

令和 6 年 6 月 27 日現在

機関番号：33401

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H03743

研究課題名(和文)クロロフィルcの生化学から顕生代海洋基礎生産の進化を紐解く

研究課題名(英文) Understanding of biochemistry of chlorophyll c to shed light on evolution of marine primary production over the Phanerozoic Eon

研究代表者

柏山 祐一郎 (Kashiyama, Yuichiro)

福井工業大学・環境学部・教授

研究者番号：00611782

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 33,900,000円

研究成果の概要(和文)：クロロフィル類の生合成と分解に関わる多様な生化学的機構から、水圏環境の多様な光合成生物の進化過程を明らかにすることを目的とした。まず、クロロフィルcを有する二次植物珪藻のクロロフィル生合成経路で未解明な酸化還元酵素4種類について候補遺伝子を探索し、紅色細菌の相補実験系を用いて機能検証を試みた。また、クロロフィルbを有する二次植物ユーグレナのクロロフィル関連遺伝子の機能をゲノム編集により検証し、遺伝子水平転移に伴う機能の変化を明らかにした。さらに、クロロフィルを分解するCPE代謝に関連すると考えられる多様なプロティストに共通する遺伝子を発見し、ノックアウト実験による機能検証を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

地球生命圏では、多様なクロロフィル類が光合成に必須の因子として生合成される一方、その光毒性ゆえに食物連鎖の最初期の段階で分解されている。しかし、このような色素代謝の生化学的な詳細は未解明な点も多い。一方で、色素の多様性を遺伝的な多様性とリンクさせて理解することができれば、地質記録に見いだされるクロロフィル起源分子化石に基づいて、過去の生命活動を復元することも可能になる。本研究では、現在の海洋における光合成基礎生産の主役になっている二次植物プランクトンのクロロフィル生合成と、同じく海洋の一次捕食者として重要な単細胞性動物プランクトンのクロロフィル分解の代謝メカニズムを解明した。

研究成果の概要(英文)：The aim of this study was to clarify the evolutionary processes of various photosynthetic organisms in the aquatic environment, based on the diverse biochemical mechanisms involved in the biosynthesis and degradation of chlorophyll. First, we searched for candidate genes for four types of redox enzymes that are not yet understood in the chlorophyll biosynthesis pathway of secondary plant diatoms that contain chlorophyll c, and attempted to verify their functions using a complementation experiment system with purple bacteria. In addition, we verified the functions of chlorophyll-related genes in secondary plant Euglena containing chlorophyll b using genome editing, and clarified the changes in function associated with horizontal gene transfer. Furthermore, we discovered genes that are common to various protists that are thought to be related to CPE metabolism, which degrades chlorophyll, and verified their functions using knockout experiments.

研究分野：生化学

キーワード：クロロフィル生合成 CPE代謝 CACC ゲノム編集

1. 研究開始当初の背景

クロロフィルは、現在の地球生命圏を支えている酸素発生型光合成による一次生産において絶対不可欠な因子であり、これは顕生代を通して真であったと考えられるが、色素の構造的多様性は、光合成生物の多様化、特に二次葉緑体獲得を伴う多発的な進化過程を反映してダイナミックに変化してきたと考えられる。本研究の代表者らは、これまでに、普遍的な光合成色素クロロフィルに関して、環境中(地質記録を含む)における多様性の研究や、生物学的な分解過程について研究してきた。特に近年では、単細胞性真核生物(プロティスト)に普遍的な、クロロフィル類を光毒性の無い色素シクロフェオフォルバイドエノール類(CPE類)に代謝するメカニズム(CPE代謝)の存在を明らかにし、かつ、地層中に保存されたCPE類の分子化石がプロティストの活動を記録するポテンシャル(「代謝の化石」)を提示した。

化石記録から顕生代には多様な多細胞生物が繁栄し興亡を繰り返したことは周知であるが、これは光合成生物の多様化に駆動された光合成基礎生産の効率化・高度化を基盤として実現したものである。しかし、特に海洋における光合成生物のほとんどは化石化のポテンシャルがほとんどない単細胞性のプランクトンであり、従来の古生物学的アプローチからの進化研究には限界がある。そこでクロロフィルなど光合成生物に由来する分子化石は有力な研究対象となりうると考えられる。中でもクロロフィル類には構造的な多様性があり、これは個々の光合成生物種の遺伝的多様性に起因するものである。すなわち、ほぼ全ての酸素発生型光合成生物はクロロフィル a を基本的な色素として生合成するが、生物種により、クロロフィル b, c, d, f , およびジビニル型のクロロフィル a, b を補助色素として加えて生合成する。これら補助色素は、多様な光合成生物のそれぞれを特徴付ける生体分子(環境スケールではバイオマーカー)であるが、より厳密には、生物の多様化の過程で新しく生じた代謝酵素/経路の分布が表現されたものと言える。また、現代生物学ではあらゆる生物のゲノムやトランスクリプトームの解読が進められ、生命進化の道程を遺伝子やゲノムレベルで考察することが可能となりつつあり、分子生物学レベルでのクロロフィル代謝の解明は地質記録とは独立なアプローチによる光合成生物の進化過程の解明に大きく寄与するはずである。

そもそも光合成色素の進化課程については、その生産者である光合成生物の複雑な進化過程を反映して未だ明確ではない。現在の海洋の基礎生産を支える植物プランクトンの大半は「二次葉緑体」を各系統で独立に獲得した「二次植物」であり、クロロフィルの代謝酵素遺伝子のほぼ全てを水平転移により獲得したか新しく進化させたと考えられる。このため、クロロフィル生合成の生化学的な検証・解明はほとんどなされていなかった。特に、中生代以降に放散したと考えられる珪藻や渦鞭毛藻、円石藻などが産生するクロロフィル c 類に関しては、その化学的な不安定さも相まって、代謝経路やその進化過程については全く不明で、上述のCPE代謝に対応する分解過程についても不明であった。また、現在の広大な貧栄養海域の基礎生産者として知られるプロクロコッカスが産生するジビニル型クロロフィル類の分解過程についても不明であった。従って、これら多様なクロロフィル類の生合成および分解過程を明らかにし、さらにはその進化過程を明らかにすることは、クロロフィル起源の様々な分子化石に基づく過去の一次生産とその一次消費者からなる生態系を構造的に解析する研究を進展させるための重要な基盤となると考えられた。

2. 研究の目的

クロロフィル類の生合成および分解に関わる多様な生化学的機構を明らかにすることで、分子生物学的に捕捉しうる生命進化の過程を明らかにすることを研究の目的とした。これにより、変動する地球環境に応答して光合成生物がどのように進化してきたかを議論し、また、クロロフィル分子化石の地質記録を光合成生物の進化と関連付けて解釈するための基盤の形成に寄与することが期待された。特に、現在の海洋における一次生産の主役となっている二次葉緑体を有する光合成生物(二次植物)に関して、二次葉緑体獲得に伴いクロロフィルの代謝経路がどう変化したか、その中でどのようにクロロフィル c のような特殊なクロロフィルが進化したかを理解するため、二次葉緑体獲得に伴う分子生物学的および生化学的プロセスを明らかにすること、クロロフィル c などの生合成分子機構を解明することなどを目指した。さらに、地質記録中では非常に重要となるクロロフィルの分解過程について、CPE代謝の全容を捉えることを目指した。

3. 研究の方法

二次植物のクロロフィル代謝の解明研究では、紅色植物由来の二次葉緑体とそれらにユニークなクロロフィル c の生合成の研究では珪藻 *Phaeodactylum tricornutum* の遺伝情報を参照し、光合成細菌 *Rhodospirillum rubrum* の形質転換系を利用してクロロフィル関連遺伝子の候補の機能検証を試みた。また、緑色植物由来の二次葉緑体とそれらのクロロフィル生合成の研究では、ユーグレナ藻 *Euglena gracilis* において RNAi ノックダウン実験系および CRISPR/Cas9 ゲノム編集系を確立し、水平転移起源のクロロフィル代謝関連様のタンパク質遺伝子の機能検

証を行った。さらにこれらに付随して、葉緑体獲得の進化過程の候補の1つと目される盗葉緑体現象における生化学、特にクロロフィル関連の事象について、ユーグレノイド鞭毛虫 *Rapaza viridis* を実験生物化して研究を試みた。次に、クロロフィルの生物学的分解（CPE代謝）の研究では、未検証であったジビニルクロロフィル類の分解について *Prochlorococcus* spp. を用いた実験を実施し、大きく異なる系統の3つの藻食性プロティスト *Peranema trichophorum*, *Neoparamoeba* sp., *Podomonas kaiyoeae* の比較トランスクリプトーム解析を行って真核生物に普遍的なクロロフィル代謝因子を探索し、*E. gracilis* のCRISPR/Cas9ゲノム編集系を用いた検証を試みた。さらに、クロロフィルc生物の出現時期を推定するための分子時計の研究において重要な最古の真核藻類の出現時期の再検証を行うため、同化石の原記載地であるカナダの北極圏サマセット島での調査の実施も試みた。

4. 研究成果

4.1 紅色植物由来の二次葉緑体におけるクロロフィル生合成の研究

モデル生物とした珪藻 *Phaeodactylum tricornutum* では、クロロフィル生合成経路におけるいくつかの酸化還元酵素について一次植物やシアノバクテリアと相同遺伝子を欠いており、二次葉緑体仮定で独自の酵素遺伝子に置換されたと考えられた。さらに、クロロフィルcの生合成の鍵となる酵素は酸化酵素であると予測されたため、本研究では、まず、*P. tricornutum* の遺伝情報から、機能未知のタンパク質遺伝子のうち、他の生物の既知のクロロフィル/ポルフィリン関連の酸化還元酵素のモチーフを有する遺伝子を探索した。具体的には、*P. tricornutum* に2つ重複して存在している *LPOR-like* 遺伝子と、3つ重複して存在している *HemF-like* 遺伝子に着目し、これらが未解明の反応ステップにおける Mg-プロトポルフィリンメチルシクラゼ、プロトクロロフィリド還元酵素、ジビニルクロロフィリドa還元酵素、およびクロロフィルc合成酵素(17(1)-17(2)位酸化酵素)のいずれかの機能を果たしている可能性を検証しようとした。2つの *LPOR-like* については、遺伝子をクローニングして *Rhodobacter spaeroides* のクロロフィル生合成経路の相補実験系に導入して、クロロフィル誘導体の検出実験を行ったが、有効な結果が得られなかった。一方、*HemF-like* については逆転写PCRにより日周期の発現量解析を試みたところ、うち2つに関してはヘム合成ではなくクロロフィル合成に関与している可能性が示唆された。しかし、本研究期間中にクロロフィルcの生合成に関わる遺伝子と代謝経路に関する論文が報告されたため、本研究での *P. tricornutum* におけるクロロフィル生合成経路の研究は一端中断し、他の項目に注力することとした。

4.2 緑色植物由来の二次葉緑体におけるクロロフィル生合成の研究

モデル生物としたユーグレナ藻 *Euglena gracilis* では、クロロフィル生合成経路における遺伝子の候補が、配列情報に基づく相同性により推定されてきたが、これらの生化学的な検証は全くなされていなかった。そこでまず、ユーグレナ藻に特徴的なクロロフィルbの合成に関わると想定されている *CAO-like* の遺伝子の機能を検証するため、RNAiによるノックアウト実験を行ったところ、クロロフィルbの生合成が阻害された。そこで、CRISPR/Cas9ゲノム編集により同遺伝子をノックアウトしたところ、クロロフィルaだけを有するフェノタイプを示す変異体を得られたが、興味深いことに、陸上植物とは異なり光合成活性や増殖速度の低下が限定的であり、この二次植物ではクロロフィルb(およびChl-a/bアンテナタンパク質)への依存度が低いことが伺えた(論文執筆中)。次に、*DVR-like* 遺伝子のノックアウト実験を行ったところ、ジビニル型クロロフィルaを持つ変異体を得られたが、想定とは異なりジビニル型クロロフィルbが全く産生されなかった。これは、代謝経路下流で機能するユーグレナのCAOが遺伝子水平転移に伴って基質特異性を変化させたことを示唆した。また、この *DVR-like* ノックアウト体では、アンテナタンパク質の構成にも一次葉緑体の常識からは予想外の変化が認められ、二次葉緑体の特殊性が浮き彫りになった(投稿準備中)。さらに、より上流の *LPOR-like* 遺伝子や *AcsF-like* 遺伝子のノックアウト体では、それぞれの酵素反応ステップの基質(中間代謝物)が大量に蓄積するフェノタイプが認められた。これは、一次葉緑体には存在しているフィードバック機構を欠いているためと考えられたが、今後の研究において *E. gracilis* を用いてクロロフィル代謝経路の相補実験が可能性であることを示した。

4.3 盗葉緑体生物 *Rapaza viridis* の研究

研究代表者の研究室でモデル実験生物化の試みが進められている鞭毛虫 *Rapaza viridis* のトランスクリプトームデータには、遺伝子水平転移によって獲得されたと考えられるクロロフィルaおよびb合成経路の遺伝子のほとんどが存在していることが分かったが、その転写量は一部を除いて極めて低かった。また、*ChlG*に相当する遺伝子が認められなかった。このことは、*R. viridis* の盗葉緑体ではクロロフィル類の新規合成が確認されないという、代表者らの先行研究と整合的な結果であるといえる。また、*R. viridis* の盗葉緑体のまれな分解現象に伴ってCPE代謝が認められた。このため、この生物トランスクリプトームデータは後述のCPE代謝関連タンパク質の探索に利用された。

4.4 プロクロロコッカスを用いたジビニルクロロフィル類のCPE代謝の研究

研究代表者らの先行研究で、ジビニルクロロフィル *a* を産生するシアノバクテリアの突然変異株を用いて、*in vivo*の実験系でジビニル型CPEが産生されることが報告されていた。本研究では、天然で唯一ジビニル型クロロフィルの産生が報告されているプロクロロコッカス (*Prochlorococcus* spp.) を実験材料として、鞭毛中によるCPE代謝の*in vivo*実験を試みたところ、ジビニルクロロフィル *a* に加えて、新たにジビニルクロロフィル *b* の産生が確認された。これは、同じく代表者の研究グループが太平洋の外洋表層水からジビニル型CPE (*a* および *b*) を検出していること(論文執筆中)と合わせて、ジビニル型CPEがプロクロロコッカスの被食指標として有効であることを示すものであった。

4.5 CPE代謝に関わる酵素タンパク質(遺伝子)の研究

微細藻類を捕食し、かつCPE代謝を示す、全く異なる系統の3種類の鞭毛虫(ユーグレノゾア *Peranema trichophorum*, アメボゾア *Neoparamoeba* sp., アプソゾア *Podomonas kaiyoe*) の比較トランスクリプトーム解析から関連因子の探索を試みた。すなわち、これら鞭毛虫に共通して、藻類捕食時に転写量が有意に高くなる因子群であり、かつ、CPEの産生が認められない生物には相同性のある配列が認められない遺伝子群を抽出した。このうちの遺伝子 *PRPnH02* に関して、翻訳産物のAlphaFold2を用いた推定構造に対するクロロフィルのドッキングシミュレーション、およびAlphaFold3を用いた複合体構造解析から、クロロフィルがその誘導体を基質とする加水分解酵素である可能性が示された。そこで、葉緑体/盗葉緑体の分解に伴ってCPEを産生するユーグレナ藻 *Euglena gracilis* と盗葉緑体生物 *Rapaza viridis* においてCRISPR/Cas9ゲノム編集によるノックアウト株を作出して表現型の変化を調べた。すると前者では、mixotrophicな培養条件でCPE代謝を誘導すると致死となるフェノタイプが認められた。現在、これに関して再現実験を進めている。

次に、CPE類特有の7員環構造の形成を触媒する酵素の特定を目指し、クロロフィル *b* を生成しない紅藻 *Cyanidioschyzon merolae* を餌として培養された *P. trichophorum* に、クロロフィル *b* の誘導体を付加したポリマービーズを貪食させ、生成される代謝物を解析した。フェオフィチン *b* を付加したビーズに投与したところ、C7位ホルミル基を有するCPE誘導体(クロフェオホルバイド *b* エノール; cPPB-*bE*) が検出された。また、13(2)位を脱メトキシカルボニル化したパイロクロロフィル *b* を投与した場合には、cPPB-*bE* は検出されないが、基質の脱マグネシウム体であるパイロフェオフィチン *b* の生成が認められた。これらの結果から、(1) フェオフィチン類が環化酵素の直接の基質であること、(2) 環化はChl類の酵素的な脱マグネシウム反応後に進行することが示唆された。また、13(2)位のメトキシカルボニル基の脱離が環化反応に密接に関わることが示唆された。さらに、13(2)位をメチル化した誘導体では、13(2)位にカルボキシル基を持つと予想される代謝物が検出され、メトキシカルボニル基の加水分解がCPE代謝に関連して起きることが示唆された。後者は、上述の *PRPnH02* が / 加水分解ドメインを持つことと整合的であった。

4.6 サマセット島化石調査

クロロフィル *c* をもつ二次植物の出現時期を推定するための分子時計の研究において重要な最古の真核藻類の出現時期の再検証を行うため、同化石記録の原記載地であるカナダの北極圏サマセット島への調査を、2019年にカナダおよびアメリカの研究者と共同調査の実施を試みた。直前にカナダの受け入れ研究者の負傷により次年度に延期された。しかし、2020年および2021年の計画は、共にコロナのパンデミックの影響で見送られた。この計画は本研究の枠内での実施は実現しなかったが、ここで練られた調査計画が科研費国際共同研究強化(B)「真核生物最終共通祖先の地質時代と初期放散の検証」における調査の実現に繋がった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Nakazawa Masami, Takahashi Mutsuki, Hayashi Ryuta, Matsubara Yuki, Kashiyama Yuichiro, Ueda Mitsuhiro, Inui Hiroshi, Sakamoto Tatsuji	4. 巻 595
2. 論文標題 NADPH to NADH conversion by mitochondrial transhydrogenase is indispensable for sustaining anaerobic metabolism in <i>Euglena gracilis</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 FEBS Letters	6. 最初と最後の頁 2922 ~ 2930
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1873-3468.14221	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 Kashiyama Yuichiro, Ishizuka Yuki, Terauchi Issei, Matsuda Toshiki, Maeda Yoshiaki, Yoshino Tomoko, Matsumoto Mitsufumi, Yabuki Akinori, Bowler Chris, Tanaka Tsuyoshi	4. 巻 66
2. 論文標題 Engineered chlorophyll catabolism conferring predator resistance for microalgal biomass production	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Metabolic Engineering	6. 最初と最後の頁 79 ~ 86
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ymben.2021.03.018	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 該当する
1. 著者名 Kayama Motoki, Chen Jun-Feng, Nakada Takashi, Nishimura Yoshiki, Shikanai Toshiharu, Azuma Tomonori, Miyashita Hideaki, Takaichi Shinichi, Kashiyama Yuichiro, Kamikawa Ryoma	4. 巻 18
2. 論文標題 A non-photosynthetic green alga illuminates the reductive evolution of plastid electron transport systems	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 BMC Biology	6. 最初と最後の頁 126
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12915-020-00853-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 Nakazawa Masami, Andoh Hiroko, Tsujii Hiromi, Amada Katsumi, Okuno Hitomi, Gejima Yusuke, Iizuka Kumi, Haruguchi Daiki, Maruyama Moe, Kashiyama Yuichiro, Ueda Mitsuhiro, Miyatake Kazutaka, Sakamoto Tatsuji	4. 巻 75
2. 論文標題 Stable nuclear transformation methods for <i>Euglena gracilis</i> and its application to a related Euglenida	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Algal Research	6. 最初と最後の頁 103292 ~ 103292
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.algal.2023.103292	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 Maruyama Moe, Kagamoto Tsuyoshi, Matsumoto Yuga, Onuma Ryo, Miyagishima Shin-ya, Tanifuji Goro, Nakazawa Masami, Kashiya Yuichiro	4. 巻 64
2. 論文標題 Horizontally Acquired Nitrate Reductase Realized Kleptoplastic Photoautotrophy of <i>Rapaza viridis</i>	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant And Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1082 ~ 1090
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcad044	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 Hirose Mitsuaki, Harada Jiro, Kashiya Yuichiro, Tamiaki Hitoshi	4. 巻 62
2. 論文標題 Predicted Structure of the BciC Enzyme Catalyzing the Removal of the C13 ² -Methoxycarbonyl Group for Biosynthesis of Chlorosomal Chlorophylls: A Mechanism for Dual Catalytic Functions of Hydrolysis and Decarboxylation inside Its Active Site	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Biochemistry	6. 最初と最後の頁 1443 ~ 1451
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.biochem.2c00715	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 Karnkowska Anna, Yubuki Naoji, Maruyama Moe, Yamaguchi Aika, Kashiya Yuichiro, Suzaki Toshinobu, Keeling Patrick J., Hapl Vladim?r, Leander Brian S.	4. 巻 120
2. 論文標題 Euglenozoan kleptoplasty illuminates the early evolution of photoendosymbiosis	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	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) 10.1073/pnas.2220100120	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 Kashiya Y, Yokoyama A, Shiratori T, Hess S, Not F, Suzaki T, Nakazawa M, Ishikawa T, Maruyama M, Gong Y, Kagami M, Honda D, Yabuki A, Tsuchiya M, Hirakawa Y, Nomura M, Matsumoto M, Tanaka T, Yoshino T, Yamaguchi A, Miyagishima S, Tanifuji G, Kawachi M, Kinoshita Y, Tamiaki H, et al.	4. 巻 13
2. 論文標題 Taming chlorophylls by early eukaryotes underpinned algal interactions and the diversification of the eukaryotes on the oxygenated Earth	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The ISME Journal	6. 最初と最後の頁 1899 ~ 1910
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41396-019-0377-0	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12件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 6件）

1. 発表者名 Yuichiro Kashiya
2. 発表標題 How to digest delicious diatoms containing the phototoxic chlorophyll
3. 学会等名 The Molecular Life of Diatoms 6 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 柏山祐一郎, 丸山萌
2. 発表標題 光合成産物を安心して収奪するために～捕食と共生の狭間～
3. 学会等名 日本植物学会 第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 柏山祐一郎, 丸山萌
2. 発表標題 ラバザの盗葉緑体を制御するHGT起源タンパク質群
3. 学会等名 盗機能生物研究会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yuichiro Kashiya
2. 発表標題 The detoxification catabolism of chlorophylls that allowed protists to prosper on the oxygenated earth
3. 学会等名 JSP/KSOP Joint Online Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Motoki Kayama, Mami Nomura, Minami Goto, Akinori Yabuki, Hideaki Miyashita, Shigeki Mayama, Yuichiro Kashiya, Ryoma Kamikawa
2. 発表標題 Evolution of chlorophyll biosynthesis pathway in a colorless diatom
3. 学会等名 7th European Phycological Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Issei Terauchi, Yuichiro Kashiya, Yuki Ishizuka, Yoshiaki Maeda, Tomoko Yoshino, Mitsufumi Matsumoto, Tsuyoshi Tanaka
2. 発表標題 Suppression of grazers of the marine diatom <i>Fistulifera solaris</i> by enhancement of chlorophyllase activity
3. 学会等名 5th Molecular Life of Diatoms (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuichiro Kashiya
2. 発表標題 Taming Chlorophylls Allowed Eukaryotes to Prosper on the Oxygenated Earth
3. 学会等名 11th Asian Symposium of Microbial Ecology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丸山萌, 大沼亮, 宮城島進也, 洲崎敏伸, 柏山祐一郎
2. 発表標題 盗葉緑体を能動的に搾取する <i>Rapaza viridis</i> の分子メカニズム
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丸山萌, 洲崎敏伸, 粟井光一郎, 大沼亮, 宮城島進也, 柏山祐一郎
2. 発表標題 ユーグレノイド <i>Rapaza viridis</i> による盗葉緑体の獲得と成熟プロセス
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuichiro Kashiya
2. 発表標題 Role of a pan-eukaryotic chlorophyll catabolism during the late Proterozoic global oxygenation: a hypothesis
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2018年大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 ユーグレナの二次葉緑体におけるCAO遺伝のノックダウン
2. 発表標題 柏山祐一郎, 丸山萌, 柴田菜里, 粟井光一郎, 中澤昌美, 石川孝博
3. 学会等名 日本光合成学会第9回年会およびシンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yuichiro Kashiya, Moe Maruyama, Shiori Shibata, Koichiro Awai, Masami Nakazawa, and Takahiro Ishikawa
2. 発表標題 The chlorophyll cycle and antenna proteins in secondary chloroplasts of <i>Euglena gracilis</i>
3. 学会等名 Phycological Society of America and the International Society of Protistologists Conference 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

研究ブログ：真核生物に普遍的なクロロフィルの無毒化代謝
<https://researchmap.jp/ykas8787/%E7%A0%94%E7%A9%B6%E3%83%96%E3%83%AD%E3%82%B0>

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	原田 二郎 (Harada Jiro) (10373094)	久留米大学・医学部・講師 (37104)	
研究分担者	塚谷 祐介 (Tsukatani Yusuke) (10421843)	国立研究開発法人海洋研究開発機構・超先鋭研究開発部門(超先鋭研究開発プログラム)・副主任研究員 (82706)	
研究分担者	神川 龍馬 (Kamikawa Ryoma) (40627634)	京都大学・農学研究科・准教授 (14301)	
研究分担者	力石 嘉人 (Chikaraishi Yoshito) (50455490)	北海道大学・低温科学研究所・教授 (10101)	
研究分担者	木下 雄介 (Kinoshita Yusuke) (50792363)	北海道大学・化学反応創成研究拠点・特任助教 (10101)	

6. 研究組織（つづき）

	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	谷藤 吾朗 (Tanifuji Goro) (70438480)	独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・研究主幹 (82617)	
研究分担者	伊庭 靖弘 (Iba Yasuhiro) (80610451)	北海道大学・理学研究院・准教授 (10101)	

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