

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 23 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03116

研究課題名(和文) 実用モデル珪藻の光環境応答・適応機構の最適化

研究課題名(英文) Optimization of light-environment response and adaptation mechanisms of the practical model diatom

研究代表者

伊福 健太郎 (Ifuku, Kentaro)

京都大学・農学研究科・教授

研究者番号：50359783

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,800,000円

研究成果の概要(和文)：学術的にも産業的にも利用価値があるツノケイソウのゲノム情報、遺伝子発現情報、タンパク質立体構造情報を取得し、ゲノム編集によりその光合成能を最適化することを目指した。ツノケイソウの集光性色素タンパク質遺伝子の全構成が46遺伝子であること、それらが6グループに分類されること明らかにした。そしてクライオ電子顕微鏡を用いて得られたツノケイソウの光化学系Ⅰ集光性色素タンパク質複合体の立体構造に含まれるサブユニットを同定した。遺伝子発現解析に基づき、潜在的に余剰である可能性のある、あるいは、光環境応答に重要であると考えられる集光性色素タンパク質を選定し、ゲノム編集により機能解析を行なった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

日本近海も含めて、海洋に広く分布するツノケイソウChaetoceros属のゲノムを解読し、データベースとして広く一般に公開した。また、紅色系系統の二次共生藻類の光化学系Ⅰ集光性色素タンパク質複合体における集光性色素タンパク質の組成と配置を、世界で初めて明らかにした。さらにツノケイソウのゲノム編集を可能とし、遺伝子発現解析の結果に基づいて重要な集光性色素タンパク質を選定し、それらの遺伝子欠損変異体の作成に成功した。野生株と比べて強光条件下での光化学系Ⅰの量子収率が向上する変異株が得られ、珪藻の光捕集能をゲノム編集で操作することで、光エネルギー変換効率の向上が可能であることを示した。

研究成果の概要(英文)：We obtained genomic, gene expression, and protein 3D structure information of the diatom Chaetoceros gracilis, which have academic and industrial value, and aimed to optimize their photosynthetic potential by genome editing. We found that the total number of light-harvesting pigment protein genes in *C. gracilis* is 46 genes and that they are classified into 6 groups. The subunits in the structures of the photosystem-light-harvesting pigment protein complexes of *C. gracilis* obtained by cryo-electron microscopy were identified. Based on gene expression analysis, the light-harvesting pigment proteins that would be potentially redundant or important for light-environment response were selected and their functions were analyzed by genome editing.

研究分野：植物分子生物学・生化学

キーワード：海洋性珪藻 光化学系Ⅰ 集光性色素タンパク質 光合成 ゲノム解析 タンパク質立体構造 遺伝子発現解析 ゲノム編集

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

珪藻は、地球上の光合成による炭酸固定の約4分の1を担う、生産性の高い微細藻類である。しかしながら、その光合成システムは緑色植物とは大きく異なり、さらに珪藻自体も多種多様なため、光環境応答・適応のメカニズムの理解は進んでいなかった。一般に、珪藻は弱光条件に適応した藻類である。そのため、光合成に必要な光を集める集光性色素タンパク質 (Light-Harvesting complex protein, LHC) として、独特な集光性色素タンパク質 (Fucoxanthin chlorophyll *a/c* binding protein, FCP) を大量に蓄積し、FCP が結合するカロテノイド色素のために、見た目は茶褐色をしている。こうした特徴は自然界における生存に有利であると考えられるが、人工的な培養においては増殖と物質生産能を制限している可能性が考えられた。そこで生理・生態学的にも重要、かつ、応用的にも利用価値が高い珪藻であるツノケイソウ (*Chaetoceros gracilis*) について LHC の全容を明らかにし、その光合成能を最適化することを検討した。

2. 研究の目的

ドラフトゲノム、形質転換・ゲノム編集技術、屋外大量培養設備などの独自のリソースをフルに活用し、学術的にも産業的にも利用価値があるツノケイソウ特有の光環境応答・適応機構を明らかにすることで、その増殖と物質生産能を最大化することを目的とする。

3. 研究の方法

モデル珪藻を使った光合成に関連する基礎研究も増えつつあったが、珪藻の生育環境の多様性から、それらの知見は必ずしも他種実用珪藻には応用できない。そこで、共同研究者とともにツノケイソウのドラフトゲノムデータベースを立ち上げ、かつ、独自に RNA-seq データ、Iso-Seq などの様々な次世代シーケンサ (NGS) データを取得・精査し、ツノケイソウの集光性色素タンパク質 (LHC) 遺伝子の全構成を明らかにした。得られた遺伝子情報から得られるタンパク質のアミノ酸配列情報を用いて、クライオ電子顕微鏡を用いた単粒子解析でツノケイソウの光化学系 I-LHC、および、光化学系 II-LHC 超複合体の立体構造に含まれる反応中心サブユニット、および、LHC 分子種を同定した。そして実験室内のみならず、屋外自然光における培養サンプルからの遺伝子発現情報を取得して、ツノケイソウの光環境応答・適応機構を解析し、重要な LHC (FCP) タンパク質について、ゲノム編集技術を用いて分子機能を解析した。

4. 研究成果

4-1. 珪藻の集光性色素タンパク質 LHC (FCP)

珪藻は、ハプト藻、渦鞭毛藻と並んで現代の海洋において主要な一次生産者である。褐色をしている珪藻やハプト藻の色素体は、共生した紅藻に由来するため、これらは紅色二次共生藻類と呼ばれる。真核光合成生物の多くの系統において、光合成の主要な集光性色素タンパク質は3回膜貫通型の集光性色素タンパク質 (Light-harvesting complex; LHC) ファミリーである。LHC は、光合成生物によって多様なクロロフィルとカロテノイドを結合し、生育する光環境に合わせた光捕集を行う。LHC の名称は、緑藻を含む緑色植物の集光性色素タンパク質の名称として使われることが多いが、本報告書では以降、膜貫通型の集光性色素タンパク質全体を LHC と呼ぶ。そして珪藻やハプト藻の LHC はその構成色素からフコキサンチン-クロロフィル結合タンパク質 (Fucoxanthin Chlorophyll *a/c*-binding protein; FCP) とも呼ばれる。

4-2. ゲノムからのツノケイソウ LHC 配列の網羅的な取得と分子系統解析

LHC (FCP) は、アミノ酸配列上の相同性を有しつつも、紅色系統藻類と陸上植物や緑藻をはじめとする緑色系統で分子系統がはっきりと分離することが知られている。そしてモデル珪藻とされる中心目珪藻 *Thalassiosira pseudonana* と羽状目珪藻 *Phaeodactylum tricoratum* のゲノムが解読されたことで、LHC の分子系統はより網羅的に議論されるようになった。そこで我々は、上記のモデル珪藻と同等レベルに遺伝子予測を精密化したツノケイソウドラフトゲノム v1.1 (ChaetoBase, <https://chaetoceros.nibb.ac.jp>) と、完全長 mRNA 配列を取得する Iso-Seq を用いたトランスクリプトームデータを用いて、ツノケイソウの全 LHC 配列を網羅的に取得した。

まず、データベース中の *T. pseudonana* と *P. tricoratum* で LHC (FCP) とアノテーションされている遺伝子 (それぞれ 30 配列、39 配列) をクエリーとして BLASTP を行うことで、ツノケイソウのドラフトゲノムから 44 配列の LHC (FCP) が取得できた。さらに異なる 2 条件で培養したツノケイソウのロングリードトランスクリプトーム Iso-Seq から、さらにドラフトゲノムで網羅していない領域に存在すると考えられる 2 配列の LHC を取得し、合計 46 遺伝子を取得した。

その上で、得られた LHC 46 配列 (ツノケイソウ) と、既知の LHC 30 配列 (*T. pseudonana*)、39 配列 (*P. tricorutum*) の全てをクエリーとした BLASTP 検索によって、モデル珪藻 *T. pseudonana* と *P. tricorutum* のゲノムから、それぞれ 44 配列と 42 配列の LHC を取得し直して、RefSeq データベース上のアノテーションを補完した。取得した全 LHC 配列を利用した分子系統解析の結果、珪藻の LHC は 6 つのサブファミリー、即ち Lhcf、Lhcr、Lhcz、Lhcx、Lhcq、CgLhcr9 ホモログ に分けられることを認めた (Kumazawa et al. 2022)。

4-3. 取得したツノケイソウの各 LHC サブファミリーの特徴

Lhcf サブファミリー

Lhcf サブファミリーは最もタンパク質としての蓄積量が多いサブファミリーであり、ツノケイソウ光化学系 II (PSII)-FCPII 超複合体構造では、CgLhcf1 が主要な四量体の集光性色素タンパク質 LHC (FCP) を構成していた (図 1, Nagao et al. 2019)。今回、さらに高分解能のクライオ電子顕微鏡による構造解析の結果、この主要な四量体が CgLhcf1 に加え、CgLhcf5-7 も含むヘテロ四量体であることが明らかとなった (Nagao et al. 2022)。LHC の分子系統樹において、Lhcf のクレードは珪藻種ごとに形成されていた。例えば、ツノケイソウ PSII-FCPII で主要な分子種である CgLhcf1 及び CgLhcf4-6 が系統樹で一つのクレードを形成するのに対し、*T. pseudonana* でも光化学系 II-FCPII に検出された TpLhcf1-6 はツノケイソウとは異なる一つのクレードを形成している。このことは、珪藻は種内で Lhcf サブファミリーの分子種を多様化させることで、生育する光環境に PSII 周辺アンテナを適応させてきた可能性が考えられた。

Lhcr/Lhcz サブファミリー

Lhcr はもともと紅藻型 (red algal-type) ということの名付けられたサブファミリーであり、紅色系統藻類に広く存在する。Lhcr サブファミリーは、ツノケイソウでは 9 分子種あり、そのうち 8 分子種は光化学系 I (PSI)-FCPI 超複合体構造において、PSI と直接相互作用する内縁部の LHC (FCP) 分子として同定された (図 1, Nagao et al. 2020)。興味深いことに、残りの 1 分子種である CgLhcr17 は PSII のコアに隣接する単量体に同定された (図 1)。分子系統樹から、Lhcr サブファミリーとは全く異なり、各々の珪藻種が保存された Lhcr 遺伝子のセットを有することが明らかとなった。この事実は、珪藻の進化の早い段階で PSI の周辺アンテナとしての Lhcr のセットが確立し、それが種を超えて保存されていることを示唆している。また Lhcr はその内群か姉妹群に Lhcz を有することがあるが、必ずしもそのブートストラップ値は高くない。Lhcr が進化的に古いことを考えると、恐らくは Lhcz は Lhcr から生じたと考えられる。Lhcz の機能、遺伝子発現やタンパク質相互作用など、そのほとんどにおいて現時点で未知である。Lhcr と同様に遺伝子セットが珪藻間で保存されている傾向があることから、構造的に決まったセットを必要とする分子機能を有する可能性もある。

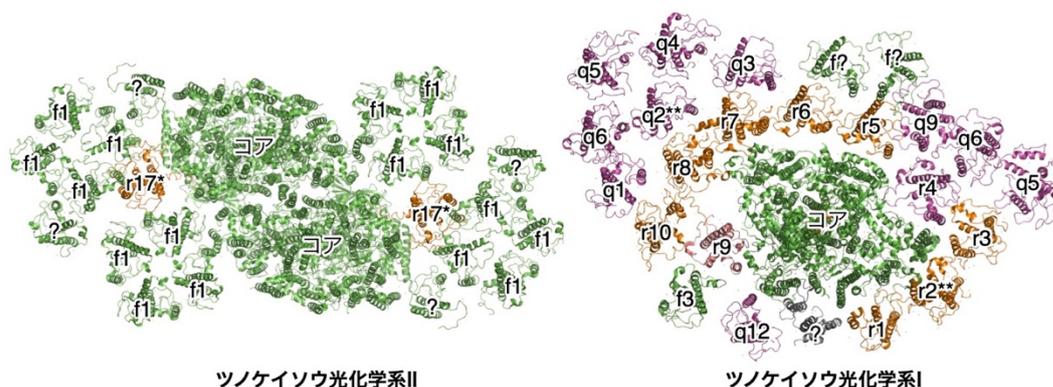


図 1. ツノケイソウ光化学系-集光性色素タンパク質超複合体構造

(左) PSII-FCPII のクライオ電子顕微鏡構造 (PDB ID: 6J40)。PDB ID: 6J40 で未同定であった CgLhcr17 (r17*) は Pi et al. (2019) に基づいて追加した。(右) PSI-FCPI の同構造 (PDB ID: 6LY5)。PDB ID: 6LY5 では q2** (Lhcq2) は Lhcq6 と同定され、r2** (Lhcr2) は未同定であったため、Nagao et al. (2020) に基づいて改変及び追加した。チラコイド膜をストロマ側から見た平面図として示す。図中の FCP の色は同定されたサブファミリーに対応しており、Lhcr (橙)、Lhcq (マゼンタ)、Lhcf (緑)、CgLhcr9 ホモログ (サーモンピンク) である。光化学系コアはいずれも緑で表示しており、PSII-FCPII では二量体、PSI-FCPI では単量体である。

Lhcx サブファミリー

Lhcx は、エネルギー依存の非光化学的消光 (Non-photochemical quenching: NPQ) である qE を介した光保護に関与しており、緑藻やコケで qE を担う Lhcsr サブファミリーと相同性がある。ツノケイソウは Lhcx サブファミリーを 3 分子種有しているが、それはそれぞれ 6 分子種と 4 分子種を有するモデル珪藻 *T. pseudonana* と *P. tricornutum* に比べて少ない。また、いずれの Lhcx も光化学系-集光性色素タンパク質複合体の構造中には認められていない。Lhcx/Lhcsr の起源が紅色系統藻類と緑色系統藻類のいずれであるかは未だ議論されているが、いずれもが紅色系統二次共生藻類を起源とする説が現時点では有力である。

Lhcq サブファミリー

Lhcq は我々が新しく命名した新規の LHC サブファミリーであり、珪藻に特徴的なサブファミリーである。従来の報告においては、Lhcr や Lhcf と混同されていた分子種やアノテーションされていなかった分子種の多くが、今回、Lhcq として再分類された。我々の分子系統樹では、中心目珪藻であるツノケイソウと *T. pseudonana* 間で保存された Lhcq 遺伝子セットがあり、それらの多くはツノケイソウ PSI-FCPI の中で、Lhcr サブファミリーからなる内縁部の外側にある外縁部の LHC (FCP) として同定された (図 1)。CgLhcr4 は構造における配置から Lhcr4 と命名されたが、分子系統解析では Lhcq に含まれる。しかしながら、今後の LHC 分子種及び遺伝子名の命名は分子系統に基づくのが混乱を防ぐためにも良いと考えた。また、LHC のうち、オルソロガスな遺伝子セットを有するサブファミリーでは、近縁種のオルソロガスな遺伝子名に準拠するのが合理的とした。

一方、羽状目珪藻 *P. tricornutum* は、中心目珪藻の 2 種間のように多くの Lhcq 遺伝子セットを共有せず、4 分子種のみを持つことが明らかとなった。その中の 2 分子種は、ツノケイソウ PSI コアに隣接した CgLhcr4 (Lhcq サブファミリー) と CgLhcq12 にオルソロガスな PtLhcq2 と PtLhcq1 であり、外縁部に同定された分子種にオルソロガスなのは PtLhcq3 (CgLhcq9 に類似) のみであった。即ち、中心目珪藻の 2 種では、Lhcr に加えて Lhcq の遺伝子セットの多くが PSI を取り囲む LHC (FCP) の内縁部と外縁部の両方で保存される一方で、羽状目珪藻の *P. tricornutum* では Lhcr と内縁部の Lhcq のみが主に保存されていた。従って、珪藻の PSI のアンテナの構成は、PSI コアから離れるに従って、珪藻種、例えば中心目と羽状目によって、大きく異なる可能性がある。

CgLhcr9 ホモログサブファミリー

CgLhcr9 は系統樹では独立したクレードを有し、他の珪藻種で基本的に 1 分子種のオルソログが存在した。PSI-FCPI 構造において、CgLhcr9 は PSI コアと直接相互作用する位置に同定されたが、他の LHC 分子種とはコアに対して異なる表面で結合している (図 1)。従って、CgLhcr9 ホモログは、珪藻で広く共通した独自の役割を持つ可能性も考えられた。

4-4. 推定される紅色系統二次共生藻類における LHC サブファミリーの進化

珪藻や褐藻などの光合成性ストラメノパイル (不等毛藻類) や、ハプト藻など、紅藻類を起源に持つ紅色系統二次共生藻類の多くでは、共通して膜貫通型の LHC が集光性色素タンパク質として利用されている。そこで、珪藻で行なった網羅的な LHC 配列の探索と分子系統解析を、他の紅藻類と紅色系統二次共生藻類にも適用した (Kumazawa et al. 2022)。その結果、想定通り紅藻は Lhcr サブファミリーのみを有していた。一方で、褐藻やハプト藻は珪藻と同じ 6 種のサブファミリーを有していることが新たにわかった。また、褐藻やハプト藻ではツノケイソウ PSI のコアに隣接する CgLhcr4 や CgLhcr9 にオルソロガスな分子種が保存されていた。さらに Lhcr についても不完全ではあるものの、オルソロガスな遺伝子セットが存在した。褐藻ではこれに加え、珪藻 PSII-FCPII で中心部に位置する単量体として同定された CgLhcr17 にもオルソロガスな分子種を有していた。ただし、クリプト藻 *Guillardia theta* は Lhcr と Lhcz のみを有しており、これらは珪藻の LHC 分子種とオルソロガスな関係にはなかった。従って、クリプト藻を除く、紅色系統二次共生藻類全体で広く、PSI に隣接する集光アンテナの構成が保存されていることが明らかとなった。

紅色系統の進化と共生の過程にはまだ不明な点が多くあるものの、本研究を通して、クリプト藻を除く紅色系統二次共生藻類において、集光性色素タンパク質は、紅藻が有している Lhcr サブファミリーが、共生過程を通して、Lhcf、Lhcz、Lhcq、CgLhcr9 ホモログサブファミリーに多様化したと考えられた。それらの光化学系-集光性色素タンパク質超複合体における配置から、まず Lhcr のセットが PSI の周辺アンテナとして整備され、新たなサブファミリーである Lhcq、及び CgLhcr9 ホモログによって、PSI のアンテナサイズは紅藻から大幅に拡大したと考えられる。さらに、紅色系統二次共生藻類は、PSII の集光アンテナとして、紅藻にはない膜貫通型 LHC として、Lhcf サブファミリーをそれぞれの種内で発達させた。Lhcf サブファミリーは、分子系統や色素結合モチーフの類似性から Lhcq サブファミリーの派生型である可能性が高く、Lhcr から Lhcq、Lhcq から Lhcf への連続的なサブファミリーの進化が両光化学系における周辺アンテナの多様化をもたらしたと推定された。

4-5. ゲノム編集によるツノケイソウの集光機能の改変

珪藻は全般的に弱光適応生物であり、図1の立体構造に示される通り、非常に大きな集光システム有する。大きな集光装置は海洋での生育光環境に適応した結果だと考えられるが、人工的な培養系では光エネルギーの変換効率を下げる要因となる。また、珪藻は過剰な光に対する保護機構である非光化学的消光 (Non-photochemical quenching: NPQ) を強く誘導するが、強すぎる NPQ も光エネルギーの損失の要因となる。そこでゲノム編集により、環境応答能と高い増殖性を維持したまま、適切に光合成の集光装置 (LHC) の量 (数) を縮小する、あるいは、NPQ 抑制することを検討した。前述したようにツノケイソウには FCP が 46 分子種あり、Lhcr, Lhcz, Lhcq, Lhcf, Lhcx, CgLhcr9 の 6 つのサブファミリーに分類できた (Kumazawa et al. 2022)。それらを本研究で得た光化学系 I・II (PSI または PSII) と LHC との超複合体のクライオ電子顕微鏡構造、及び、様々な光環境条件における遺伝子発現情報 (RNA-seq) を用いて、①光化学系に直接結合する LHC、②光化学系に間接的に結合する LHC、③電頭構造には認められないが高蓄積している LHC、④特定の光条件で誘導的に高発現する LHC に分類した (図 2)。

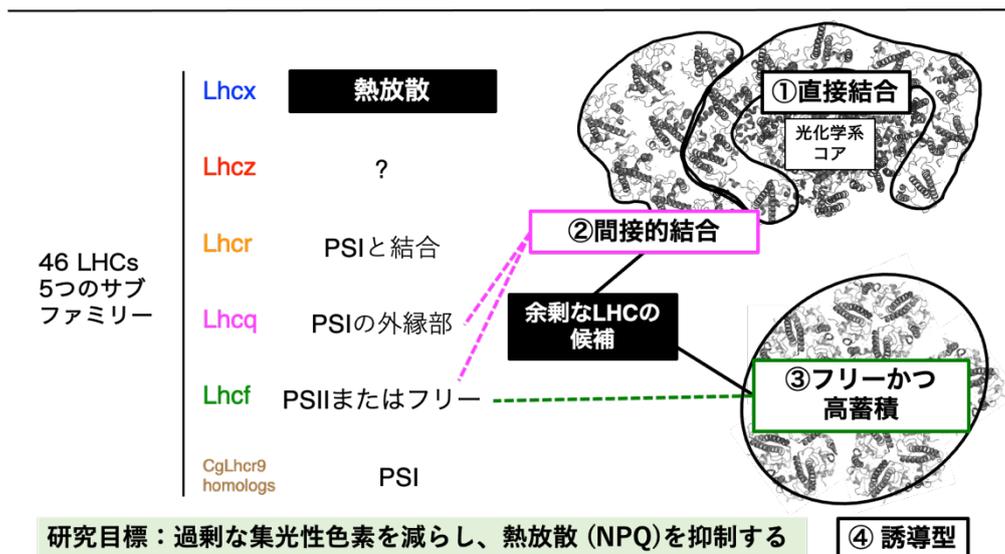


図 2 ツノケイソウ LHC の局在と機能

分類された LHC の中から、ゲノム編集による遺伝子欠損変異体作成の標的として、光化学系に直接結合する LHC から 2 分子種、クライオ電子顕微鏡構造には認められないが高蓄積する LHC から 2 分子種、特定の光条件で高発現する LHC から 1 分子種を選択した。そして標的 LHC 遺伝子に対してガイド RNA を設計し、Cas9ヌクレアーゼを発現するツノケイソウ株に導入した。研究終了時において、4 つの LHC に関して遺伝子欠損変異体を各々複数ライン、作成することに成功した。また、その他の候補についても変異体候補株の単離を行うことができています。これまでに得られた 4 つの LHC 欠損変異体については、野生株と大きく異なる光合成特性を有することを認めた (投稿準備中)。その中で一部の欠損株は、野生株と比べて強光条件下で NPQ が抑制され、光化学系 II の量子収率が明らかに向上し、細胞数の増加も早いことが認められた (未発表)。よって、珪藻の光捕集能力をゲノム編集で操作することで、光エネルギー変換効率の向上が可能であることが示唆された。今後は、ゲノム編集により向上した光エネルギー変換効率が生む余剰な化学エネルギーを、CO₂固定や物質生産に振り向けることができるかを検討していく予定である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Kumazawa Minoru, Nishide Hiroyo, Nagao Ryo, Inoue Kashino Natsuko, Shen Jian Ren, Nakano Takeshi, Uchiyama Ikuo, Kashino Yasuhiro, Ifuku Kentaro	4. 巻 174
2. 論文標題 Molecular phylogeny of fucoxanthin chlorophyll a/c proteins from <i>Chaetoceros gracilis</i> and <i>Lhcq/Lhcf</i> diversity	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 <i>Physiologia Plantarum</i>	6. 最初と最後の頁 e13598
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/ppl.13598	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 Ifuku Kentaro, Nagao Ryo	4. 巻 47
2. 論文標題 Evolution and Function of the Extrinsic Subunits of Photosystem II. In: Shen, JR., Satoh, K., Allakhverdiev, S.I. (eds) <i>Photosynthesis: Molecular Approaches to Solar Energy Conversion</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 <i>Advances in Photosynthesis and Respiration</i>	6. 最初と最後の頁 429-446
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/978-3-030-67407-6_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 Nagao Ryo, Kato Koji, Ifuku Kentaro, Suzuki Takehiro, Kumazawa Minoru, Uchiyama Ikuo, Kashino Yasuhiro, Dohmae Naoshi, Akimoto Seiji, Shen Jian-Ren, Miyazaki Naoyuki, Akita Fusamichi	4. 巻 11
2. 論文標題 Structural basis for assembly and function of a diatom photosystem I-light-harvesting supercomplex	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 <i>Nature Communications</i>	6. 最初と最後の頁 2481
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41467-020-16324-3	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 Nagao Ryo, Kato Koji, Kumazawa Minoru, Ifuku Kentaro, Yokono Makio, Suzuki Takehiro, Dohmae Naoshi, Akita Fusamichi, Akimoto Seiji, Miyazaki Naoyuki, Shen Jian-Ren	4. 巻 13
2. 論文標題 Structural basis for different types of hetero-tetrameric light-harvesting complexes in a diatom PSII-FCPII supercomplex	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 <i>Nature Communications</i>	6. 最初と最後の頁 1764
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41467-022-29294-5	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 Inoue Hidetoshi, Tajima Kumiko, Mitsumori Cristina, Inoue-Kashino Natsuko, Miura Takamasa, Ifuku Kentaro, Hirota Ryuichi, Kashino Yasuhiro, Fujita Katsutoshi, Kinoshita Hiroshi	4. 巻 68
2. 論文標題 Biodiversity risk assessment of genetically modified <i>Chaetoceros gracilis</i> for outdoor cultivation	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Journal of General and Applied Microbiology	6. 最初と最後の頁 151 ~ 162
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2323/jgam.2021.11.001	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 熊沢 穰、西出浩代、長尾 遼、井上 (菓子野) 名津子、沈 建仁、中野雄司、内山郁夫、菓子野康浩、伊福健太郎	4. 巻 32
2. 論文標題 珪藻の集光性色素タンパク質の分子系統と多様性	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 18 ~ 24
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11件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 熊沢穰; 西出浩世; 長尾遼; 井上(菓子野)名津子; 内山郁夫; 菓子野康浩; 沈建仁; 中野雄司; 伊福健太郎
2. 発表標題 集光性色素タンパク質 fucoxanthin chlorophyll a/c-binding protein (FCP) の紅色系統二次共生藻類における機能分担と多様性
3. 学会等名 第11回 日本光合成学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 熊沢穰; 西出浩世; 長尾遼; 井上(菓子野)名津子; 沈建仁; 中野雄司; 内山郁夫; 菓子野康浩; 伊福健太郎
2. 発表標題 ツノケイソウ <i>Chaetoceros gracilis</i> ゲノムデータベース ChaetoBase を利用した集光性色素タンパク質 fucoxanthin chlorophyll a/c-binding protein (FCP) の網羅的機能解析
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 熊沢穰; 西出浩世; 長尾遼; 井上(菓子野)名津子; 内山郁夫; 菓子野康浩; 沈建仁; 中野雄司; 伊福健太郎
2. 発表標題 ツノケイソウ <i>Chaetoceros gracilis</i> のゲノム解析と集光性色素タンパク質fucoxanthin chlorophyll a/c -binding protein (FCP)の分子系統解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Minoru Kumazawa, Hiroyo Nishide, Ryo Nagao, Natsuko Inoue-Kashino, Ikuo Uchiyama, Yasuhiro Kashino, Jian-Ren Shen, Takeshi Nakano, Kentaro Ifuku
2. 発表標題 Molecular characterization of fucoxanthin-chlorophyll a/c proteins in the diatom <i>Chaetoceros gracilis</i> : the unique diversification process of the light-harvesting complexes in red-algal lineage
3. 学会等名 International Congress on Photosynthesis Research 2022 (Dunedin, New Zealand) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Minoru Kumazawa, Hiroyo Nishide, Ryo Nagao, Natsuko Inoue-Kashino, Ikuo Uchiyama, Yasuhiro Kashino, Jian-Ren Shen, Takeshi Nakano, Kentaro Ifuku
2. 発表標題 Phylogenetic diversity of light harvesting complex proteins in diatoms and other red-lineage algae
3. 学会等名 International Symposium on Photosynthesis and Chloroplast Regulation (Kobe) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 熊沢 穰、石川 規子、辻 祥子、井上(菓子野)名津子、菓子野 康浩、伊福 健太郎
2. 発表標題 ツノケイソウ <i>Lhcx1</i> 遺伝子のゲノム編集を利用した機能破壊と表現型解析
3. 学会等名 第64回 日本植物生理学会年会 (東北大学川内キャンパス)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 中村 翠, 熊沢 穰, 長尾 遼, 石川 規子, 沈建仁, 伊福 健太郎
2. 発表標題 ツノケイソウの赤色光培養で蓄積するFCP (Fucoxanthin Chlorophyll a/c -Binding Protein)の同定と機能解析
3. 学会等名 ユウグレナ研究会 第37回研究集会 (近畿大学農学部)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中村 翠, 熊沢 穰, 長尾 遼, 石川 規子, 沈建仁, 伊福 健太郎
2. 発表標題 ツノケイソウの赤色光応答に関する解析
3. 学会等名 第18回京大植物縦横無尽の会ワークショップ (オンライン)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中村 翠, 熊沢 穰, 長尾 遼, 石川 規子, 沈建仁, 伊福 健太郎
2. 発表標題 ツノケイソウの赤色光培養で蓄積する集光性色素タンパク質FCPの同定と機能解析
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 (東北大学川内キャンパス)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 伊福 健太郎
2. 発表標題 有用物質生産に向けた実用藻類ツノケイソウの光合成機能の最適化
3. 学会等名 第39回日本植物バイオテクノロジー学会 シンポジウム「藻類の多様性研究の持続的社會への貢献」(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 伊福 健太郎
2. 発表標題 有用物質生産に向けた実用藻類ツノケイソウの光合成機能の最適化
3. 学会等名 鹿児島大学大学院連合農学研究科、分野別セミナー（農芸化学分野）（招待講演）
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 菓子野康浩, 井上(菓子野)名津子, 伊福健太郎	4. 発行年 2020年
2. 出版社 シーエムシー出版	5. 総ページ数 375
3. 書名 脱石油に向けたCO2資源化技術（担当:分担執筆, 範囲:第 編 第4章「珪藻の産業応用に向けた基盤技術開発」）	

〔産業財産権〕

〔その他〕

ChaetoBase v1.1 https://chaetoceros.nibb.ac.jp/
--

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	菓子野 康浩 (Kashino Yasuhiro) (20221872)	兵庫県立大学・理学研究科・准教授 (24506)	

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	内山 郁夫 (Uchiyama Ikuo) (90243089)	基礎生物学研究所・ゲノム情報研究室・准教授 (63904)	

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