

令和 2 年 6 月 9 日現在

機関番号：16401

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H02978

研究課題名(和文) 有孔虫における殻形成機構の解明 石灰化のブラックボックスを開く

研究課題名(英文) Molecular mechanisms of foraminiferal calcification

研究代表者

氏名 由利香(Ujii, Yurika)

高知大学・教育研究部自然科学系理工学部門・准教授

研究者番号：20573041

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,700,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、これまで全く未知であった有孔虫の石灰質殻の形成に関する遺伝子群の同定を行い、殻代謝経路の推定に成功した。殻形成・非形成の個体各々から抽出したRNAを用い、比較トランスクリプトーム解析を行った。細胞成長とそれに必要なエネルギー生成に関する遺伝子群の高発現を検出した。この経路でカルシウムイオンは必須であるが、過多になると細胞死などを招くため、細胞内・外へのやり取りが大変活発である。また、重炭酸イオンを代謝する炭酸脱水素酵素や細胞外へ排出するイオンチャネル遺伝子の発現も検出された。このように、細胞成長に伴うカルシウムイオンの伝達と排出が、結果的に石灰質殻の形成に結びつくことがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

有孔虫のバイオミネラリゼーションに関連する生理現象を包括的に捉える事により、石灰化の分子機構を明らかにすることに世界で初めて成功した。進化的な側面も踏まえ、バイオミネラルの新しい機能について提案した。石灰化に関する遺伝子群の検出は、海洋温暖化や酸性化など、環境変化に対する生物応答を検証する上で、具体的な候補遺伝子を挙げる事ができ、環境問題について遺伝子発現の違いなど異なる切り口で取り組む基盤を本研究は構築した。

研究成果の概要(英文)：Foraminifers, large body-sized unicellular eukaryote, synthesize CaCO₃ biominerals as a result of interactions between biological activity and environment and contribute to ~25 % CaCO₃ production in the pelagic ocean nowadays. However, the molecular processes of foraminiferal calcification are completely unknown. This study successfully showed the foraminiferal molecular mechanisms that play an important role in calcification associating with cell growth and mitochondrial dynamics. We found calcium ion (Ca²⁺) is actively taken into a cell as essential element for boosting mitochondrial adenosine triphosphate synthesis. As much positive uptake of Ca²⁺ leads damaging mitochondria, unnecessary Ca²⁺ is pumped out at extracellular calcification site. Our results demonstrate that foraminifers have achieved fundamental calcium metabolism, whereas they utilize this function to develop a large cell. CaCO₃ biominerals are end products of calcium metabolism.

研究分野：分子古生物学

キーワード：トランスクリプトーム解析 バイオミネラリゼーション 有孔虫 カルシウムシグナリング

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

石灰質の殻を形成する有孔虫は、地球科学・生物学における重要な知見を秘めていながら、石灰化代謝に関する分子機構は全く未知であった。

(1) 地球科学において：有孔虫の殻は化石として世界各地の地層や海底堆積物から多産するため、層序・系統進化・古海洋など地球科学の多方面で活用されている。特に、石灰質の殻の化学組成は、有孔虫の生息周辺海水の化学組成を反映しており、過去の水温などの指標として地球化学分析に多用されている。しかし、殻と海水の化学組成(安定酸素・炭素同位体比、マグネシウム/カルシウム比：Mg/Ca など)は非平衡であり、この原因は有孔虫が海水をそのまま石灰化に利用しているのではなく、生物として元素の取り込む・排出を行っているためであると考えられている。

(2) 生物学において：有孔虫は単細胞真核生物として祖先的な形質を残した系統であり、生体鉱化作用は共通祖先系から引き継がれていると考えられる。さらに、有孔虫の石灰質殻には結晶方位が異なる陶器質とガラス質の系統があり、各々の結晶の析出メカニズムは全く異なるため、石灰化に関連する細胞の物質輸送は有孔虫内で多様であると予測される。有孔虫は単一の細胞で殻形成を含む全ての代謝を担っており、生体鉱物化作用に関する独自の進化を遂げている可能性がある。

2. 研究の目的 (当初の目的)

本研究の目的は、①未知の石灰化関連遺伝子を探索し、②遺伝子の発現を可視化・定量化して飼育実験で確認し、③環境変化に対する遺伝子発現の応答を検証することによって、世界に先駆けて有孔虫の石灰化機構を担う分子機構を解明することである。

3. 研究の方法

有孔虫など単細胞真核生物は培養が困難である事が多く、ゲノム情報も乏しく、特定の代謝系を狙ったトランスクリプトーム解析を行う事が難しかった。しかし、本研究では底生有孔虫 *Ammonia beccarii* の持続的飼育に成功し、さらに、殻の形成は段階的な細胞の成長に伴うことを突き止めた。有孔虫の殻形成は、まずシストを形成して外界と遮断し、仮足を伸ばす。その後、原形質が成長して有機膜を形成し、その膜を基盤として炭酸塩が析出する(図1)。

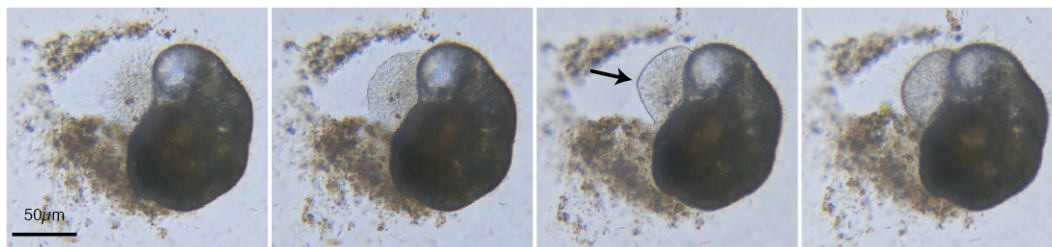


図1 殻を形成する様子 (矢印部分が有機膜) (Ujiie et al., in prep.)

そこで、細胞成長 (= 殻形成) 時と定常時各々の状態の個体から RNA を抽出し、トランスクリプトーム解析を行って殻形成時に高発現する遺伝子群を同定する方法を編み出した(図2)。

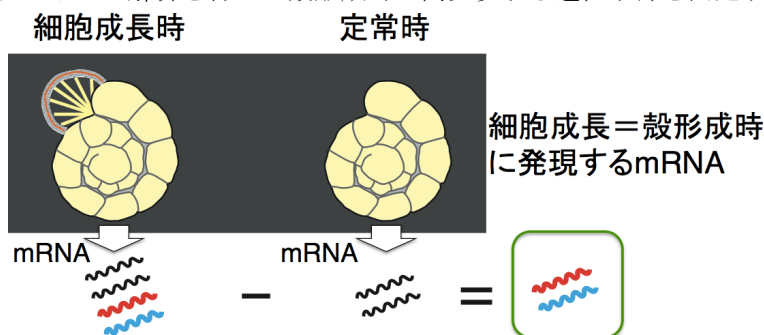


図2 殻形成/定常時の比較
青色・赤色で示す mRNA が、石灰化に関連する遺伝子群と考える。

リファレンスとなる定常時 100 個体の試料、殻形成時 9 個体、定常時 3 個体から各々 RNA を抽出し、次世代シーケンサー (MiSeq : イルミナ社) を用いてペアエンドリードの *de novo* 解析を行った。得られたコンティグについて Open Read Frame (ORF) の検索を行い、KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes) Automatic Annotation Server を用いてアノテーションを行った。アノテーションされた遺伝子から、殻形成時に高い発現を示す遺伝子について、KEGG pathway に基づいて代謝経路を推定した。

4. 研究成果

全試料から約 67M のペアエンドリードを得て、80 aa (amino acid) 以上の長さを持つ約 48,000 のコード配列が同定された。そのうち、殻形成時に高い発現を示す遺伝子群について、先行研究などの個体成長観察に基づき、①細胞成長、②カルシウムイオン (Ca²⁺) の輸送、③炭酸塩

(CaCO₃)の析出の3段階に着目して代謝機構を推定した。これら3つの段階で73遺伝子(内28遺伝子は統計上有意に発現)が重要な役割を果たす事がわかった。

(1) 細胞成長

有孔虫の仮足は、微小管(チューブリン)を軸としたアクチンフィラメントの網目構造で構成されている(Tyszka et al., 2019)。実際に、チューブリンやアクチンをコードする細胞骨格関連の遺伝子群(TUBA, TUBB, Arp2/3, ACTF, ACTB-G1)が高い発現を示した(図3)。同時に、細胞極性や増幅に関連する遺伝子も発現しており、細胞成長に関する代謝が確認された。

こうした細胞成長には、多くのエネルギーが必要である。有孔虫は他の真核生物に比べ細胞内のミトコンドリア数が多く、ATP(adenosine triphosphate)生成がエネルギー源になっていると考えられる。本研究では、殻形成時にATP生成に係るミトコンドリアの酸化還元担体に関連する遺伝子群(complexes I-Vなど)が高い発現を示すことがわかった。こうしたミトコンドリア

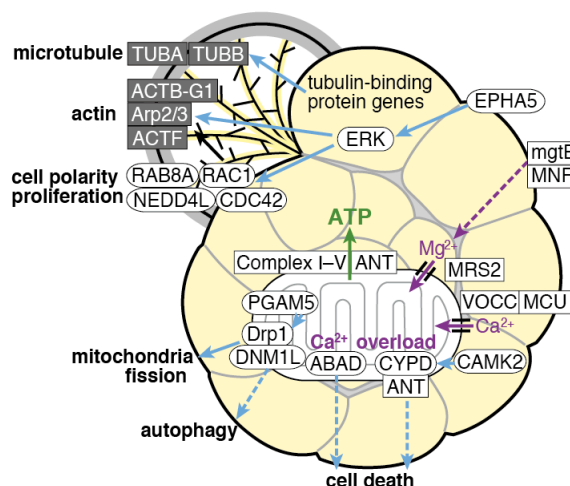


図3 細胞成長とミトコンドリア生成に係る代謝経路の概念図(Ujiie et al., in prep.)

このように、細胞の成長と必要エネルギーの確保が行われており、メリット・デメリットの表裏一体であるCa²⁺は重要な役割を果たしている。

(2) Ca²⁺の輸送

一般的に真核生物では、カルシウムによるシグナル伝達は様々な代謝調節・遺伝子発現など生理的に欠かせない(Berridge et al., 2000)。しかし、細胞質内のカルシウム濃度が高まるとアポトーシスを誘発するため、小胞体内にカルシウムを貯蔵することが認められている。有孔虫の細胞観察から、殻形成時に大量のカルシウム小胞体が存在し、殻形成場へ向かって移動していることがわかっている(Toyofuku et al., 2008; Frontalini et al., 2019)。トランスクリプトーム解析から、小胞体の形成を司る遺伝子群とその経路が推定され、小胞体へCa²⁺を導入する膜輸送体(CAXやSERCA)が検出された(図4)。Ca²⁺自体は、原形質膜上の輸送体(VOCCやP2RX5)によって細胞外から取り込まれ、カルモジュリンなど様々な細胞機能に影響を与えるタンパク質や、シグナル物質に使われている。さらに、先のカルシウム小胞体から、細胞質へCa²⁺を放出する輸送体(RYRs)やそれを細胞外へ排出する輸送体(NCXやPMCA)の高発現が確認された。このCa²⁺の排出機構が、殻形成場へのカルシウムイオンの供給源になると考えられる。

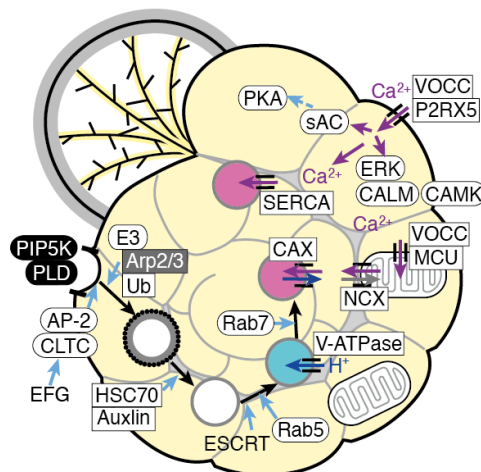


図4 小胞体の形成とCa²⁺の代謝経路の概念図(Ujiie et al., in prep.)

(3) CaCO₃の析出

炭酸塩を形成するCa²⁺の供給に対して、重炭酸イオン(HCO₃⁻)の供給はどのようにしているのか?本研究では、HCO₃⁻の代謝・排出に関連する酵素、膜輸送体を検出する事にも成功した。CO₂のガス分子は膜貫通しやすいが、水分子(H₂O)は特定の膜輸送体(AQP4)を必要とする。これらCO₂とH₂Oは、炭酸脱水素酵素(CA)によってHCO₃⁻とプロトン(H⁺)に変換され、HCO₃⁻は膜輸送体(PAT1)によって殻形成場へ排出される(図5)。

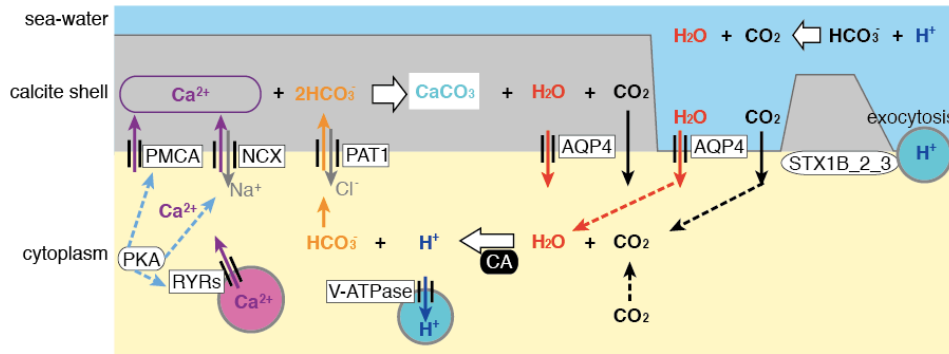


図5 殻形成に係る Ca^{2+} と HCO_3^- の代謝と排出機構 (Ujiie et al., in prep.)

HCO_3^- の代謝・排出経路は、他の石灰化する単細胞真核生物では検出されておらず、初めての事例となる。さらに、この知見は、地球化学の研究と大きく結びつく事になった。まず、細胞外つまり生息周辺環境から CO_2 と H_2O を取り込むが、 CO_2 は細胞内の代謝からも発生する。そのため、一般に有孔虫殻の安定酸素・炭素同位体比において、安定炭素同位体比はより環境との非平衡であることは、こうした生物代謝の影響に起因すると考えられる。また、 HCO_3^- の代謝において H^+ が排出される。これまでの細胞観察でも殻形成時に細胞周辺の pH が酸性に低下することから、細胞からの H^+ の排出し、この H^+ は海水中での HCO_3^- 変換に効果があると推測されていた (Toyofuku et al., 2017)。しかし、本研究から HCO_3^- は細胞内で代謝されることが解明され、炭酸脱水素酵素 (CA) の働きが鍵になることが示唆された。

このように、本研究は、有孔虫のバイオミネラリゼーションに関連する生理現象を包括的に捉える事により、石灰化の分子機構を明らかにすることに世界で初めて成功した。カルシウム伝達経路は、真核生物の共通祖先である eubacteria から受け継がれ、多細胞生物などでは細胞間の伝達に利用されている (Plattner and Verkhatsky, 2015)。しかし、真核生物が多様化する初期に分岐した有孔虫は、この代謝メカニズムを「細胞を大きくする」ことに応用したと考えられる。実際、有孔虫は数百 μm から時には数 cm サイズの細胞を持ち、単細胞生物としては異常なまでに大きい。また、本研究で使用した底生有孔虫 *A. beccarii* のロタリア目は、石炭紀から三畳紀に出現しており、奇しくも海洋のカルシウム濃度が低かった時代である (Sandberg, 1983)。大きな細胞を維持するためにカルシウムが必要であった有孔虫は、石灰化という手段でカルシウムの貯蓄を行ったとも考えられる。こうした有孔虫の石灰化に関する進化は、これまでの生物がなぜ「殻」を進化させたのかという命題について、新規の可能性を示唆するものである。

また、石灰化に関する遺伝子群の検出は、海洋温暖化や酸性化など、環境変化に対する生物応答を検証する上で、具体的な候補遺伝子を挙げる事ができる。これまで現象論的な検証 (例えば CO_2 量と殻の物理・化学的变化) のみであった環境-有孔虫間の研究を、遺伝子発現の違いなど異なる切り口で取り組む基盤を本研究は構築した。なお、本研究から発展した国際共同研究として、海洋汚染に対する有孔虫の生理的応答 (ストレス応答) に関する検証を行い、成果の第一報は Scientific Reports にて発表済みである (Ciacci et al., 2019)。

[引用文献]

- Tyszka, J., Bickmeyer, U., Raitzsch, et al. (2019) Form and function of F-actin during biomineralization revealed from live experiments on foraminifera. *PNAS*, doi:10.1073/pnas.1810394116.
- Berridge, M.J., Lipp, P., Bootman, M.D. (2000) The versatility and universality of calcium signaling. *Nat.Rev.Mol.Cell.Biol.*, 1(1): 11–21.
- Toyofuku, T., de Nooijer, L.J., Yamamoto, H., Kitazato, H. (2008), Real-time visualization of calcium ion activity in shallow benthic foraminiferal cells using the fluorescent indicator Fluo-3 AM, *Geochem.Geophys.Geosyst.*, 9, Q05005, doi:10.1029/2007GC001772.
- Frontalini, F., Losada, M. T., Toyofuku, T., et al. (2019). Foraminiferal ultrastructure: A perspective from fluorescent and fluorogenic probes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124, 2823–2850. doi:10.1029/2019JG005113
- Toyofuku, T., Matsuo MY, de Nooijer LJ, et al. (2017) Proton pumping accompanies calcification in foraminifera. *Nat.Comm.* doi:10.1038/ncomms14145.
- Plattner, H., Verkhatsky, A. (2015) The ancient roots of calcium signaling evolutionary tree. *Cell Calcium*, 57: 123–132.
- Sandberg, P. A. (1983). An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy. *Nature*, 305, 19–22.
- Ciacci, C., Grimmelpont, M., Corsi, I., et al. (2019) Nanoparticle-Biological Interactions in a Marine Benthic Foraminifer. *Scientific Reports* 9, 19441.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計11件（うち査読付論文 11件／うち国際共著 6件／うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Ciacci Caterina, Grimmelont Margot V., Corsi Ilaria, Bergami Elisa, Curzi Davide, Burini Debora, Bouchet Vincent M. P., Ambrogini Patrizia, Gobbi Pietro, Ujiie Yurika, Ishitani Yoshiyuki, Coccioni Rodolfo, Bernhard Joan M., Frontalini Fabrizio	4. 巻 9
2. 論文標題 Nanoparticle-Biological Interactions in a Marine Benthic Foraminifer	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 n/a~
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-56037-2	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 該当する

1. 著者名 Frontalini F., Losada M. T., Toyofuku T., Tyszka J., Golen J., Nooijer L., Canonico B., Cesarini E., Nagai Y., Bickmeyer U., Ikuta T., Tsubaki R., Besteiro Rodriguez C., Al Enezi E., Papa S., Coccioni R., Bijma J., Bernhard J. M.	4. 巻 124
2. 論文標題 Foraminiferal Ultrastructure: A perspective From Fluorescent and Fluorogenic Probes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Geophysical Research: Biogeosciences	6. 最初と最後の頁 2823 ~ 2850
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1029/2019JG005113	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 豊福 高志、長井 裕季子	4. 巻 46
2. 論文標題 海に住む単細胞性石灰化生物 有孔虫の殻形成	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本結晶成長学会誌	6. 最初と最後の頁 n/a~
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.19009/jjacg.46-3-02	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 Ujiie Yurika, Kimoto Katsunori, Ishimura Toyoho	4. 巻 14
2. 論文標題 Advanced approach to analyzing calcareous protists for present and past pelagic ecology: Comprehensive analysis of 3D-morphology, stable isotopes, and genes of planktic foraminifers	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 1-19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0213282	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 Kawahata Hodaka, Fujita Kazuhiko, Iguchi Akira, Inoue Mayuri, Iwasaki Shinya, Kuroyanagi Azumi, Maeda Ayumi, Manaka Takuya, Moriya Kazuyoshi, Takagi Haruka, Toyofuku Takashi, Yoshimura Toshihiro, Suzuki Atsushi	4. 巻 6
2. 論文標題 Perspective on the response of marine calcifiers to global warming and ocean acidification? Behavior of corals and foraminifera in a high CO2 world "hot house"	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Progress in Earth and Planetary Science	6. 最初と最後の頁 1-37
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40645-018-0239-9	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 Nagai Yukiko, Uematsu Katsuyuki, Chen Chong, Wani Ryoji, Tyszka Jaroslaw, Toyofuku Takashi	4. 巻 15
2. 論文標題 Weaving of biomineralization framework in rostraliid foraminifera: implications for paleoceanographic proxies	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biogeosciences	6. 最初と最後の頁 6773 ~ 6789
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5194/bg-15-6773-2018	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 Kuroyanagi Azumi, Toyofuku Takashi, Nagai Yukiko, Kimoto Katsunori, Nishi Hiroshi, Takashima Reishi, Kawahata Hodaka	4. 巻 34
2. 論文標題 Effect of Euxinic Conditions on Planktic Foraminifers: Culture Experiments and Implications for Past and Future Environments	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Paleoceanography and Paleoclimatology	6. 最初と最後の頁 54 ~ 62
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1029/2018PA003539	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 Charrieau Laurie M., Filipsson Helena L., Nagai Yukiko, Kawada Sachiko, Ljung Karl, Kritzberg Emma, Toyofuku Takashi	4. 巻 138
2. 論文標題 Decalcification and survival of benthic foraminifera under the combined impacts of varying pH and salinity	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Marine Environmental Research	6. 最初と最後の頁 36 ~ 45
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.marenvres.2018.03.015	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 Nagai Yukiko, Uematsu Katsuyuki, Wani Ryoji, Toyofuku Takashi	4. 巻 5
2. 論文標題 Reading the Fine Print: Ultra-Microstructures of Foraminiferal Calcification Revealed Using Focused Ion Beam Microscopy	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Frontiers in Marine Science	6. 最初と最後の頁 1-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmars.2018.00067	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 Nakajima Kimiko, Suzuki Monami, Nagai Yukiko, Izumida Kenta, Oaki Yuya, Toyofuku Takashi, Bijma Jelle, Nehrke Gernot, Raitzsch Markus, Tani Kenichiro, Imai Hiroaki	4. 巻 19
2. 論文標題 Hierarchical textures on aragonitic shells of the hyaline radial foraminifer Hoeglundina elegans	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 CrystEngComm	6. 最初と最後の頁 7191 ~ 7196
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1039/C7CE01870C	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 de Nooijer L. J., van Dijk I., Toyofuku T., Reichart G. J.	4. 巻 18
2. 論文標題 The Impacts of Seawater Mg/Ca and Temperature on Element Incorporation in Benthic Foraminiferal Calcite	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Geochemistry, Geophysics, Geosystems	6. 最初と最後の頁 3617 ~ 3630
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/2017GC007183	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

〔学会発表〕 計32件(うち招待講演 3件/うち国際学会 19件)

1. 発表者名 Ujiie Yurika, Ishitani Yoshiyuki, Ishii Shunichi, Nagai Yukiko, Takaki Yoshihiro, Toyofuku Takashi
2. 発表標題 Transcript assembly and quantification identify candidate genes for foraminiferal calcification
3. 学会等名 JpGU meeting 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 氏家由利香, 石谷佳之, 石井俊一, 長井裕季子, 高木義弘, 生田哲朗, 豊福高志
2. 発表標題 トランスクリプトーム解析に基づく有孔虫の石灰化分子機構
3. 学会等名 日本古生物学会2020年例会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石谷佳之, 久米慶太郎, 稲垣祐司
2. 発表標題 有孔虫 <i>Ammonia beccarii</i> のミトコンドリアに局在するDNA分子群
3. 学会等名 日本共生生物学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石谷佳之, 矢崎裕規, 氏家由利香, 稲垣祐司
2. 発表標題 有孔虫の大規模分岐年代推定
3. 学会等名 日本古生物学会2020年例会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takashi Toyofuku, Yukiko Nagai
2. 発表標題 Estimation of foraminiferal calcification process from live imaging and FIB-SEM approach
3. 学会等名 JpGU meeting 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊福高志, 長井裕季子
2. 発表標題 超微細構造などから推測される底生有孔虫Ammoniaの殻形成機序
3. 学会等名 第14回バイオミネラリゼーションワークショップ
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊福高志
2. 発表標題 微化石ができる最初の一步-ここまでわかった現生有孔虫の殻形成-
3. 学会等名 日本古生物学会2019年年会(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ujiie Yurika, Ishitani Yoshiyuki
2. 発表標題 Independent evolution between cell shape and shell materials in foraminifers
3. 学会等名 JpGU Meeting 2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ujiie Yurika, Ishitani Yoshiyuki, Ishii Shunichi, Nagai Yukiko, Takaki Yoshihiro, Toyofuku Takashi
2. 発表標題 Transcript assembly and quantification by RNA-seq identified candidate genes for foraminiferal biomineralization of Ammonia beccarii
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 氏家由利香, 石谷佳之, 石井俊一, 長井裕季子, 高木義弘, 豊福高志, 生田哲朗
2. 発表標題 有孔虫の炭酸塩の殻形成に関する分子機構 - トランスクリプトーム解析から -
3. 学会等名 バイオミネラリゼーション研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 氏家由利香, 石井俊一, 石谷佳之, 高木義弘, 細将貴, Salvatore Cosentino, 岩崎涉
2. 発表標題 有孔虫における殻形成機構の解明 - 石灰化のブラックボックスを開く -
3. 学会等名 新学術領域研究 先進ゲノム解析研究推進プラットフォーム 先進ゲノム支援 拡大班会議
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ishitani Yoshiyuki, Ujiie Yuriika, Yazaki Euki, Toyofuku Takashi, Nagai Yukiko, Inagaki Yuji
2. 発表標題 Phylogenomic approach to the early evolution of Foraminifera
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Esme Geerken, Lennart de Nooijer, Takashi Toyofuku, Anne Roepert, Lubos Polerecky, Gert-Jan Reichart
2. 発表標題 Calcite precipitation rate in foraminiferal calcite and impact on element incorporation
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takashi Toyofuku, Miki Y. Matsuo, Lennart Jan de Nooijer, Yukiko Nagai, Tetsuro Ikuta
2. 発表標題 Proton pumping accompanies calcification in foraminifera
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yukiko Nagai, Takashi Toyofuku, Chong Chen, Katsunori Uematsu
2. 発表標題 Formation Process of Organic membrane within calcareous test and early calcium carbonate deposition of benthic foraminifera Ammonia
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Lennart de Nooijer, Takashi Toyofuku, Gert-Jan Reichart
2. 発表標題 Foraminiferal calcification and CO ₂
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Fabrizio Frontalini, Maria Teresa Losada, Takashi Toyofuku, Jaroslaw Tyszka, Jan Golen, Lennart de Nooijer, Barbara Canonico, Erica Cesarini, Yukiko Nagai, Tetsuro Ikuta, Remi Tsubaki, Stefano Papa, Rodolfo Coccioni, Jelle Bijma, Joan M. Bernhard
2. 発表標題 Foraminiferal ultrastructure: a perspective from fluorescent and fluorogenic probes
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Laurie Charrieau, Helena Filipsson, Yukiko Nagai, Sachiko Kawada, Karl Ljung, Emma Kritzberg, Takashi Toyofuku
2. 発表標題 Combined impacts of ocean acidification and desalination: culture experiments on the coastal species <i>Ammonia</i> sp. and <i>Elphidium crispum</i>
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Toyofuku Takashi
2. 発表標題 Fantastic voyage to the cellular functions of foraminiferal chamber formation
3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera (FORAMS 2018) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Toyofuku Takashi, Nagai Yukiko, Kimono Katsunori, Sasaki Osamu
2. 発表標題 Test density of <i>Ammonia</i> sp. under variable pH
3. 学会等名 JpGU meeting 2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nagai Yukiko, Toyofuku Takashi,
2. 発表標題 Ultra-microstructures of foraminiferal calcification observed using focused ion beam microscopy
3. 学会等名 JpGU meeting 2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 氏家 由利香, 石村 豊穂, 木元 克典
2. 発表標題 浮遊性有孔虫 1 個体による同時 3 要素 (遺伝子・形態・同位体) の分析法の新規開発
3. 学会等名 JpGU-AGU Joint Meeting
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 氏家 由利香, 石谷 佳之
2. 発表標題 原生物・有孔虫の殻は当てにならないのか?
3. 学会等名 日本進化学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ujiie, Y., Ishimura, T., Kimoto, K.
2. 発表標題 Synthetical Analysis for Morphology, biological Species, and stable Isotopes (SAMS1) of single-cell planktonic foraminifer
3. 学会等名 AGU Fall meeting (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 石谷佳之
2. 発表標題 “いがい” と流されない海の原生物
3. 学会等名 原生物学会 & 共生生物学会合同シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ishitani, Y.
2. 発表標題 Molecular marker to identify radiolarian species -toward establishment of paleo-environmental proxy-
3. 学会等名 AGU Fall Meeting (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Toyofuku, T., Nagai, Y.
2. 発表標題 Various imaging approaches revealing the secrets of foraminiferal calcification process
3. 学会等名 15th Meeting of the International Association of Radiolarists (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Toyofuku, T., Matsuo, Y. M., de Nooijer, J. L., Ikuta, T., Nagai, Y.
2. 発表標題 Proton transportation of foraminifera for calcification
3. 学会等名 14th International Symposium on Biomineralization (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kawano, J., Toyofuku, T., Nishimura, K., Nagai, Y., Kawada, S., Teng, H., Nagai, T.
2. 発表標題 Visualization of pH distribution around dissolving/growing calcium carbonate crystals in inorganic solution: a baseline to understand vital effect in biomineralization
3. 学会等名 14th International Symposium on Biomineralization (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Izumida, K., Takasaki, M., Nagai, Y., Okai, Y., Naito, K., Tanaka, Y., Toyofuku, T., Imai, H.
2. 発表標題 Structure analysis and property evaluation of spines of planktonic foraminifera
3. 学会等名 14th International Symposium on Biomineralization (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Nagai, Y., Uematsu, K., Toyofuku, T.
2. 発表標題 Soft and hard tissue simultaneous observation on site of calcification in calcareous foraminifera. 14th International Symposium on Biomineralization
3. 学会等名 14th International Symposium on Biomineralization (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Toyofuku, T.
2. 発表標題 Magical Proton Usage on Calcification of Ammonia beccarii -Acidify Environment to Realize Favorable pH at Calcification Site-
3. 学会等名 JpGU-AGU Joint meeting 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 石谷佳之、土屋正史	4. 発行年 2018年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 152
3. 書名 アメーバのはなし	

1. 著者名 Fitzer, S.C., Chan, V.B.S., Meng, Y., Chandra Rajan, K., Suzuki, M., Not, C.A., Toyofuku, T., Falkenberg, L., Byrne, M., Harvey, B.P., De Wit, P., Cusak, M., Gao, K.S., Taylor, P., Dupont, S., Hall-Spencer, J., Vengatesen, T.	4. 発行年 2019年
2. 出版社 CRC Press	5. 総ページ数 442
3. 書名 Oceanography and Marine Biology: An annual Review	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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	豊福 高志 (Toyofuku Takashi) (30371719)	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(超先鋭技術開発プログラム)・主任研究員 (82706)	
研究 分担者	石谷 佳之 (Ishitani Yoshiyuki) (60772043)	筑波大学・計算科学研究センター・研究員 (12102)	
研究 分担者	生田 哲朗 (Ikuta Tetsuro) (80584846)	国立研究開発法人海洋研究開発機構・地球環境部門(海洋生物環境影響研究センター)・技術研究員 (82706)	
研究 協力者	石井 俊一 (Ishii Shunichi)		
連携 研究者	高木 善弘 (Takaki Yoshihiro) (10399561)	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(超先鋭研究プログラム)・主任研究員 (82706)	