

平成 21 年 6 月 5 日現在

研究種目：基盤研究（B）
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18310014
 研究課題名（和文） 海洋性珪藻の二酸化炭素応答分子モデルを用いた海洋一次生産変動予測に関する基礎研究
 研究課題名（英文） A fundamental study for predictions of oceanic primary production based upon molecular mechanism of CO₂-response in marine diatoms.
 研究代表者
 松田 祐介（MATSUDA YUSUKE）
 関西学院大学・理工学部・教授
 研究者番号：30291975

研究成果の概要：海洋性珪藻の炭酸脱水酵素が葉緑体内で顆粒状に複合体を形成する機構を決定した。また、遺伝子発現レベルでの CO₂ 応答に必須な新規分子スイッチを見出し、この CO₂ 依存的な制御にサイクリック AMP と呼ばれる 2 次情報伝達分子が関わることを明らかにした。これらの結果は海洋性珪藻の効率的な CO₂ 固定と、その環境 CO₂ 依存的調節の分子機構解明に寄与する結果であり、海洋表層に於ける主要な CO₂ 固定系を制御する分子機構の理解に資するものである。

交付額

(金額単位:円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
2007 年度	2,800,000	840,000	3,640,000
2008 年度	1,900,000	570,000	2,470,000
年度			
年度			
総計	8,200,000	2,460,000	10,660,000

研究分野:複合新領域

科研費の分科・細目:環境学・環境動態解析

キーワード:生物海洋

1. 研究開始当初の背景

海洋性珪藻は、1995 年以降の衛星観測および大規模な海洋調査の結果から、地球上の有機物生産（一次生産）の 20%以上を担うことが明らかとなっていた。このことから最近になって地球上の物質循環に極めて重要な役割を担う、新たなモデル独立栄養生物と見なされ始めていた。それまでに、海洋環境から溶存無機炭素を獲得し、CO₂ 固定酵素である Rubisco へ効率よく供給する仕組みである、無機炭素濃縮機構 (CCM) の存在や高等植物で良く知られている C₄ 炭素代謝系の CO₂ 獲得への関与などが海洋性珪藻で示されており、また、CO₂、鉄および塩等の環境因子変動に鋭敏に応答することも知られていた。海洋性珪藻類におけるこれらの生理的側面は、大気および水圏における大規模な環境変動下で海洋表層の一次生産および海洋表層で

駆動される生物による物質の垂直移動（生物ポンプ）の推移を予測する為の重要な基礎知識となることが考えられた。しかしながらこれらの生理作用（物質獲得や環境応答）の分子レベルでの知見は極めて限られていた。

珪藻類の重要性への認識から、2000 年代に入り、羽状目型および中心目型のそれぞれ代表的な海洋性珪藻、*Phaeodactylum tricornutum* および *Thalassiosira pseudonana* の全ゲノム解読とデータベース化、および遺伝子発現のプロファイル (EST データベース) が進んでいる。また、これらの珪藻類では、遺伝子導入による安定形質転換が可能であり、特に *P. tricornutum* では手法的バリエーションに限りはあるが、技術的信頼度のある程度見込める形質転換系が確立されつつあった。本研究はこの萌芽的な実験系を駆使して、海洋性珪藻の炭素獲得および環境応答

の分子機構に迫った最初の研究例である。

2. 研究の目的

本研究は、海洋性珪藻の無機炭素濃縮機構 (CCM) およびその CO₂ 応答の分子機構を解明し、地球環境の変動によって、これらが量および質的にどのように推移するかを見積もる為の基礎データを得ることを目標とし、以下の 3 つのサブプロジェクトに分けて展開した。

(1) CCMの中心となる分子機構の解明: 真核藻類の葉緑体内でCCMの中心的な役割を担うとされている顆粒体であるピレノイドと、CCMの機能に不可欠であると考えられている葉緑体型カーボニックアンヒドラーゼ (CA) の関連を明らかにすることを目的とした。PtCA1 は、既にその遺伝子がクローニングされ、CO₂ 欠乏環境下の葉緑体内で高発現することが分かっている、CO₂ 応答性CAである。この局在、局在機構、およびCO₂ 固定化酵素であるRubiscoとの局在関係を明らかにし、珪藻類CCMの中核となる分子の相互関係を調査することを目的とした。

(2) CCM発現レベルを環境CO₂濃度に応じて調節するCO₂ センシング機構の解明: 環境CO₂濃度に応答して珪藻類がCO₂ 固定の親和性を始めとする様々な生理活性を変化させる分子機構を解析することを目的とした。モデル分子として、上述したCO₂ 応答性葉緑体型CA遺伝子である *ptcal* の上流配列をCO₂ 応答性プロモーター領域 *Pptcal* として単離し、この作用機構をレポーター解析によって行い、正確なシスエレメントの決定、そこに作用するトランスタンパク因子の探索、CO₂ シグナルを媒介するセカンドメッセンジャーの特定を目的とした。

(3) CO₂ センシング機構による高CO₂ 環境への順化が一次生産能に及ぼす影響の解析と評価: 大気CO₂ 濃度上昇を実験室環境で再現し、その環境に順化した海洋性珪藻細胞を用いて、CCMの制御と一次生産性の遷移に相関付けを行い、CCMとその制御メカニズムの自然環境における役割を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

以下(1)~(3)は上記研究目的のサブプロジェクト(1)~(3)に対応する。

(1) CCMの分子機構

① PtCA1局在機構の解明: PtCA1は核ゲノムにコードされ、細胞質で合成された後、N末端46残基のプレ配列の機能により葉緑体に移行すること、葉緑体内ガードラメラ上に顆粒状に複合体を形成して局在することが分かっている。この局在および顆粒形成の分子機構解明を行った。PtCA1のNおよびC末端の様々な領域に一定長アミノ酸鎖の削除あるいは点変異を導入するための改変 *ptcal* 遺伝子断片 (コンストラクト) を設計した。設計に従って改変 *ptcal* 遺伝子を作製し、これにレポーター遺伝子として緑色蛍光タンパク質 (GFP) をコードする *segfp* を継ぎ、この融合コンストラクトをブレオマイシン耐性カセットを有する形質転換ベクター *pPha-T1* の *fcpB* プロモーターおよびターミネーター間に挿入した。出来上がったすべてのコンストラクトの配列を確認した。

完成したコンストラクトをタングステン粉末にコ

ートし、分子銃で *P. tricornutum* 細胞へ導入した。形質転換体の選抜を 100 μg mL⁻¹ の抗生物質 Zeocin を含む培地で行った。Zeocin 耐性コロニーの中から、蛍光顕微鏡を用いて GFP 蛍光のあるものを選抜した。これらの細胞について、共焦点レーザー顕微鏡およびセクション蛍光顕微鏡を用いて GFP の局在を観察した。

② Rubisco局在解析: 珪藻類の Rubisco は大小両サブユニットが葉緑体ゲノムにコードされている。このため、Rubisco 小あるいは大サブユニット遺伝子 *rbcS* あるいは *rbcL* を、全 DNA を鋳型に PCR クロニングし、これに PtCA1 の葉緑体移行シグナルをコードするプレ配列 (*pre138*) を付加した。これを発現ベクター *pPha-T1* に挿入し、Rbc::GFP 融合タンパク質を珪藻葉緑体内に発現させた。局在を(1)~①と同様の方法で精査した。顆粒形成の有無を確認し、その形態を観察した。PtCA1 との共局在比較を行い生化学的に特徴付けた。

(2) CO₂ センシング機構

① *ptcal* プロモーター配列 (*Pptcal*) の改変とシスエレメントの決定: *Pptcal* の CO₂ 応答性コアプロモーター領域である、-70 から転写開始点に至る部分の内部配列を 10 塩基程度ずつ連続的に削除するコンストラクトを設計し、これに従って改変 *Pptcal* を作製した。β グルクロニダーゼ (GUS) をコードするレポーター遺伝子、*uidA* を改変 *Pptcal* に継ぎ、この融合コンストラクトを形質転換ベクター *pPha-T1* に挿入した。コンストラクトの配列確認後、珪藻に導入した。Zeocin 耐性細胞の中から GUS 活性を有するものを発色型 β グルクロニド基質 (X-Gluc) を用いて検出した。これら形質転換体細胞を 5% CO₂ および大気レベル CO₂ に順化させ、GUS 活性を測定することで、改変プロモーター活性を定量した。CO₂ 応答に重要な配列を特定して行き、最終的に一塩基置換変異導入により、プロモーター上のシスエレメントを決定した。

② cAMP 応答配列と細胞内 cAMP 濃度の関連についての検証: *Pptcal* の CO₂ 応答性コアプロモーター領域内の cAMP 応答性配列を欠失したレポーターコンストラクトと完全なコンストラクトを持つ変異体を使って、GUS 発現が、cAMP に対して示す応答性を定量した。cAMP 処理として、細胞透過型アナログ (dbcAMP) と、cAMP 分解酵素の阻害剤 (IBMX) を用いた。また、内在 *ptcal* の転写量をリアルタイム PCR を用いて調べた。

③ CO₂ 応答性シスエレメントに結合するタンパク質因子の探索: *Pptcal* の構造的な特徴から、cAMP 応答に関わる動物性転写因子を中心に候補を絞り、珪藻におけるホモログをリストした。これらのうち、転写因子としての特徴を (2 量体形成、核移行シグナル、DNA 結合能など) 有するものを選抜し、cDNA を珪藻から増幅した。この候補 DNA を pET21 系ベクターに挿入し、大腸菌 BL21a に導入後、IPTG により発現誘導した。細胞破砕液を遠心分画後、SDS-PAGE に供し、組換えタンパクの可溶化が確認されたものについて Ni-セファロースゲルに供し、転写因子候補タンパク質を精製した。このタンパク質標品のシスエレメント結合活性を、ゲルシフト解析により解析した。

(3)高CO₂順化と一次生産

①CCMの発現レベルと一次生産力の相関付け:本助成期間中、このサブプロジェクトは、モデル系を用いた予備的実験に留まった。本研究室が多数保有する、CCMのCO₂による調節が機能しない変異体の淡水性緑藻 *Chlorella ellipsoidea*を用いて、CCMの発現レベルと一次生産性の相関を調査し、今後海洋系へ応用する為のモデルとした。細胞を様々なCO₂濃度(0.038~5%)に完全に平衡した環境で培養し、その生育環境と同じpHと無機炭素濃度で光合成活性および細胞の光合成パラメーターを酸素電極で測定した。これらを野生型とCO₂不感受性変異体間で比較した。一方、人口海水はその塩濃度から平衡状態を維持するのが淡水より難しい。そのため、人口海水中の無機炭素濃度平衡を制御する実験系の確立を試みた。培地中の無機炭素濃度の精密分析をガスクロマトグラフィーを用いて行った。

4. 研究成果

(1)CCMの分子機構

①PtCA1の局在機構:前述したように、PtCA1は核ゲノムにコードされ、CO₂濃度の変化によって転写量が調節される。そのcDNA配列には成熟PtCA1にはないN末端46アミノ酸残基(Pre46AA)をコードする138bpのプレ配列(*pre138*)が存在することがわかっている。Pre46AAはER移行シグナルと葉緑体トランジットを持つことによってPtCA1の葉緑体移行に働くと予想される。Pre46AAをC末端側から削除したPtCA::GFP融合タンパク質を発現する形質転換体を作製し、GFP蛍光を観察、その局在変化を調べた。その結果、Pre46AAのアミノ酸配列1-44、1-39、1-34、1-24、1-23を残してC末端側を削った改変PtCA1::GFP融合タンパク質は

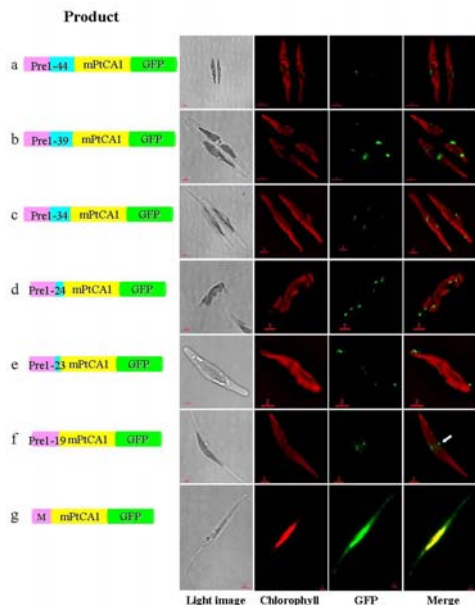


図1 改変 Pre46::GFP 融合タンパク質を発現する形質転換体のセクションニング蛍光顕微画像。予測 ER 配列をピンクで示す。Pre46AAのC末端領域(水色)を削除した。写真は左から明視野、クロロフィル蛍光、GFP 蛍光、クロロフィルとGFP 蛍光の融合画像。

葉緑体ガードラメラに局在した(図1)。一方1-19を残して削った改変体は葉緑体胞膜系間の blob-like structure と呼ばれる構造に局在した(図1)。1-19アミノ酸はシグナル予測アルゴリズム(SignalP)により、ER移行シグナルであるとされており、この部位での切断はPtCA1先駆体の葉緑体への移行を途中で停止してしまうことが示された。これらの結果から予測 ER 移行切断部位近傍の20-FNAN-23モチーフが葉緑体移行に必須であることが分かった。

さらに葉緑体移行に必須であると考えられている20番目のフェニルアラニンをロイシンに、またフェニルアラニンの次に重要だと考えられていた19番目のアラニンをグリシンに置換しても葉緑体への移行が可能であることが分かった(図2)。このことから、葉緑体移行に関わる配列はERシグナル切断部位の近傍にあり、ある程度のバリ

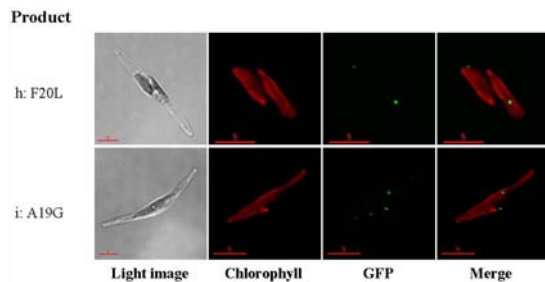


図2 ERシグナル切断予測部位近傍の1アミノ酸置換変異による局在への影響。

エーションを有することが分かった。また、PtCA1を葉緑体へ移行させるプロセスの中間状況もこの実験で把握されたため、PtCA1の葉緑体内部への局在が証明された。

次にPtCA1が葉緑体内で顆粒を形成する機構を調査した。葉緑体型CAの葉緑体中の局在状態とその機構は葉緑体内無機炭素流路を調節する機能上重要であることが近年微細藻類だけでなく、様々な植物で考えられている。PtCA1は葉緑体内で顆粒を形成することはすでに先行研究で示されていたが、本研究ではこの顆粒形成機構を明らかにした。成熟型PtCA1

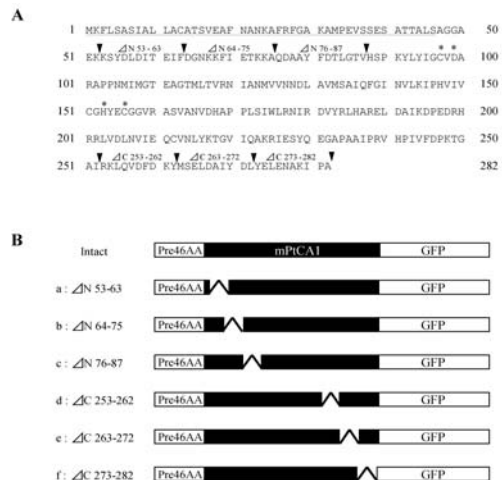


図3 PtCA1先駆体のアミノ酸配列とN-, C-末端削除配列のデザイン。楔型で挟まれた部位を順に削除した。

はC末端の構造が顆粒形成に関係していると推定し、mPtCA1のN末端あるいはC末端を段階的に10-12残基ずつ削除したポリペプチドをコードするcDNAを作り、この上流に葉緑体移行シグナル配列をコードするpre138および下流にegfpを連結したコンストラクトを作製した(図3)。これを用いて珪藻細胞を形質転換し、得られた形質転換体を蛍光顕微鏡で観察したところ、N末端側を削除したすべて、及びC末端の253-262番目以前のアミノ酸残基を削除したPtCA1はGFP蛍光が顆粒状に集合していたが(図4)、C末端の263-272以降のアミノ酸残基

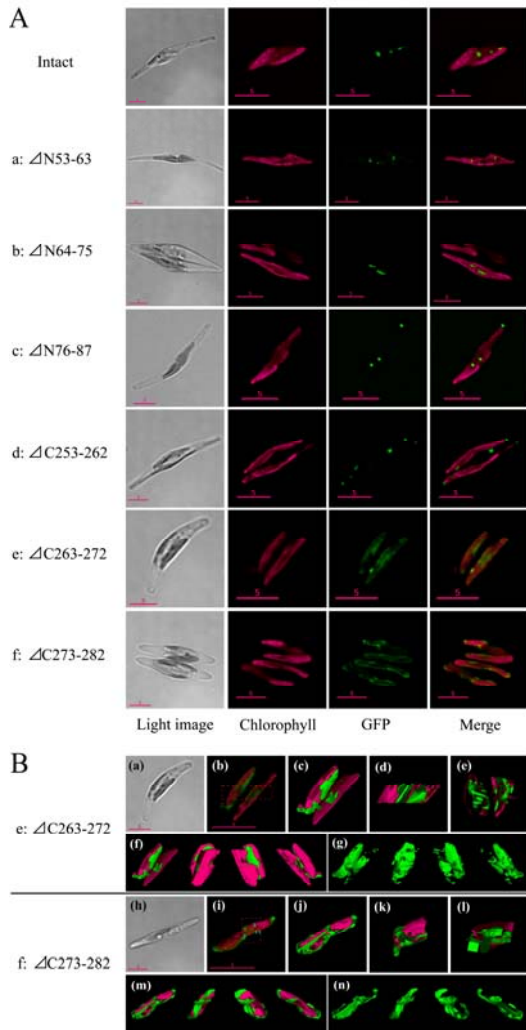


図4 PtCA1 先駆体の N-, C-末端削除体の局在。a~fは図3のコンストラクトに対応。Bはe,fによる形質転換細胞を立体画像解析したもの。

を削除したものは顆粒形成されず葉緑体全体で蛍光が観察された(図4)。この領域はPtCA1のC末端ヘリックスを形成する領域と一致しており、このC末端構造をさらに詳しく解析したところ、5つの疎水性アミノ酸、メチオニン(M263)、ロイシン(L266)、イソロイシン(I269)、ロイシン(L272)、ロイシン(L275)が3残基に一度現れて、ヘリックス上の一面にクラスターを形成していた。この疎水性クラスター構成アミノ酸を一つずつ或いはすべて、側鎖構造の似通った親水性アミノ酸であるグルタミン酸(E)に置換したPtCA1::GFP融

合タンパク質(図5)を*P. tricornutum*へ導入し、

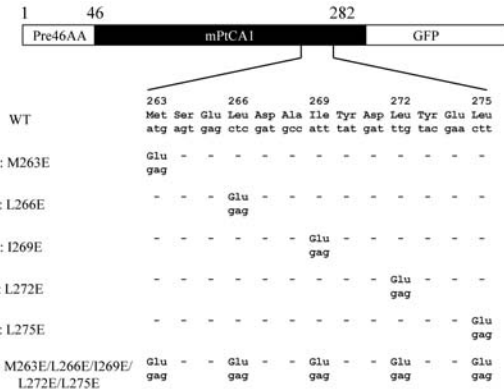


図5 疎水クラスター-MLILL置換コンストラクトのデザイン

形質転換体を観察したところ、M263を置換したものは顆粒形成が見られたがそれ以外のアミノ酸L266、I269、L272、L275をEに置換したものは

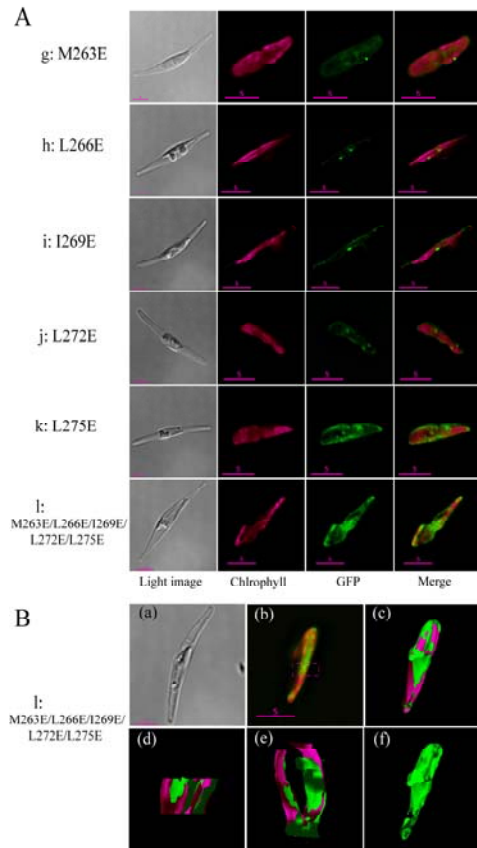


図6 PtCA1 先駆体のC末端疎水ヘリックス置換体の局在。g~lは図5のコンストラクトに対応。Bはlによる形質転換細胞を立体画像解析したもの。

では葉緑体全体でGFP蛍光が観察された(図6)。また、すべてのクラスター形成残基をEに置換したPtCA1は顆粒を全く作らなかった。②PtCA1とRubiscoの局在関係: CA活性とCO₂固定化酵素Rubiscoの局在関係は、葉緑体内のCO₂流路制御を知る上で興味深い。Rubisco遺伝子*rbcl*、*rbcS*を*P. tricornutum*葉緑体ゲノムから直接PCRで取得し、これらの上流に*ptcal*の*pre138*配列を付加して葉緑体移行タンパク質として設計し、核を標的にして珪藻を形質転換し

た。なお、*rbcS* には *pre138* との間に (cyan fluorescent protein 遺伝子) *cfp* を、*rbcL* にはその下流に *egfp* を繋いだ。*rbc* の発現は、おそらく細胞質という異所的な環境でのフォールディングがうまく行かず、葉緑体での発現効率が極めて低かったが1株だけ *rbcS* 発現株が樹立できた。*rbcS* の局在は葉緑体中心部に偏っており、PtCA1 とは共局在していないと考えられた。

(2) CO₂ センシング機構

① 新規CO₂ 応答性エレメントCCREsの発見:

Pptcal 1292bpに対して、上流側からの配列削除を行い、この改変型*Pptcal* にGUS遺伝子、*uidA*をつないでレポーター化した。このDNA断片を持つ形質転換ベクターで珪藻細胞を形質転換し、GUSレポーター解析したところ、転写開始点から上流 -70 ~ -10bpがCO₂ 応答のコア領域であり、2つの cAMP 応答配列 (CRE1,2) および 1つの p300 結合配列 (p300bs)の存在が既に示されていた。今回、これら配列の近傍をさらに精査し、一塩基置換実験で正確なCO₂ 応答性シスエレメントを決定したところ、これら既知のエレメント配列はCO₂ 応答性配列ではなくCRE1の一部と、ここより下流に、これを逆向きにした配列が、CO₂ 応答性シスエレメントとして存在することが分かった。さらに詳細に調べたところ、これまでコア配列の上流と考えられていた部分にもう一つの逆向き配列が存在し、これもCO₂ 応答性配列であることが分かった。このことから 5'-TGACGT/C-3' が3つ繰り返したシスエレメントがCO₂/cAMP 応答の中核であることが示され、これらを上流から CCRE1, 2, 3 と名づけた(図7)。これらの配列は bZIP型転写因子であるCREB/ ATFファミリーの標的であり、哺乳類間でよく保存されている。

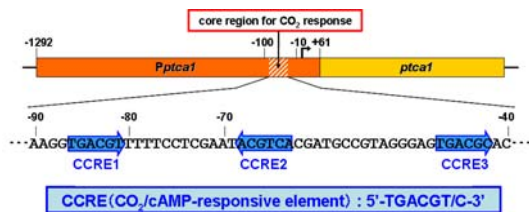


図7 今回の解析で判明した CO₂/cAMP 応答性配列、CCRE1-3と *pical* プロモータ上の位置。

② cAMPの関与: *dbcAMP*を用いて、内在*pical*の発現解析を行った。リアルタイムPCRによるmRNA蓄積量解析の結果、*dbcAMP*存在下では、大気環境下にもかかわらず内在*pical* 転写量は、高CO₂ 環境下生育細胞の蓄積量と同程度に抑えられた(図8)。また、CCRE1-3を削除した*Pptcal* は*dbcAMP*によって抑制されなかった。このことから、内在PtCA1 発現は*Pptcal* のCCRE1-3の働きによってcAMPを介してCO₂に応答することが明らかとなった。

③ CO₂ 応答性転写因子の同定: *P. tricornutum* のゲノムデータベースから、CCRE型配列(5'-TGACGT-3')を標的とする転写因子として、ヒトATF6とDNA結合部位が類似する8種のCCRE結合因子候補タンパク質(PtbZIP1~8)を検索した。これらをクローン後、大腸菌に導入、発現した結果、PtbZIP2,3,7が可溶化した。これ

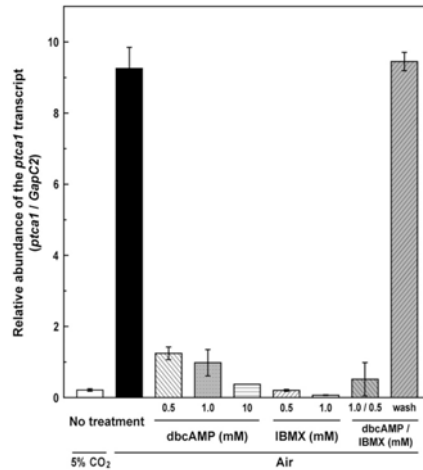


図8 内在 *pical* 転写量の CO₂ 応答発現と *dbcAMP* および IBMX の影響。

らを精製し、CCRE 配列を5回反復した2重鎖DNAプローブのゲルシフト解析を行ったところ、これらがCCREと特異的に結合することが明らかとなった。この結果から*Pptcal*のcAMP依存性のCO₂ 応答機構を推定した。CO₂はcAMP合成系を活性化し、cAMP濃度上昇はタンパク質リン酸化酵素系等のシグナル伝達を介して最終的にPtbZIPのリン酸化/脱リン酸化を通じて*Pptcal*を抑制する(図9)。しかし現時点でこれら上流因子の特定には至っていない。

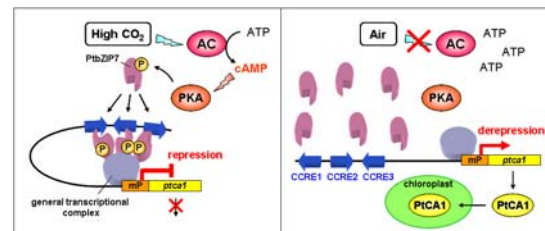


図9 cAMP依存型CO₂ 応答性遺伝子転写制御のモデル。

(3) 高CO₂ 順化と一次生産

① 淡水性緑藻 *C. ellipsoidea* を用いたモデル実験: 環境CO₂へ応答してCCM活性を制御することが、実際の生育環境でどのような生理学的な意味を持つのかを調べる為に、CO₂不感受性変異体と応答してCCM活性を調節する野生型の緑藻 *C. ellipsoidea* を用いて比較実験を行った。野生型細胞はCO₂濃度が大気レベルの3倍程度になるとCCMを抑制し始め、10倍程度で完全な抑制に至った。しかし、CO₂不感受性変異体ではこのような調節は全く見られず、CCMは最大活性のままであった(図10)。野生型でCCMの制御が起こるCO₂濃度領域で培養中の細胞の光合成活性を測定したところ、野生型では、最大30%程度の生産力の抑制が観察されたのに対して、変異体では生産力の低下は全く起こらなかった(図10)。CCMの制御は無駄なエネルギー消費を抑えストレスを軽減する生存戦略の一つと考えられるが、一方で、この生理活性は現在より数倍程度に上昇したCO₂環境下では、CCMを有する微細藻類の一次生産性を有意に抑制する可能性が示された。

ガスクロマトグラフィーによる海水の無機炭素

動態の精密分析では、海水中の自発的な CO₂ 生成速度は同じ pH 環境の淡水に比べ、4~8 倍程度遅いことが分かった。今後、同様の実験系を海水で組み、海洋性珪藻類 CCM 制御と一次生産の関連の調査に期待が出来る。

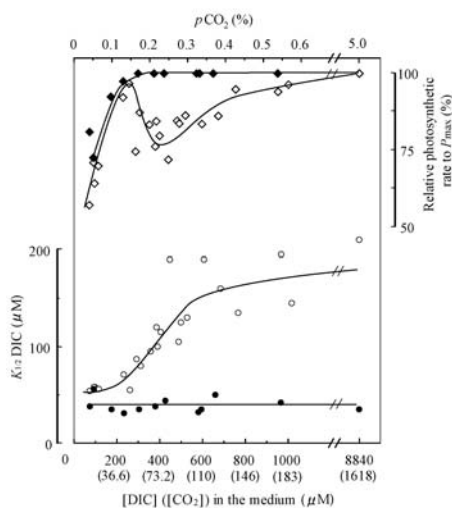


図10 CO₂ 応答性の有無による一次生産性の違い。白シンボルは野生型、黒シンボルは CO₂ 不感受性変異体を示す。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 6 件)

- ① Yoshiko Kitao and Yusuke Matsuda (2009) Formation of macromolecular complex of carbonic anhydrases in the chloroplast of a marine diatom by the function of the C-terminal helix. *Biochem J.*, 419: 681-688、査読有
- ② Kunihiro Sakaue, Hisashi Harada, Yusuke Matsuda (2008) Development of gene expression system in a marine diatom using viral promoters of a wide variety of origin. *Physiologia Plantarum*, 133: 59-67、査読有
- ③ Yoshiko Kitao, Hisashi Harada, Yusuke Matsuda (2008) Localization and targeting mechanisms of two chloroplastic β -carbonic anhydrases in the marine diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Physiologia Plantarum* 133: 68-77、査読有
- ④ Teruhiko Ochiai, Brian Colman, Yusuke Matsuda (2007) Acclimation of wild-type cells and CO₂-insensitive mutants of the green alga *Chlorella ellipsoidea* to elevated [CO₂]. *Plant, Cell & Environment*, 30: 944-951、査読有
- ⑤ Yusuke Matsuda, Hisashi Harada, Kensuke Nakajima, Brian Colman (2007) Sensing of Elevating CO₂ in a Marine Diatom. Molecular Mechanisms and Implications. *Plant Signalling & Behavior*, vol 2-2, 109-110、査読有
- ⑥ Hisashi Harada, Kensuke Nakajima, Kunihiro Sakaue, Yusuke Matsuda (2006) CO₂ sensing at ocean surface mediated by cAMP in a marine diatom. *Plant Physiol*, 142:1318-1328、査読有

[学会発表] (計 35 件)

- ① 海洋性珪藻における CO₂ 応答性プロモーター結合転写因子の同定 井上拓也、北原悠平、松田祐介 2009 年 3 月 21 日 日本植物生理学会第 50 回大会 名古屋
- ② Yusuke Matsuda Roles of chloroplastic carbonic anhydrases and CO₂-sensing mechanisms in marine diatoms. Gordon Research Conference, CO₂ assimilation in plants: Genome to Biome. University of New England, Biddeford, ME, USA, August 18, 2008
- ③ 海洋性珪藻における CO₂ 応答性プロモーター構造の解析 山敷亮介、松田祐介 2008 年 3/21 日本植物生理学会第 49 回大会 札幌
- ④ Carbonic anhydrases in a marine diatom, regulations and localizations. Hisashi Harada, Yoshiko Kitao, Kensuke Nakajima, Kunihiro Sakaue, and Yusuke Matsuda VIth International Symposium On Inorganic carbon Utilization by Aquatic Photosynthetic Organisms, July 20, 2007, Rectorate Building, University of Malaga, Spain.
- ⑤ Detailed Functional Analyses of the core regulatory region of the *ptcaI* promoter. Ryousuke Yamashiki and Yusuke Matsuda VIth International Symposium On Inorganic carbon Utilization by Aquatic Photosynthetic Organisms, July 19, 2007, Rectorate Building, University of Malaga, Spain.
- ⑥ 海洋性珪藻の細胞内 carbonic anhydrase の顆粒形成機構 北纒良子、松田祐介 2007 年 3 月 28 日 日本植物生理学会第 48 大会 松山
- ⑦ cAMP が媒介する海洋性珪藻の CO₂ センシング機構 原田尚志、中島健介、坂上国寛、北原悠平、松田祐介 2007 年 3 月 28 日 日本植物生理学会第 48 大会 松山
- ⑧ 他 28 件

[産業財産権]

○出願状況 (計 2 件)

- ① バイオシリカの製造法 平成 21 年 5 月 25 日、特願 2009-125168 松田祐介、堀口雅人、磯部弘、井上高康、堀江亜紀子
- ② バイオシリカ製造法、およびバイオシリカ固定基板の作成法 松田祐介、金子忠昭 平成 19 年 11 月 26 日、特願 2007-303952

[その他]

- ① 学会発表②は招待講演
- ② 学会発表④はベストポスター賞受賞。

6. 研究組織

- (1) 研究代表者
松田祐介 (MATSUDA YUSUKE)
関西学院大学・理工学部・教授
研究者番号: 30291975

(2) 研究分担者

(3) 連携研究者