博士前期課程	H25.4～H27.3

研究項目

- ・「真核藻類の光化学系機能の最適化」全体の総括(高橋担当)
- ・光化学系Ⅱの形質転換体の作出(黒田・西村・孫担当)
- ・光化学系Ⅱの形質転換体の解析(黒田・兒玉・孫・高橋担当)
- ・タバコの形質転換体の作出(黒田担当)
- ・光化学系Ⅰを強化した形質転換体の作出(Sreedhar・小澤担当)
- ・光化学系Ⅰ形質転換体の解析(Sreedhar・小澤・兒玉。松崎・石堂担当)
- ・アンテナ複合体の解析(兒玉・小澤・松崎・Kodru 担当)

④「牧野」グループ

研究参加者

	氏名	所属	役職	参加時期
○	牧野 周	東北大学大学院農学研究科	教授	H23.12～
	石田 宏幸	東北大学大学院農学研究科	准教授	H23.12～

	鈴木 雄二	東北大学大学院農学研究科	助教	H23.12～
	三宅 親弘	神戸大学大学院農学研究科	准教授	H23.12～
	近藤 依里	東北大学大学院農学研究科	技術職員	H23.12～ H26.11～H28.4 産休
*	田副 雄士	東北大学大学院農学研究科	特任助教	H25.4～
*	石山 敬貴	東北大学大学院農学研究科	CREST 研究員	H26.7～
	菅波 眞央	東北大学大学院農学研究科	M2	H27.4～
	眞野 和久	東北大学大学院農学研究科	M2	H27.4～
	井上 史崇	東北大学大学院農学研究科	M1	H28.4～
	三浦 尚	東北大学大学院農学研究科	M2 修了	H26.4～H28.3
	保科 絢子	東北大学大学院農学研究科	M2 修了	H25.4～H27.3
	山岡 千尋	東北大学大学院農学研究科	M2 修了	H25.4～H27.3

#### 研究項目

- ・ 全体の総括、作物の光合成機能評価(牧野担当)
- ・ モデル植物の遺伝子タンパク質解析(石田・三宅担当)
- ・ 作物の遺伝子タンパク質解析(鈴木担当)
- ・ 作物の形質転換体作製(近藤・鈴木担当)
- ・ 作物の光合成解析(田副・菅波・眞野・井上・三浦・保科・山岡担当)
- ・ 作物の炭素と窒素分析(石山担当)

(2) 国内外の研究者や産業界等との連携によるネットワーク形成の状況について

KEA3などチラコイド膜を介したイオン輸送についての基礎研究は、Ildiko Svabó博士を代表とするヒューマンフロンティアとして国際的な連携に発展している。また国内でも皆川純博士を代表とする新学術領域がスタートし、大きく展開する兆しがあり。

### § 3 研究実施内容及び成果

#### 3.1 シロイヌナズナを用いた解析(京都大学 鹿内グループ)

シロイヌナズナにおいて、PSIの変動光に対する耐性を強化する目的で、ヒメツリガネゴケの *FlvA* と *FlvB* 遺伝子を単離し、シロイヌナズナ野生株とサイクリック電子伝達を欠損する *pgr5* 変異株に導入した。両遺伝子産物はシロイヌナズナの葉緑体でヘテロテトラマーを形成した。Flv は、NADPH あるいはフェレドキシン(電子供与体については結論が出ていない)を電子供与体とし、酸素を水まで還元する。したがって、水から水への偽サイクリック電子伝達(water-water cycle)を触媒するが、活性酸素の生成を伴うメーラー反応とは異なる。*pgr5* 変異株背景では、Flv は有効な電子受容体として機能する。酸素吸収速度の質量分析から、強光下では、PSII の酸素発生で生じた電子の25%が、Flv に依存する酸素還元に使われることを明らかにした。Flv 依存の偽サイクリック電子伝達は、*pgr5* 変異株で見られるPSIの過還元と電子伝達速度の低下を完全に回復させ、サイクリック電子伝達の欠損によるATPの不足が偽サイクリック電子伝達により相補されたと考えられる。

一方、Flvを導入した *pgr5* 変異株では、強光下でのNPQ(qE)の誘導が、部分的にしか回復しなかった。qEの誘導は、サイクリック電子伝達によってもたらされるチラコイドルーメンの酸性化( $\Delta\text{pH}$ の形成)に依存する。Flv導入株では、ATP合成に寄与するプロトン駆動力( $\Delta\text{pH}$ と膜電位から成る)の大きさは、野生株のレベルまで回復していたが、膜電位の貢献が大きく、その結果、チラコイドルーメンのpHを十分に下げられないと考えられる。被子植物がFlvを保持しなかった理由は完全に理解できないが、PGR5依存のサイクリック電子伝達は、プロトン駆動力の成分の調節機構(KEA3などのイオントランスポーターやチャンネル)と連動していることが示唆された。一方、野生株背景においては、定常状態においてFlvに依存した酸素還元は見られず、FlvはPGR5依存サイクリック電子伝達と競合できないと考えられる。しかしながら、野生株背景においても、Flvは光合成の誘導時に有効な電子シンクとして機能することを明らかにした。

変動光(弱光/強光)下では、PSIが光阻害を受けるが、*pgr5*変異株では特にこの問題が深刻であり、生存することさえできない。Flv導入により、*pgr5*変異株の変動光に対する耐性が大幅に改善された。さらに、野生株背景においても、Flvの蓄積は、PSIの変動光に対する耐性を強化することを示した。Flvを発現しない野生株においては、弱光から強光に移行するとPSIは強く還元する。このことが、PSIの光阻害をもたらすと考えられている。しかし、Flv蓄積株では、Flvが大きな電子シンクとして機能し、逆にPSIは強光移行後に酸化しており、このことがPSIに変動光耐性を与えるメカニズムであると考えられる。Flvの導入により、シロイヌナズナのPSIに変動光耐性を付与することに成功した。牧野Gと協力し、イネでの評価に移行した。

光合成調節の鍵をにぎるPSIサイクリック電子伝達の最適化を目指して、NDH-PSI超複合体の蓄積量を人為的に操作する技術の開発を目指した。NDH複合体は、葉緑体と核の二つのゲノムに30以上のサブユニットがコードされる。核コードサブユニット遺伝子の統括的な発現制御に加えて、葉緑体と核の間のクロストークによる発現制御があると考えられ、NDH-PSI超複合体は、電子伝達超複合体の量を操作する最も挑戦的なモデルとなる。戦略として、(1)超複合体アセンブリの律速点を明らかにし、それを解除する生化学アプローチ、(2)複合体の蓄積量を決める調節因子を特定する遺伝学アプローチをとった。想定した以上に困難な課題であり、(1)に関しては、アセンブリ因子の解析結果をとりまとめ、二つの論文を作成した(一報は改訂中)。(2)に関しては、CRESTとしては研究を中断した。葉緑体コードのサブユニット遺伝子の発現が細胞特異的に制御されるC<sub>4</sub>植物トウモロコシを材料に、核による葉緑体遺伝子の発現調節に焦点を絞り、別予算で研究を継続している。

(1)PSIとの超複合体形成は、NDHを安定化させるため、計画時には、超複合体形成を仲介するLhca6の高発現に注目した。しかしながら、それによってNDH-PSI超複合体の蓄積量を上昇させることはできなかった。フェレドキシンからプラストキノンへの電子伝達を行うsubcomplex Aの前駆体は、ストロマに多量に蓄積していることを示しており、アセンブリの律速点は、膜に埋まったsubcomplex B, Mあるは、ルーメン側のLにあると考えられる。そこで、研究の遅れてい

る膜結合部分のアセンブリについて解析を行った。

CRR3 は、NDH を欠損する変異株から単離された。当初の考察とは異なり、CRR3 は、subcomplex B と M の一部のサブユニットのアセンブリに関わることを明らかにした。CRR3 の高発現は NDH-PSI 超複合体の蓄積量を上昇させることはなかった。現在のところ、葉緑体コード遺伝子 (*ndhB* あるいは *ndhD*) の発現が、超複合体蓄積を律速する可能性が考えられる。CRR3 を含むアセンブリ中間体の解析から、NDH 複合体のアセンブリは、PSI と結合した状態で進行する興味深い事実を明らかにした。

NDH 複合体の蓄積に必要な機能未知タンパク質 CRR9 の解析を行った。CRR9 は、subcomplex A の蓄積に必須で、NDH 複合体の蓄積を律速しなかったが、NdhK の蓄積に特異的に必要な因子であることを明らかにした。

- (2) NDH の蓄積量が、光環境適応により制御されるのであれば、様々な光環境に適応した植物では、NDH の蓄積量が異なる制御を受けているかもしれない。この可能性を検討するため、シロイヌナズナのようなエコタイプを集め、NDH 複合体の蓄積量が顕著に異なるものがないかスクリーニングを行った。しかしながら、複合体量は、考えていた以上に一定であった。そこで、酸化ストレス、浸透圧ストレスなど、公開されているトランスクリプトームデータをもとに、NDH 複合体の蓄積量が変わる栽培条件を検討した。複数のサブユニット遺伝子の転写が変化する条件を見出したが、複合体の蓄積量の変動には繋がらなかった。一方、イネを用いた研究から、NDH 複合体が、弱光でのプロトン駆動力の形成に貢献することが示された(牧野 G)。NDH 複合体は、当初考えたように光環境ストレスの緩和に働くのではなく、プロトン駆動力が小さい時に(弱光時)、ATP 合成に寄与するための基本的な光合成装置であることが考えられる。

サイクリック電子伝達と同様に、電子伝達調節の鍵をにぎるのが、プロトン駆動力の成分( $\Delta pH$  と膜電位)制御を行うチラコイド局在のトランスポーターやチャネルである。この数年、制御に関わる因子が幾つか特定され、その重要性が理解されはじめ、注目されている。*dpgr* (*disturbed proton gradient regulation*) 変異株は、CO<sub>2</sub> フリー低酸素下で、高いクロロフィル蛍光を発することで単離された。*dpgr* 変異株は、チラコイド膜局在の H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> アンチポーター KEA3 に優性の異常をもたらすアミノ酸置換を持つことを明らかにした。KEA3 の膜トポロジーを決定し、このアンチポーターがチラコイド膜から H<sup>+</sup> を放出し、K<sup>+</sup> を取り込むことを示唆した。*dpgr* は、KEA3 の活性の抑制ができない変異株であった。ノックアウトアルルとの表現型の比較から、KEA3 の活性は、光合成誘導時に抑制され、NPQ 誘導がされる。一方、弱光～中光域では、定常状態で KEA3 は活性化され、 $\Delta pH$  から膜電位への置き換えが起こり、NPQ が解消されることで効率の良い光合成を行うと考えられる。したがって、KEA3 は、変動する光環境の中で、効率の良い光合成を行うために重要であることを明らかにした。

池内 G の研究から、シアノバクテリアにおいて、PSI のアセンブリ因子である Ycf3 の高発現により、PSI の光阻害が緩和されることが明らかになった。真核光合成生物において、Ycf3 は葉緑体コードである。そこで Ycf3 に葉緑体移行シグナルを繋いだものを高発現するシロイヌナズナ (PSI が光阻害を受けやすい *pgr5* 変異株) を作成した。また、Ycf3 と相互作用する Y3IP を高発現するラインも作成した。後者において、PSII が強光に対して若干の耐性を示すラインを選抜した。今後、導入遺伝子をホモ化し、変動光下での PSI の耐性を評価したのち、野生株での効果を評価する必要がある。



### 3.2 シアノバクテリアを用いた解析(東京大学 池内グループ)

#### 研究のねらい

光化学反応はシアノバクテリアから藻類、高等植物までよく保存されているので、遺伝子改変の容易なシアノバクテリアを用いて、光化学系の強化の可能性を重点的に追求し、その成果を藻類や植物に応用できるものとして提案すること、および逆に、植物や藻類の成果に基づく実験をシアノバクテリアで行ない、それを迅速に検証することができる。本研究では、このようなねらいで、モデル系の開発と評価、遺伝子強化を行った。

#### 実施方法

- 本研究では、遺伝子改変の容易な中温性のシアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 を主に用いて、PSI の光感受性モデル系を構築した。複数の候補株から光感受性の強いフィロキノン合成変異株( $\Delta menD$ )を選定した。これに、PSI のアセンブリや電子伝達にかかわる因子の強制発現を導入し、その効果を評価した。効果が見られた因子の強制発現を野生株で行い、効果を検証した。
- PSII の評価モデル系( $\Delta psbA1/\Delta psbA3$ )を構築し、緑藻クラミドモナスの解析で特定された PSII の変異に相当するものを導入し、その強光耐性を評価した。
- 好熱性シアノバクテリアは絶対光独立栄養のため、光合成機能の致死変異を導入して、結晶解析や機能解析などをすることができない。本研究では、光化学系複合体 *Thermosynechococcus vulcanus* にグルコース輸送体遺伝子を導入することで、光合成に依存しない従属栄養増殖系を確立し、光化学系の致死変異体のレスキューを試みた。

#### 成果

- 光化学系 I (PSI) の修復能の強化: *Synechocystis* sp. PCC 6803 のフィロキノン合成変異株( $\Delta menD$ )は、弱光では野生株より生育が遅いが、光合成に依存して増殖できる。しかし、通常の光強度( $30 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )以上の光条件ではまったく増殖しなかった。キノン分析から、PSI に存在する電子受容体( $A_1$ )にフィロキノンをもたず、それに換わって一部プラストキノンが挿入されている。このため生じる電子受容側の電子伝達の阻害が、特異な光阻害の原因と考えられる。これは変動光において、サイクリック電子伝達の欠損により PSI の光阻害が起きる仕組みとよく似ている。この変異株にさまざまな遺伝子を導入し、光感受性の緩和効果を調べた。その結果、PSI 複合体のアセンブリ因子として報告されている Ycf3 の発現強化が特に強い緩和効果を示した。つまり、弱光での光合成増殖を大きく改善し、通常の光条件での増殖も可能にした。しかし、Ycf3 強化株は、強光( $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )では増殖せず、光感受性の原因そのもの(フィロキノン欠損)を解消したわけではない。一方、非常に強い光( $>2000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )による光阻害からの回復実験によって、Ycf3 の発現強化による増殖の回復促進が確認された。一方、強光( $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )処理では、 $\Delta menD$  株が光阻害を受けたのに対し、Ycf3 の発現を強化した  $\Delta menD$  株は光阻害を受けにくかった。これは、PSI の光阻害と回復が同時に進行していると解釈できる。

Ycf3 発現を強化した野生株を作出し、その光阻害耐性を評価した。通常の生育温度では、Ycf3 発現強化株の増殖は野生株よりわずかによかった。一方、クロロフィルの含量が大きく低下する低温( $15^\circ\text{C}$ )条件では、野生株の増殖阻害を示したのに対して、Ycf3 発現強化株の増殖の回復が確認できた。以上のことは、Ycf3 が PSI 光阻害の回復促進にかかわることを示唆している。Ycf3 は真核光合成生物では葉緑体 DNA にコードされており、作物となる植物ではその操作は容易ではないが、Ycf3 と相互作用する因子(Y3IP1)が核コードタンパク質として知られている。そのため、この遺伝子の発現強化の PSI の光阻害への緩和効果の有無を、鹿内 G が現在解析中である。なお、PSI は従来光阻害を受けにくいといわれてきたが、最近の研究で、PSII もしくはサイクリック電子伝達による電子の一過的な過剰供給が PSI の光阻害を引き起こすといわれている。一方、通常条件では、PSII は光阻害を受けやすく、その反応中心タンパク質 D1

の速い代謝回転に依存して阻害と回復を素早く繰り返すことにより、PSI への電子流入速度を調節している。PSII の光阻害のメカニズムはこれまで詳しく研究されてきたが、PSII の強化は PSI の強化を伴わなければかえって危険なものになりかねない。高橋 G により PSII 強化の可能性が示されており、本研究の Flv/Ycf3 による PSI 光阻害の緩和(回復強化)とあわせて、光合成系全体の強化への新たな可能性を提供するものと期待している。

- 光化学系 I (PSI) の機能の強化: 通常条件で光阻害と回復を繰り返す PSII とはちがひ、光阻害を受けにくく、光条件の変化に対応して長期的な蓄積の調節を受ける PSI は、光合成の効率を決定する重要な因子の一つと考えられる。そのため、PSI 蓄積を増強する技術の開発を行った。クロロフィルやカロテノイド色素の増強、PSI 反応中心遺伝子の発現強化を試みたが、影響が見られない場合と発現強化が毒性をもつ場合があった。しかし、イソプレノイド合成経路を改変した株では、通常のカロテノイド蓄積につながる代謝フローが抑制された。この株を用いてカロテノイド合成の前駆体供給にかかわる遺伝子のスクリーニングを行ない、カロテノイド蓄積の回復、つまりイソプレノイド合成経路の基質供給系の増強に成功した。現在、この増強に必要な遺伝子の強化をクロロフィル合成系や PSI 反応中心タンパク質をコードする遺伝子の強化と組み合わせ解析を進めている。鹿内 G の NDH 蓄積量の操作の報告にあるように、基本的な光合成装置の活性や蓄積量は厳密に制御されているため、機能強化は容易ではない。本研究により、光化学系の蓄積量を操作する技術の開発に向けて、関門を1つ超えたかもしれない。
- 我々は、シアノバクテリアでは PSI のアンテナとしてフィコビリソームが特殊なリンカータンパク質を介して働いているという仮説を提唱してきた。本研究では、この延長線上で、窒素固定型シアノバクテリア *Anabaena* sp. PCC 7120 を用いて、フィコビリソームと PSI の超複合体を単離し、その構造を決定した。PSI は窒素固定におけるエネルギー供給に貢献すると期待されたため、この超複合体の発現強化を試みた。研究期間内に作物への応用が難しいため、CREST としては研究を収束させたが、別予算で研究を継続している。
- PSI の還元側の機能の強化: Flavodiiron タンパク質 (Flv3 と Flv1) の効果を  $\Delta menD$  株背景で過剰発現して確かめた。その結果、弱光での光合成増殖を大きく改善しただけでなく、増殖できない通常の光条件でも光合成増殖を可能にした。この光感受性緩和効果は上記の Ycf3 とほぼ同等であったが、光強度依存性に違いがあり、その作用機構の違いを示唆している。これらの結果は、Flv タンパク質が電子受容側に過剰に蓄積した電子を酸素に渡すという考えと一致しており、 $\Delta menD$  株が PSI の電子伝達能を評価する新たなモデル系となりうることを示している。また、 $\Delta menD$  株の光感受性の原因が電子受容側の電子伝達の阻害であることを支持しており、PSI の機能や維持にかかわるさまざまな因子の評価のすぐれたモデル系であることを実証している。シアノバクテリアでの解析は、本来 Flv をもたない被子植物を用いた鹿内 G と牧野 G の研究成果を強く支持するものである。
- PSII の水分解系の強化と最適化: 高橋 G の解析から推測された PSII の強光耐性に効果が見られた D1 タンパク質の保存残基 D1-Q304 と D1-D319 の改変の効果も、*Synechocystis* sp. PCC 6803 の *psbA2* 遺伝子への変異導入で解析した。その結果、強い赤色光では Q304A と D319H が特に強い耐性を示した。この結果は、クラミドモナスの結果と一部対応している。光化学系の構造は生物間で非常に保存性が高いが、構造の違いも想定されており、比較解析は重要である。しかし、このアプローチには競合研究がいくつかあり、独自のアプローチ(次の従属栄養増殖の確立)が求められる。
- 好熱性シアノバクテリアを、光合成に依存しない従属栄養増殖できるようにすることは、光合成分野の基礎技術として非常に重要である。本研究では、大腸菌と中温性シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 のグルコース輸送体遺伝子を好熱性シアノバクテリアに導入し、後者の発現株で従属栄養による増殖を確認した。従属栄養による増殖は、遺伝子発現を制御するプロモーターに依存しており、その最適プロモーターを同定した。これによって、光合成の阻害剤 DCMU の存在下でグルコースを取込み、グルコース濃度に比例した高密度培養が確立できた。この増殖の倍加時間は約 22 時間と、非常に速い。現在、PSII 複合体の結晶化を目指して、*psbC* や *psbA1* などに変異を導入した株の作出を進めている。なお、この増殖には光照射が必要で、暗所では増殖が見られない。これは変異株作出の障害となっており、現在その原因を

究明中である。これまで、シアノバクテリアで糖輸送体を導入することで従属栄養を可能にした論文は数報あるが、増殖が十分でない場合が多く、光化学系の変異体の解析にまで到達した例はない。また、好熱性シアノバクテリアのタンパク質の熱安定性は結晶構造解析などにおいてすぐれていることは実証済みであるが、変異体を作製できないために、その発展的な研究は滞っていた。本研究はこれまでの問題を解決するブレイクスルーになる可能性が高い。

### 3.3 真核藻類の光化学系機能の最適化 (岡山大学 高橋グループ)

#### 研究のねらい

光合成反応において、光化学系は光エネルギーを酸化還元エネルギーへ変換する場である。弱光下では光速度となるため、光化学系の光エネルギーの利用効率の向上が重要となる。一方、強光下では光化学系は光損傷を強く受けるため、光損傷からの防御機構の強化が重要となる。本研究では、真核藻類を用いて光化学系 I と II (PSI と PSII) の機能強化・最適化を実現し、得られた結果をシアノバクテリアの結果と比較しつつ、高等植物の改変のために成果をフィードバックする。そのために、以下の研究を行う。(1) PSI の還元側の機能強化を進める、(2) 損傷後の修復機能を強化するためアセンブリ因子の高発現株を作出し、光合成生産への効果を評価する。(3) PSIII の酸素発生系の機能強化をプロトン (H<sup>+</sup>) 排出の観点から進め、光合成生産への効果を評価する。(4) アンテナ量が減少した変異株の強光下でのバイオマス生産への影響も調べる。

#### 実施方法

PSIは強い還元力を生成する場で、その還元側で活性酸素などが生成するため、強光下での光合成器官の損傷を防ぐ機構の強化は重要である。また、損傷を一度受けると PSII と比較してその修復系が脆弱である。そこで、緑藻クラミドモナスの高効率な葉緑体形質転換系を利用して、葉緑体、核、外来遺伝子の高発現ベクターの導入を行った。葉緑体高発現ベクターは、*psaA* 遺伝子のプロモーターと5'UTR、および3'*rbcL*の制御下で目的の遺伝子を葉緑体内で高発現させるが、この時 HA タグをタンパク質のN末に融合させた。(1)および(2):強光下でのPSIの機能を強化するため、PSIの還元側から電子を受け取るシアノバクテリアのフラボドキシタンパク質(Fld)をコードする*isiB* 遺伝子とクラミドモナスのFNRをコードする核遺伝子(*petH*)の高発現体、PSIの分子集合因子をコードする葉緑体遺伝子の*ycf3*と*ycf4*の高発現体を作成した。得られた形質転換体の光合成的生育、光合成電子伝達活性、光合成タンパク質蓄積量を解析した。(3):光を利用して高い酸化力を形成するPSIIの酸素発生系が水を酸化すると酸素とH<sup>+</sup>が生成するが、速やかに酸素発生系から排出されないと、周辺のpHを著しく低下させ、損傷の原因となる。結晶構造解析から酸素発生系からチラコイドのルーメンへ延びる3つの水素結合ネットワークの存在が指摘され、それらがH<sup>+</sup>チャンネルとして機能している可能性が提案されている。そこで、クラミドモナスの葉緑体形質転換系を用いて、水素結合ネットワークに関与するアミノ酸残基を置換して、酸素発生活性への影響を調べた。対象となるアミノ酸は、葉緑体遺伝子*psbA*、*psbC*、*psaD*にコードされるD1、CP43、D2タンパク質上にある。今回は、他の19種のアミノ酸へ置換した形質転換株を全て作成する。得られた形質転換体の液体および個体培地における光合成的生育を異なる酸素、二酸化炭素、光条件下で調べる。また、光合成電子伝達活性を酸素電極、PAM 蛍光光度計、熱発光測定などにより測定し、PSIIタンパク質蓄積量、マンガ原子含量なども分析する。(4):光捕集機能をもつアンテナ複合体は多種類存在するが、PSIに結合するアンテナ(LHCIとマイナーLHCII)およびPSIIに結合する(メジャーLHCII)のアンテナの量と機能を野生株およびクロロフィル*b*欠損株を用いて免疫化学的手法および分光光度計を用いて詳細に解析する。

#### 成果

(1) PSI の還元側の強化について、HA タグを N 末に融合したシアノバクテリアのフラボドキシタンパク質(Fld)の高発現株の作出を行った。HA タグに対する抗体を用いた免疫化学的な検出により Fld の蓄積を確認した。しかし、光合成的生育への影響はほとんど認めることができなかった。また、HA タグを N 末に融合した核遺伝子にコードされたフェレドキシリン-NADP-オキシド

レダクターゼ (FNR) を高発現させる形質転換株も作出した。FNR の蓄積量は増加したが、光合成的生育条件化で生育や光合成活性に変化はほとんど認められなかった。

- (2) PSI の生合成に必須な因子 Ycf3 および Ycf4 を N 末もしくは C 末に HA タグを融合させて高発現させる株を作出した (Ycf3ox と Ycf4ox)。予想外のことに、Ycf3ox 株は光合成的生育が悪くなった。必要以上の量の Ycf3 の蓄積は PSI 複合体の生合成には阻害的に働くようである。Ycf3 が PSI 複合体の生合成にどのように関与するのかを解明する上で重要なヒントを与える結果であると言える。一方、Ycf4ox 株は約 20% 光合成的生育が促進された。Ycf4ox 株の光合成活性や PSI タンパク質はコントロール株のそれと明確な差が認められなかった。Ycf4 の高発現により PSI の蓄積量が増加したのではなく、機能が強化もしくは損傷の回復が促進された可能性が考えられる。

また、アフィニティー・スピンカラムにより HA タグを融合した Ycf3 と Ycf4 をそれぞれかなりの純度で精製することに成功した。その結果、Ycf3 にはすでに報告されている Y3IP1 (Ycf3 Interacting Protein 1) がほぼ等量結合することが示された。得られた標品には PSI 反応中心タンパク質 (PsaA と PsaB) がわずかに存在し、クロロフィルも存在した。ラジオアイソトープでタンパク質をパルスラベル・チェースラベルする実験を行うと、Ycf3 標品上の PSI タンパク質は代謝回転していることが示された。これらの結果は、Ycf3 標品は PSI 反応中心の分子集合の初期を担う因子であることを示している。一方、精製した Ycf4 標品を解析すると、Ycf4 はオリゴマーを形成することを示す結果が得られた。また、量は少ないが Ycf3 が存在した。Ycf4 と Ycf3 が相互作用する証拠が本実験により初めて得られた。さらに、多くの PSI サブユニットと LHCI サブユニットが検出された。タンパク質をパルスラベル・チェースラベルする実験を行うと、Ycf4 標品上で PSI コア複合体が合成され、さらに PSI 複合体とは独立して合成された LHCI 複合体も分子集合することが分かった。おそらく、PSI アセンブリ中間体を安定化し、反応中心以外のサブユニットを効率的に分子集合するのをアシストする役割を担っていると考えている。

- (3) PSII 酸素発生系の H<sup>+</sup>チャンネルに関与すると想定されているアミノ酸 {D1-D61、D1-E65、D1-N298、D1-H304 (多くの光合成生物では D1-Q304)、D1-D319、D1-N322、D1-R323、D1-R334、D1-F339、D1-N338、D2-R294、D2-E301、D2-E312、D2-323、CP43-A411、CP47-E364} を他の 19 種の残基の置換した葉緑体形質転換体を作成した。

これまでに最も解析が進んでいるのは、酸素発生系の近傍で H<sup>+</sup>排出に関与すると予想されている D1-N298 を置換した株である。G、A、C、M、S、Q、H に置換すると酸素発生活性が低下した。しかも、酸素発生活性は光感受性が極めて高くなり、強光下では速やかに失活した。これら以外のアミノ残基に置換すると酸素発生活性は失われたが、D、E に置換した株はマンガが存在し、酸素発生系の S 状態 (S<sub>0</sub>、S<sub>1</sub>、S<sub>2</sub>、S<sub>3</sub>、S<sub>4</sub>) は閃光照射により S<sub>1</sub> から S<sub>3</sub> へと酸化されることが熱発光測定により分かった。したがって、D1-N298 の置換により酸素発生系の構造・機能が影響を受けた可能性が考えられるが、水分解により生成した H<sup>+</sup> が正常に排出されないため酸素発生活性の光感受性が増加したと考えることもできる。本研究により、これまで重視されていなかった D1-N298 が酸素発生反応の H<sup>+</sup> 移動に極めて重要な役割を果たしていることを明らかにできた。

次に、D1-N298 と同じ水素結合ネットワークに関与し、ルーメン近傍に存在する D1-Q304、D1-D319、D1-R323 を他の 19 種の残基に置換した株についての解析を進めた。D1-Q304 は機能上あまり重要でないことが分かったが、D1-D319 と D1-R323 を置換した株では予想外の表現型が観察された。D1-319 を R、F、もしくは W へ置換した株は、酸素発生活性が十分に残っているにもかかわらず光合成的な生育ができなかった。しかし興味深いことに、嫌気条件下にすると光合成的に生育できるようになった。そこで、細胞を好気条件から嫌気条件下で生育させると、PSII タンパク質の蓄積量と酸素発生活性が大きく増加した。これらの結果は D1-D319 と D1-R323 が酸素排出に関与することを示しているのかもしれない。嫌条件下で生育がよくなるという表現型はこれまでに報告がなく、新しい現象であると言える。しかし、生育が良くなる理由はまだわからず、今後の詳細な解析により解明したい。

D1-Q304 変異株に興味深い表現型が観察された。D1-Q304A や D1-Q304N 株は、強光条

件下 (200  $\mu\text{mole photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) でコントロール株より光合成的に速く生育した。その原因はまだ解明できていないが、損傷を受けやすい PSII の強光下における機能が強光下で強化されていると期待される。このアミノ酸置換による PSII の機能強化に一般性があるのかどうかを明らかにするため、タバコの葉緑体の形質転換を行っている。また池内 G と共同して D1-Q304A と D1-Q304N に相当するシアノバクテリアの変異株を作出中である。

- (4) クロロフィ *b* (Chl*b*) はアンテナ複合体の主要な色素の一つである。この欠損株はこれまでに単離され、様々な研究に材料として使われてきた。特に、光合成的生育とアンテナサイズの関係については、バイオマス生産にとっては重要な課題である。本研究により、Chl*b* 欠損がアンテナ複合体 (LHCI と LHCII) へどのような機能のおよび蓄積量に影響を与えるかについて明らかにした。Chl*a* が十分に合成される条件では、LHCI と LHCII の蓄積量には大きな差は認められなかった。また、アンテナサイズも著しい減少は認められず、Chl*b* 結合部位に十分に存在する Chl*a* が結合した結果、アンテナ複合体が安定化し、機能的にも大きな問題はなかったと結論した。今後、バイオマス増産のためにアンテナサイズの小さい植物や藻類を検討するとき重要な参考になると期待される。

### 3. 4 作物の炭酸固定系の強化と光合成系の最適化(東北大学 牧野グループ)

#### ・イネの電子伝達系からの炭酸固定制御

作物における電子伝達系からの炭酸固定制御の機構を明らかにするために、イネを材料にサイクリック電子伝達系の変異体である NDH 欠損変異体 *crr6* (農業生物資源研ミュータントパネルより入手) と *PGR5-RNAi* 発現抑制体 (*pgr5*, 鹿内グループ作製) および *crr6* と *pgr5* の二重変異体イネ (牧野グループ作製) の光合成の生理解析を行った。測定は着葉のままクロロフィル蛍光測定、PSI の P700 酸化還元測定およびガス交換の3つのパラメーターが同時測定できる光合成測定装置で行った。

NDH 欠損変異体 *crr6* では、低照度から中程度の照度で PSII と PSI の量子収率 (それぞれクロロフィル蛍光と P700 の酸化還元測定より求める) および CO<sub>2</sub> 同化速度の若干の低下が認められたが、強光下での差は非常に小さかった。一方、*PGR5-RNAi* 発現抑制体 *pgr5* では弱光から強光にかけて若干の PSII と PSI の量子収率の低下、および CO<sub>2</sub> 同化速度の低下が認められた。*pgr5* では、とくに強光での NPQ の低下と Y(ND) の低下が大きかった。このことは、*pgr5* が PSII と PSI ともに光阻害を受けやすい変異体であることを意味した。次に、*crr6* と *pgr5* の二重変異体を調べたところ、弱光領域から強光での PSII と PSI の量子収率および CO<sub>2</sub> 同化速度の低下が著しかった。NPQ も Y(ND) も著しく低く、きわめて光阻害を受けやすい変異体であることがわかった。これらのことは、サイクリック電子伝達系が、イネにおいても強光耐性に非常に重要な機能を果たしていることを意味した。これらの変異体の光合成炭酸固定酵素 Rubisco の活性化状態を調べたところ、弱光領域で Rubisco の活性化状態は下がるものの、変異体イネと野生型イネには差がなかった。一方、強光下では、変異体の Rubisco の活性化率が野生型イネに比べやや下がるのがわかった。しかし、*crr6 pgr5* 二重変異体では CO<sub>2</sub> 同化速度の低下に比べ、Rubisco の活性化状態の低下は小さかった。Rubisco の活性化状態は Rubisco activase を介して、電子伝達系からの ATP 生産、フェレドキシン (Fd) を介した還元力およびチラコイド膜上の  $\Delta \text{pH}$  により制御されると理解されているが、光強度変化に対応する CO<sub>2</sub> 固定速度は、サイクリック電子伝達系の制御による Rubisco 活性化状態の変化を介するものではなく、サイクリック電子伝達系の直接の機能による制御による低下であることが示された。

一方、鹿内 G によって、ヒメツリガネゴケ由来の *FlvA* および *FlvB* 遺伝子をシロイヌナズナ野生型とサイクリック電子伝達の主経路を欠損する *pgr5* 変異体に導入したところ、Flv は PSI からの電子シンクとして機能し、サイクリック電子伝達の機能をほぼ相補することがわかった。そこで、その特性が作物イネに応用できるかどうかを調べるため、鹿内 G が作製した *Flv* 導入イネの解析を行った。*Flv* 導入イネでは、CO<sub>2</sub> 固定速度の増加は見られないものの PSI の量子収率と Y(ND) の明確な向上は認められ、PSI の光阻害耐性が強化されていることがわかった。また、上記 3 種のサイクリック電子伝達系の変異体イネに *Flv* 遺伝子を導入した形質転換体 (*crr6*, *pgr5* 及び、その二重変異体

背景)では、いずれもサイクリック電子伝達の機能が完全に相補され、さらに PSI の光阻害耐性が強化されていることがわかった。さらに重要なことに、シロイヌナズナの場合同様、イネ野生株での Flv の蓄積が、PSI の変動光に対する耐性を強化することを確認した。このように、ヒメツリガネゴケ Flv 遺伝子の作物への導入は、ポテンシャルとしての光合成機能の増強には結びつかないものの、PSI の光阻害保護には確実に有効であることがわかった。外来遺伝子導入による PSI 光阻害耐性強化の成功は世界初の事例である。

次に、リニア電子伝達系の鍵複合体 *Cytb<sub>6</sub>f* のサブユニットの一つリステタンパク質をコードする *petC* 過剰発現体イネと発現抑制体イネを作製し、上記と同様な方法で光合成の生理解析を行った。発現過剰イネでは、リステタンパク質の著しい増加が認められたものの、*b<sub>6</sub>f* 複合体としての増強は確認されず、測定した範囲の光合成機能には違いが認められなかった。また、*petC* 発現抑制体では、リステタンパク質の減少に応じて *b<sub>6</sub>f* 複合体の減少が確認され、PSII の量子収率と CO<sub>2</sub> 同化速度も同じ割合で低下し、バイオマス生産減と最終的な収量減にもつながった。これらの変異体での光合成低下に比べると Rubisco の活性化状態の低下は小さく、リニア電子伝達系も Rubisco の活性化に影響を及ぼす要因ではあるもの、Rubisco の活性化状態の低下が直接光合成機能を律速する要因ではなく、リニア電子伝達系の機能低下が直接の光合成の機能低下であることが示された。

#### ・イネの炭酸固定系の強化

Rubisco の小サブユニット遺伝子 *RBCS* を過剰発現したイネにおいて、Rubisco タンパク量の過剰生産に世界で初めて成功した。約 20 から 30% ほどの増加が認められ、その組換え体イネのバイオマス生産について解析した。その結果、Rubisco の律速性の高い低 CO<sub>2</sub> 環境ではバイオマス生産が 10% ほど増加すること、逆に、Rubisco 律速性が失われる高 CO<sub>2</sub> では効果が無くなることがわかった。窒素吸収量との関係を調べたところ、Rubisco が過剰生産されることで、植物体の窒素の要求量も増えることがわかった。このように、低 CO<sub>2</sub> 環境での効果は、Rubisco 量増加による葉の窒素含量の増加でも説明できることがわかった。現在、Rubisco 過剰生産イネに関しては文科省より第 1 種使用承認を得て、PIP 隔離圃場水田にてバイオマス生産と収量調査中である。

一方、Rubisco 量過剰生産イネでは、部分的な Rubisco の不活性化を生じ、必ずしも光合成の向上には結びつかなかった。そこで、Rubisco 量過剰生産イネで生じる部分的な Rubisco の不活性化の原因を解明するため、Rubisco の核遺伝子 *RBCS* の発現と Rubisco の活性化を制御する酵素 Rubisco activase (RCA) の遺伝子 *RCA* の発現を調べたところ *RBCS* の発現時期と *RCA* の発現時期に大きなずれがあり、*RCA* がかなり遅れて発現することがわかった。両者の発現時期に明確なタイムラグがあるということは、両者を同時に過剰発現させる時、それらの量比に与える影響が大きいものと判断し、*RCA* の発現過剰イネは、*RBCS* プロモーターを使ったものと *RCA* プロモーターを使ったものの 2 種類を作成することにした。ともに約 1.5 倍量程度まで過剰発現した系統をすでに作製済みで、現在 Rubisco 過剰生産イネとの交配種を作製中である。

また、Rubisco の部分的な不活性化は、メタボローム解析の結果、RuBP 再生産にかかわるカルビン・ベンソン回路の一部の主要代謝産物(セドヘプチュロース7-リン酸、S7P)のプール減少が認められた。すなわち、光合成の律速要因とのアンバランスで生じることも要因の一つとして考察された。そこで、S7P 代謝に直接かかわるカルビン・ベンソン回路酵素セドヘプチュロースビスリン酸ホスファターゼ (SBPase) と Transketolase (TK) の増強イネの作製を試みた。SBPase と TK の過剰生産系統を選抜し、Rubisco 過剰生産イネと交配を進め、SBPase と TK および Rubisco の両者が増えた同時増強二重組換え体イネの選抜に成功し、F<sub>2</sub> ホモ系統を得た。次に、それらの光合成生理解析を行った。しかしながら、残念なことに SBPase と TK および Rubisco の両者が増えた同時増強二重組換え体イネにおいても、Rubisco の部分的な不活性化は回復することなく、Rubisco 単独増強イネとの光合成速度にも差は認められなかった。

一方、この Rubisco 過剰生産イネにおいては、葉の老化初期にすみやかに Rubisco が減少し、親品種と同レベルになってしまうことが観察された。要因は、Rubisco の生成が完全展開直後に速やかに止まってしまうこと、さらに、オートファジー機構を介した分解系が働くことが示唆された。そこで、完全展開後に発現が上昇する *RCA* プロモーターを用いた *RBCS* 過剰発現イネ作製も試み、葉の老化初期においても Rubisco 量を多量に維持する Rubisco 量過剰生産イネの作製にも成功し

た。このイネに対しても上記 2 種の RCA 過剰発現イネを交配導入していく予定である。

最後に、光合成の改変の試みの一つとして、F1 雑種強勢の光合成解析を行ったが、明確な差は見出せなかった。

## § 4 成果発表等

(1)原著論文発表 (国内(和文)誌 0件、国際(欧文)誌 59件)

1. 著者、論文タイトル、掲載誌 巻、号、発行年

1. Ueda M, Kuniyoshi T, Yamamoto Y, Sugimoto K, Ishizaki K, Kohchi T, Nishimura Y and Shikanai T (2012) Composition and physiological function of the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in *Marchantia polymorpha*. *Plant J.* 72:683-693.
2. Nishikawa Y, Yamamoto H, Okegawa Y, Wada S, Sato N, Taira Y, Sugimoto K, Makino A and Shikanai T (2012) PGR5-dependent cyclic electron transport around PSI contributes to the redox homeostasis in chloroplasts rather than CO<sub>2</sub> fixation and biomass production in rice. *Plant Cell Physiol.* 53:2117-2126.
3. Ozawa S, Kosugi M, Kashino Y, Sugiura T and Takahashi Y (2012) 5'-Monohydroxyphylloquinone is the dominant naphthoquinone of PSI in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell Physiol.* 53:237-243.
4. Ogawa S, Suzuki Y, Yoshizawa R, Kanno K and Makino A (2012) Effect of individual suppression of RBCS multigene family on Rubisco contents in rice leaves. *Plant Cell Environ.* 35:546-553.
5. Izumi M, Tsunoda H, Suzuki Y, Makino A and Ishida H (2012) RBCS1A and RBCS3B, two major members within the Arabidopsis RBCS multigene family, function to yield sufficient Rubisco content for leaf photosynthetic capacity. *J. Exp. Bot.* 63:2159-2170.
6. Suzuki Y, Fujimori T, Kanno K, Sasaki A, Ohashi Y and Makino A (2012) Metabolome analysis of photosynthesis and the related primary metabolites in the leaves of transgenic rice plants with increased or decreased Rubisco content. *Plant Cell Environ.* 35:1369-1379.
7. Yamori W, Matsumoto C, Fukayama H and Makino A (2012) Rubisco activase is a key regulator of non steady-state photosynthesis at any leaf temperature and, to a lesser extent, of steady-state photosynthesis at high temperature. *Plant J.* 71:871-880.
8. Suzuki Y and Makino A (2012) Availability of Rubisco small subunit up-regulates the transcript levels of large subunit for stoichiometric assembly of its holoenzyme in rice. *Plant Physiol.* 160:533-540.
9. Takagi D, Yamamoto H, Sugimoto T, Amako K, Makino A and Miyake C (2012) O<sub>2</sub> supports 3-phosphoglycerate-dependent O<sub>2</sub> evolution in chloroplasts from spinach leaves. *Soil Sci. Plant Nut.* 58:462-468.
10. Miyake C, Suzuki Y, Yamamoto H, Amako K and Makino A (2012) O<sub>2</sub>-enhanced induction of photosynthesis in rice leaves: The Mehler-ascorbate peroxidase (MAP) pathway drives cyclic electron flow within PSII and cyclic electron flow around PSI. *Soil Sci. Plant Nut.* 58:718-727.
11. Sugimoto K, Okegawa Y, Tohri A, Long TA, Sarah FS, Hisabori T and Shikanai T (2013) A single amino acid alteration in PGR5 confers resistance to antimycin A in cyclic electron transport around PSI. *Plant Cell Physiol.* 54:1525-1534.
12. Fujii S, Sato N and Shikanai T (2013) Modulation of the RNA-binding activity of individual PPR motifs reveals the functional partitioning of PROTON GRADIENT REGULATION 3. *Plant Cell* 25:3079-3088.
13. Taira Y, Okegawa Y, Sugimoto K, Abe M, Miyoshi H and Shikanai T (2013) Antimycin A-like molecules inhibit cyclic electron transport around photosystem I in ruptured chloroplasts. *FEBS Open Bio.* 3:406-410.
14. Yamamoto H and Shikanai T (2013) *In planta* mutagenesis of Src homology 3 domain-like fold of NdhS, a ferredoxin-binding subunit of the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in Arabidopsis. A conserved Arg-193 plays a critical role in ferredoxin binding. *J. Biol. Chem.* 288:36328-36337.
15. Nagao R, Tomo T, Narikawa R, Enami I and Ikeuchi M (2013) Light-independent biosynthesis

- and assembly of the photosystem II complex in the diatom *Chaetoceros gracilis*. *FEBS Lett.* 587:1340-1345.
16. Suzuki Y and Makino A (2013) Translational down-regulation of RBCL is operative in the coordinated expression of Rubisco genes in senescent leaves in rice. *J. Exp. Bot.* 64:1145-1152.
  17. Ono Y, Wada S, Izumi M, Makino A and Ishida H (2013) Evidence for contribution of autophagy to Rubisco degradation during leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 36:1147-1159.
  18. Izumi M, Hidema J, Makino A and Ishida H (2013) Autophagy contributes to nighttime energy availability for growth in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 161:1682-1693.
  19. Shimakawa G, Iwamoto T, Mabuchi T, Saito R, Yamamoto H, Amako K, Makino A and Miyake C (2013) Acrolein, an  $\alpha,\beta$ -unsaturated carbonyl, inhibits both growth and PSII activity in the Cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biosci. Biotech. Biochem.* 77:1655-1660.
  20. Sato R, Shimakawa G, Nishi A, Iwamoto T, Sakamoto K, Yamamoto H, Amako K, Makino A and Miyake C (2013) Functional analysis of the AKR4C subfamily of *Arabidopsis thaliana*: Model structures, substrate specificity, acrolein toxicity, and responses to light and [CO<sub>2</sub>]. *Biosci. Biotech. Biochem.* 77:2038-2045.
  21. Shimakawa G, Suzuki M, Yamamoto E, Nishi A, Saito R, Sakamoto K, Yamamoto H, Makino A and Miyake C (2013) Scavenging systems for reactive carbonyls in the Cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biosci. Biotech. Biochem.* 77:2441-2448.
  22. Martinis J, Glauser G, Valimareanu S, Stettler M, Zeeman SC, Yamamoto H, Shikanai T and Kessler F (2014) ABC1K1/PGR6 kinase: a regulatory link between photosynthetic activity and chloroplast metabolism. *Plant J.* 77:269-283.
  23. Watanabe M, Semchonok DA, Webber-Birungi M, Ehira S, Kondo K, Narikawa R, Ohmori M, Boekema EJ and Ikeuchi M (2014) Attachment of phycobilisomes in an antenna-photosystem I supercomplex of cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111:2512-2517.
  24. Kuroda H, Kodama N, Sun X-Y, Ozawa S and Takahashi Y (2014) Requirement for Asn298 on D1 protein for oxygen evolution: Analyses by exhaustive amino acid substitution in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell Physiol.* 55:1266-1275.
  25. Takahashi H, Okamuro A, Minagawa J and Takahashi Y (2014) Biochemical characterization of photosystem I-associated light-harvesting complexes I and II isolated from state 2 cells of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell Physiol.* 55:1437-1449.
  26. Ishida H, Izumi M, Wada S and Makino A (2014) Roles of autophagy in chloroplast recycling. *Biochim. Biophys. Acta* 1837:512-521.
  27. Hayashi R, Shimakawa G, Shaku K, Shimizu S, Akimoto S, Yamamoto H, Amako K, Tamoi M, Makino A and Miyake C (2014) O<sub>2</sub>-dependent large electron flow functions as electron sink, replacing the steady-state electron flux in photosynthesis in the Cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, but not in the Cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7942. *Biosci. Biotech. Biochem.* 78:384-393.
  28. Shimakawa G, Hasunu T, Kondo A, Matsuda M, Makino A and Miyake C (2014) Respiration accumulates Calvin cycle intermediates for the rapid start of photosynthesis in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biosci. Biotech. Biochem.* 78:1997-2007.
  29. Sejima T, Takagi D, Fukayama H, Makino A and Miyake C (2014) Repetitive short-pulse light mainly inactivates photosystem I in sunflower leaves. *Plant Cell Physiol.* 55:1184-1193.
  30. Sudo E, Suzuki Y and Makino A (2014) Whole-plant growth and N utilization in transgenic rice plants with increased or decreased Rubisco content under different CO<sub>2</sub> partial pressures. *Plant Cell Physiol.* 55:1905-1911.
  31. Maeda K, Narikawa R and Ikeuchi M (2014) CugP is a novel ubiquitous non-GalU-type bacterial UDP-glucose pyrophosphorylase found in cyanobacteria. *J. Bacteriol.* 196:2348-2354.
  32. Narikawa R, Nakajima T, Aono Y, Fushimi K, Enomoto G, Ni-Ni-Win, Itho S, Sato M and Ikeuchi M (2015) A biliverdin-binding cyanobacteriochrome from the chlorophyll *d*-bearing cyanobacterium *Acaryochloris marina*. *Sci. Rep.* 5:7950.
  33. Maeda K, Narikawa R and Ikeuchi M (2015) Measurement of nucleotide triphosphate sugar transferase activity via generation of pyrophosphate. *Bio-Protocol* 5: e1450.
  34. Narikawa R, Fushimi K, Ni-Ni-Win and Ikeuchi M. (2015) Red-shifted red/green-type cyanobacteriochrome AM1\_1870g3 from the chlorophyll *d*-bearing cyanobacterium



- Acaryochloris marina*. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 461:390-395.
35. Enomoto G, Ni-Ni-Win, Narikawa R and Ikeuchi M (2015) Three cyanobacteriochromes work together to form a light color-sensitive input system for c-di-GMP signaling of cell aggregation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112:8082-8087.
  36. Wang C, Yamamoto H and Shikanai T (2015) Role of cyclic electron transport around photosystem I in regulating proton motive force. *Biochim. Biophys. Acta* 1847:931-938.
  37. Izumi M, Hidema J, Wada S, Kondo E, Kurusu T, Kuchitsu K, Makino A and Ishida H (2015) Establishment of monitoring methods for autophagy in rice reveals autophagic recycling of chloroplasts and root plastids during energy limitation. *Plant Physiol.* 167:1307-1320.
  38. Wada S, Hayashida Y, Izumi M, Kurusu T, Hanamata S, Kanno K, Kojima S, Yamaya T, Kuchitsu K, Makino A and Ishida H. (2015) Autophagy supports biomass production and nitrogen use efficiency at the vegetative stage in rice. *Plant Physiol.* 168:60-73.
  39. Kato Y, Ozawa S, Takahashi Y and Sakamoto W (2015) D1 fragmentation in photosystem II repair caused by photo-damage of a two-step model. *Photosynthesis Res.* 126:409-416.
  40. Yamamoto H, Takahashi S, Badger MR and Shikanai T (2016) Artificial remodeling of alternative electron flow by flavodiiron proteins in Arabidopsis. *Nature Plants* 16012.
  41. Yamori W, Makino A and Shikanai T (2016) A physiological role of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis under fluctuating light in rice. *Sci. Rep.* 6:20147.
  42. Yamori W, Kondo E, Sugiura D, Terashima I, Suzuki Y and Makino A (2016) Enhanced leaf photosynthesis as a target to increase grain yield: Insights from transgenic rice lines with variable Rieske FeS protein content in the cytochrome b6/f complex. *Plant Cell Environ.* 39:80-87.
  43. Yamaoka C, Suzuki Y and Makino A (2016) Differential expression of genes of the Calvin–Benson cycle and its related genes during leaf development in rice. *Plant Cell Physiol.* 57:115-124.
  44. Fujii S, Suzuki T, Giegé P, Higashiyama T, Koizuka N and Shikanai T (2016) The Restorer-of-fertility-like 2 pentatricopeptide repeat protein and RNase P are required for the processing of mitochondrial *orf291* RNA in Arabidopsis. *Plant J.* 86:504-513.
  45. Yamamoto H, Fan X, Sugimoto K, Fukao Y, Peng L and Shikanai T (2016) CHLORORESPIRATORY REDUCTION 9 is a novel factor required for formation of subcomplex A of the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex. *Plant Cell Physiol.* 57: 2122-2132.
  46. Yokoyama R, Yamamoto H, Kondo M, Takeda S, Ifuku K, Fukao Y, Kamei Y, Nishimura M and Shikanai T (2016) Grana-localized proteins, RIQ1 and RIQ2, affect the organization of light-harvesting complex II and grana stacking in Arabidopsis. *Plant Cell* 28: 2261-2275.
  47. Shimakawa G, Akimoto S, Ueno Y, Wada A, Shaku K, Takahashi Y and Miyake C (2016) Diversity in photosynthetic electron transport under CO<sub>2</sub>-limitation: the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC7002 and green alga *Chlamydomonas reinhardtii* drive an O<sub>2</sub>-dependent alternative electron flow and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence during CO<sub>2</sub>-limited photosynthesis. *Photosynthesis Res.* doi: 10.1007/s11120-016-0253-y.
  48. Wang L, Yamano T, Takane S, Niikawa Y, Toyokawa C, Ozawa S, Tokutsu R, Takahashi Y, Minagawa J, Kanasaki Y, Yoshikawa H and Fukuzawa H (2016) Chloroplast-mediated regulation of CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism by Ca<sup>2+</sup>-binding protein CAS in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* in press.
  49. Sejima T, Suzuki Y, Fukayama H, Makino A and Miyake C (2016) Post-illumination transient O<sub>2</sub>-uptake is driven by photorespiration in tobacco leaves. *Physiol. Plant.* 156:227-238.
  50. Tazoe Y, Sazuka T, Yamaguchi M, Saito C, Ikeuchi M, Hirano K, Kitano H, Kasuga S, Endo T, Fukuda H and Makino A (2016) Growth properties and biomass production in the hybrid C<sub>4</sub> crop, *Sorghum bicolor*. *Plant Cell Physiol.* 57:944-952.
  51. Takagi D, Hashiguchi M, Sejima T, Makino A and Miyake C (2016) Photorespiration provides the chance of cyclic electron flow to operate for the redox-regulation of P700 in photosynthetic electron transport system of sunflower leaves. *Photosynth Res.* 129: 279-290.
  52. Suzuki Y, Kondo E and Makino A (2016) Effects of co-overexpression of the genes of Rubisco and transketolase on photosynthesis in rice. *Photosynth Res.* 131: 281-289.

53. Nagao R, Tomo T, Narikawa R, Enami I and Ikeuchi M (2016) Conversion of photosystem II dimer to monomers during photoinhibition is tightly coupled with decrease in oxygen-evolving activity in the diatom *Chaetoceros gracilis*. *Photosynth. Res.* 130: 83-91.
54. Wang C, Yamamoto H, Narumiya F, Munekage YN, Finazzi G, Szabo I and Shikanai T (2017) Fine-tuned regulation of the K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter KEA3 is required to optimize photosynthesis during induction. *Plant J.* 89: 540-553.
55. Otani T, Yamamoto H and Shikanai T (2017) Stromal loop of Lhca6 is responsible for the linker function required for the NDH-PSI supercomplex formation. *Plant Cell Physiol.* in press.
56. Ilik P, Pavlović A, Kouril R, Alboresi A, Morosinotto T, Allahverdieyeva Y, Aro E-M, Yamamoto H and Shikanai T (2017) Alternative electron transport mediated by flavodiiron proteins is operational in organisms from cyanobacteria up to gymnosperms. *New Phytol.* in press.
57. Kanno K, Suzuki Y and Makino A (2017) A small decrease in Rubisco content by individual suppression of RBCS genes leads to the improvement of photosynthesis and greater biomass production in rice under conditions of elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Physiol.* 58: 635-642
58. Hanawa H, Ishizaki K, Nohira K, Takagi D, Shimakawa G, Sejima T, Shaku K, Makino A and Miyake C (2017) Land plants drive photorespiration as higher electron-sink: Comparative study of post-illumination transient O<sub>2</sub>-uptake rates from liverworts to angiosperms through ferns and gymnosperms. *Physiologia Plantarum* in press
59. Bujaldon S, Kodama N, Rappaport F, Subramanyam R, de Vitry C, Takahashi Y and Wollman F-A (2016) The functional accumulation of antenna proteins in chlorophyll b-less mutants of *Chlamydomonas*. *Molecular Plant* 10, 115ccum.

(2)その他の著作物(総説、書籍など)

<英文>

1. Leister D and Shikanai T (2013) Complexities and protein complexes in the antimycin A-sensitive pathway of cyclic electron flow in plants. *Front. Plant Sci.* 4:161.
2. Shikanai T and Fujii S (2013) Function of PPR proteins in plastid gene expression. *RNA Biology* 10:31-41.
3. Watanabe M and Ikeuchi M (2013) Phycobilisome: architecture of a light-harvesting supercomplex. *Photosynth. Res.* 116:265-276.
4. Shikanai T (2014) Central role of cyclic electron transport around photosystem I in the regulation of photosynthesis. *Curr. Opin. Biotech.* 26:25-30.
5. Ifuku K and Shikanai T (2015) Regulation of photosynthetic electron transport via supercomplex formation in thylakoid membrane. R.R. Louro and I. Diaz-Moreno (eds.), *Redox proteins in supercomplexes and signalosomes*. CRC Press.
6. Shikanai T (2015) RNA editing in plants: machinery and flexibility of the site recognition. *Biochim. Biophys. Acta* 1847:779-785.
7. Shikanai T (2015) Chloroplast NDH: a different enzyme with a structure similar to that of respiratory NADH dehydrogenase. *Biochim. Biophys. Acta* 1857:1015-1022.
8. Shikanai T and Aro E-M (2016) Evolution of photosynthetic NDH-1: Structure and physiological function. W.A. Cramer and T. Kallas (eds.), *Cytochrome complexes: Evolution, Structures, Energy Transduction, and Signaling, Advances in Photosynthesis and Respiration* 41:51-70. Springer Science+Business Media Dordrecht.
9. Peltier G, Aro E-M and Shikanai T (2016) NDH-1 and NDH-2 plastoquinone reductases in oxygenic photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 67:55-80.
10. Yamori W and Shikanai T (2016) Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth. *Annu. Rev. Plant Biol.* 67:81-106.
11. Shikanai T (2016) Regulatory network of proton motive force: Contribution of cyclic electron transport around photosystem I. *Photosynthesis Res.* in press.
12. Shikanai T and Yamamoto H (2016) Contribution of cyclic and pseudo-cyclic electron transport to the formation of proton motive force in chloroplasts. *Mol. Plant* 10: 20-29.
13. Takahashi Y (2016) Recent understanding on photosystem I", In *Solar to Chemical Energy Conversion; Theory and Application* eds. by M. Sugiyama, K. Fujii and S. Nakamura, Springer International Publishing, 32:403-415.

<邦文>

1. 牧野周(2013)高 CO<sub>2</sub> 環境と C3 光合成の炭素と窒素の利用, 光合成研究, 第 23 巻 (1 号) 10-17 ページ
2. 牧野周(2013)高 CO<sub>2</sub>と光合成の生化学, 化学と生物, 第 51 巻 (5 号) 326-332 ページ
3. 牧野周(2013)作物の光合成能力の改善は可能か? これからの挑戦, 光合成研究, 第 23 巻 (3 号), 147-151 ページ
4. 渡邊麻衣, 池内昌彦(2014)リンカーが決める2つのフィコビリソーム, 光合成研究, 第 24 巻 (1 号)4-7 ページ
5. 牧野周 他 11 名(2014)光合成生物の進化と生命科学(分筆)“人類がもたらす地球環境変動と植物” 三村徹郎・川井浩史編, 161-180 ページ, 培風館
6. 牧野周(2014)他 54 名:光合成研究と産業応用最前線(分筆)“Rubisco の機能と光合成” 吉田 隆編, 43-51 ページ, エヌ・ティー・エス
7. 鶴飼奈津美, 菅倫寛, 杉浦美羽, 岩井雅子, 池内昌彦, 沈建仁 (2015) PsbA3-D1 タンパク質を発現する光化学系 II 複合体の結晶構造, 光合成研究, 第 25 巻(第1号)22-27 ページ
8. 鹿内利治(2015)サイクリック電子伝達系-遺伝学的手法による研究最前線, 光合成のエネルギー変換と物質変換 人工光合成をめざして, 杉浦美羽・伊藤繁・南後守編, 180-188 ページ, 化学同人
9. 高橋裕一郎(2015)光化学系 I の分子構造と機能, 光合成のエネルギー変換と物質変換, 人工光合成をめざして, 杉浦美羽・伊藤繁・南後守編, 101-108 ページ, 化学同人
10. 池内昌彦(2015)酸素発生型光合成の光補修系, 光合成のエネルギー変換と物質変換, 人工光合成をめざして, 杉浦美羽・伊藤繁・南後守編, 38-47 ページ, 化学同人
11. 高橋裕一郎(2016)光化学系 I, 光と生命の事典(分筆), 日本光生物協会, 光と生命の事典編集委員会, 朝倉書店
12. 牧野周(2016)光合成による炭酸同化, 光と生命の事典(分筆), 日本光生物学協会, 光と生命の事典編集委員会, 74-77 ページ, 朝倉書店
13. 横山諒, 鹿内利治 (2016) チラコイド構造の多様性と生理学的機能, 光合成研究, 第 26 巻 (3 号), 168-182 ページ
14. 池内昌彦(2016)微生物の光受容体, 光と生命の事典(分筆), 日本光生物協会, 光と生命の事典編集委員会, 朝倉書店

(3)国際学会発表及び主要な国内学会発表

① 招待講演 (国内会議 12件、国際会議 53件)

1. 発表者(所属)、タイトル、学会名、場所、月日

<国際会議>

1. Shikanai T (Kyoto University) Structure and assembly of the chloroplast NDH complex. GNU Plant Science Symposium 2012, Jinju, Korea, 11 May 2012.
2. Matsuzaki H and Takahashi Y (Okayama University) Accumulation of pigments, quinones and chlorophyll-binding polypeptides during light-induced greening of dark-grown yellow y-1 cells. 15th International Conference on the Cell & Molecular Biology of *Chlamydomonas*. Potsdam, Germany, 5-10 Jun 2012.
3. Shikanai T (Kyoto University) Chloroplast NADH dehydrogenase-like complex: function and assembly. Gordon Research Conference, Mitochondria & Chloroplasts, Smithfield, USA, 1 Aug 2012.
4. Ikeuchi M (University of Tokyo) Light-induced biofilm formation and EPS production in cyanobacteria. Japanese-Finnish Seminar 2012, Naantali, Finland, 9 Sep 2012.
5. Takahashi Y (Okayama University) Dynamics of structure and function of photosystem I complex. Japanese-Finnish Seminar 2012, Naantali, Finland, 11 Sep 2012.
6. Shikanai T (Kyoto University) Assembly of the chloroplast NDH complex. The 11th Nordic Photosynthesis Congress, Naantali, Finland, 12 Sep 2012.
7. Makino A (Tohoku University) Source/sink improvement in rice: Rubisco as a target for

- enhancing N-use efficiency. The 13th Chinese Crop Physiology Academic Conference, Yandzhou, Jiangsu, China, 21 Sep 2012.
8. Ikeuchi M (University of Tokyo) Supramolecular structure of photosystems and antennae. Okayama University International Symposium "Structure and Dynamics of Photosynthetic Systems", Okayama, 22 Oct 2012.
  9. Takahashi Y (Okayama University) Biogenesis of chlorophyll-protein complexes during greening of *Chlamydomonas y-1* cells. Okayama University International Symposium "Structure and Dynamics of Photosynthetic Systems", Okayama, 22 Oct 2012.
  10. Shikanai T (Kyoto University) Cyclic electron flow: new structural components and regulation. IPMB 2012, Jeju, Korea, 23 Oct 2012.
  11. Ikeuchi M (University of Tokyo) Diversity of cyanobacteriochromes and photoresponses in cyanobacteria. IPMB 2012, Jeju, Korea, 25 Oct 2012.
  12. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthesis by PSI cyclic electron transport. 3rd International Symposium on Chloroplast Genomics and Genetic Engineering. New Brunswick, USA, 11 May 2013.
  13. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthesis by PSI cyclic electron transport. PhD Summer School: New Frontiers in Photosynthesis. San Michele all'Adige, Italy, 30 Jul 2013.
  14. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthesis by PSI cyclic electron transport. 24th International Conference on Arabidopsis Research. Sydney, Australia, 25 Jun 2013.
  15. Ikeuchi M (University of Tokyo) Color tuning in cyanobacterial life. Cyanobacterial Workshop, St. Louis, USA, 9-11 Aug 2013.
  16. Makino A (Tohoku University) Rubisco and nitrogen relationships in rice leaves. The 16th international Congress on Photosynthesis Research, St. Louis, USA, 11-16 Aug 2013.
  17. Ikeuchi M (University of Tokyo) Structure and color development mechanism of cyanobacteriochromes. Berlin Free University, 20 Sep 2013.
  18. Ikeuchi M (University of Tokyo) A novel bifunctional cyanobacteriochrome. German Conference on Photoreceptors, Ringberg, Germany, 22-25 Sep 2013.
  19. Ikeuchi M (University of Tokyo) Chromatic sensors in cyanobacteria. AOCP, Sydney, Australia, 11-13 Oct 2013.
  20. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthetic electron transport. NC-CARP•CREST/さきがけ国際シンポジウム, Tokyo, 8 Nov 2013.
  21. Ikeuchi M (University of Tokyo) Diversity and regulation of antenna system in cyanobacteria. JST-CREST International Symposium, Kyoto, 12 Dec 2013.
  22. Fujii S and Shikanai T (Kyoto University) Toward understanding the chloroplast post-transcriptional RNA regulation by the pentatricopeptide repeat proteins. JST-CREST International Symposium, Kyoto, 12 Dec 2013.
  23. Suzuki Y and Makino A (Tohoku University) Genetic manipulation of leaf Rubisco content and its effect on photosynthesis in rice. JST-CREST International Symposium, Kyoto, 12 Dec 2013.
  24. Takahashi Y (Okayama University) Molecular mechanism for photosystem I complex assembly. JST-CREST International Symposium, Kyoto, 12 Dec 2013.
  25. Takahashi Y (Okayama University) Molecular mechanism of photosystem I complex assembly in a green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. Indo-Japan Joint Workshop on "Signal sensing and transduction in photosynthetic organisms - from cyanobacteria to land plants", University of Hyderabad, 16-18 Dec 2013.
  26. Makino A (Tohoku University) Rubisco, nitrogen and plant growth in rice. JST-CREST International Symposium on Productivity Improvement of Plants: From Model to Crop Plants, Nara, 10 Jan 2014.
  27. Shikanai T (Kyoto University) Machinery and function of PSI cyclic electron transport. 2nd Kyoto-Bristol Symposium, Kyoto, 10 January 2014.
  28. Takahashi Y, Yoshida K, Imanaka H, Kondo M and Kuroda H (Okayama University) Application of Photosystem 1 complex to photovoltaic cell. 第10回有機太陽電池シンポジウム, Kyoto, 17-18 Jul 2014.
  29. Shikanai T (Kyoto University) Machinery and physiological function of PSI cyclic electron transport. International Symposium on the Regulation of Photosynthetic Function, Guilin, China,

- 17 Aug 2014.
30. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthesis by PSI cyclic electron transport. 16th International Congress on photobiology, Córdoba, Argentina, 8 Sep 2014.
  31. Shikanai T (Kyoto University) Machinery and physiological function of PSI cyclic electron transport. 3rd Bristol-Kyoto Symposium, Bristol, UK, 24 Sep 2014.
  32. Kuroda H, Kodama N, Sun X-Y, Ozawa S and Takahashi Y (Okayama University) Investigation of amino acid residues involved in hydrogen-bond network near the oxygen-evolving Mn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub> cluster in a green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. Japanese-Finish Seminar 2014, Sapporo, 10 Oct 2014.
  33. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthetic electron transport by cyclic electron transport around PSI. 6th Japanese-Finish Seminar 2014, Sapporo, 10 Oct 2014.
  34. Ikeuchi M (University of Tokyo) Designing of cyanobacteria aiming for improved photosystems and antenna. 6th Japanese-Finish Seminar 2014, Sapporo, 11 Oct 2014.
  35. Screedhar N, Ozawa S, Matsuzaki H and Takahashi Y (Okayama University) Biogenesis of photosystem I complex. The German-Japanese Binational Seminar, Atami, 21-26 Mar 2015.
  36. Makino A (Tohoku University) Photosynthesis and grain yield improvements in rice. In Photosynthesis and Productivity in a Changing Environment. The 2015 Tokyo Whole Plant Photosynthesis Workshop, Tokyo University of Agriculture and Technology, 16 May 2015.
  37. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of proton motive force in chloroplasts. Gordon Research Conference Photosynthesis, Waltman, USA, 28 Jun-3 Jul 2015.
  38. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthesis by cyclic and pseudocyclic electron flow. International Congress of Photosynthesis Research for Sustainability, Crete, Greece, 22-25 Sep 2015.
  39. Ikeuchi M (University of Tokyo) Photosystem I assembly compensates the photodamage of photosystem I. International Congress of Photosynthesis Research for Sustainability, Crete, Greece, 22-25 Sep 2015.
  40. Takahashi Y (Okayama University) Functional and structural roles of Asn298 of D1 of photosystem II reaction center. International Congress of Photosynthesis Research for Sustainability, Crete, Greece, 22-25 Sep 2015.
  41. Yamamoto H, Wang C and Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthesis by alternative electron flow. Yamada Conference “Dynamics and regulation of photosynthesis”, Nara, 29-31 Oct 2015.
  42. Ikeuchi M (University of Tokyo) Reengineering of photosystems in cyanobacteria. Yamada Conference “Dynamics and regulation of photosynthesis”, Nara, 29-31 Oct 2015.
  43. Takahashi Y (Okayama University) Structure and biogenesis of photosystem I complex. Yamada Conference “Dynamics and regulation of photosynthesis”, Nara, 29-31 Oct 2015.
  44. Makino A (Tohoku University) Source and sink improvements in rice: Rubisco, grain yield and N-utilization. Yamada Conference “Dynamics and regulation of photosynthesis”, Nara, 29-31 Oct 2015.
  45. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthetic electron transport. Germany-Chinese Binational Conference “Dynamics in Photosynthesis”, Tutzing, Germany, 10-12 Nov 2015.
  46. Shikanai T (Kyoto University) Evolution of RNA editing. Gordon Research Conference Mitochondria & Chloroplasts, Mount Snow, VT, USA, 19-24 Jun 2016.
  47. Nellaepalli S, Kuroda H, Ozawa S and Takahashi Y (Okayama University) Characterization of an assembly apparatus of PSI-LHCI supercomplex consisting of chloroplast-encoded Ycf4 and Ycf3 in a green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. 17<sup>th</sup> International Conference on the Cell & Molecular Biology of *Chlamydomonas*, Kyoto International Conference Center, 26 Jun-1 Jul 2016.
  48. Leuken J, Ozawa S, Hippler M, Takahashi Y (Okayama University) and Fufezan C, About temporal kinetics of the greening process using the *y-1* mutant and quantitative proteomics. 17<sup>th</sup> International Conference on the Cell & Molecular Biology of *Chlamydomonas*, Kyoto International Conference Center, 26 Jun-1 Jul 2016.
  49. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of proton motive force in photosynthesis. 17<sup>th</sup> International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Netherland, 7-12 Aug 2016.

50. Ikeuchi M (University of Tokyo), Kiyota H, Chin T, Matsumura M, Okuda Y, Takaichi S, Umeno D and Hirai M, Improving the photosynthetic biomass production in cyanobacteria. 17th International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Netherland, 7-12 Aug 2016.
51. Yokoyama R and Shikanai T (Kyoto University) Thylakoid membrane structure and PSII dynamics. Finish-Japanese Symposium 2016, Saariselkä, Finland, 5-10 Sep 2016.
52. Yoshino H, Okuda Y and Ikeuchi M (University of Tokyo) Heterotrophic growth of engineered *Thermosynechococcus* toward mutagenesis of photosynthesis. Finish-Japanese Symposium 2016, Saariselkä, Finland, 5-10 Sep 2016.
53. Shikanai T (Kyoto University) Regulation of photosynthetic electron transport and dynamics of the thylakoid membrane. International Meeting DFG Research Unit FOR2092. Tegernsee, Germany, 4-7 dec 2016.

<国内会議>

1. 牧野周（東北大）高 CO<sub>2</sub> 環境と C<sub>3</sub> 光合成の窒素利用，第 3 回日本光合成学会年会および公開シンポジウム，横浜，2012.6.2.
2. 高橋裕一郎（岡山大）過去 30 年間の光化学系複合体の研究から 30 年後の研究展開を読む，第 4 回日本光合成学会年会およびシンポジウム，名古屋，2013.6.1.
3. 牧野周（東北大）作物の光合成能力の改善は可能か？これからの挑戦，第 4 回日本光合成学会年会および公開シンポジウム，名古屋，2013.6.1.
4. 鹿内利治（京大）サイクリック電子伝達による光合成調節，第 77 回日本植物学会，札幌，2013.9.14.
5. 池内昌彦（東京大）シアノバクテリアの光化学系超複合体の構造と動態，第 77 回日本植物学会，札幌，2013.9.14.
6. 高橋裕一郎（岡山大）光化学系 1 複合体の構造と分子集合，第 77 回日本植物学会，札幌，2013.9.14.
7. 牧野周，鈴木雄二，小原実広，金田吉弘（東北大）イネのシンク拡大と光合成の改善，日本植物生理学会年会，東京農大，2015.5.16.
8. 池内昌彦（東大）シアノバクテリアの新規光受容体の発見と光合成関連機能の調節，植物学会，新潟，2015.9.5-7.
9. 鈴木雄二，牧野周（東北大）Rubisco と光呼吸，日本植物生理学会年会シンポジウム 岩手大学，2016.3.18.
10. 高橋裕一郎（岡山大）クロロフィル合成の最終反応はどこで起こるか？—ゲラニルゲラニルレダクターゼの働き— 第 7 回日本光合成学会年会およびシンポジウム，東京理科大学大葛飾キャンパス，2016.5.27-28.
11. Yamamoto H, Shikanai T (京大) PGR5-dependent PSI cyclic electron transport alleviates PSI photoinhibition via balancing regulation of PSI-acceptor and -donor side limitations in fluctuating light. 日本植物生理学会年会シンポジウム 鹿児島大学，2017.3.16.
12. Shikanai T, Wang C (京大) H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> antiporter KEA3 optimizes induction of photosynthesis by regulating the partitioning of proton motive force. 日本植物生理学会年会シンポジウム 鹿児島大学，2017.3.16.

口頭発表 (国内会議 76件、国際会議 5件)

1. 発表者(所属)、タイトル、学会名、場所、月日

<国内>

1. 高木大輔，牧野周（東北大）杉本敏男，三宅親弘，シロイヌナズナ *pgr5* 欠損株は Mehler Ascorbate Peroxidase-pathway の機能が抑制されている，日本植物生理学会年会，京都，2012.3.16-18.
2. 鈴木雄二，牧野周（東北大）異なる葉位のイネ葉における *RBCS* および *RBCL* 遺伝子の転写産物量および転写後調節レベルでの協調的発現，日本植物生理学会年会，京都，2012.3.16-18.

3. 鈴木直紀, 関谷卓生, 表谷拓郎, 鈴木雄二, 山本宏, 三宅親弘, 牧野周 (東北大) タバコ *rbcL* 遺伝子のポプラ *rbcL* 遺伝子への置換による hybrid Rubisco の生成, 日本植物生理学会年会, 京都, 2012.3.16-18.
4. 須藤恵美, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) *RBCS* センスイネにおける個体成長—低温, 低 CO<sub>2</sub> 環境での応答—, 日本植物生理学会年会, 京都, 2012.3.16-18.
5. 泉正範, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) シロイヌナズナ葉の炭素制限環境における RCB/オートファジー系の生理的意義について, 日本植物生理学会年会, 京都, 2012.3.16-18.
6. 菅野圭一, 鈴木雄二, 小川瞬, 牧野周 (東北大) *OsRBCS* を個別に発現抑制したイネの光合成特性, 日本植物生理学会年会, 京都, 2012.3.16-18.
7. 鈴木直紀, 関谷卓生, 表谷拓郎, 鈴木雄二, 山本宏, 三宅親弘, 牧野周 (東北大) *RbcL* 欠損タバコ葉緑体への優良 Rubisco-*rbcL* の導入, 日本土壌肥料学会東北支部大会, 青森, 2012.7.4-5.
8. 江口雅丈, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) シロイヌナズナにおけるオートファジーによる葉緑体分解と栄養素のリサイクル, 日本土壌肥料学会東北支部大会, 青森, 2012.7.4-5.
9. 鈴木雄二, 細谷和佳子, 牧野周 (東北大) コンディショナルな *RBCS* 過剰発現シロイヌナズナの作製, 日本土壌肥料学会東北支部大会, 青森, 2012.7.4-5.
10. 和田慎也, 林田泰和, 来須孝光, 朽津和幸, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) オートファジー関連遺伝子 *ATG7* の欠損がイネのバイオマス及び窒素利用に及ぼす影響の解析, 日本土壌肥料学会東北支部大会, 青森, 2012.7.4-5.
11. 鈴木雄二 (東北大) イネにおける Rubisco ターンオーバーと窒素栄養, 日本土壌肥料学会東北支部大会, 青森, 2012.7.4-5.
12. 瀬島健裕, 鈴木雄二, 山本宏, 杉本敏男, 尼子克己, 牧野周 (東北大) 三宅親弘, イネ生葉における O<sub>2</sub> に依存した光合成誘導メカニズムの解析, 日本土壌肥料学会年会, 鳥取, 2012.9.4-6.
13. 須藤恵美, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) *RBCS* センスイネの低温, 低 CO<sub>2</sub> 環境での個体成長, 日本土壌肥料学会年会, 鳥取, 2012.9.4-6.
14. 菅野圭一, 鈴木雄二, 小川瞬, 牧野周 (東北大) *OsRBCS* を個別に発現抑制したイネの個葉光合成特性, 日本土壌肥料学会年会, 鳥取, 2012.9.4-6.
15. 小野佑樹, 和田慎也, 泉正範, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) 葉の老化時の Rubisco 分解におけるオートファジーの貢献度の評価, 日本土壌肥料学会年会, 鳥取, 2012.9.4-6.
16. 泉正範, 日出間純, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) シロイヌナズナ葉の栄養素リサイクルにおいて RCB/オートファジー系が担う役割の解析, 日本土壌肥料学会年会, 鳥取, 2012.9.4-6.
17. 鈴木雄二 (東北大) イネにおける Rubisco ターンオーバーと窒素栄養, 日本土壌肥料学会年会, 鳥取, 2012.9.4-6.
18. 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) イネ葉において Rubisco 大サブユニットの mRNA 量は小サブユニットの生合成量によって正の制御を受ける, 日本土壌肥料学会年会, 鳥取, 2012.9.4-6.
19. 鈴木雄二, 山岡千尋, 牧野周 (東北大) 窒素栄養供給量がイネ葉における光合成機能因子の mRNA 量に及ぼす影響, 日本土壌肥料学会東北支部大会, 福島, 2013.7.8.
20. 菅原あつ子, 保科絢子, 菅野圭一, 近藤依里, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) コムギ Rubisco 小サブユニット(*TaRBCS*)のイネへの導入と機能解析, 日本土壌肥料学会東北支部大会, 福島, 2013.7.8.
21. 和田慎也, 林田泰和, 来須孝光, 朽津和幸, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) イネオートファジー欠損変異体 *Osatg7* の生理解析—(その1) 栄養成長期における個体生育について—, 日本土壌肥料学会, 名古屋, 2013.9.13.
22. 林田泰和, 和田慎也, 来須孝光, 朽津和幸, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) イネオートファジー欠損変異体 *Osatg7* の生理解析—(その2) 葉の老化過程における窒素転流への影響について—, 日本土壌肥料学会, 名古屋, 2013.9.13.

23. 泉正範, 日手間純, 近藤依里, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) イネにおける Rubisco-containing body/ オートファジー系の可視化, 日本土壌肥料学会, 名古屋, 2013.9.13.
24. 須藤恵美, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) *RBCS* センスイネの異なる CO<sub>2</sub> 環境における個体成長, 日本土壌肥料学会, 名古屋, 2013.9.13.
25. 瀬島健裕, 鈴木雄二, 高木大輔, 山本宏, 杉本敏男, 尼子克己, 牧野周 (東北大), 三宅親弘, 光合成誘導における O<sub>2</sub> に依存した電子伝達反応の解析, 日本土壌肥料学会, 名古屋, 2013.9.13.
26. 菅野圭一, 鈴木雄二, 小川瞬, 牧野周 (東北大) *RBCS3* を個別に発現抑制したイネの葉身窒素の分配と光合成特性, 日本土壌肥料学会, 名古屋, 2013.9.11.
27. 関谷卓生, 鈴木直紀, 表谷拓郎, 鈴木雄二, 山本宏, 三宅親弘, 牧野周 (東北大) *RbcL* 欠損タバコ葉緑体への優良 Rubisco-*rbcL* の導入, 日本土壌肥料学会, 名古屋, 2013.9.11.
28. 渡辺麻衣, 奥田裕紀子, 池内昌彦 (東京大) 光化学系 I/系 II 量の改変とその影響, 日本植物学会, 札幌, 2013.9.13-15.
29. 松本洋平, Bujaldon S, Wollman F-A, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナス高光感受性株の生化学的解析, 日本植物学会, 札幌, 2013.9.13-15.
30. 前田海成, 成川礼, 池内昌彦 (東京大) 新規 UDP-glucose pyrophosphorylase(CugP)の同定と水平伝播”ゲノム微生物学会, 東京, 2014.3.7-9.
31. 山本宏, 鹿内利治 (京都大) 光合成電子伝達複合体の蓄積に関与する新規チラコイドタンパク質の解析, 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
32. Yokoyama R, Yamamoto H, Ifuku K, Takeda S, Kondo M, Fukao Y, Nishimura M and Shikanai T (京都大) Novel grana-localized proteins, RIQ1 and RIQ2, are involved in NPQ induction and the regulation of grana structure in *Arabidopsis*. 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
33. 大谷拓人, 山本宏, 鹿内利治 (京都大) NDH-光化学系 I 超複合体に介在する Lhca6 の分子進化, 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
34. 渡辺麻衣, 奥田裕紀子, 池内昌彦 (東京大) 光化学系量比の改変による光合成活性への影響, 植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
35. 榎本元, 成川礼, 池内昌彦 (東京大) 3つのシアノバクテリオクロム型光受容体をもつ c-di-GMP シグナリングへの寄与, 植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
36. 吉野宏明, 井上康則, 池内昌彦 (東京大) *Thermosynechococcus elongatus* におけるフィロキノン生合成系遺伝子 *menD* 完全破壊株の作製と解析, 日本植物生理学会, 富山 2014.3.18-20.
37. 前田海成, 成川礼, 池内昌彦 (東京大) A novel type of UDP-glucose pyrophosphorylase (CugP) for all cyanobacteria. 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
38. Kuroda H, Kodama N, Sun X-Y and Takahashi Y (岡山大) Mutagenesis of D1-N298 impaired photosystem II activity in *Chlamydomonas reinhardtii*. 日本植物生理学会年会, 富山, 2014.3.18-20.
39. 山岡千尋, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) イネ葉の一生において窒素供給量が光合成機能因子の mRNA 量に及ぼす影響, 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18.
40. 保科絢子, 菅野圭一, 菅原あつ子, 近藤依里, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) コムギ Rubisco 小サブユニット遺伝子(TaRBCS)のイネへの導入と機能解析, 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18.
41. 林田泰和, 和田慎也, 来須孝光, 朽津和幸, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) オートファジーの欠損がイネの栄養成長と窒素転流へ与える影響の解析, 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18.
42. 清田浩史, 平井優美, 池内昌彦 (東京大) 代謝改変シアノバクテリアを用いたリモネンの光合成的生産, 農芸化学会, 東京, 2014.3.27-30.
43. 山岡千尋, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) イネ葉における光合成機能因子の遺伝子発現の窒素栄養に対する応答, 日本土壌肥料学会, 東京, 2014.9.9.
44. 弘田隆晃, 泉正範, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) シロイヌナズナにおける糖欠乏下での



- オートファジーの役割の解析, 日本土壌肥料学会, 東京, 2014.9.9.
45. 泉正範, 石田宏幸, 牧野周, 日出間純 (東北大) シロイヌナズナにおける葉緑体オートファジーの機能解析, 日本土壌肥料学会, 東京, 2014.9.9.
  46. 和田慎也, 横浜諒, 石田宏幸, 牧野周 (東北大) 異なる窒素栄養条件下においてオートファジーの欠損がイネの窒素利用と成長に及ぼす影響の解析, 日本土壌肥料学会, 東京, 2014.9.9.
  47. 保科絢子, 菅野圭一, 菅原あつ子, 近藤依里, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) コムギ Rubisco 小サブユニット遺伝子(*TaRBCS*)のイネへの導入とその光合成特性, 日本土壌肥料学会, 東京, 2014.9.9.
  48. 菅野圭一, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) 高 CO<sub>2</sub> 環境がイネ葉の一生における Rubisco ターンオーバーに及ぼす影響, 日本土壌肥料学会, 東京, 2014.9.9.
  49. 和田慎也, 山本宏, 鹿内利治, 牧野周 (東北大) イネ循環的電子伝達変異体の光合成特性と Rubisco 活性化制御への影響の解析, 日本土壌肥料学会, 東京, 2014.9.9.
  50. 江口雅丈, 泉正範, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) シロピヌナズナにおけるオートファジーの欠損が各栄養素の欠乏時の生存と成長に及ぼす影響の解析, 日本土壌肥料学会, 東京, 2014.9.9.
  51. 黒田洋詩, 孫小羽, 兒玉なつ美, 小澤真一郎, 上田和世, 高橋裕一郎 (岡山大) 葉緑体形質転換による光化学系 2 酸素発生系近傍のアミノ酸の網羅的置換, 第 11 回クラミドモナス研究会, 高知, 2014.10.3-4.
  52. 孫小羽, 黒田洋詩, 高橋裕一郎 (岡山大) クラミドモナス光化学系 II の D1 タンパク質への変異導入による系 II 活性への影響, 第 71 回中国四国植物学会, 岡山, 2014.5.10-11.
  53. 榎本元, 成川礼, 池内昌彦 (東京大) Cooperation of Cyanobacteriochromes in Color-Sensitive c-di-GMP Signaling. 日本植物生理学会, 東京農大, 2015.3.16-18.
  54. 神谷綾子, 榎本元, 成川礼, 池内昌彦 (東京大) Signaling of cyclic nucleotides in *Thermosynechococcus*. 日本植物生理学会, 東京農大, 2015.3.16-18.
  55. 前田海成, 成川礼, 池内昌彦 (東京大) Physiological role and horizontal gene transfer of cyanobacterial CugP-type UDP-glucose pyrophosphorylase. 日本植物生理学会, 東京農大, 2015.3.16-18.
  56. 渡辺麻衣, DA. Semchonok, EJ. Boekema, 池内昌彦 (東京大) CpcL-PBS Plays an Important Role for the Nitrogen Fixing Activity. 日本植物生理学会, 東京農大, 2015.3.16-18.
  57. 野宏明, 井上康則, 池内昌彦 (東京大) Photosystem I containing less than 2 phylloquinone. 日本植物生理学会, 東京農大, 2015.3.16-18.
  58. 黒田洋詩, 兒玉なつ美, 上田和世, 孫小羽, 菓子野康浩, 高橋裕一郎 (岡山大) 光化学系 II 反応中心 D1 タンパク質の Asn-298 変異株の酸素発生活性の解析, 日本植物生理学会, 東京農大, 2015.3.16-18.
  59. 黒田洋詩, 岡本真奈, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナスにおける光化学系 II サブユニットのアミノ酸置換と活性への影響, 日本植物学会第 79 回大会, 朱鷺メッセ: 新潟コンベンションセンター, 2015.9.6-8.
  60. 横山諒, 山本宏, 近藤真紀, 竹田恵美, 伊福健太郎, 深尾陽一朗, 亀井保博, 西村幹夫, 鹿内利治 (京都大) Grana-localized Proteins, RIQ1 and RIQ2, Optimize the Dynamics of Light Harvesting Complex II and Grana Stacking in Arabidopsis. 日本植物生理学会, 岩手大学, 2016.3.18.
  61. 加藤義宣, 鹿内利治 (京都大) Lhca6 を介した NDH と PSI の超複合体形成は subcomplex B アセンブリの初期段階で起こる, 日本植物生理学会, 岩手大学, 2016.3.18.
  62. Caijuan Wang, 山本宏, 鹿内利治 (京都大) A Fine-tuned Regulation of the K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> Antiporter KEA3 is Required to Optimize Photosynthesis during Induction. 日本植物生理学会, 岩手大学, 2016.3.18.
  63. 横浜諒, 和田慎也, 菅野圭一, 小島創一, 山谷知行, 牧野周, 石田宏幸 (東北大) 異なる窒素栄養条件下においてオートファジーの欠損がイネの窒素利用と成長に与える影

- 響の解析, 日本植物生理学会, 岩手大学, 2016.3.18.
64. Kuroda H, Okamoto M. and Takahashi Y (Okayama University) Effects of amino acid substitutions at Arg-294 of D2 subunit on photosystem II activity in *Chlamydomonas reinhardtii*. 日本植物生理学会, 岩手大, 2016.3.18-20.
  65. Ueda K, Kuroda H, Kodama N, Kashino Y, and Takahashi Y (Okayama University) The effects of amino acid substitutions of D1-Asp-61 on the function of the oxygen evolving Mn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>. 日本植物生理学会, 岩手大, 2016.3.18-20.
  66. Yoshida K and Takahashi Y (Okayama University) Purification of His-tagged PSI complex associating PsaN, PsaO, and LHCII by affinity chromatography. 日本植物生理学会, 岩手大, 2016.3.18-20.
  67. 菅波真央, 鈴木雄二, 牧野 周, Rubisco 組換えイネにおける Rubisco activase のタンパク質量および mRNA 量について, 日本土壌肥料学会, 佐賀大, 2016.9.20.
  68. 和田慎也, 山内雄太, 石田宏幸, 牧野 周, 異なる光環境におけるイネの栄養成長とオートファジー, 日本土壌肥料学会, 佐賀大, 2016.9.20.
  69. Matsumura M, Kiyota H, Okuda Y, Shinichi Takaichi, Ikeuchi M (東京大) Engineering of isoprenoid and carotenoid biosynthesis pathway. 日本植物生理学会年会, 鹿児島大, 2017.3.18.
  70. Maeda K, Okuda Y, Narikawa R, Midorikawa T, Ikeuchi M (東京大) Low temperature induction of the HlyD-like gene, a key component of cellulose synthase in a thermophilic cyanobacterium, and re-classification of prokaryotic cellulose synthases. 日本植物生理学会年会, 鹿児島大, 2017.3.18.
  71. Watanabe M, Matsumura M, Yoshino H, Okuda Y, Sonoike K, Ikeuchi M (東京大) Enhanced recovery from photosystem I photoinhibition by the assembly factor. 日本植物生理学会年会, 鹿児島大, 2017.3.18.
  72. Yoshino H, Okuda Y, Ikeuchi M (東京大) Toward the photosynthesis mutagenesis: Acquired heterotrophic growth of *Thermosynechococcus*. 日本植物生理学会年会, 鹿児島大, 2017.3.18.
  73. Maeda K, Hirose Y, Ikeuchi M (東京大) Genomic evolution of thermophilic cyanobacteria: genome shuffling due to repetitive sequences. 日本植物生理学会年会, 鹿児島大, 2017.3.18.
  74. 陳 泰駿, 奥田 裕紀子, 池内 昌彦 (東京大) 代謝改変シアノバクテリアによるソルビトールの光合成生産. 日本農芸化学会, 京都女子大, 2017.3.17-20.
  75. 矢野晴菜, 石橋幸大, 西村芳樹, 鹿内利治 (京大) トウモロコシにおける葉緑体 *ndh* 遺伝子の細胞特異的な発現機構の解析 日本植物生理学会年会, 鹿児島大, 2017.3.16.
  76. 加藤義宣, 鹿内利治 (京大) 葉緑体 NDH 複合体における NDH-PSI 結合部位の解析 日本植物生理学会年会, 鹿児島大, 2017.3.17.

<国際>

1. Ishida H, Ono Y, Wada S, Izumi M, Yoshimoto K, Mae T and Makino A (Tohoku University), Role of autophagy in Rubisco degradation during leaf senescence. The 6th European Workshop on Leaf Senescence, INRA-Versailles, France, 17 Oct 2013.
2. Wada S, Hayashida Y, Kurusu T, Kuchitsu K, Makino A and Ishida H (Tohoku University) Identification of a rice autophagy defected mutant, OsATG7, and phenotypes in the life cycle. The 6th European Workshop on Leaf Senescence, INRA-Versailles, France, 17 Oct 2013.
3. Enomoto G, Narikawa R and Ikeuchi M (University of Tokyo) Cyanobacteriochrome trio as color-sensitive light input module for c-di-GMP signaling, 9th European Workshop on Molecular Biology of Cyanobacteria. Texel, The Netherland, 7-11 Sep 2014.
4. Yokoyama R (Kyoto University) Grana-localized proteins, RIQ1 and RIQ2, affect the dynamics of light-harvesting complex II and thylakoid structure in Arabidopsis. Satellite Meeting on Photosynthesis, Kyoto University, 1-2 July 2016.
5. Wang C (Kyoto University) A fine-tuned regulation of the K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter KEA3 is required to optimize photosynthesis during induction. Satellite Meeting on Photosynthesis, Kyoto University, 1-2 July 2016.

ポスター発表 (国内会議 45件、国際会議 21件)

1. 発表者(所属)、タイトル、学会名、場所、月日

<国内>

1. 松本洋平, Bujaldon S, Wollman F-A, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナス光感受性株の生化学的解析, 日本植物生理学会年会, 岡山, 2013.3.21-23.
2. Kuroda H, Sun X-Y, Kodama N and Takahashi Y (岡山大) Engineering of a potential proton exit channel of photosystem II in *Chlamydomonas reinhardtii*. 日本植物生理学会, 岡山, 2013.3.21-23.
3. 須藤恵美, 鈴木雄二, 牧野周 (東北大) RBCS センスイネの異なる CO<sub>2</sub> 環境における個体成長, 日本土壌肥料学会, 名古屋, 2013.9.11.
4. 菓子野康浩, 石原知子, 井上 (菓子野) 名津子, 藍川晋平, 高橋裕一郎 (岡山大) 光環境変化に対する珪藻類の応答, 日本植物学会第76回大会, 兵庫, 2012.9.15-17.
5. 孫小羽, 黒田洋詩, 高橋裕一郎 (岡山大) タンパク質工学による酸素発生系プロトン排出経路の同定の試み, 日本植物学会, 札幌, 2013.9.13-15.
6. 黒田洋詩, 高橋裕一郎 (岡山大) 酸素発生系プロトン排出経路の同定へ向けた光化学系 II サブユニットのエンジニアリング, 日本植物学会, 札幌, 2013.9.13-15.
7. 兒玉なつ美, 井坂敬文, Bujaldon S, Wollman F-A, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナスのクロロフィル *b* 欠損株のクロロフィルタンパク質の生化学的解析, 日本植物学会, 札幌, 2013.9.13-15.
8. 高橋裕一郎, 黒田洋詩 (岡山大) 葉緑体形質転換法を用いた光合成タンパク質の構造と機能解析, 第 10 回クラミドモナス研究会, 岡崎, 2013.11.
9. Mermod M, Kurata T, Kamiya T, Fujiwara T and Shikanai T (京都大) Crosstalk between nitrogen and copper homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
10. Wang C, Yamamoto H and Shikanai T (京都大) The role of PSI cyclic electron transport in the formation of proton motive force. 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
11. Kato Y and Shikanai T (京都大) CRR3 is required for the accumulation of chloroplast NDH. 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
12. Kuroda H, Kodama N, Sun X-Y and Takahashi Y (岡山大) Mutagenesis of D1-N298 impaired photosystem II activity in *Chlamydomonas reinhardtii*. 日本植物生理学会年会, 富山, 2014.3.18-20.
13. Kodru S, Niyogi KK and Takahashi T (岡山大) Chlorophyll protein complexes in geranylgeranyl reductase mutant of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. 日本植物生理学会年会, 富山, 2014.3.18-20.
14. 本瀬宏康, 高谷彰吾, 酒井達也, 小澤真一郎, 高橋裕一郎 (岡山大) 高橋卓 NIMA 関連キナーゼによるチューブリンのリン酸化は細胞成長に関与する, 日本植物生理学会年会, 富山, 2014.3.18-20.
15. Nallaepalli S, Kuroda H and Takahashi Y (岡山大) Overexpression of chloroplast ycf4 gene improves photoautotrophic growth of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. 日本植物生理学会, 富山, 2014.3.18-20.
16. 黒田洋詩, 兒玉なつ美, 孫小羽, 小澤真一郎, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナス光化学系IIサブユニットD1のN298への部位特異的変異導入, 第71回中国四国植物学会, 岡山, 2014.5.10-11.
17. 黒田洋詩, 兒玉なつ美, 孫小羽, 小澤真一郎, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナスにおけるD1タンパク質のアミノ酸置換によるPSII活性への影響, 第5回日本光合成学会年会および公開シンポジウム, 奈良, 2014.5.30-31.
18. 黒田洋詩, 兒玉なつ美, 孫小羽, 小澤真一郎, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナスD1タンパク質のAsn298のアミノ酸置換による酸素発生活性への影響, 第22回光合成セミナー, 名古屋, 2014.7.12-13.

19. 吉田香織, 今中洋行, 近藤政晴, 黒田洋詩, 高橋裕一郎 (岡山大) 光化学系I複合体を金電極に配向させた光電池の創製, 第22回光合成セミナー, 名古屋, 2014.7.12-13.
20. 黒田洋詩, 孫小羽, 兒玉なつ美, 小澤真一郎, 高橋裕一郎 (岡山大) 系 II 反応中心 D1 タンパク質の Asn298 のアミノ酸置換による酸素発生活性への影響, 日本植物学会第 78 回大会, 東京, 2014.9.12-14.
21. 孫小羽, 黒田洋詩, 兒玉なつ美, 高橋裕一郎 (岡山大) Mn クラスターとルーメンをつなぐ水素結合ネットワークに関与するアミノ酸の置換, 日本植物学会第 78 回大会, 東京, 2014.9.12-14.
22. 小澤真一郎, 大西岳人, 高橋拓子, 松村拓則, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナスの光化学系 I 集光性アンテナ複合体の構造, 第 11 回クラミドモナス研究会, 高知, 2014.10.3-4.
23. 上田和世, 黒田洋詩, 兒玉なつ美, 菓子野康浩, 高橋裕一郎 (岡山大) 光化学系 II 酸素発生系における D1 タンパク質上の Asp-61 の役割と解析, 日本植物生理学会, 東京農大, 2015.3.16-18.
24. 吉野宏明, 井上康則, 池内昌彦 (東京大) 光化学系 I の活性に対するフィロキノン分子数の影響, 日本光合成学会, 岡山, 2015.5.22-23.
25. 渡辺麻衣, 吉野宏明, 奥田裕紀子, 池内昌彦 (東京大) 光化学系 I 複合体の光阻害におけるアセンブリー因子の効果, 日本光合成学会, 岡山, 2015.5.22-23.
26. 加藤裕介, 小澤真一郎, 高橋裕一郎 (岡山大) 坂本亘, 光色の違いによる D1 タンパク質分解過程の変化, 日本光合成学会, 岡山, 2015.5.22-23.
27. 上田和世, 黒田洋詩, 兒玉なつ美, 菓子野康浩, 高橋裕一郎 (岡山大) 光化学系 II 酸素発生系近傍の水素結合ネットワークに関与する D1 タンパク質上の Asp-61 の役割の解析 日本光合成学会, 岡山, 2015.5.22-23.
28. 黒田洋詩, 高橋裕一郎 (岡山大) PSII 反応中心 D1 サブユニットの Asn-298 への変位の導入と酸素発生活性への影響, 日本光合成学会, 岡山, 2015.5.22-23.
29. 小澤真一郎, 大西岳人, 高橋拓子, 松村拓則, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナスの PSI-LHCI 超分子複合体の構造, 日本光合成学会, 岡山, 2015.5.22-23.
30. 山本宏, Xiangyuan Fan, 杉本和彦, Lianwei Peng, 鹿内利治 (京都大) CRR9 は, 葉緑体 NDH 複合体サブコンプレックス A の会合因子である, 第 57 回日本植物生理学会年会, 岩手大学, 2016.3.18-20.
31. 大谷卓人, 山本宏, 鹿内利治 (京都大) NDH リンカータンパク質はどのように PSI と相互作用しているのか, 第 57 回日本植物生理学会年会, 岩手大学, 2016.3.18-20.
32. 矢野晴菜, 福田裕也, 石橋幸大, 西村芳樹, 鹿内利治 (京都大) トウモロコシにおける細胞種特異的な葉緑体 *ndh* 遺伝子発現機構の解析, 第 57 回日本植物生理学会年会, 岩手大学, 2016.3.18-20.
33. 黒田洋詩, 岡本真奈, 高橋裕一郎 (岡山大) 緑藻クラミドモナスにおける光化学系 II 反応中心 D2 タンパク質の R294 への変異の影響, 第 7 回日本光合成学会年会およびシンポジウム, 東京理科大葛飾キャンパス, 2016.5.27-28.
34. 吉田香織, 高橋裕一郎 (岡山大) ヒスチジンタグを利用した光化学系 I 複合体のアフィニティー精製, 第 7 回日本光合成学会年会およびシンポジウム, 東京理科大葛飾キャンパス, 2016.5.27-28.
35. 吉野宏明, 井上康則, 池内昌彦 (東京大) P700 光酸化活性でみた光化学系 I 再構成. 第 7 回日本光合成学会年会およびシンポジウム, 東京理科大葛飾キャンパス, 2016.5.27-28.
36. 渡邊麻衣, 松村雅子, 吉野宏明, 奥田裕紀子, 池内昌彦 (東京大) アセンブリー因子による光化学系 I 複合体の光阻害からの回復. 第 7 回日本光合成学会年会およびシンポジウム, 東京理科大葛飾キャンパス, 2016.5.27-28.
37. 榎本元, 奥田裕紀子, 池内昌彦 (東京大) 光質依存的な細胞凝集を制御する c-di-GMP シグナリング因子の定量的解析, 第 7 回日本光合成学会年会およびシンポジウム, 東京理科大葛飾キャンパス, 2016.5.27-28.
38. 陳泰駿, 池内昌彦 (東京大) 代謝改変シアノバクテリアによるソルビトールの光合成生産. 第

- 7回日本光合成学会年会およびシンポジウム, 東京理科大葛飾キャンパス, 2016.5.27-28.
39. 清田浩史, 奥田裕紀子, 梅野太輔, 平井優美, 池内昌彦 (東京大) シアノバクテリアにおけるイソプレノイドの光合成生産の改良, 第7回日本光合成学会年会およびシンポジウム, 東京理科大葛飾キャンパス, 2016.5.27-28.
  40. 池内昌彦 (東京大), 清田浩史, 松村雅子, 奥田裕紀子, 高市真一, 代謝経路改変によるカロテノイド含量の操作, 日本植物学会, 沖縄, 2016.9.16-18.
  41. 前田海成, 広瀬侑, 藤澤貴智, 兼崎友, 吉川博文, 池内昌彦 (東京大) 繰り返し配列を介したゲノムシャッフリングによる好熱性シアノバクテリアのゲノム構造の進化. 日本ゲノム微生物学会, 2017.3.2-4. 慶応大学湘南藤沢キャンパス
  42. 榎本元, 奥田裕紀子, 池内昌彦 (東京大) シアノバクテリアの光質依存的な細胞凝集を司る c-di-GMP シグナリングネットワーク. 日本ゲノム微生物学会, 2017.3.2-4. 慶応大学湘南藤沢キャンパス
  43. 鈴木雄二, 近藤衣里, 牧野 周, イネにおける Rubisco とトランスケトラーゼの同時増強が光合成に及ぼす影響, 日本土壌肥料学会, 佐賀大, 2016.9.21.
  44. 和田慎也, 山本 宏, 鹿内利治, 牧野 周, ヒメツリガネゴケ flavodiiron protein (PpFLV) を導入したイネの成長と光合成特性の解析, 日本土壌肥料学会, 佐賀大, 2016.9.20.
  45. 和田慎也, 鈴木雄二, 三宅親弘, 牧野 周, イネにおける Rubisco 量の特異的増減が低CO<sub>2</sub>条件における光化学系 I の酸化還元状態に及ぼす影響, 日本植物生理学会年会, 鹿児島大, 2017.3.18.

<国際>

1. Enomoto G, Narikawa R and Ikeuchi M (University of Tokyo) Three cyanobacteriochromes synthesize and degrade c-di-GMP in *Thermosynechococcus*. Cyanobacterial Workshop, St. Louis, USA, 8-11 Aug 2013.
2. Yokoyama R, Yamamoto H, Takeda S, Fukao Y and Shikanai T (Kyoto University) Identification and characterization of novel factors involved in induction of non-photochemical quenching in Arabidopsis. The 16<sup>th</sup> International Congress on photosynthesis Research. St. Louis, USA, 11-16 Aug 2013.
3. Watanabe M, Okuda Y and Ikeuchi M (University of Tokyo) Effects of modified expression of *psaA* on the high light acclimation in cyanobacteria. The 16th International Congress on Photosynthesis, St Louis, 11-16 Aug 2013.
4. Yoshino H, Inoue Y and Ikeuchi M (University of Tokyo) Complete disruption of phyloquinone biosynthesis in *Thermosynechococcus elongatus* for biophotosensor. The 16th International Congress on Photosynthesis, St Louis, 11-16 Aug 2013.
5. Watanabe M, Narikawa R and Ikeuchi M (University of Tokyo) Differentiation of the phycobilisome-photosystem I supercomplex in nitrogen-fixing *Anabaena* sp. PCC 7120. Light Harvesting Satellite Meeting of the 16th International Congress on Photosynthesis, St. Louis, USA, 11-16 Aug 2013.
6. Suzuki Y, Fujimori T, Kanno K, Ohashi Y and Makino A (Tohoku University) Changes in photosynthetic and related primary metabolism in RBCS-transgenic rice plants. The 16th International Congress on Photosynthesis, St. Louis, USA, 11-16 Aug 2013.
7. Sudo E, Suzuki Y and Makino A (Tohoku University) Growth of transgenic rice with an overexpression of *RBCS* under different CO<sub>2</sub> partial pressures. The 16th International Congress on Photosynthesis, St. Louis, USA, 11-16 Aug 2013.
8. Izumi M, Hirota T, Hidema J, Makino A and Ishida H (Tohoku University) Autophagy in plant energy availability” The 6th European Workshop on Leaf Senescence, INRA-Versailles, France, 17 Oct 2013.
9. Nellaepalli S, Kuroda H and Takahashi Y (Okayama University) Improved photoautotrophic growth of chloroplast transformants in which chloroplast *ycf4* gene was overexpressed. 16<sup>th</sup> International Conference on the Cell and Molecular Biology of *Chlamydomonas*, Pacific Grove, CA, USA, 9-14 Jun 2014.
10. Maeda K (Tokyo University) Identification and horizontal gene transfer of a novel

- cyanobacterial UDP-glucose pyrophosphate (CugP). International Symposium on Phototrophic Prokaryotes Tübingen, Germany, 2-5 Aug 2015.
11. Enomoto G (Tokyo University) c-di-GMP mediates light-color dependent cell aggregation in *Thermosynechococcus*. International Symposium on Phototrophic Prokaryotes, Tübingen, Germany, 2-5 Aug 2015.
  12. Yano H (Kyoto University) Analysis of regulatory mechanism of cell-type specific expression of chloroplast *ndh* genes in *Zea mays*. Satellite Meeting on Photosynthesis, Kyoto University, 1-2 July 2016.
  13. Yamamoto H (Kyoto University) Artificial remodeling of alternative electron flow by flavodiiron protein in *Arabidopsis*. Satellite Meeting on Photosynthesis, Kyoto University, 1-2 July 2016.
  14. Mermoud M (Kyoto University) Interaction between copper and nitrogen in *Arabidopsis thaliana*. Satellite Meeting on Photosynthesis, Kyoto University, 1-2 July 2016.
  15. Suzuki Y, Kondo E and Makino A (Tohoku University) Co-overproduction of Rubisco and transketolase and its effects on photosynthesis in rice, The 17th International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Limburg, Holland, 7-12 August 2016.
  16. Suganami M, Suzuki Y and Makino A (Tohoku University) Changes in the amounts of Rubisco activase in transgenic rice plants with increased or decreased Rubisco contents, The 17th International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Limburg, Holland, 7-12 August 2016.
  17. Yoshino H, Okuda Y, Ikeuchi M (東京大) Heterotrophic growth of *Thermosynechococcus* for photosystem mutations. The 17th International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Limburg, Holland, 7-12 August 2016.
  18. Watanabe M, Matsumura M, Yoshino H, Okuda Y, Ikeuchi M (東京大) Recovery from photosystem I photoinhibition by the assembly factor. The 17th International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Limburg, Holland, 7-12 August 2016.
  19. Kiyota H, Chin T, Matsumura M, Okuda Y, Umeno D, Hirai M, Ikeuchi M (東京大) Improving the photosynthetic biomass production in cyanobacteria. The 17th International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Limburg, Holland, 7-12 August 2016.
  20. Maeda K, Okuda Y, Narikawa R, Midorikawa T, Ikeuchi M (東京大) Essential genes for photosynthetic accumulation of cellulose and cell aggregation in a thermophilic cyanobacterium, *Thermosynechococcus vulcanus*. The 17th International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Limburg, Holland, 7-12 August 2016.
  21. Enomoto G, Okuda Y, Ikeuchi M (東京大) Blue light-induced cell aggregation of *Thermosynechococcus vulcanus* may be regulated by the two sequential c-di-GMP signaling. The 17th International Congress on Photosynthesis Research, Maastricht, Limburg, Holland, 7-12 August 2016.

#### (4)知財出願

- ①国内出願 (0 件)  
該当無し。
- ② 海外出願 (0件)  
該当無し
- ③その他の知的財産権  
該当無し

#### (5)受賞・報道等

- ①受賞  
池内昌彦、日本植物学会学術賞
- ②マスコミ(新聞・TV等)報道

該当無し

③その他  
該当無し

(6)成果展開事例

①実用化に向けての展開

③ 社会還元的な展開活動

- 5.1 にあげるような活動を通して、研究成果を広く公開している。

§ 5 研究期間中の活動

5. 1 主なワークショップ、シンポジウム、アウトリーチ等の活動

年月日	名称	場所	参加人数	概要
2013.9.25	みやぎ県民大学講座	東北大学	70人	「地球の大気と植物の運命」というタイトルで本CREST研究の成果を紹介
2013.12.12	CREST 国際シンポジウム“Regulation of photosynthesis and chloroplast function”	京都大学	135人	海外から3名の研究者を招聘し公開の国際シンポジウムを開催し、CREST の成果を発表
2014.10.2	平成 26 年度第 2 回環境・エネルギー技術事業化交流会	ワークピア 広島	40人	中国地方の企業との技術事業化に関する交流会である。
2015.10.29-31	山田シンポジウム	奈良	40人	2015.10.29-31
2016.9.2	高大連携公開授業	京都大学	20人	膳所高校の学生に対する光合成の授業