

令和 4 年 6 月 15 日現在

機関番号：32659

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K12384

研究課題名(和文)地球温暖化防止と地域環境浄化の融合-油性藻クロレラのAsストレス応答での新展開

研究課題名(英文) Dual utilization of Chlorella for prevention of global warming and purification of arsenic contaminated water

研究代表者

佐藤 典裕 (SATO, NORIHIRO)

東京薬科大学・生命科学部・准教授

研究者番号：50266897

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：緑藻クロレラはヒ酸添加のAsストレス下、バイオディーゼル燃料の原料、トリアシルグリセロール(TG)とAsを蓄積する。このため、クロレラはAs汚染水での培養により、地球温暖化防止、そしてAs汚染水浄化への二元的活用が期待される。本研究では、Asストレス下、クロレラの代謝やその関連遺伝子の発現について、その調節機構を解析し、以下を明らかにした。(1)TG蓄積は、TG、デンプン、タンパク質を含めた主要炭素代謝、そして光合成と呼吸のエネルギー代謝の各調節を通して支えられる。(2)リン欠乏様応答として、リン脂質であるPCとPEの分解と同時に非リン脂質のDGTSの新規合成が誘導される。

研究成果の学術的意義や社会的意義

地球温暖化防止とAs汚染水浄化の二元的活用をクロレラで実用化する上で、TGとAsの収量増大は重要であり、そのために細胞のTG蓄積能と共にAs耐性能を強化する必要がある。本研究は、Asストレス下でのTGの合成促進が炭素代謝とエネルギー代謝の協調的な調節に支えられることを遺伝子レベルまで掘り下げて示し、その分子機構に関する知見を深めた。一方、従来、Asストレス下、As無毒化代謝が報告されてきた。これとは別に、クロレラではリン欠乏様応答の脂質リモデリングが見出され、それはAsストレス適応応答と理解された。今後、これら代謝調節の遺伝子操作がクロレラの二元的活用を実用化する上で鍵となるであろう。

研究成果の概要(英文)：Cells of a green alga, Chlorella, accumulate triacylglycerol (TG), the material for biofuel production, and arsenic (As) during culturing in the presence of arsenate. Chlorella is thus expected as a biological material for both prevention of global warming and purification of As contaminated water. This study demonstrated the regulation of metabolism and gene expression in Chlorella under As-stress conditions, as follows. (1) TG accumulation is supported through regulation of carbon- and energy-metabolism that enabled the preferential flow of carbon and energy into TG synthesis system. (2) As the response to phosphorus (P)-limitation stress, a non-P lipid, diacylglyceryltrimethylhomoserine appeared as a novel lipid concomitantly with the loss of both phosphatidylcholine and phosphatidylethanolamine to mitigate the lowered availability to phosphate in As-stressed cells where arsenate compete with phosphate in P-metabolism.

研究分野：植物生理・生化学

キーワード：クロレラ トリアシルグリセロール ヒ酸 Asストレス As汚染水浄化 地球温暖化防止 炭素・エネルギー代謝 リン欠乏応答性脂質リモデリング

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

### 1. 研究開始当初の背景

(1) トリアシルグリセロール(TG)は作物油脂の主成分であり、バイオディーゼル燃料(BDF)の原料として利用される。作物、即ち、光合成生物由来のBDFは燃料として燃焼しても、その産物であるCO<sub>2</sub>から再生可能である、つまりカーボンニュートラルである。したがって、このBDFは大気中のCO<sub>2</sub>環境の持続に、つまり地球温暖化防止に貢献する。しかし、その生産増大は食糧生産と競合する可能性があり、また油脂作物アブラヤシの大規模プランテーション開発では熱帯雨林が破壊されている。一般に藻類は食糧としては利用されず、また作物の育たない土地でも施設中で培養でき、かつ高いバイオマス生産を示す。その上、藻類は種々の環境ストレス下、TGを脂肪滴として細胞内に蓄積する。我々はこれまでに、緑藻クロレラが種々のストレスの混合下、世界最高レベルとなる乾燥重量当たり49%に達するTGを蓄積する等、TG生産におけるクロレラの有用性を示した[引用文献1-3]。しかし、藻類でのTG生産は、その工程上の理由、例えば、細胞回収に膨大な電気エネルギーを必要とするため、費用対効果が低い。この問題の解決手段として、TG蓄積細胞への新たな価値の付加が挙げられる。

(2) ヒ素(As)は地下水や土壌に広く含まれ、中でも無機As化合物は有毒で、例えば、リン酸の類似体であるヒ酸は細胞内に取り込まれるとリン代謝を阻害することで毒性を示す。東南アジア等の多くの地域では、高濃度の無機As化合物がその土地を汚染し、それによる健康被害が問題となっている。我々は、クロレラが強いヒ酸耐性を示し、そのヒ酸ストレス下、細胞がAsを吸収すると同時にTGを蓄積することを見出した。そこで、As汚染水を用いてクロレラを培養することで、TG生産とそれを用いたBDF生産、つまりは地球温暖化防止、そして同時にAs汚染水の浄化が可能になる、クロレラの二元的活用を考案した。しかし、その実現のためには、TGやAsの細胞内蓄積量を遺伝子操作により強化しなければならず、そのターゲット遺伝子の候補を絞る上で、TG蓄積を支える代謝機構やAsストレス適応応答機構を分子レベルで理解する必要がある。

### 2. 研究の目的

クロレラがヒ酸ストレス下で示す、(1) TGを含む主要炭素化合物の代謝、(2) エネルギー代謝、(3) 膜脂質代謝について、それぞれの応答を遺伝子レベルまで掘り下げて解明し、ヒ酸ストレス誘導性のTG蓄積およびヒ酸ストレスへの適応応答の分子機構を議論する。

### 3. 研究の方法

(1) 生物材料: *Chlorella kessleri* 11h(以後、クロレラ)を用いた。クロレラは扁平フラスコ中でガンボーグ培地での液体培養を空気を通気し、50 μEの光照射下、28℃で行った。

(2) 脂質分析: クロレラ細胞からBlighとDyerの方法により全脂質を抽出し、次いで、TLCにより各脂質クラスを単離した。各脂質クラスの定量はその構成脂肪酸量をGCにより測定することで定量した。

(3) 光合成や呼吸の測定: 酸素電極を利用し、クロレラ細胞の光合成速度、あるいは呼吸速度を測定した。光合成についてはさらに、II、Fv/Fm、qP、およびNPQをクロロフィル蛍光測定装置により測定した。

(4) 遺伝子発現解析: 脂質代謝系や光合成系の遺伝子に関して、その発現量は準定量的PCR法により測定した。

### 4. 研究成果

(1) クロレラ細胞におけるヒ酸ストレス誘導性のTG蓄積とAs吸収: ヒ酸添加量を2.5~80 mMに振ってスモールスケールでクロレラを培養したところ、20 mM以上で脂肪滴が蓄積し、特に80 mMで顕著に現れた。そこで、以後80 mMヒ酸添加条件下、ミディアムスケールで培養し、解析した。クロレラをヒ酸無添加(コントロール)条件で72時間培養したところ、生育の指標であるOD<sub>730</sub>値やクロロフィル量は各々、7.2、5.4倍に増加したのに対し、ヒ酸添加条件下ではOD<sub>730</sub>値は1.6倍の増加に留まり、クロロフィル量は0.5倍に減少した。これに対応して、光合成活性はヒ酸添加条件下、コントロール条件下の0.08%と低かった。

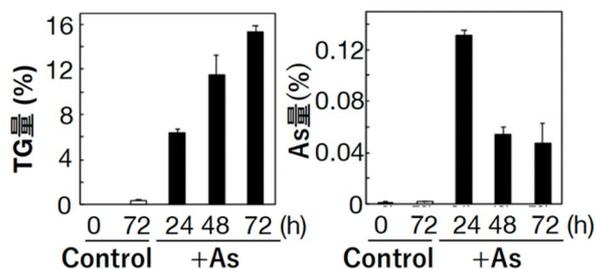


図1 ヒ酸ストレスによる細胞内でのTGとAsの蓄積

さらに、脂質分析の結果、TGはコントロール条件下ではほとんど検出できなかったが、ヒ酸添加条件下、経時的に増加し、3日目には脂肪酸ベースで全脂質の63.4mol%、細胞乾燥重量(DCW)の15.3%まで蓄積した。一方、細胞内のAs蓄積量はDCWあたりで、0.13%に達した(図1)。以上の結果から、クロレラ細胞はヒ酸ストレス下、Asを吸収し、かつTGを蓄積することが定量的に示された。

(2) クロレラ細胞におけるヒ酸ストレス誘導性の膜脂質リモデリング：ヒ酸ストレス誘導性のTG蓄積に伴い、全極性脂質中で最も多量に存在する葉緑体膜のモノガラクトシルジアシルグリセロール(MGDG)が45%から29%へ減少した(図2)。緑藻では窒素欠乏ストレス下、MGDGが分解され、それにより遊離する脂肪酸がTG合成に利用される。ヒ酸ストレス下のクロレラでもMGDGの分解がTG合成を支えるのであろう。同じく葉緑体膜では、ホスファチジルグリセロールが減少し、逆にスルホキノボシルジアシルグリセロール(SQDG)は増加した(図2)。一方、葉緑体外の膜ではホスファチジルコリン(PC)とホスファチジルエタノールアミン(PE)が減少したのに対し、ジアシルグリセリルトリメチルホモセリン(DGTS)が新規に出現した(図2)。これらの変化はリン酸欠乏(-P)下、リン脂質の割合の減少が非リン脂質の増加により補償される脂質リモデリングのパターンと似ていた[下記、(8)参照]。培地に高濃度のヒ酸が存在すると、リン酸がヒ酸との競合により、その細胞内への取り込みが阻害され、かつヒ酸が誤って細胞内に取り込まれると考えられる。それにより、細胞はリン酸代謝が顕著に抑制され、クロレラ細胞は-P様ストレスを受けるのであろう。この-P様ストレス下、PGの減少は同じ酸性脂質SQDGの増加により、またPCとPEの減少は同じ双イオン性脂質DGTSの出現により量的に補われると言える。

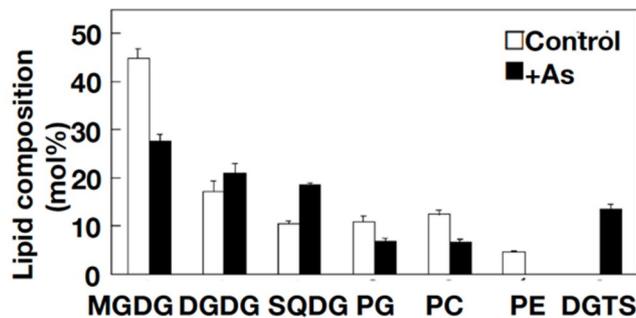
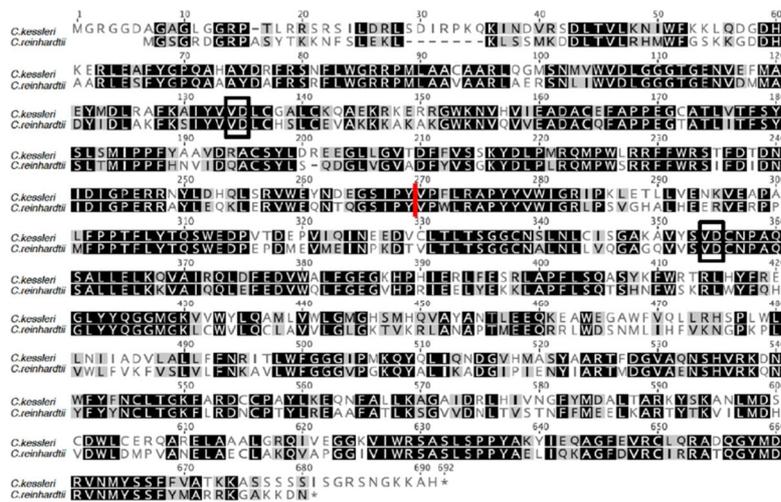


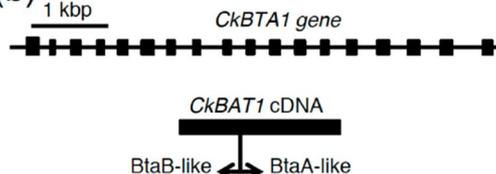
図2 ヒ酸ストレス下での脂質リモデリング ヒ酸ストレス下、P脂質のPG、PC、PEが減少し、非P脂質では、SQDGが増加し、DGTSが新規に出現した。

(3) クロレラの *BTA1* の同定：これまでにクロレラには DGTS は存在しないとの報告が複数

(a)



(b)



(c)

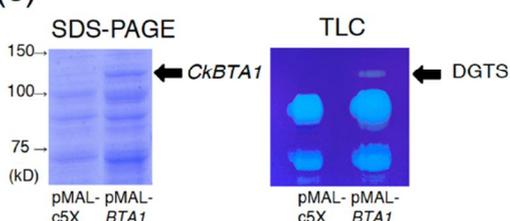


図3 クロレラDGTS合成酵素BTA1の単離と機能解析

クロレラBTA1のアミノ酸配列(a;上段, cf., 下段, クラミドモナスのオーソログ)とその遺伝子のゲノム構造(b)。(c)クロレラBTA1の機能解析。大腸菌にクロレラBTA1を発現させるとDGTSが蓄積した。

あったが、クロレラのゲノム DNA データベースから、緑藻クラミドモナスで DGTA 合成を担う *BTA1* のホモログ遺伝子が見出された。次いで、RACE PCR 法により生成した cDNA の塩基配列を決定した。結果、cDNA は 691 残基のタンパク質をコードすると予測され、その推定アミノ酸配列は、クラミドモナスと 60% の相同性があり (図 3a) 核ゲノム上でその構造遺伝子は 18 のエクソンにより構成されていた (図 3b)。この cDNA を大腸菌で過剰発現させると DGTS が新規に出現したことから、その *BTA1* としての機能が同定された (図 3c)。

(4) ヒ酸ストレス下での脂質代謝系遺伝子の発現制御：ヒ酸ストレス下のクロレラではコントロールに比べ、8 時間で既に TG 合成の最終反応を担うジアシルグリセロールアシル基転移酵素の遺伝子 *DGAT1* と *DGAT2* および MGDG 分解のリパーゼ遺伝子 *PGD1* の発現レベルが増加した (図 4)。これらの結果は、ヒ酸誘導性の TG 蓄積や MGDG 分解に対応した。一方、ヒ酸ストレス下、*BTA1* やリン脂質の分解やそこから遊離するリン酸の回収に必要な酵素遺伝子、*PLC* や *PLP* の発現が誘導された (図 5)。この結果は DGTS の出現や PC、PE の割合の減少に対応しており、また、これらは -P 応答遺伝子でもあったため [(8) 参照]、ヒ酸ストレス下、クロレラは -P 様ストレスに陥るといえる考えが支持された。種々の藻類では、-P が TG 蓄積を誘導するストレスとなる。したがって、ヒ酸ストレス下のクロレラでは、-P 様ストレスが引き金の一

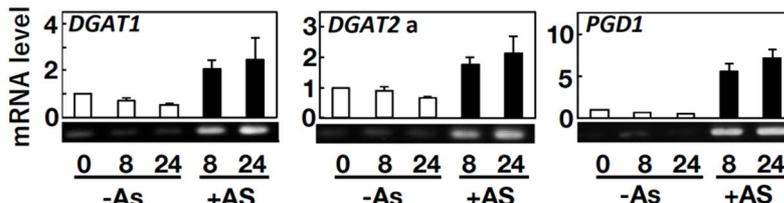


図4 TG合成に関わる遺伝子の発現誘導

つなり TG 蓄積を誘導するのであろう。

(5) ヒ酸ストレス誘導性の TG 蓄積に対する光合成や呼吸の貢献：TG 合成に必要な固定炭素と化学エネルギーは光合成または呼吸により供給される。ヒ酸ストレス下、72 h で光合成による酸素発生速度は 4.5% と急激に低下した。これに対し、呼吸を反映する酸素吸収速度は緩やかに 73% に低下した。次いで、ヒ酸ストレス条件への移行後、最初の 24 h (前期) と次の 24 h (中期) における各 TG 蓄積に対する光合成と呼吸の貢献度を調べた。前期の TG 蓄積は、リニア型光合成電子伝達系 (LET) 阻害剤 DCMU により 100% が、また呼吸阻害剤 KCN により 29% が抑制された。一方、中期の TG 蓄積は、DCMU により 26%、また KCN により 34% が抑制された。しかし、この中期での DCMU による抑制効果は、LET と循環型光合成電子伝達 (CET) の両者を阻害する DBMIB を同時に作用させることでさらに強まり、TG 蓄積の 87% が抑制された。したがって、前・中期を通して、TG 蓄積に光合成は大きく貢献し、特に中期では CET が重要であること、また呼吸も光合成より貢献度は低いものの必要であることが示唆された。

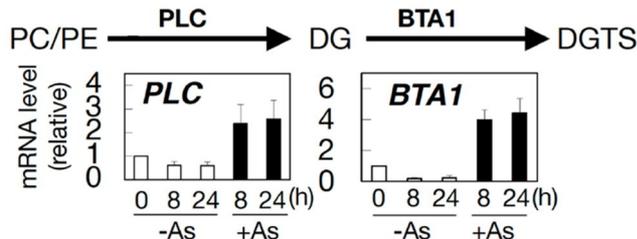


図5 脂質リモデリングの遺伝子発現誘導  
ヒ酸ストレス下、PCとPEを分解するためにPLCが、DGTS合成のためにBTA1が発現誘導された。

(6) 光合成のヒ酸ストレスへの応答：ヒ酸ストレス下、TG 蓄積に大きく貢献する光合成の機能変動を Chl 蛍光測定法により調べた (図 6)。As ストレスへ移行後 4 h で、光合成反応の指標となる、光化学系 (PS) II の実効量子収率は 0.64 から 0.35 に低下し、その後、72 h まで低いままであった。PS の最大量子収率  $F_v/F_m$  は、最初の 8 h までは 0.66 から 0.69 とほぼ一定であったが、その後 24 h から低下し、72 h で 0.54 となった。この  $F_v/F_m$  の低下と同時に、光エネルギーの熱放散、つまり PS II の保護機能の指標である NPQ が増加した。光合成のうち、PS II より先の反応を反映する  $qP$  はヒ酸ストレス下、最初の 4 h で 0.96 から 0.65 へ低下し、24 h から 72 h にかけて増加・回復した。以上の結果から、ヒ酸ストレス下での  $qP$  の減少が、前期では PS II 以外の光合成過程の損傷を原因とし、中期以降では主に PS II の損傷に起因し、それに伴

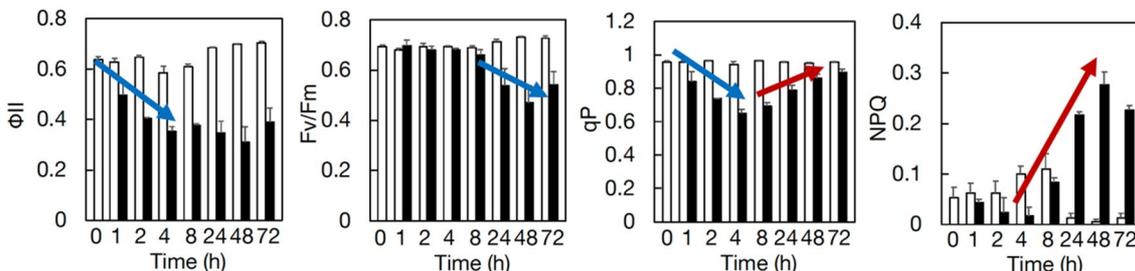


図6 ヒ酸ストレスに対する光合成各種パラメーターの応答 白棒：-As (コントロール)、黒棒：+As。

い NPQ が上昇したことが示された。

(5)において、中期以降の TG 蓄積での CET の重要性が示唆されたため、ヒ酸ストレス下、CET の構成遺伝子 *NDA2*、*PGR5*、および *PGRL1* の発現レベルを準定量的 PCR 法により調べた。各遺伝子の mRNA 量は、ヒ酸ストレス下、8 h ではほとんど変動しなかったが、24 h で増加した。さらに、光化学系の励起バランスの補正に働く *Stn7* の mRNA 量も 24 h で増加した。したがって、中期では CET の構成タンパク質の発現誘導と同時に光エネルギーが PSI へより多く移動するステート遷移が起こることで、CET の活性化とそれによる ATP 合成が進み、これが中期以降の qP の回復に繋がったのであろう。一方、NPQ に関わる *PSBS* や *VDR1* の mRNA 量はいずれも 24 h で増加した。これにより中期以降の NPQ の増加が支えられ、PS の過度の損傷が抑制されたのであろう。したがって、ヒ酸ストレス下、光合成は前期ではその残存活性を利用し、そして中期以降では少なくとも関連遺伝子の mRNA レベルの増加を通して光合成機能が調節され、それにより、TG 蓄積に必要な固定炭素や化学エネルギーを供給することが示唆された。

(7) 呼吸のヒ酸ストレスへの応答： ヒ酸ストレス下、TG 蓄積に貢献する呼吸について、その主要な基質となり得るデンプンとタンパク質の量的変動を調べた。細胞のデンプン量はヒ酸ストレス条件下、72 h で、培養液あたり 9.6 から 27  $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ 、細胞乾重量では 3 から 6% へと経時的に増加した。細胞の全タンパク質量は培養液あたりで、前期で 159 から 185  $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$  へと増加したが、その後は低下し、72 h で 128  $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$  となった。これにより、細胞乾重量あたりのタンパク質含量は、72 h で 59% から 28% へ低下した。以上の結果から、ヒ酸ストレス下、少なくとも中期以降ではタンパク質が呼吸の主要な基質であることが示唆された。これに対応して、解糖系、ペントースリン酸回路、クエン酸回路の各種酵素遺伝子について、その発現誘導が観察された。以上から、TG 合成の促進のための炭素源やエネルギー源がヒ酸添加後、有機化合物の異化経路によっても供給され、それが関連遺伝子の発現調節に基づくことが示唆された。

(8) -P ストレス誘導性の遺伝子発現制御： -P 下、クロレラではヒ酸ストレス下と同様の膜脂質のリモデリングが起き、例えば葉緑体外膜では PC と PE の完全な欠失と同時にその欠失量に見合う DGTS が出現した (図 7)。 *BTA1* の mRNA レベルは通常条件下では非常に低く、-P 条件下で強く誘導されており、この結果は -P 下での DGTS の蓄積に対応した。さらに、*PLC* や *PLP* の発現誘導も観察された。したがって、リン欠乏下、リン脂質である PC と PE の分解は、細胞内のリン源を確保するための、そして非リン脂質の DGTS の出現はそれらリン脂質の欠失を補うための -P 適応機構と考えられる。

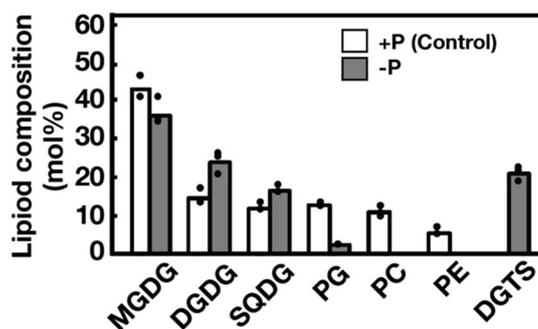


図7 リン欠乏ストレス下での脂質リモデリング  
リン欠乏ストレス下、リン脂質ではPGが減少し、PC、PEは欠失した。非リン脂質では、SQDGが増加し、DGTSが新規に出現した。

以上、(1)-(8)より、クロレラでは As ストレス下での TG 蓄積が、炭素代謝とエネルギー代謝の協調的な調節に支えられることが示された。従来、藻類では As ストレス下、As 無毒化代謝が報告されてきたが、これとは別に、ヒ酸ストレスは、リン欠乏様ストレスを引き起こし、それに対する適応応答として、リン欠乏ストレス誘導性の脂質リモデリングが見出された。今後、これら代謝調節に関する遺伝子操作がクロレラの二元的活用を実用化する上で有効な鍵となると考えられる。

## 引用文献

- [1] Shiratake T, Sato A, Minoda A, Tsuzuki M, Sato N. (2013) Air-drying of cells, the novel conditions for stimulated synthesis of triacylglycerol in a Green Alga, *Chlorella kessleri*. PLoS One. 8: e79630.
- [2] Hirai K, Hayashi T, Hasegawa Y, Sato A, Tsuzuki M, Sato N. (2016) Hyperosmosis and its combination with nutrient-limitation are novel environmental stressors for induction of triacylglycerol accumulation in cells of *Chlorella kessleri*. Sci Rep. 6: 25825.
- [3] Hayashi T, Otaki R, Hirai K, Tsuzuki M, Sato N. (2017) Optimization of seawater-based triacylglycerol accumulation in a freshwater green alga, *Chlorella kessleri*, through simultaneous imposition of lowered-temperature and enhanced-light intensity. Algal Res. 28: 100-107.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Hiyoshi Tatsunori, Oyanagi Kenta, Niki Takuma, Fujiwara Shoko, Sato Norihiro	4. 巻 540
2. 論文標題 Requirement of the exopolyphosphatase gene for cellular acclimation to phosphorus starvation in a cyanobacterium, <i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 16~21
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.bbrc.2020.12.095	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Hirai Kazuho, Nojo Miki, Sato Yosuke, Tsuzuki Mikio, Sato Norihiro	4. 巻 9
2. 論文標題 Contribution of protein synthesis depression to poly- $\gamma$ -hydroxybutyrate accumulation in <i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803 under nutrient-starved conditions	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 19944
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-019-56520-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Otaki Rie, Oishi Yutaro, Abe Seiya, Fujiwara Shoko, Sato Norihiro	4. 巻 289
2. 論文標題 Regulatory carbon metabolism underlying seawater-based promotion of triacylglycerol accumulation in <i>Chlorella kessleri</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Bioresource Technology	6. 最初と最後の頁 121686~121686
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.biortech.2019.121686	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Oishi Yutaro, Otaki Rie, Iijima Yukari, Kumagai Eri, Aoki Motohide, Tsuzuki Mikio, Fujiwara Shoko, Sato Norihiro	4. 巻 5
2. 論文標題 Diacylglycerol-N,N,N-trimethylhomoserine-dependent lipid remodeling in a green alga, <i>Chlorella kessleri</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 19
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s42003-021-02927-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計10件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 飯島 裕加里, 大石 裕太郎, 大滝 理恵, 藤原 祥子, 佐藤 典裕
2. 発表標題 緑藻クロレラにおける核の発現ベクター構築
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 日吉 龍典, 佐藤 典裕
2. 発表標題 シアノバクテリアの環境応答と脂質代謝
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 飯島裕加里, 大石裕太郎, 藤原祥子, 佐藤典裕
2. 発表標題 ヒ素ストレス誘導性の油脂蓄積を支える炭素とエネルギーの代謝
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 近藤美鞠, 飯島裕加里, 大滝理恵, 藤原祥子, 佐藤典裕
2. 発表標題 クロレラでの油脂蓄積を支える炭素代謝と光合成の制御
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 日吉龍典, 佐藤典裕
2. 発表標題 シアノバクテリアのリン欠乏への適応におけるホスファチジルグリセロールの役割
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 大石 裕太郎, 大滝 理恵, 熊谷 映理, 青木 元秀, 都筑 幹夫, 藤原 祥子, 佐藤 典裕
2. 発表標題 クロレラにおけるリン欠乏下での脂質リモデリング
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 日吉龍典, 佐藤典裕
2. 発表標題 リン欠乏下でのシアノバクテリアの脂質リモデリングとその分子機構
3. 学会等名 日本植物脂質科学研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大石裕太郎, 大滝理恵, 熊谷瑛理, 青木元秀, 都筑幹夫, 藤原祥子, 佐藤典裕
2. 発表標題 緑藻クロレラにおけるリン欠乏下での脂質リモデリング
3. 学会等名 日本植物脂質科学研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 飯島裕加里, 近藤美鞠, 大石裕太郎, 藤原祥子, 佐藤典裕
2. 発表標題 クロレラにおけAsストレス誘導性のトリアシルグリセロール蓄積 炭素とエネルギーの代謝調節
3. 学会等名 日本藻類学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 飯島裕加里, 大石裕太郎, 藤原祥子, 佐藤典裕
2. 発表標題 ヒ素ストレス下のクロレラにおけるトリアシルグリセロール蓄積 炭素とエネルギーの代謝と関連遺伝子の発現の調節
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 佐藤典裕; 井上英史 編	4. 発行年 2020年
2. 出版社 東京化学同人	5. 総ページ数 232
3. 書名 基礎講義生化学	

1. 著者名 佐藤典裕、井上英史/都筑幹夫編	4. 発行年 2020年
2. 出版社 東京化学同人	5. 総ページ数 240
3. 書名 基礎講義 生物学	

〔産業財産権〕

〔その他〕

論文が雑誌Scientific Reportsに受理されました。  
[https://www.toyaku.ac.jp/lifescience/newstopics/2019/1216\\_3476.html](https://www.toyaku.ac.jp/lifescience/newstopics/2019/1216_3476.html)

論文がBioresource Technologyに受理されました。  
[https://www.toyaku.ac.jp/lifescience/newstopics/2019/0620\\_2755.html](https://www.toyaku.ac.jp/lifescience/newstopics/2019/0620_2755.html)

緑藻クロレラのリン欠乏応答性脂質リモデリングの解明 -- 有用藻類種の再生エネルギー生産、地球環境の持続への利用に向けて  
[https://www.toyaku.ac.jp/lifescience/newstopics/2021/0111\\_4879.html](https://www.toyaku.ac.jp/lifescience/newstopics/2021/0111_4879.html)

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	藤原 祥子  (FUJIWARA SHOKO)  (30266895)	東京薬科大学・生命科学部・教授    (32659)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関