

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 24 日現在

機関番号：12102

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2011～2015

課題番号：23117004

研究課題名（和文）二次共生における共生藻のオルガネラ化過程の解明

研究課題名（英文）Integration mechanism of endosymbiotic algae as organelles through secondary endosymbioses

研究代表者

石田 健一郎（ISHIDA, Ken-ichiro）

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号：30282198

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 123,600,000 円

研究成果の概要（和文）：異なる進化段階の二次葉緑体をもつ3つの生物群（ハテナ、クロララクニオン藻、パーキンサス）を対象に、葉緑体が駆動する進化・寄生化仮説を検証した。盗葉緑体段階にあるハテナの比較トランスクリプトーム解析と全ゲノム解読から、核に転移した共生藻遺伝子候補を30個得て、盗葉緑体の統合の程度を推定した。オルガネラ段階の二次葉緑体をもつクロララクニオン藻について、共生藻と核の協調機構の一部および共生藻核ゲノムの進化を解明し、二次葉緑体の獲得・維持機構の理解に大きく貢献した。貝類寄生性原生生物パーキンサスについて、縮退葉緑体の機能解明に必要な高効率葉緑体単離法を新たに確立し、寄生性獲得原理の解明に道をつけた。

研究成果の概要（英文）：The hypothesis that the plastids drive the evolution and parasitization of organism has been studied in three organisms with different stages of secondary plastids: *Hatena arenicola*, chlorarachniophytes, and *Perkinsus marinus*. Comparative transcriptome analysis and genome analysis in *Hatena*, which has a kleptochloroplast, discovered 30 genes for possible endosymbiotic gene transfer (EGT) and provide an estimate for the level of integration. In the chlorarachniophytes with permanent secondary plastids, a part of cooperation mechanism between the endosymbiont and nucleus and the evolution of endosymbiont nuclear genome has been clarified, which greatly contributed to understanding the gain and maintenance mechanisms of secondary plastids. In *Perkinsus*, an oyster parasite, an efficient isolation method for the reduced plastids, which is essential for uncovering its function, has been established. This opens the door to clarifying the principle of parasitism acquisition.

研究分野：原生生物と植物の系統分類・進化学

キーワード：細胞内共生 色素体（葉緑体） 進化 藻類 寄生虫 原生生物

1. 研究開始当初の背景

葉緑体は、シアノバクテリアを祖先として一次共生により誕生し、さらに二次共生により様々な真核生物群へと水平伝播して多様な光合成真核生物群を創出した、まさにマトリョーシカ型進化を遂げたオルガネラである。二次共生由来生物の進化段階は実に多様で、共生藻の維持が不完全なものから、オルガネラとしての葉緑体をもつもの、寄生化して葉緑体を縮退させたものまで存在する。二次共生は生物の多様化と進化に多大な影響を及ぼした重要な進化メカニズムの一つである。

宿主生物にとって葉緑体の獲得は新たな栄養様式の獲得であり、新たな機能的制約の下で葉緑体への依存度を高めつつ、自らも光合成生物として大きな変化を遂げてきたといえる。例えば正の走光性の獲得や捕食能の喪失もその一例である。我々は「寄生」もその一つ、つまり葉緑体への依存が一部の生物の宿主への依存に結びつき、「寄生化」の要因の一つとなったと考えている。

葉緑体獲得が駆動する宿主生物の進化・寄生化を理解するためには、葉緑体がどのように獲得され、宿主は何をどの程度葉緑体に依存しているのか、を理解する必要がある。二次共生由来の生物群にはそれぞれ異なる進化段階が存在することから、それらの生物群について共生藻と宿主の統合機構を明らかにすることで、葉緑体のマトリョーシカ型進化原理を理解し、葉緑体が駆動する進化・寄生化仮説を検証できる。

2. 研究の目的

本研究では、進化段階が異なる二次葉緑体を題材に、各進化段階を代表する生物について、葉緑体への依存の仕方や程度、宿主-葉緑体の関係維持機構を解析し、それぞれの共生藻(葉緑体)と宿主の統合機構を明らかにする。

(1) 盗葉緑体段階にあるハテナの全ゲノム解読から、核に転移した共生藻遺伝子を探索し、本種の盗葉緑体へ依存度や統合の程度を推定する。また、葉緑体が分裂不全だと考えられるので、葉緑体分裂関連遺伝子等を調査し、オルガネラ分裂制御のカギとなる遺伝子を特定する。

(2) オルガネラ段階の二次葉緑体をもつクロララクニオン藻について、葉緑体の獲得・維持機構を共生藻核ゲノムの縮小進化、葉緑体へのタンパク質輸送機構、葉緑体と核分裂の協調の観点から総合的に理解する。

(3) 縮退した葉緑体をもつ貝類病原性の寄生性原生生物パーキンサスについて、非光合成性葉緑体のプロテオーム解析を実施し、寄生性原生生物の葉緑体機能を明らかにするとともに、得られた葉緑体タンパク質をマラリア原虫類や藻類、その他各種の原生生物のゲノム情報と比較し、寄生性獲得の原理を議論する。

このように二次共生由来の様々な進化段

階にある葉緑体の機能と維持機構を同時に解明していくことで、葉緑体獲得初期から寄生化に至る宿主の葉緑体への依存度や依存様式の違いと共通性について連続的な知見が得られる。それによりマトリョーシカ型進化原理について、葉緑体が駆動する進化という観点からの理解を深める。

3. 研究の方法

(1) 細胞内共生藻のオルガネラ化初期段階プロセスの解明

二次共生の初期段階にあたる半藻半獣生物ハテナ(無色相と緑色相が存在)を研究対象とし、ハテナの全ゲノムを解読することで共生藻から宿主への遺伝子転移の程度と傾向を明らかにする。その上で共生藻維持に関わるコア遺伝子の探索と葉緑体分裂関連遺伝子の消息に関する調査を行う。

(2) 二次共生における共生藻ゲノムの進化、宿主との相互作用

ゲノムの統合過程にあるクロララクニオン藻類を研究対象とし、主要7系統群全てについてヌクレオモルフゲノム全配列を取得し、網羅的比較解析によって共生藻ゲノムの詳細な進化過程を解明する。*Bigelowiella natans*の全ゲノム配列を利用して葉緑体への輸送シグナル配列の網羅的解析を行ない、核コード葉緑体タンパク質の輸送機構の全貌を解明する。*B. natans*の細胞分裂の全過程を微細構造レベルで把握し、関与するタンパク質の遺伝子ネットワークを解明する。

(3) 寄生性原生生物における二次葉緑体の機能と寄生性獲得との関連

寄生性原生生物で縮退した葉緑体をもつパーキンサスならびにマラリア原虫を研究対象とし、その非光合成性の退化葉緑体のプロテオーム解析を行うことによりその機能を把握し、近縁生物群との比較解析を行うことで葉緑体獲得と寄生性獲得との関連を明らかにする。またパーキンサスの退化葉緑体に光合成関連機能を付与する技術基盤の開発を試みる。

4. 研究成果

(1) 細胞内共生藻のオルガネラ化初期段階プロセスの解明

半藻半獣原生生物ハテナ(*Hatena arenicola*)をモデルとして、ゲノム解析により共生藻から核ゲノムに転移した遺伝子推定と分裂関連遺伝子の検出を試みた。まず、共生藻が本来もっている遺伝子情報を取得するため、ハテナ共生藻 *Nephroselmis* 2株の5' EST解析を行った。各株のリードからそれぞれ12,811コンティグ・7,730コンティグを得た。ハテナ宿主内での共生藻の分裂に異常が生じていることが示唆されるため、分裂関連遺伝子を探索し、複数の細胞分裂関連遺伝子を同定した。次に、共生藻を保有するハテナのトランスクリプトーム解析を行った。ハテナは培養ができないため、少数の細

胞から全 RNA を抽出、cDNA を増幅し解析サンプルとした。その結果、多くのコンティグは得られなかった。そこで、より多くの単離ハテナ細胞を用いてトランスクリプトーム解析をやり直し、今度は十分な配列を得ることができた。自由生活の共生藻とハテナ細胞内の共生藻の間での比較の結果、両者の遺伝子発現は、ミトコンドリア関連遺伝子を中心に一部が異なっていることがわかった。更なる詳細な解析の結果、ハテナ細胞内の共生藻では、光化学系や炭酸固定の経路の遺伝子が選択的に発現していることも明らかとなった。

また、共生藻を含むハテナの RNA-seq 配列と自由生活する共生藻の RNA-seq 配列から両者に共通する配列を検索し、380 配列を得た。これらの配列について、GC 含量の違いをもとに、EGT (Endosymbiotic gene transfer) 由来遺伝子の探索を行った。その結果、共生藻核から宿主核へ水平転移した候補遺伝子として 30 配列を得た。これらは共生藻からハテナへ EGT した遺伝子の有力な候補である。系統解析を行った結果、色素体型のプロテアーゼ遺伝子は EGT に由来し、スターチ合成酵素は *Nephroselmis* 以外の他の生物からの水平伝播に由来する可能性が高いことが示唆された。

ハテナゲノム解析については、当初、少数の細胞を用いた全ゲノム増幅法の解析を試みたが、成功しなかったため、天然のサンプルからフローサイトメーターを用いてハテナが優占するフラクションを得て、直接 DNA 抽出を行い、次世代シーケンス解析を行った。その結果、混入ゲノムが少ない良好な配列 18.5 Gbp を得た。今後これについては詳しい解析を行う予定である。

(2) 二次共生における共生藻ゲノムの進化、宿主との相互作用

共生藻ゲノムの進化を比較ゲノム解析によって明らかにするために、クロララクニオン藻 3 種 (*Amorphochlora amoebiformis*、*Lotharella vacuolata*、*Partenskyella glossopodia*) についてヌクレオモルフゲノム解読をおこなった。*P. glossopodia* のヌクレオモルフゲノムサイズはクロララクニオン藻で最も大きい (約 1 Mbp) ことが推定されているので、解析に含めた。解読の結果、*P. glossopodia* の Nm ゲノムは、Nm 染色体構造が非常に特異であることを見いだした。また、他 2 種と既知の 1 種 (*Bigelowiella natans*) を含めて比較解析を行ない、クロララクニオン藻の共通祖先で Nm ゲノムはほぼ現在と同程度に縮小していたことを明らかにした (国際学術雑誌に報告済み)。

また、ゲノムサイズが縮小傾向にあるヌクレオモルフの染色体が倍数化しており、コピー数が増加していること、ヌクレオモルフの遺伝子の進化速度が核ゲノム遺伝子の約 3 倍であること、その原因の一つとしてヌクレオモルフで分子シャペロンが高発現している

ことなど、ヌクレオモルフゲノムに関する新規の特徴を発見し、国際学術雑誌に報告した。

さらにヌクレオモルフゲノムにコードされる遺伝子の発現パターンを把握するため、*Bigelowiella natans* を用いて、qPCR および RNA-seq による発現解析を行なった。その結果、ヌクレオモルフコード遺伝子のほとんどで発現調節の存在が示唆されなかったが、cpn60 と機能未知遺伝子 bntcher2110 のみ有意に発現量が変化し、さらなる詳細な解析によりヌクレオモルフ遺伝子の転写制御因子の存在を初めて示唆した。

クロララクニオン藻の葉緑体と宿主細胞の分裂および細胞周期の同調に関連して、核分裂過程の詳細な情報が皆無であったため、現象面での知見の蓄積を進め、まず *B. natans* を用いて核分裂過程の微細構造レベルでの詳細な観察を行い、核分裂の全貌を明らかにした。さらに、核だけでなく葉緑体とヌクレオモルフについても解析を進め、葉緑体-ヌクレオモルフ核の分裂プロセスを微細構造レベルでほぼ明らかにすることができた。

また、色素体分裂関連タンパク質の *ftsZ* 遺伝子ホモログを単離し、その発現解析をリアルタイム PCR により行い、細胞周期における発現時期を特定した。加えて、クロララクニオン藻の葉緑体 DNA の複製機構の一部についても明らかにし、二次葉緑体の DNA 複製に関わるポリメラーゼ遺伝子を新規に同定した。

次に、明暗周期により同調分裂させた *B. natans* を用いて、細胞周期を通した網羅的トランスクリプトーム解析を行い、全核遺伝子の発現量変動パターンを解析した。約 7000 の核遺伝子が周期的な発現変動しており、二次色素体に関連するタンパク質の約 8 割は、転写レベルでの発現調節を受けていることを明らかにした。二次色素体の機能 (光合成、代謝、分裂や DNA 複製) は、大部分が核コードタンパク質に依存しているが、その遺伝子発現は細胞周期を通して高度にコントロールされていた。つまり、二次共生により宿主核へと転移した多くの遺伝子が、転写制御機構を獲得・進化したことを示した。

色素体へのタンパク質輸送機構の解明については、*B. natans* の全ゲノム配列より核コード色素体タンパク質遺伝子配列を網羅的に取得し、色素体への輸送シグナル配列を比較して、多様なタンパク質輸送機構の存在を示唆した。さらに、クロララクニオン藻からの無傷色素体単離法を開発した。今後の生化学的実験を進める上で大きなブレイクスルーとなった。

(3) 寄生性原生生物における二次葉緑体の機能と寄生性獲得との関連

パーキンサスの二次葉緑体を、ミトコンドリアとの物理的相互作用に注意しながら、単離する方法を検討した。まず、オルガネラを蛍光タンパク質で標識した形質転換株を用い、オルガネラ形態を維持したまま細胞破

碎を行う条件を見出した。これにより、将来行うプロテオーム解析の精度向上が期待できるようになった。次に、単離の精度を向上させるため、新たな手法として二次葉緑体の最外膜に局在するタンパク質に対してエピトープタギングを行った強制発現株を作成した。しかしこの株は不安定で精製実験に不適であったため、その不安定化のメカニズム解析と組換えコンストラクトの改良を行ったうえで、新しい薬剤選択系の樹立を試み、プレオマイシンにより効率的な選抜が可能であることが示された。これを用いて、二次葉緑体の最外膜に局在する三炭糖リン酸輸送体に対しエピトープタギングを行った安定発現株を樹立した。これにより寄生性獲得に至る原理の解明に向けた技術的課題が解決した。

またプロテオーム解析の効率を上げる目的で、次世代シーケンサーを用いたトランスクリプトーム解析を行なった。これにより暫定ゲノム配列の遺伝子情報を補完する。また、この過程でミトコンドリアゲノムの配列決定を行なうことができた。このミトコンドリアゲノムについて詳しく解析した結果、まったく新奇のゲノム構造を持つことを見出した。また、ミトコンドリアゲノムから転写される低分子 RNA について網羅的に解析した結果、リボソーム RNA の断片を含む近縁種間でよく保存された RNA 分子が存在していることが明らかとなった。

さらに、縮退した二次葉緑体の機能として想定される植物ホルモンについても解析を行い、予想に反しアブジジン酸が合成されないことを明らかにした。これは縮退葉緑体の進化を考える上で重要な発見と考える。

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 10 件)(全て査読有り)

Sakamoto H, Kita K, Matsuzaki M “Drug selection using bleomycin for transfection of the oyster-infecting parasite *Perkinsus marinus*” *Parasitology International* (2016) in press DOI:10.1016/j.parint.2016.04.003

Suzuki S., Hirakawa Y., Kofuji R., Sugita M., Ishida K. Plastid genome sequences of *Gymnochlora stellata*, *Lotharella vacuolata*, and *Partenskyella glossopodia* reveal remarkable structural conservation among chlorarachniophyte species. *Journal of Plant Research* (2016) in press DOI: 10.1007/s10265-016-0804-5

Goodman CD, Siregar JE, Mollard V, Vega-Rodriguez J, Syafruddin D, Matsuoka H, Matsuzaki M, Toyama T, Sturm A, Cozijnsen A, Jacobs-Lorena M, Kita K, Marzuki S,

McFadden GI. Parasites resistant to the antimalarial atovaquone fail to transmit by mosquitoes. *Science* **352**, 349-353 (2016) DOI: 10.1126/science.aad9279.

Suzuki S., Shirato S., Hirakawa Y., Ishida K. Nucleomorph genome sequences of two chlorarachniophytes, *Amorphochlora amoebiformis* and *Lotharella vacuolata*. *Genome Biology and Evolution* **7**(6):15336-1545. (2015) DOI: 10.1093/gbe/evv096.

Hirakawa Y., Ishida K. Polyploidy of endosymbiotically derived genomes in complex algae. *Genome Biology and Evolution* **6**(4):974-980. (2014) DOI: 10.1093/gbe/evu071.

Yamaguchi H., Nakayama T., Hongoh Y., Kawachi M., Inouye I. Molecular diversity of endosymbiotic *Nephroselmis* (Nephroselmidophyceae) in *Hatena arenicola* (Katablepharidophycota). *Journal of Plant Research*, **127** (2), 241-247. (2014) DOI: 10.1007/s10265-013-0591-1.

Hirakawa Y., Suzuki S, Archibald JM, Keeling PJ, Ishida K. Overexpression of molecular chaperone genes in nucleomorph genomes. *Mol Biol Evol* **31**, 1437-1443 (2014) DOI: 10.1093/molbev/msu092.

Hirakawa Y. (著者 73 人中 10 番目), Ishida K (同 35 番目) *et al.* Algal nuclear genomes reveal evolutionary mosaicism and fate of nucleomorphs. *Nature* **492**, 59-65 (2012) DOI:10.1038/nature11681.

Kashiyama Y, Yokoyama A, Kinoshita Y, Shoji S, Miyashiya H, Shiratori T, Suga H, Ishikawa K, Ishikawa A, Inouye I., Ishida K., Fujinuma D, Aoki K, Kobayashi M, Nomoto S, Mizoguchi T, Tamiaki H. Ubiquity and quantitative significance of detoxification catabolism of chlorophyll associated with protistan herbivory. *Proc Natl Acad Sci U S A* **109**, 17328-17335 (2012) DOI: 10.1073/pnas.1207347109.

Ishida K., Endo H., Koike S. *Partenskyella glossopodia* (Chlorarachniophyceae) possesses a nucleomorph genome of approximately 1 Mbp. *Phycol. Res.* **59**(2):120-122. (2011) DOI: 10.1111/j.1440-1835.2011.00608.x.

[学会発表](計 48 件)

野村真美、石田健一郎 *Hatena arenicola* における内部共生体の取り込みと細胞分裂様式の微細構造観察、日本藻類学会第 40 回大会、2016.3.19、日本歯科大学(東京都・千代田区)。

鈴木重勝、石田健一郎、平川泰久 クロラクニオン藻における日周期による遺伝子発現プロファイル、日本藻類学会第 40 回大会、2016.3.19、日本歯科大学(東京都・

千代田区)。

鈴木重勝、遠藤力也、真鍋理一郎、大熊盛也、平川泰久 トレボウクシア藻綱 *Prototheca* 属 2 種の無色葉緑体ゲノムの解読、日本藻類学会第 40 回大会、2016.3.19、日本歯科大学(東京都・千代田区)。

坂本寛和、北潔、松崎素道 貝類寄生虫パーキンサスのオルガネラ局在タンパク質を標的とした遺伝子導入における薬剤選択法の確立、第 85 回日本寄生虫学会大会、2016.3.19、宮崎大学(宮城県・宮崎市)。

彦坂健児、本間一、松崎素道、野呂瀬一美、北潔 マラリア原虫の遺伝子点変異によるアトバコン耐性獲得様式の解明、第 85 回日本寄生虫学会大会、2016.3.19、宮崎大学(宮城県・宮崎市)。

松崎素道、坂本寛和、畑昌幸、増田功、北潔 貝類寄生虫パーキンサスにおけるミトコンドリア DNA の存在様式、第 85 回日本寄生虫学会大会、2016.3.19、宮崎大学(宮城県・宮崎市)。

石田健一郎 二次共生による葉緑体獲得に伴う細胞進化、BMB2015 ワークショップ：共生が駆動する多様な生物進化、2015.12.4、神戸ポートアイランド(兵庫県・神戸市)。

Matsuzaki M, Sakamoto H, Kita K Characterization of endosymbiotic organelles in the oyster-infecting parasite *Perkinsus marinus*. 2nd International Symposium on Matryoshka-type Evolution of Eukaryotic Cells, 2015.10.1, University of Tsukuba (Ibaraki・Tsukuba)。

Matsuzaki M, Kuroda M, Masuda I, Sakamoto H, Sakamoto K, Inaoka DK, Kita K Mitochondrial respiratory chain of an oyster parasite *Perkinsus marinus*. VII European Congress of Protistology, 2015.9.9, セビリア大学(アンダルシア州・Spain)。

Sakamoto H, Kita K, Matsuzaki M Development of a drug selection system for transfection of the oyster parasite *Perkinsus marinus* (Alveolata). VII European Congress of Protistology, 2015.9.9, セビリア大学(アンダルシア州・Spain)。

平川泰久、鈴木重勝、石田健一郎 クロララクニオン藻の細胞周期における遺伝子発現プロファイル、日本植物学会第 79 回大会、2015.9.7、朱鷺メッセ新潟コンベンションセンター(新潟県・新潟市)。

渡辺ありさ、平川泰久、石田健一郎 クロララクニオン藻におけるオルガネラ DNA ポリメラーゼ POP の進化、日本藻類学会第 39 回大会、2015.3.22、九州大学(福岡県・福岡市)。

山口晴代、鈴木重勝、本郷裕一、石田健一郎、井上勲、ハテナ共生藻の細胞内共生化による転写パターンの劇的な変化、日本藻類

学会第 39 回大会、2015.3.22、九州大学(福岡県・福岡市)。

坂本寛和、北潔、松崎素道 貝類寄生虫パーキンサスの遺伝子導入における薬剤選択法の確立、第 84 回日本寄生虫学会大会、2015.3.22、杏林大学三鷹キャンパス(東京都・三鷹市)。

鈴木重勝、石田健一郎 Nucleomorph genome evolution as a model system of genome compaction in endosymbiosis、日本分子生物学会、2014.11.24、パシフィコ横浜(神奈川県・横浜市)。

平川泰久 細胞内共生の成り立ち：藻類の色素体から謎説く、日本原生生物学会、2014.11.1、宮城教育大学(宮城県・仙台市)。

坂本寛和、畑昌幸、北潔、松崎素道 寄生虫が持つ葉緑体 - 光合成しないのになぜ必要? -、第 47 回日本原生生物学会大会、2014.10.31、宮城教育大学(宮城県・仙台市)。

坂本寛和、鈴木重雄、永宗喜三郎、北潔、松崎素道 非光合成型色素体を持つ貝類寄生虫 *Perkinsus marinus* はアブシジン酸合成経路を喪失している、日本植物学会第 78 回大会、2014.9.12、明治大学生田キャンパス(神奈川県・川崎市)。

鈴木重勝、石田健一郎 クロララクニオン藻 *Partenskyella glossopodia* にみるヌクレオモルフゲノムの進化、日本植物学会第 78 回大会、2014.9.12、明治大学生田キャンパス(神奈川県・川崎市)。

平川泰久 藻類のもつ葉緑体の複雑な進化、日本プランクトン学会若手の会、2014.9.4、広島大学(広島県・東広島市)。

⑲ Matsuzaki M, Hata M, Masuda I, Kita K RNA-seq analysis on randomly-fragmented linear mitochondrial genome of an oyster pathogen *Perkinsus marinus*. Protist2014, 2014.8.5,(カナダ・アルバータ州バンフ)。

⑳ Sakamoto H, Suzuki S, Nagamune K, Kita K, Matsuzaki M Abscisic acid biosynthetic pathways have been lost in a non-photosynthetic plastid of *Perkinsus marinus*, a protozoan parasite of oyster. Protist2014, 2014.8.5,(カナダ・アルバータ州バンフ)。

㉑ Hirakawa Y Plastid division proteins of chlorarachniophyte algae. ESF conference: Biology of Plastids - Towards a Blueprint for Synthetic Organelles, 2014.6.24, Polonia Castle (Pultusk・Poland)。

㉒ Yamaguchi H, Suzuki S, Ishida K, Inouye I Mitochondrial gene expression is suppressed after symbiosis?: A case study of *Hatena arenicola* symbiont. 5th Congress of the International Society for Applied Phycology, 2014.6.24, Australian Technology Park (Australia・Sydney)。

㉓ 平川泰久 藻類の共生者ゲノムの進化：マイコプラズマゲノムとの共通点は？日本マ

イコプラズマ学会、2014.5.22、東京大学(東京都・文京区)。

②⑥ 坂本寛和、鈴木重雄、永宗喜三郎、北潔、松崎素道 色素体を持つ貝類寄生虫パーキンサスにおける植物ホルモンアブシジン酸の重要性の検討、第 83 回日本寄生虫学会大会、2014.3.27、愛媛大学(愛媛県・松山市)。

②⑦ 平川泰久、石田健一郎 クロララクニオン藻の葉緑体分裂タンパク質 FtsZ の機能、日本藻類学会第 38 回大会、2014.3.16、東邦大学(千葉県・船橋市)。

②⑧ 坂本寛和、鈴木重雄、永宗喜三郎、北潔、松崎素道 色素体を持つ貝類寄生虫パーキンサスにおける植物ホルモンアブシジン酸の解析、日本藻類学会第 38 回大会、2014.3.16、東邦大学(千葉県・船橋市)。

②⑨ 平川泰久、鈴木重勝、石田健一郎 葉緑体内の真核型共生者ゲノムの進化、分子生物学学会年会ワークショップ、2013.12.5、神戸ポートアイランド(兵庫県・神戸市)。

③⑩ 松崎素道、畑昌幸、増田功、北潔 貝類寄生虫パーキンサスはランダムに断片化された線状のミトコンドリア DNA を持つ、日本植物学会第 77 回大会、2013.9.14、北海道大学(北海道・札幌市)。

③⑪ 坂本寛和、永宗喜三郎、北潔、松崎素道 アブシジン酸生合成阻害剤フルリドンは貝類寄生虫 *Perkinsus marinus* の増殖を阻害する、日本植物学会第 77 回大会、2013.9.14、北海道大学(北海道・札幌市)。

③⑫ Hata M, Masuda I, Kita K, Matsuzaki M *Perkinsus marinus* mitochondrial genome is mixture of randomly fragmented linear DNAs, 12th International Colloquium on Endocytobiology and Symbiosis, 2013.8.20, Dalhousie University (Canada・Halifax)。

③⑬ Sakamoto H, Hata M, Kita K, Matsuzaki M Characterization of secondary plastid membrane transporter homologs in *Perkinsus marinus*, 12th International Colloquium on Endocytobiology and Symbiosis, 2013.8.20, Dalhousie University (Canada・Halifax)。

③⑭ Matsuzaki M, Hata M, Masuda I, Kita K Mitochondrial genome of oyster pathogen *Perkinsus marinus* is composed of randomly-fragmented linear DNA molecules, ICOPXIV, 2013.7.29, University of British Columbia (Canada・Vancouver)。

③⑮ Hirakawa Y, Akiyama M, Ishida K. The plastid division of complex algae, chlorarachniophytes, ICOPXIV, 2013.7.29, University of British Columbia (Canada・Vancouver)。

他 13 件

〔図書〕(計 2 件)

石田健一郎 藻類の系統、進化の謎をゲノムで解く(長谷部光泰 監) 秀潤社、2015、担当頁: 166-174。

石田健一郎(分担) 進化学事典、共立出版 2012、担当頁: 70-73。

〔その他〕
ホームページ等

<http://www.matryoshka-evolution.jp>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

石田 健一郎 (ISHIDA, Ken-ichiro)

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号: 30282198

(2) 研究分担者

井上 勲 (INOUE, Isao)

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号: 70168433

松崎 素道 (MATSUZAKI, Motomichi)

東京大学・医学系研究科・助教

研究者番号: 00511396

平川 泰久 (HIRAKAWA, Yoshihisa)

筑波大学・生命環境系・助教

研究者番号: 40647319