

令和 2 年 7 月 1 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04805

研究課題名(和文)炭素と窒素のモニタリングによる光合成の順化機構の解明

研究課題名(英文)Molecular mechanism of photosynthetic acclimation by sensing environmental carbon and nitrogen

研究代表者

福澤 秀哉 (Hideya, Fukuzawa)

京都大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：30183924

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文)：光合成生物は、無機栄養源の欠乏に応じて光合成や生殖を制御し生存する。この環境馴化に関わる新奇因子を緑藻クラミドモナスから見出し、次の点を明らかにした。1) 光合成の維持に必須なCO<sub>2</sub>濃縮機構(CCM)の誘導には、葉緑体カルシウムセンサータンパク質CASが必要である。2) CO<sub>2</sub>固定酵素の集合体ピレノイド周囲のデンプン鞘はCCMに必要であり、CO<sub>2</sub>の漏出防止と炭酸脱水酵素の配置に働く。3) 窒素飢餓では、DYRK型タンパク質リン酸化酵素TAR1がROS発生を促し、光合成関連タンパク質の分解と配偶子形成を誘導する。4) オートファジーが光合成の維持ならびにデンプンの蓄積・維持に必要である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

光合成は、全ての生物の生存を支える基本反応であるが、光合成生物は環境の変化に応じて自ら光合成反応を制御することで生存を図っている。特に光合成基質の二酸化炭素は水中では枯渇することになるので、光合成維持には無機炭素濃縮機構が光強度に応じて誘導される。また、無機栄養源の枯渇によっても光合成は制御を受ける。今回、新しい光合成の制御因子(CAS, TAR1, デンプン鞘、オートファジー)を明らかにしたことで、生命維持機構の理解に貢献し、食糧生産に資する植物分子育種に新しい技術の可能性を示した。

研究成果の概要(英文)：Photosynthetic organisms survive by controlling the photosynthesis and reproduction by detecting deficiency of inorganic nutrients. We found factors involved in this environmental acclimation from the green alga Chlamydomonas. 1) Induction of the CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism (CCM) essential for the maintenance of photosynthesis requires translocation of the post-transcriptional calcium sensor protein CAS into the pyrenoid. 2) A starch sheath around the "pyrenoid" of CO<sub>2</sub>-fixing enzymes is required for CCM, separating the compartments for CO<sub>2</sub>-fixing and O<sub>2</sub>-oxygen evolution. 3) In nitrogen starvation, DYRK-type protein phosphatase TAR1 promotes ROS generation, induces degradation of photosynthesis-related proteins and gametogenesis, and leads to lipid accumulation. 4) Autophagy is required for starch accumulation and maintenance by photosynthesis.

研究分野：分子細胞生物学

キーワード：二酸化炭素 緑藻クラミドモナス 光合成 CO<sub>2</sub>濃縮機構 タンパク質リン酸化酵素 リン酸化プロテオーム解析 栄養環境 ピレノイド

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、研究者個人に帰属されます。

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

CO<sub>2</sub>濃縮機構 (CCM) である C4 回路や CAM 回路をもつ植物は、乾燥・強光・高温でも光合成を維持できる。一方、水中で光合成を行う微細藻は、より深刻な CO<sub>2</sub>欠乏ストレスに曝されることから、このストレスを回避するために重炭酸膜輸送体や炭酸脱水酵素などから構成される CCM を進化の過程で獲得した。シアノバクテリアや珪藻では、細胞膜に Na<sup>+</sup>依存型重炭酸輸送体が存在するが、緑藻では、低 CO<sub>2</sub>誘導性葉緑体膜タンパク質 LCIA とピレノイド局在性タンパク質 LCIB の重要性が示されていた (Wang 他 2014)。申請者らは変異株の解析により、細胞膜の ABC 型重炭酸輸送体 HLA3 と、葉緑体包膜の重炭酸イオンチャネル LCIA とが協調して Ci を細胞外からストロマに輸送することを示した (Yamano 他 PNAS 2015)。2 つの膜輸送体は CO<sub>2</sub>応答性遺伝子全般を制御するタンパク質 CCM1 により転写制御を受けるが

(Fukuzawa PNAS 2001)、その制御機構は未解明である。興味深いことに、葉緑体包膜に局在する LCIA が欠失すると、CO<sub>2</sub>欠乏条件で核遺伝子 *HLA3* の発現誘導は一過的に起こるが、mRNA が維持できず *HLA3* タンパク質が蓄積しなくなることから、葉緑体 LCIA が核へのレトログレードシグナルを担う可能性が示唆されていた (Yamano 他 PNAS 2015)。

申請者らが新たに単離した CO<sub>2</sub>要求性変異株 H82 では、2 つの輸送体 HLA3 ならびに LCIA がどちらも蓄積せず、その変異原因遺伝子は Ca<sup>2+</sup>結合タンパク質様 CAS をコードしていた (Wang 他 Photosynth Res 2014)。シロイヌナズナにおける CAS タンパク質は、Ca<sup>2+</sup>を結合し気孔の開閉に係わり (Han et al. Nature 2003)、チラコイドに局在して葉緑体から核へのレトログレードシグナルを介して植物免疫応答遺伝子を制御する (Nomura 他 Nature Commun. 2012) と考えられている。緑藻の CAS (CrCAS) は、強光下で必要な非光化学的消光を担う LHCSR3 の発現に必要で (Petroustos 他 2011)、Ca<sup>2+</sup>依存性循環的電子伝達系の成分 (Terashima 他 PNAS 2012) であると報告された。CAS がチラコイドに局在する点は生物間で共通するが、その機能については統一的な理解に至っていない。

また、植物は窒素 (N) 栄養源の欠乏時に、クロロフィルや光合成装置を維持できず白化し、代わりにトリアシルグリセロール (TAG) やデンプンを蓄積する。N 欠乏時に TAG を蓄積する機構について緑藻では、転写因子 NRR1 (Boyl 他 JBC 2012) やアシル基転移酵素 PDAT1 (Boyl 他 JBC 2010) などが知られているが、タンパク質修飾を介する制御因子はこれまで知られていなかった。N 欠乏時 (酢酸存在下) に TAG を蓄積できない変異株 *tar1-1* は、N 欠乏時にクロロフィルや光合成膜タンパク質の分解が遅れ、光合成のダウンレギュレーションができず、この変異原因遺伝子 *TAR1* は、酵母から植物ならびにヒトまで保存されるタンパク質リン酸化酵素 Dual specific Tyrosine-Regulated Kinase (DYRK) の 1 種をコードしていた (Kajikawa M, Sawaragi Y, Shinkawa H, Yamano T, Ando A, Kato M, Hirono M, Sato N, Fukuzawa H "Algal Dual-specificity Tyrosine-phosphorylation-regulated Kinase TAR1 Regulates Accumulation of Triacylglycerol in Nitrogen- or Sulfur-deficiency." Plant Physiol. 168: 752-764 (2015))。この緑藻 DYRK (CrTAR1) は、酵母でグルコース検知のシグナル伝達系で機能することが知られている YAK1 クレードに属していた。

### 2. 研究の目的

光合成生物は強光や栄養源の枯渇といった悪環境に「順化」し、生存を維持する。微細藻は CO<sub>2</sub>欠乏をシグナルとして検知し、CO<sub>2</sub>濃縮機構 (CCM) を誘導して光合成を維持する。また、窒素などの栄養源が枯渇すると、細胞はクロロフィルや光反応系タンパク質を分解することで、過剰な還元力の蓄積を避けて生存を計る。このような、環境変化による光合成の順化 (制御) 機構を理解するために、遺伝解析が可能な緑藻クラミドモナスを主に用いて、(1) 光エネルギーと無機炭素の供給バランスを検知する系と、(2) 窒素源の枯渇 (C/N バランス) を検知する系による光合成の制御因子を同定する。さらに、それらの因子同士の相互作用を、遺伝学的ならびに生化学的に明らかにするとともに、細胞内カルシウムならびにタンパク質リン酸

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

化の動態に基づき、光合成の順化機構について新しいモデルを提唱する。

### 3. 研究の方法

生理学的手法（酸素電極を用いた光合成酸素発生速度と無機炭素親和性の評価、培養液中の無機炭素濃度はサンプルをニッケル触媒上で水素還元した後にガスクロマトグラフィーにより定量した。）

分子遺伝学的手法（Inverse-PCR, Tail-PCR, 矩形波パルスを用いたエレクトロポレーション法、）生化学的手法（大腸菌を用いたタンパク質発現法、タンパク質の発現定量には特異抗体を用いた間接蛍光抗体法、ウェスタンブロット法、タンパク質のカルシウム結合能の評価には、 $45\text{Ca}^{2+}$ を用いたメンブレンブロット法）を用いた。葉緑体胞膜の単離には、パーコール濃度勾配遠心分離法、チラコイド膜の単離には、ショ糖密度勾配遠心法、RNA レベルでの遺伝子の網羅的発現解析には、HiSeq2500 を用いた。カルシウムイオンの可視化には、Calcium Green-1, AM を用いた。蛍光タンパク質の細胞内局在観察には共焦点レーザー顕微鏡（Leica, SP8）を用いた。

### 4. 研究成果

#### （1）無機炭素センシング経路の制御因子

を明らかにするために、遺伝子タギング法により生育に 5% (v/v)  $\text{CO}_2$  濃度の空気が必要な  $\text{CO}_2$  要求性変異株をスクリーニングすることで、変異株 H82 を取得していた。（Wang L, Yamano T, Kajikawa M, Hirono M, Fukuzawa H\* "Isolation and characterization of novel high- $\text{CO}_2$  requiring mutants of *Chlamydomonas reinhardtii*." *Photosynth. Res.* 121: 175-184 (2014)）。この  $\text{CO}_2$  要求性変異株 H82 の変異原因遺伝子は、葉緑体移行シグナルをもつカルシウムセンサータンパク質（CAS）をコードしていた（Wang et al 2016）。H82 変異株は、 $\text{CO}_2$  濃縮能が低下していたが、CAS 遺伝子相補株は野生型と同等レベルまで  $\text{CO}_2$  濃縮能を回復した。また、葉緑体チラコイド膜に局在する CAS が、細胞膜局在性の ABC 型重炭酸輸送体 HLA3 ならびに葉緑体胞膜局在型の重炭酸イオンチャンネル LCIA の発現に必要であった。精製したチラコイド膜のトリプシン処理と N 末端と C 末端特異的抗体を用いることで、CAS は、チラコイド膜のストロマ側にアンカーされており、高  $\text{CO}_2$  条件や暗条件では葉緑体内に分散しているが、 $\text{CO}_2$  濃縮機構が誘導される低  $\text{CO}_2$  条件に移すとチラコイド膜と連続したピレノイドチューブに沿って移動し、ピレノイドの内部に局在化した。さらにこの CAS の細胞内局在を高解像度イメージング技術で詳細に明らかにした、 $\text{CO}_2$  欠乏条件ではピレノイドへと局在を変化させる様子を捉えた（Yamano et al 2018）。なお、この発見は同誌の Editorial news（*Protoplasma* 255(4): 987-988 (2018)）で、紹介された。

カルシウムイオンのキレーター-BAPTA を細胞に添加することで、2つの輸送体のタンパク質の蓄積レベルが低下することが明らかになった。つまり、2つの輸送体の発現には、細胞外のカルシウムが必要であり、さらに葉緑体ピレノイドに移動する CAS の存在が必須である事が示された。CrCAS の支配下にある遺伝子を RNA-seq 解析に調べたところ、2つの輸送体の mRNA レベルは、低  $\text{CO}_2$  条件で一過的に（20 分後）上昇するが、2時間後には、野生株の蓄積レベルを大幅に下回ったことから、CAS は両遺伝子の mRNA の維持や安定性に寄与している可能性が示唆された。

さらに、CrCAS 以外に、炭素欠乏シグナルへの応答に必要な因子が存在するかどうかを調べる為に、新たに変異株のスクリーニング法を構築した。LCIB は高  $\text{CO}_2$  条件で葉緑体ストロマに分散しているが、光存在下で空気レベルの低  $\text{CO}_2$  濃度条件になるとピレノイド周囲に移動する事が分かっていた。そこで、この LCIB の局在を改変型 GFP の Venus を融合して、LICB の移動が異常となる変異株をスクリーニングしたところ、LCIB のピレノイドへの移動が遅延し、葉緑体の基底側に LCIB が異常凝集する変異株 4-D1 を単離した。4-D1 変異株は、デンプン枝切り合成酵素 isoamylase 1 (ISA1) の遺伝子が破壊されており、ピレノイド周囲のデンプン鞘が形成されなかった。また、4-D1 株では光合成における無機炭素に対する親和性が低

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

下し、野生株に比べて生育が遅延した。さらに、デンプン鞘を形成できない他の変異株についても調べたところ、4-D1 株と同様に、LCIB の局在異常と生育遅延の表現型を示した。以上の結果から、これまでエネルギーの貯蔵としてしが考えられてこなかったデンプン鞘が、ピレノイドの周囲に構造体を形成して光合成の効率を維持する役割を持つことが示された。つまり、デンプン鞘はピレノイドから拡散して漏れ出る CO<sub>2</sub> 拡散ならびにチラコイド膜で生成する酸素のピレノイドへの流入に対して物理的な障壁となる可能性、さらに、漏れ出た CO<sub>2</sub> をリサイクルする炭酸脱水酵素 LCIB/LCIC 複合体をデンプン鞘の周りに正しく配置するために必要である可能性が示唆された。デンプン鞘が形成できない変異株は、デンプン鞘による CO<sub>2</sub> の拡散障壁としての機能が失われるだけではなく、LCIB が葉緑体の基底側で凝集するため、CO<sub>2</sub> をリサイクルする機能の一部も失われることから、無機炭素に対する親和性が低下し生育が遅延したと推定した。

### (2) 窒素栄養 (C/N バランス) センシング経路の調節因子

まず、DYRK 型タンパク質リン酸化酵素 TAR1 について以下の点を明らかにした。光従属栄養条件において窒素もしくはイオウ欠乏で脂質蓄積が低下した変異株 *tar1-1* は、培地中に有機炭素源として含まれる酢酸の利用効率が低下した。つまり、TAR1 は脂肪酸合成の炭素源となる酢酸利用を促進し、TAG 生合成を正に制御する因子と理解されていた。しかし、光合成により固定された炭素の TAG 蓄積制御への TAR1 の寄与は不明であった。そこで *tar1-1* 変異株の光独立栄養での N 欠乏条件を調べたところ、*tar1-1* 変異株は、光合成関連タンパク質の分解が進まず、野生株に比べて光合成能を維持し、高い細胞生存性を示した。これに伴い、TAG とデンプンをさらに蓄積した。また、過酸化水素の産生能が低下し、活性酸素除去系酵素の発現が誘導された。これに対して、配偶子誘導率が大幅に低下した。配偶子誘導の鍵となる因子 MID, MTD, FUS の転写産物量が大きく低下した。この時、無機窒素栄養の輸送体並びに有機窒素化合物の同化関連酵素遺伝子の発現が低下した。以上の知見から TAR1 は、光独立栄養条件で窒素飢餓に応じて、転写を介して ROS 発生を促し、光合成の抑制（光合成関連タンパク質の分解）や有性生殖の誘導の機能を担うことが明らかになった。

次に、TAR1 部分タンパク質と細胞全タンパク質との *in vitro* リン酸化反応産物、ならびに *tar1-1* 変異株、野生株および相補株から抽出した全タンパク質について、それぞれリン酸化プロテオーム比較解析を行い、TAR1 依存的なリン酸化標的因子を 18 個推定した。その中には、タンパク質リン酸化酵素の上流リン酸化酵素 MLTK1 やカルシウム/カルモジュリン依存性タンパク質リン酸化酵素 CDPK11 が含まれていた。

さらに、栄養飢餓における窒素の再利用に関わるオートファジーについて検討した。初期のオートファゴソーム膜の形成に必要な因子 ATG8 および ATG3 を欠損した変異体を変異株ライブラリーから単離した。窒素欠乏条件に移して 2 週間後に、野生株細胞が 80% 以上生存したのに対して、両変異株ともに生存率が 5% 以下に低下した。また、炭素固定酵素や光化学系タンパク質の蓄積量が低下しことから、光合成の維持ならびに細胞の生存にオートファジーが必要であることが示された。窒素およびイオウ欠乏条件において *atg8* 変異株は、野生株と同様に一過的にデンプンを蓄積したが、ストレス条件下 2 日目以降には、一旦蓄積したデンプンが分解された。また窒素欠乏 2 日後に改めて窒素を添加すると、野生株では TAG とデンプンが分解されたが、*atg8* 変異体では TAG の分解が野生株よりも遅れた。

以上の結果から、窒素や硫黄欠乏でオートファジーが光合成維持、細胞に蓄積したデンプンの維持に必要であること、リン酸欠乏ではデンプンの蓄積自体に必要であることが示された。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計19件（うち査読付論文 19件／うち国際共著 4件／うちオープンアクセス 18件）

1. 著者名 Toyokawa Chihana, Yamano Takashi, Fukuzawa Hideya	4. 巻 182
2. 論文標題 Pyrenoid Starch Sheath Is Required for LC1B Localization and the CO <sub>2</sub> -Concentrating Mechanism in Green Algae	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1883 ~ 1893
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.19.01587	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 Yamano Takashi, Fukuzawa Hideya	4. 巻 2050
2. 論文標題 Transformation of the Model Microalga <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> Without Cell-Wall Removal	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Methods in Mol. Biol.	6. 最初と最後の頁 155 ~ 161
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-4939-9740-4_16	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 Kajikawa Masataka, Fukuzawa Hideya	4. 巻 11
2. 論文標題 Algal Autophagy Is Necessary for the Regulation of Carbon Metabolism Under Nutrient Deficiency	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 36
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.00036	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 Jang S, Kong F, Lee J, Choi BY, Wang P, Gao P, Yamano T, Fukuzawa H, Kang BH, Lee Y*	4. 巻 43
2. 論文標題 CrABCA2 Facilitates Triacylglycerol Accumulation in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> under Nitrogen Starvation.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Molecules Cells	6. 最初と最後の頁 48-57
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.14348/molcells.2019.0262	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 該当する

1. 著者名 Kajikawa Masataka, Yamauchi Marika, Shinkawa Haruka, Tanaka Manabu, Hatano Kyoko, Nishimura Yoshiki, Kato Misako, Fukuzawa Hideya	4. 巻 60
2. 論文標題 Isolation and Characterization of Chlamydomonas Autophagy-Related Mutants in Nutrient-Deficient Conditions.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 126 ~ 138
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcy193	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 Kajikawa Masataka, Yamauchi Marika, Shinkawa Haruka, Tanaka Manabu, Hatano Kyoko, Nishimura Yoshiki, Kato Misako, Fukuzawa Hideya	4. 巻 60
2. 論文標題 Isolation and Characterization of Chlamydomonas Autophagy-Related Mutants in Nutrient-Deficient Conditions.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 126 ~ 138
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcy193	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 Yamaoka Yasuyo, Shin Seungjun, Choi Bae Young, Kim Hanul, Jang Sunghoon, Kajikawa Masataka, Yamano Takashi, Kong Fantao, L?geret Bertrand, Fukuzawa Hideya, Li-Beisson Yonghua, Lee Youngsook	4. 巻 31
2. 論文標題 The bZIP1 Transcription Factor Regulates Lipid Remodeling and Contributes to ER Stress Management in Chlamydomonas reinhardtii	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1127 ~ 1140
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.18.00723	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 該当する

1. 著者名 Shinkawa Haruka, Kajikawa Masataka, Nomura Yuko, Ogura Mayu, Sawaragi Yuri, Yamano Takashi, Nakagami Hirofumi, Sugiyama Naoyuki, Ishihama Yasushi, Kanesaki Yu, Yoshikawa Hirofumi, Fukuzawa Hideya	4. 巻 60
2. 論文標題 Algal Protein Kinase, Triacylglycerol Accumulation Regulator 1, Modulates Cell Viability and Gametogenesis in Carbon/Nitrogen-Imbalanced Conditions	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 916 ~ 930
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz010	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 Hidayati Nur A., Yamada Oshima Yui, Iwai Masako, Yamano Takashi, Kajikawa Masataka, Sakurai Nozomu, Suda Kunihiro, Sesoko Kanami, Hori Koichi, Obayashi Takeshi, Shimojima Mie, Fukuzawa Hideya, Ohta Hiroyuki	4. 巻 100
2. 論文標題 Lipid remodeling regulator 1 (LRL1) is differently involved in the phosphorus depletion response from PSR1 in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 610 ~ 626
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14473	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 Isozaki Akihiro et al.	4. 巻 14
2. 論文標題 A practical guide to intelligent image-activated cell sorting	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Protocols	6. 最初と最後の頁 2370 ~ 2415
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41596-019-0183-1	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 該当する

1. 著者名 Nitta Nao et al.	4. 巻 175
2. 論文標題 Intelligent Image-Activated Cell Sorting	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Cell	6. 最初と最後の頁 266 ~ 276.e13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cell.2018.08.028	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 該当する

1. 著者名 Yamano Takashi, Fukuzawa Hideya	4. 巻 6
2. 論文標題 Indirect Immunofluorescence Assay in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 BIO-PROTOCOL	6. 最初と最後の頁 e1864
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21769/BioProtoc.1864	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 山野 隆志、福澤 秀哉*	4. 巻 29
2. 論文標題 緑藻クラミドモナスにおける光合成ターボエンジンの駆動と制御	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 14-28
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Yamano T, Toyokawa C, Fukuzawa H*	4. 巻 255
2. 論文標題 High-resolution suborganellar localization of Ca <sup>2+</sup> -binding protein CAS, a novel regulator of CO <sub>2</sub> -concentrating mechanism.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Protoplasma	6. 最初と最後の頁 1015-1022
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00709-018-1208-2	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 Wang Lianyong, Yamano Takashi, Takane Shunsuke, Niikawa Yuki, Toyokawa Chihana, Ozawa Shin-ichiro, Tokutsu Ryutaro, Takahashi Yuichiro, Minagawa Jun, Kanesaki Yu, Yoshikawa Hirofumi, Fukuzawa Hideya	4. 巻 113
2. 論文標題 Chloroplast-mediated regulation of CO <sub>2</sub> -concentrating mechanism by Ca <sup>2+</sup> -binding protein CAS in the green alga <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 12586 ~ 12591
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1606519113	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 Yamano Takashi, Fukuzawa Hideya	4. 巻 6
2. 論文標題 Indirect Immunofluorescence Assay in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 BIO-PROTOCOL	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21769/BioProtoc.1864	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 福澤 秀哉	4. 巻 69
2. 論文標題 CO2資源化の効率を左右するCO2濃縮機構とは	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 化学と工業	6. 最初と最後の頁 960-962
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 山野 隆志、福澤 秀哉	4. 巻 54
2. 論文標題 微細藻の光合成を支える重炭酸イオン輸送 -細胞膜と葉緑体包膜に局在する重炭酸イオン輸送体の発見-	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 化学と生物	6. 最初と最後の頁 459-460
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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46件(うち招待講演 4件/うち国際学会 20件)

1. 発表者名 山野 隆志、豊川 知華、福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスのデンブリン鞘はCO2濃縮機構に寄与する
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 新川 はるか、太田 羽藍、梶川 昌孝、野村 裕子、小倉 真優、榎木 裕里、山野 隆志、中神 弘史、杉山直幸、石濱 泰、兼崎 友、吉川 博文、福澤秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスの脂質蓄積の制御(1)タンパク質リン酸化酵素TAR1の機能
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 宮本 明日香、梶川 昌孝、新川 はるか、辻 敬典、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスの脂質蓄積の制御(2)タンパク質脱リン酸化酵素PP2C3の同定
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 木下 あかり、辻 敬典、新川 はるか、梶川 昌孝、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスの脂質蓄積の制御(3)脂質蓄積異常株bbs9-1の解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 長房 すずか、宮本 あすか、新川 はるか、新川 友貴、山野 隆志、辻 敬典、梶川 昌孝、福澤 秀哉
2. 発表標題 高CO2かつ窒素欠乏条件でTAGを高蓄積する緑藻クラミドモナスの変異体B10株の解析
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 新川 はるか、梶川 昌孝、榎木 裕里、山野 隆志、兼崎 友、吉川 博文、福澤 秀哉
2. 発表標題 藻類のタンパク質リン酸化酵素Triacylglycerol Accumulation Regulator1はC/Nストレス条件下における細胞生存率と配偶子誘導を制御する
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 豊川 知華、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 クラミドモナスにおけるデンブン鞘はCO2濃縮機構に必要である
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 嶋村 大亮、新川 友貴、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスのSAGA1変異株は異常なピレノイドの形態だけでなく重炭酸イオン取り込み機能の抑制による影響で高CO2要求性の表現型を示す
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 嶋村 大亮、新川 友貴、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 CO2濃縮に関わるデンブン結合性因子の同定とCRISPR/Cas9による遺伝子破壊
3. 学会等名 第37日本植物細胞分子生物学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 梶川 昌孝、山内 万里花、新川 はるか、田中 学、幡野 恭子、西村 芳樹、加藤 美砂子、福澤 秀哉
2. 発表標題 オートファジーに依存した緑藻Chlamydomonas reinhardtiiの生存と油脂蓄積
3. 学会等名 第43回日本藻類学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 長房 すずか、宮本 明日香、新川 はるか、新川 友貴、山野 隆志、梶川 昌孝、福澤 秀哉
2. 発表標題 C/Nストレス条件下で葉緑素と脂質を異常蓄積する新奇緑藻変異株ccdc124の解析
3. 学会等名 第43回日本藻類学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊川 知華、松岡 俊樹、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスのCCM必須因子LCIBの局在変化はCO2濃度依存的かつCCM1制御を受ける
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 嶋村 大亮、新川 友貴、胡 東輝、本庄 智也、香西 紀子、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻CO2要求性変異株の単離とCO2濃縮機構の制御因子の大規模探索
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 松岡 俊樹、豊川 知華、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 CO2濃縮に必要な因子LCIBがピレノイド周囲に局在する培養条件の再検討
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 長房 すずか、宮本 明日香、嶋村 大亮、本庄 智也、新川 友貴、香西 紀子、梶川 昌孝、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 窒素欠乏環境下で葉緑素と脂質を異常蓄積する緑藻変異株の解析
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 豊川 知華, 松岡 俊樹, 西村 明洋, 山野 隆志, 福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスのCO2濃縮機構に必須な因子LCIBの局在制御機構
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 A protein kinase, TAR1, triggers accumulation of triacylglycerol in nitrogen-deficient conditions in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 The 23rd International Symposium on Plant Lipids (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takashi Yamano, Chihana Toyokawa, Toshiki Matsuoka, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 CO2-dependent relocation of calcium-binding protein CAS and LCIB essential for carbon-concentrating mechanism in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 18th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Haruka Shinkawa, Masataka Kajikawa, Yuri Sawaragi, Takashi Yamano, Yu Kanesaki, Hirofumi Yoshikawa, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Algal Protein Kinase TAR1 Modulates Cellular Viability and Promotes Gametogenesis in High-CO2/Nitrogen-Deficient Conditions.
3. 学会等名 18th International Conference on the Cell and Molecular Biology of Chlamydomonas (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hideya Fukuzawa, Takashi Yamano, Lianyong Wang, Yuki Niikawa, Chihana Toyokawa
2. 発表標題 Calcium, carbon dioxide and light-mediated regulation of bicarbonate transport system in the green alga Chlamydomonas reinhardtii.
3. 学会等名 Gordon Research Conference - CO2 Assimilation in Plants from Genome to Biome (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 新川 友貴、胡 東輝、王 連勇、山野 隆志、吉川 博文、兼崎 友、福澤 秀哉
2. 発表標題 葉緑体Ca <sup>2+</sup> 結合タンパク質CASおよびCa <sup>2+</sup> シグナルを介してCO <sub>2</sub> 応答性遺伝子を制御し光合成無機炭素親和性を維持する
3. 学会等名 日本光合成学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスにおけるCO <sub>2</sub> 濃縮と制御のメカニズム
3. 学会等名 マリンバイオテクノロジー学会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 梶川 昌孝、山内 万里香、新川 はるか、田中 学、幡野 恭子、西村 芳樹、奥 公秀、阪井 康能、加藤 美砂子、福澤 秀哉
2. 発表標題 オートファジーを欠損させた緑藻における窒素欠乏応答異常
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山野 隆志、新川 友貴、豊川 知華、王 連勇、兼崎 友、吉川 博文、福澤 秀哉
2. 発表標題 葉緑体Ca <sup>2+</sup> 結合タンパク質CASによる核のCO <sub>2</sub> 応答性遺伝子発現とCO <sub>2</sub> 濃縮の制御
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Masataka Kajikawa, Marika Yamauchi, Haruka Shinkawa, Manabu Tanaka, Kyoko Hatano, Yoshiki Nishimura, Masahide Oku, Yasuyoshi Sakai, Misako Kato, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Algal autophagy regulates carbon allocation and gametogenesis in nitrogen deficiency
3. 学会等名 The 7th Asian Symposium on Plant Lipid (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Uran Ohta, Haruka Shinkawa, Asuka Miyamoto, Masataka Kajikawa, Masafumi Hirono, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Isolation and characterization of a Chlamydomonas mutant with high levels of chlorophyll and TAG under nitrogen deficiency.
3. 学会等名 The 7th Asian Symposium on Plant Lipid (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 梶川 昌孝、山内 万里香、新川 はるか、田中 学、幡野 恭子、西村 芳樹、加藤 美砂子、福澤 秀哉
2. 発表標題 オートファジーを欠損させた緑藻における窒素欠乏応答異常
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 新川 友貴、胡 東輝、嶋村 大亮、本庄 智也、香西 紀子、宮本 明日香、豊川 知華、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 CO2要求性変異株の単離とCO2濃縮機構の制御因子の大規模探索
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 宮本 明日香、新川 友貴、嶋村 大亮、本庄 智也、香西 紀子、胡 東輝、豊川 知華、新川 はるか、梶川 昌孝、山野 隆志、福澤 秀哉
2. 発表標題 高CO2かつ窒素欠乏環境でTAGとChlorophyllを異常蓄積する緑藻変異株の単離と解析
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山野 隆志、王 連勇、高根 俊輔、新川 友貴、豊川 知華、小澤 真一郎、得津 隆太郎、高橋 裕一郎、皆川 純、兼崎 友、吉川 博文、福澤 秀哉
2. 発表標題 Ca <sup>2+</sup> 結合タンパク質CASによる葉緑体を介した重炭酸イオン輸送の制御機構
3. 学会等名 日本光合成学会
4. 発表年 2016年

1 . 発表者名 Hanul Kim, Sunghoon Jang, Yasuyo Yamaoka, Daewoong Hong, Takashi Yamano, Hideya Fukuzawa, Youngsook Lee
2 . 発表標題 Strategy for characterizing the putative ABC transporters functional in lipid metabolism in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> .
3 . 学会等名 17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> ( 国際学会 )
4 . 発表年 2016年

1 . 発表者名 Lianyong Wang, Takashi Yamano, Shunsuke Takane, Yuki Niikawa, Chihana Toyokawa, Ryutaro Tokutsu, Jun Minagawa, Hideya Fukuzawa
2 . 発表標題 Thylakoid calcium-binding protein CAS and calcium regulate the expression of ABC-type plasma membrane bicarbonate transporter in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3 . 学会等名 17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> ( 国際学会 )
4 . 発表年 2016年

1 . 発表者名 Masataka Kajikawa, Haruka Shinkawa, Sawaragi Yuri, Hideya Fukuzawa
2 . 発表標題 TAG-accumulation-regulator-1 (TAR1) triggers suppression of photosynthesis and accumulation of lipid and starch under photoautotrophic and nitrogen-deficient conditions in <i>Chlamydomonas</i>
3 . 学会等名 17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> ( 国際学会 )
4 . 発表年 2016年

1 . 発表者名 Haruka Shinkawa, Masataka Kajikawa, Yuko Nomura, Mayu Ogura, Hirofumi Nakagami, Naoyuki Sugiyama, Yasushi Ishihama, and Hideya Fukuzawa
2 . 発表標題 Phosphoproteomic analysis of a mutant of YAK1-type DYRK, TAR1 under the photoautotrophic C/N-imbalanced conditions
3 . 学会等名 17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> ( 国際学会 )
4 . 発表年 2016年

1. 発表者名 Chihana Toyokawa, Takashi Yamano, Lianyong Wang, Jun Minagawa, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Suborganellar localization of chloroplast Ca <sup>2+</sup> -binding protein CAS, a novel regulator of CO <sub>2</sub> -concentrating mechanism in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Yuki Niikawa, Lianyong Wang, Takashi Yamano, and Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Identification of nuclear genes regulated by chloroplast calcium-sensing receptor homologue, CAS, under CO <sub>2</sub> -limiting conditions by transcriptome analyses in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Yasuyo Yamaoka, Seungjun Shin, Hanul Kim, Sunghoon Jang, Takashi Yamano, Won-yong Song, Hideya Fukuzawa, Youngsook Lee
2. 発表標題 A transcription factor which is important for the unfolded protein response regulates lipid biosynthesis in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Marika Yamauchi, Masataka Kajikawa, Misako Kato, and Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Autophagy-related gene ATG3 is essential for the cell survival of <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> under nitrogen-starvation conditions.
3. 学会等名 17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Takashi Yamano, Emi Sato, Hiro Iguchi, Yuri Fukuda, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Characterization of cooperative bicarbonate transport uptake into chloroplast stroma in the green alga <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 The IXth International Symposium on Inorganic Carbon Utilization by Aquatic Photosynthetic Organisms (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Lianyong Wang, Takashi Yamano, Shunsuke Takane, Yuki Niikawa, Chihana Toyokawa, Ryutaro Tokutsu, Jun Minagawa, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Thylakoid calcium-binding protein CAS and calcium regulate the inorganic carbon uptake in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 The IXth International Symposium on Inorganic Carbon Utilization by Aquatic Photosynthetic Organisms (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 太田 羽藍、新川 はるか、梶川 昌孝、福澤 秀哉
2. 発表標題 脂質蓄積制御に関わるタンパク質リン酸化酵素 TAR1 の下流因子 MYB-like4の解析
3. 学会等名 第29回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Yuki Niikawa, Lianyong Wang, Takashi Yamano, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Identification of nuclear genes regulated by chloroplast calcium-sensing receptor homologue, CAS, under CO <sub>2</sub> -limiting conditions by transcriptome analyses in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 IXth International Symposium on Inorganic Carbon Utilization by Aquatic Photosynthetic Organisms (CCM9) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 王 連勇、山野 隆志、新川 友貴、豊川 知華、福澤 秀哉
2. 発表標題 緑藻クラミドモナスにおいて光とCO <sub>2</sub> により制御されるカルシウム結合タンパク質CASの細胞内局在
3. 学会等名 第58回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Chihana Toyokawa, Takashi Yamano, Lianyong Wang, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Suborganellar localization of chloroplast Ca <sup>2+</sup> -binding protein CAS, a novel regulator of CO <sub>2</sub> -concentrating mechanism, in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> .
3. 学会等名 The IXth International Symposium on Inorganic Carbon Utilization by Aquatic Photosynthetic Organisms (CCM9) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Takashi Yamano, Emi Sato, Hiro Iguchi, Yuri Fukuda, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Characterization of cooperative bicarbonate transport uptake into chloroplast stroma in the green alga <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>
3. 学会等名 The IXth International Symposium on Inorganic Carbon Utilization by Aquatic Photosynthetic Organisms (CCM9) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Lianyong Wang, Takashi Yamano, Shunsuke Takane, Yuki Niikawa, Chihana Toyokawa, Ryutaro Tokutsu, Jun Minagawa, Hideya Fukuzawa
2. 発表標題 Thylakoid calcium-binding protein CAS and calcium regulate the inorganic carbon uptake in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> .
3. 学会等名 The IXth International Symposium on Inorganic Carbon Utilization by Aquatic Photosynthetic Organisms (CCM9) (国際学会)
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

「研究成果リストと解説： 京都大学生命科学研究科微生物細胞機構学分野」 <a href="http://www.molecule.lif.kyoto-u.ac.jp">http://www.molecule.lif.kyoto-u.ac.jp</a>
「光合成のターボエンジン」CO2濃縮機構が葉緑体を介して制御される仕組みを新たに発見」 <a href="http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2016/161017_1.html">http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2016/161017_1.html</a>
「光合成により生じたデンブンの新たな機能を発見」 <a href="http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2020/200406_2.html">http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2020/200406_2.html</a>
「藻類のオイル生産を制御する因子を同定 - 有用脂質生産の自在制御に向け大きな一歩 - 」 <a href="http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2019/190727_1.html">http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2019/190727_1.html</a>
「オートファジーが微細藻の生存・デンブンの蓄積・脂質の分解に必要であることを解明 - 藻類によるバイオ燃料生産の安全性確保への貢献も期待 - 」 <a href="http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2018/181006_1.html">http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2018/181006_1.html</a>
「世界初のIntelligent Image-Activated Cell Sorterを開発 - 細胞画像の深層学習により高速細胞選抜を実現 - 」 <a href="http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2018/180828_1.html">http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2018/180828_1.html</a>

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
研究協力者	山野 隆志  (Yamano Takashi)		
研究協力者	梶川 昌孝  (Kajikawa Masataka)		