

令和 2 年 5 月 24 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03715

研究課題名(和文) 膜と脂質からみた色素体細胞内共生説の根本的再検討と宿主主導説の構築

研究課題名(英文) Re-examination of the endosymbiotic theory of organelle origin

研究代表者

佐藤 直樹 (Sato, Naoki)

東京大学・大学院総合文化研究科・名誉教授

研究者番号：40154075

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,800,000円

研究成果の概要(和文)：オルガネラ起源に関する細胞内共生説に関して、主に色素体の起源について、比較ゲノム解析、系統解析、脂質代謝解析などにより検討した。色素体の膜脂質の合成系の大部分の酵素の起源はシアノバクテリアではないが、光合成や遺伝子発現系の成分の大部分はシアノバクテリア由来と推定された。それでも、起源となるシアノバクテリアの系統は一つではなく、複雑な状況が判明した。また、ポーリネラのクロマトフォアがほぼ完全にシアノバクテリアの脂質代謝系を保存しているものの、光合成産物が速やかに細胞質に送られて宿主側の脂質合成に使われることを明らかにした。色素体の成立には多数の遺伝子導入があったと考えられる宿主主導説を提案した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

細胞小器官の細胞内共生起源は、現在では、生物教科書にも広く取り上げられている説であるが、歴史を調べると、その根拠は希薄である。また、葉緑体やミトコンドリアのタンパク質の詳細な系統解析の結果は、さまざまな生物からの多様な遺伝子導入を示唆している。こうした点から、単純な細胞内共生が細胞小器官の起源であるとする説はもはや維持することはできないと考えられる。本研究は主に葉緑体をターゲットとしたものであるが、ミトコンドリアについても同様の考え方が世界の研究者から提示されている。そのため、宿主主導説は今後、単純な細胞内共生説に代わる基本的な考え方になると期待され、その社会的な影響は大きい。

研究成果の概要(英文)：The endosymbiotic theory of organelle origin was re-analyzed by phylogenetic analysis based on comparative genomics, as well as lipid metabolic analysis. Many of the enzymes involved in the synthesis of membrane lipids were found to originate from non-cyanobacterial organisms, whereas most components of photosynthesis and gene expression system originated from cyanobacteria. However, there are at least three origins within the cyanobacterial clade. We also found that the chromatophores of *Paulinella* retain the complete pathway of cyanobacterial lipid biosynthesis, but that the photosynthates are rapidly forwarded to the cytoplasmic compartment for the synthesis of lipids in endoplasmic reticulum. Therefore, chloroplasts have an evolutionary history different from that of chromatophores. I propose the theory of "host-directed formation of chloroplasts" that involved many gene transfers from many organisms, not just cyanobacteria.

研究分野：進化

キーワード：細胞内共生説 宿主主導説 色素体 クロマトフォア 脂質合成

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

オルガネラの細胞内共生説は、もともと 1905 年にメレシコフスキーによって、色素体(葉緑体)の細胞内共生起源が提唱されたのに始まる。このときすでに、当時藍藻と呼ばれたシアノバクテリアが原始的真核細胞に入り込み、オルガネラ化して色素体になったと考えられた。その後、ミトコンドリアに関しても類似の説が示されていたが、決定的な根拠が乏しく、その検証は 1980 年代を待つことになる。酸素を発生する光合成のしくみ自体は、すべての植物・藻類とシアノバクテリアで基本的に共通である。この共通のしくみは生物の進化の過程でただ一度だけ出現し、あらゆる光合成生物(ここでは嫌気的光合成は扱わない)に共有されている。そのため、マーキュリスなどによる 1960 年代後半からの細胞内共生説提出当時においても、シアノバクテリアと色素体の直列的系統関係を疑う余地はなかった。従って問題は、色素体をもつ細胞の色素体以外の部分の起源であった。マーキュリスの巧みさは、それまでの考え方を、シアノバクテリアから紅藻、緑藻、陸上植物への細胞としての直線的進化系列(連続説)と見なし、それを否定したことであった。しかし、色素体を主人公にして考えれば、宿主が取り囲んできただけで、光合成のしくみの連続性という系統関係に疑いはなく、上のような進化系列も後付けで想定されたものに過ぎなかった。それを細胞学的事実として、具象的に細胞の共生の姿を図示して、真核・原核の断絶の見地から強調したために、従来の説を否定して、共生による進化を新たに唱えたように見えたのである。系統関係と細胞学過程との二重構造にもともと曖昧さがあり、それは現在でも変わっていない。

私は、光合成生物の脂質合成系を長年にわたり研究してきたが、特に、シアノバクテリアの糖脂質合成系の解明を行ってきた。もともと C14 を使うトレーサー実験により代謝経路を推定していたが、*mgdA* が栗井らによって同定された後、*dgdA* と *mgdE* の同定に成功した。さらに C13 を用いた詳細なトレーサー実験の結果、実際にこの系により物質が流れていることを証明できた。その結果わかってきたことは、光合成膜の主成分として、MGDG と DGDG というガラクトースをそれぞれ 1 個、2 個含む糖脂質が、シアノバクテリアでも色素体でも共通に存在するものの、その合成経路はまったく独立の酵素系であるということである。つまり、細胞内共生が起きたとして、色素体の膜の同じ成分を合成するしくみを、宿主側が独立に提供したことになる。誤解されやすいが、シアノバクテリアの遺伝子が核に移行した(EGT)のではなく、まったく別の酵素が使われることが不思議な点である。

色素体のような完全なオルガネラに対して、オルガネラ化の途上にあると思われる多くの例が知られ、なかでも根足類 *Paulinella chromatophora* がもつ構造体はシアノバクテリア共生の例と見なされてクロマトフォアと呼ばれている。一部の遺伝子が核に移行していることはわかっているので、独立することは不可能である。しかし、上述の脂質合成系は完全にクロマトフォアのゲノムに保存されており、膜形成は宿主に依存せずに行えるはずであるが、証明はまだである。

### 2. 研究の目的

本研究では、植物・藻類の色素体の他にクロマトフォアも研究対象として、特に膜や脂質に注目し、色素体自身でできることと、色素体から核に移動した遺伝子(EGT)、宿主から独自に供給されるもの、色素体にあると思われるながら実はそうではないものなどを区別して洗い出すことにより、色素体の細胞内共生説の批判的検証を行うとともに、自律的膜形成能力をもった宿主が主導した、共生体ゲノム・遺伝子発現系を取り込むことによるオルガネラ形成という仮説を構築することを目的とする。

### 3. 研究の方法

シアノバクテリアと色素体・クロマトフォアの連続性と不連続性を整理するため、新規ゲノム配列の決定、比較ゲノム解析、大規模系統解析、脂質合成系の実験的解析などをおこなった。系統解析では、研究室の Linux または macOS コンピュータのみならず、東京大学医科学研究所ヒトゲノムセンターのスーパーコンピュータも活用した。詳細は、個別の論文を参照のこと。

### 4. 研究成果

#### 1. 主要標的生物のドラフトゲノム配列の取得と比較ゲノム解析

当初の計画では、*Paulinella chromatophora*、*Cyanophora paradoxa*、*Mesostigma viride* など、色素体・クロマトフォア成立史における基幹生物のゲノム配列を解析することを目論んだが、最初の二つについては、ある程度利用できる配列が公表されたので、*M. viride* について、MiSeq による解析を行い、データベースに登録した。

比較ゲノム解析は、すでに開発していた Gclust データベースをもとに行った。色素体の膜脂質を合成する主要な酵素の相同クラスタを抽出し、それに基づいて、新規にゲノム解読がなされた生物も含め、オーソログの配列を整えた。これを利用して、系統解析を行った。基本的に、LG モデルを利用して最尤法とベイズ法による系統樹を作成し、距離の長い配列や N 末端と C 末端の不揃い部分の除去などを行いながら、二つの計算法で矛盾の少ない系統樹を得るようにした。

## 2. ペプチドグリカン合成系の詳細な系統解析

細菌のペプチドグリカン合成系を構成する酵素群とそれに対応する藻類・植物の酵素群の推定アミノ酸配列を、Gclust の相同クラスタをもとにして取得し、網羅的な系統解析を行った。その結果、調べた 10 種類の酵素のうち、8 種類については、植物・藻類の酵素は、シアノバクテリア起源ではなく、また、残る 2 種類の酵素も、一次共生以後にシアノバクテリアから導入されたことがわかった。*Mesostigma viride* のゲノム解析からは、いくつかのペプチドグリカン合成系の酵素が同定できたが、起源は上と同様であった。

## 3. 色素体膜脂質合成系遺伝子の同定と詳細な系統解析

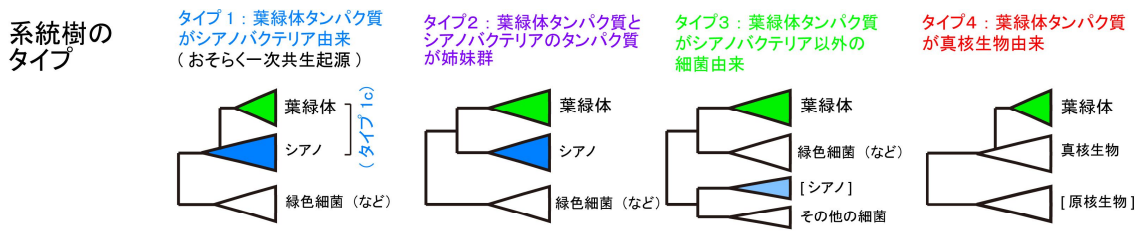
色素体膜を構成する脂質をつくるためのアシルトランスフェラーゼと PA ホスファターゼの起源について、同様の手法により系統解析を行った。その結果、植物・藻類の色素体に存在すると考えられる 1 段階目のアシルトランスフェラーゼ(ATS1)は、基本的には植物・藻類にだけ存在し、原核生物で唯一ホモログが存在するクラミジア属のものは、後から導入されたと考えられた。二段階目のアシルトランスフェラーゼ(ATS2)は、植物・藻類のものがシアノバクテリア起源ではなく、真核生物固有のものだが、緑色細菌にもホモログが存在するものと推定された。PA ホスファターゼは、真核・原核で完全に系統が分かれ、植物・藻類の葉緑体のものは、真核生物起源と考えられた。これらの結果から、従来、葉緑体の脂質合成系は原核経路と呼ばれていたが、この呼称は不適切であることが判明した。

植物と藻類の色素体における脂肪酸と脂質の合成系に関して、この他の酵素についても詳細な系統解析を行い、シアノバクテリア由来のものがきわめて少ないことを明らかにした。確実にシアノバクテリア由来と考えられるのは、脂質合成系では、紅藻の DGDG 合成酵素 *dgdA* と CDP-DAG 合成酵素 *CDS* だけであった。脂肪酸合成系では、アセチル CoA カルボキシラーゼの A, B, D サブユニット、脂肪酸合成酵素の *FabG* と *ACP*、それに紅藻の *FabI*, *FabH*、および、いくつかの脂肪酸不飽和化酵素であった。さらにシアノバクテリアの祖先由来と推定される系統樹が得られる場合があった。*SQDG* 合成酵素 *SQD1, 2* などである。

## 4. 色素体のさまざまな機能に関わる遺伝子の由来の推定

この他にも、色素体の遺伝子発現系に関わる RNA ポリメラーゼのサブユニット、リボソームタンパク質、光合成関連タンパク質、炭素固定系酵素群、分裂因子などについても系統解析を行い、その結果を表 1 にまとめた。

表 1 色素体とシアノバクテリアのタンパク質の関係 (『光合成研究』の解説より)



膜脂質合成	<i>DgdA</i> *, <i>CDS4/5</i>	<i>SQD2</i> , <i>SQD1</i> [G]	<i>ATS1</i> , <i>ATS2</i> , <i>MGD1</i> , <i>DGD1</i> , <i>PGPS</i> [RG], <i>SQD1</i> [R]	<i>PGPP</i> , <i>LPP</i>
脂肪酸合成	<i>AccA</i> [RG], <i>AccB</i> [RG], <i>AccD</i> *, <i>ACP</i> * [R], <i>ACPI</i> [G], <i>FabG</i> , <i>FabI</i> [R], <i>FabH</i> *[R], <i>FAD6</i> , <i>FAD7</i>	<i>AccC</i> [RG], <i>FabZ</i> , <i>FabI</i> [G], <i>FabH</i> [G]	<i>FabD</i> [RG], <i>FabF</i> , <i>SAD</i>	<i>FAD4</i>
ペプチドグリカン合成	<i>MurA</i> , <i>PBP</i> *[いくつかの緑藻]	<i>MraY</i>	<i>MurB</i> , <i>MurC</i> , <i>MurD</i> , <i>MurE</i> , <i>MurF</i> , <i>MurG</i> , <i>Ddl</i> , <i>PBP</i>	
分裂	<i>MinD</i>	<i>FtsZ</i>	<i>MinE</i>	
遺伝子発現など ハウスキーピング	<i>rRNA</i> *, <i>リボソームタンパク質</i> *, <i>RpoA</i> *, <i>ハウスキーピング・タンパク質</i> , <i>Tic20</i> , (( <i>GyraseA</i> ))	<i>GyraseB</i> , <i>DnaB</i> *[R], <i>DnaG</i> *[R], <i>TOP1</i> [R], (( <i>RpoB</i> *, <i>C1+C2</i> *))	<i>RNaseH</i> , <i>TOP1</i> [G], <i>Pol I 5'→3' ex</i>	<i>DNA</i> ポリメラーゼ ( <i>POP</i> ), <i>SSB</i>
光合成	<i>NdhA</i> *, <i>B</i> *, <i>F</i> *, <i>H</i> *, <i>K</i> * ( <i>NdhG</i> *, <i>I</i> *), <i>HemY</i> (1c) 光合成タンパク質 ( <i>PsaA</i> , <i>B</i> など)	<i>NdhC</i> *, <i>E</i> * [ストレプト植物]		
炭素固定	<i>RbcL</i> *[G], <i>TKL</i> , <i>GAPDH</i> , <i>PRK</i>	<i>PGK</i> , <i>RPE</i>	<i>RbcL</i> *[R]	<i>TPI</i> , <i>FBA</i> , <i>FBP</i> , <i>SBP</i> , <i>RPI</i>

(タイプ5) 葉緑体にホモログのないシアノバクテリアタンパク質: *MgdA*, *MgdE*

その結果、色素体タンパク質とシアノバクテリアのホモログの間の関係には主に 4 つのタイプがあることがわかった。

- タイプ1: 色素体とシアノバクテリアが単系統
- タイプ2: 色素体とシアノバクテリアが姉妹群
- タイプ3: 色素体とシアノバクテリアが別系統

#### タイプ4：色素体は真核生物のクレードに含まれる

この系統解析からわかるのは、色素体の脂質やペプチドグリカンの合成に関わる酵素の大部分に加えて、多くの色素体タンパク質が、シアノバクテリアとは別起源のタンパク質であることである。さらに、詳しい解析の結果、シアノバクテリア由来の色素体タンパク質にも、起源となるシアノバクテリア系統に3通りあり、リボソームタンパク質・リボソーム RNA などを含む大多数の由来とは異なる由来をもつものには、RbcL や PsaA/B など、葉緑体のシアノバクテリア起源を支持する代表的なタンパク質があった（図1）。

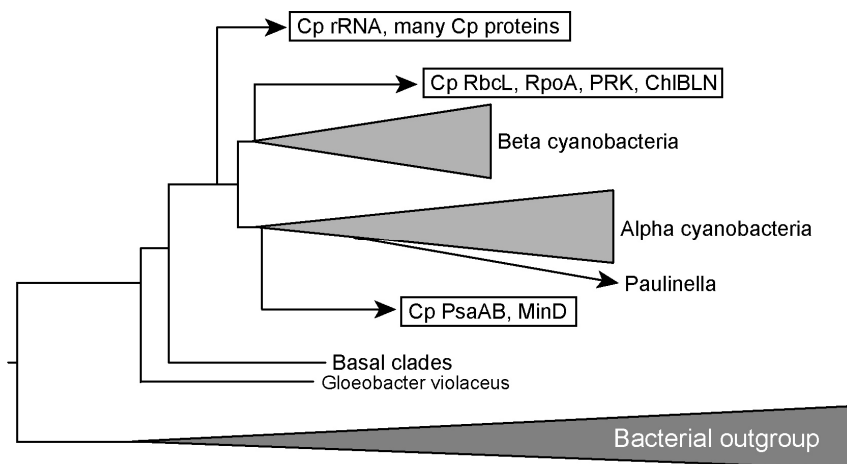


図1 シアノバクテリア起源の色素体タンパク質の多様な由来（Sato 2020 より）

この解析結果は、従来考えられてきたように、色素体がシアノバクテリアによるただ一回の単純な細胞内共生によって生じたとは考えにくいことを示している。私の解釈としては、シアノバクテリアからの光合成や遺伝子発現系への寄与は大きいものの、色素体機能特に膜の合成に関しては、真核宿主が予め必要な酵素を獲得していたと考えるのが妥当と思われる。多くの研究者は、シアノバクテリアの細胞内共生のあとで、脂質合成系やペプチドグリカン合成系の酵素が別の起源の酵素と入れ替わったと考えるが、ペプチドグリカン合成系は別として、ここで解析した酵素の大部分は、紅藻系統と緑色系統に共通であり、そのため、両系統が分岐する以前にすでにシアノバクテリア由来ではない酵素が働いていたことになる。シアノバクテリア由来の酵素から推定される色素体の起源が約15億年前で、緑色・紅藻系統の分岐はその約1億年後である。この短い期間の間に多くの合成系酵素が入れ替わったと考えるのか、それとも、そもそもシアノバクテリアからの遺伝子導入以前から、これらの酵素が存在していたと考えるのか、いずれかであり、どちらかと言えば、後者を考える方が妥当と思われる。それは、後述べる根足類のクロマトフォアの起源が約1億年前であり、シアノバクテリア由来のゲノムが大部分残存して機能していることから推察される。

#### 5. 根足類の脂質分析と脂質代謝における細胞内共生の評価

*Paulinella chromatophora* のゲノム情報と *P. micropora* のラベル実験に基づき、シアノバクテリアと全く同じ脂質合成系がクロマトフォアにコードされ、実際に機能していることがわかった。*P. micropora* の細胞の脂質分析を行い、特に、DGCC と呼ばれる、ホスファチジルコリン(PC)のリン酸部分がグリオキシル酸に代わった脂質の存在を明らかにした。この脂質はこれまで海藻類では検出されていたが、淡水産のしかも藻類とは別系統の生物で発見されたことになる。

ラベル実験の結果、クロマトフォアにおける光合成によって固定された有機物が速やかに細胞質に移動して、PCやトリアシルグリセロール(TAG)の合成に使われることも明らかになった。この事実は、クロマトフォアはシアノバクテリアとそっくりのものであるものの、独立した存在ではなく、細胞全体の代謝系に組み込まれていることを示している。この研究成果は *Plant & Cell Physiology* 誌に掲載され、Editor's choice に選ばれた。

クロマトフォアの起源は約1億年前のシアノバクテリアによる細胞内共生と考えられているが、すでに外膜がなくなり、代謝的な統合も進んでいる。外国の研究では、細菌由来の多数の宿主遺伝子の産物がクロマトフォアで機能していることも示されており、細胞内共生以前から準備が進められていた可能性がある。

#### 6. 色素体形成の宿主主導説

以上の研究結果をもとに、色素体形成過程を、多数の外来遺伝子の導入によって説明することが適当だと考え、宿主主導説を提案した。これは和文と英文の著書や、和文の解説でも発表された（図2）。

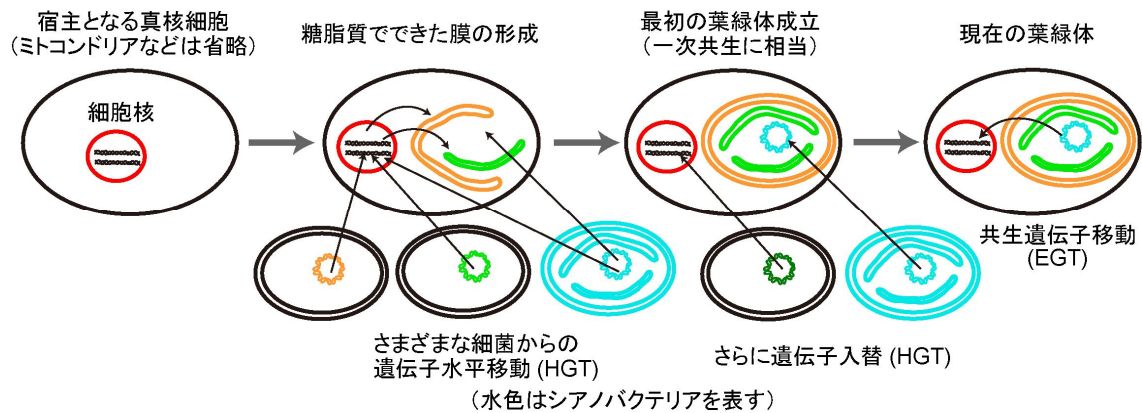


図2 宿主主導説を表す説明図（『光合成研究』の解説より）

糖脂質合成系に関するクロマトフォアと色素体の違いに関する考察として、糖脂質も DGCC も、リン酸欠乏条件下での生存に有利と考えられる。植物・藻類の場合、予め糖脂質合成系を獲得していて、それを使ってつくった膜系の中に、シアノバクテリア由来の成分を閉じ込めて光合成ができるようにしたと考えられる。これに対し、根足類は DGCC を持っていることで、糖脂質合成系を獲得することがなく、そのため、クロマトフォアにはシアノバクテリア由来の糖脂質合成系がそのまま残っていると解釈することができる。

## 7. そのほかの研究成果

### (1) シアネラの脂質分析

以前にはシアネラとして、シアノバクテリアがそのまま共生していると考えられた *Cyanophora paradoxa* と陸上植物の一番祖先に近いとされる緑藻 *Mesostigma viride* についても、詳細な脂質分析を行い、前者については代謝解析も行った。その結果、これらは普通の葉緑体と同等と考えられることを再確認した。

### (2) クラミドモナスの脂質顆粒の局在とシアノバクテリアにおける TAG の欠如

これまでクラミドモナスでは、特定の条件下で蓄積する脂質顆粒が細胞質だけでなく、葉緑体にも存在すると報告されてきたが、共焦点蛍光顕微鏡による立体構築と電子顕微鏡による詳細な観察の結果、葉緑体に脂質顆粒が存在するという確たる証拠は存在しないことを示した。

*Synechocystis* sp. PCC 6803 から TAG と同等の移動度を示す脂質を精製したが、質量分析 (TOF-MS, GC/MS) や核磁気共鳴 (1H, 13C) などの測定を行った結果、この物質は TAG ではないことがはっきりした。私の研究室で調べたシアノバクテリアに TAG は存在しないと考えられるが、つい最近、特殊な条件下でシアノバクテリアに TAG が存在するという報告が出されたため、さらに検討が必要となっている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計22件（うち査読付論文 20件 / うち国際共著 1件 / うちオープンアクセス 10件）

1. 著者名 Sato Naoki, Yoshitomi Toru, Mori-Moriyama Natsumi	4. 巻 61
2. 論文標題 Characterization and Biosynthesis of Lipids in Paulinella micropora MYN1: Evidence for Efficient Integration of Chromatophores into Cellular Lipid Metabolism	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 869 ~ 881
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa011	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 Yoshitomi Toru, Kaminaga Saeko, Sato Naoki, Toyoshima Masakazu, Moriyama Takashi, Yoshimoto Keitaro	4. 巻 61
2. 論文標題 Formation of Spherical Palmelloid Colony with Enhanced Lipid Accumulation by Gel Encapsulation of Chlamydomonas debaryana NIES-2212	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 158 ~ 168
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz188	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 Sato Naoki	4. 巻 133
2. 論文標題 Complex origins of chloroplast membranes with photosynthetic machineries: Multiple transfers of genes from divergent organisms at different times or a single endosymbiotic event?	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 15 ~ 33
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-019-01157-z	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 佐藤直樹	4. 巻 29
2. 論文標題 光合成は葉緑体の細胞内共生説を支持するのか 最近の知見から	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 212 ~ 220
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 Mori Natsumi、Moriyama Takashi、Sato Naoki	4. 巻 9
2. 論文標題 Uncommon properties of lipid biosynthesis of isolated plastids in the unicellular red alga <i>Cyanidioschyzon merolae</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 FEBS Open Bio	6. 最初と最後の頁 114 ~ 128
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/2211-5463.12551	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 Sato Naoki、Sato Kaoru	4. 巻 462
2. 論文標題 Statistical analysis of word usage in biological publications since 1965: Historical delineation highlighting an emergence of function-oriented discourses in contemporary molecular and cellular biology	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology	6. 最初と最後の頁 293 ~ 303
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jtbi.2018.11.017	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 Moriyama Takashi、Mori Natsumi、Nagata Noriko、Sato Naoki	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Selective loss of photosystem I and formation of tubular thylakoids in heterotrophically grown red alga <i>Cyanidioschyzon merolae</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Photosynthesis Research	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11120-018-0603-z	査読の有無 無
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 Sato Naoki	4. 巻 167
2. 論文標題 “Life-bearing molecules” versus “life-embodying systems”: Two contrasting views on the what-is-life (WIL) problem persisting from the early days of molecular biology to the post-genomic cell- and organism-level biology	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biosystems	6. 最初と最後の頁 24 ~ 32
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.biosystems.2018.04.001	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 Tajima Naoyuki, Kanesaki Yu, Sato Shusei, Yoshikawa Hirofumi, Maruyama Fumito, Kurokawa Ken, Ohta Hiroyuki, Nishizawa Tomoyasu, Asayama Munehiko, Sato Naoki	4. 巻 6
2. 論文標題 Complete Genome Sequence of the Nonheterocystous Cyanobacterium Pseudanabaena sp. ABRG5-3	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genome Announcements	6. 最初と最後の頁 e01608 ~ 17
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/genomeA.01608-17	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 Toyoshima Masakazu, Sato Naoki	4. 巻 164
2. 論文標題 Optimization of triacylglycerol and starch production in Chlamydomonas debaryana NIES-2212 with regard to light intensity and CO2 concentration	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Microbiology	6. 最初と最後の頁 359 ~ 368
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1099/mic.0.000603	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 Moriyama Takashi, Toyoshima Masakazu, Saito Masakazu, Wada Hajime, Sato Naoki	4. 巻 176
2. 論文標題 Revisiting the Algal "Chloroplast Lipid Droplet": The Absence of an Entity That Is Unlikely to Exist	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1519 ~ 1530
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.17.01512	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 Hirashima Takashi, Toyoshima Masakazu, Moriyama Takashi, Sato Naoki	4. 巻 86
2. 論文標題 Evolution of the Phosphatidylcholine Biosynthesis Pathways in Green Algae: Combinatorial Diversity of Methyltransferases	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Molecular Evolution	6. 最初と最後の頁 68 ~ 76
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00239-017-9826-4	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 佐藤直樹	4. 巻 28
2. 論文標題 微細藻類における脂質顆粒葉緑体局在説をめぐって	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 5~13
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 N. Sato and H. Takano	4. 巻 130
2. 論文標題 Diverse origins of enzymes involved in the biosynthesis of chloroplast peptidoglycan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 J. Plant Res	6. 最初と最後の頁 635-645
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-017-0935-3	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 T. Hirashima, M. Toyoshima, T. Moriyama, Y. Nakamura and N. Sato	4. 巻 488
2. 論文標題 Characterization of phosphoethanolamine-N-methyltransferases in green algae.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Biochem. Biophys. Res. Commun	6. 最初と最後の頁 141-146
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2017.05.026	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 N. Sato	4. 巻 434
2. 論文標題 Revisiting the theoretical basis of the endosymbiotic origin of plastids in the original context of Lynn Margulis on the origin of mitosing, eukaryotic cells.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 J. Theor. Biol.	6. 最初と最後の頁 104-113
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jtbi.2017.08.028	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 Sato, N., Awai, K.	4. 巻 9
2. 論文標題 "Prokaryotic Pathway" is not prokaryotic: Noncyanobacterial origin of the chloroplast lipid biosynthetic pathway revealed by comprehensive phylogenomic analysis.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Genome Biol. Evol	6. 最初と最後の頁 3162-3178
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evx238	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 Hirashima, T., Toyoshima, M., Moriyama, T., Sato, N.	4. 巻 86
2. 論文標題 Evolution of the phosphatidylcholine biosynthesis pathways in green algae: Combinatorial diversity of methyltransferases.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 J. Mol. Evol.	6. 最初と最後の頁 68-76
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00239-017-9826-4	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 T. Moriyama, M. Toyoshima, M. Saito, H. Wada and N. Sato	4. 巻 176
2. 論文標題 Revisiting the algal "chloroplast lipid droplet": the absence of an entity that is unlikely to exist.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Physiol.	6. 最初と最後の頁 1519-1530
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.17.01512	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 Toyoshima, M., Sato, N.	4. 巻 164
2. 論文標題 Optimization of triacylglycerol and starch production in <i>Chlamydomonas debaryana</i> NIES-2212 with regard to light intensity and CO2 concentration.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Microbiology	6. 最初と最後の頁 359-368
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1099/mic.0.000603	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 Tajima, N., Kanesaki, Y., Sato, S., Yoshikawa, H., Maruyama, F., Kurokawa, K., Ohta, H., Nishizawa, T., Asayama, M. Sato, N.	4. 巻 6
2. 論文標題 Complete genome sequence of the non-heterocystous cyanobacterium Pseudanabaena sp. ABRG5-3.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genome Annotations	6. 最初と最後の頁 e01608-17
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/genomeA.01608-17	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 佐藤直樹	4. 巻 2017.10.23
2. 論文標題 葉緑体にあるはずの「見えないペプチドグリカン」を見る	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 日経バイオテク	6. 最初と最後の頁 10-12
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 無
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 -

〔学会発表〕 計38件 (うち招待講演 5件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 二重膜オルガネラの起源をめぐる45/135年の歴史
3. 学会等名 植物オルガネラワークショップ (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 光合成は葉緑体の細胞内共生説を支持するのか 最近の知見から
3. 学会等名 日本光合成学会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 細胞内共生説の謎：2019年アップデート
3. 学会等名 生物学基礎論研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sato, Naoki
2. 発表標題 Origin of chloroplasts and their membranes: An alternative explanatory model supported by historical reflection and new phylogenetic data
3. 学会等名 ICES 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤直樹, 毛利奈津美
2. 発表標題 脂質から見たポーリネラにおける細胞内共生
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 真核生物の起源と脂肪酸合成
3. 学会等名 日本植物脂質科学研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤直樹, 毛利奈津実
2. 発表標題 脂質合成系からみた根足類 <i>Paulinella micropora</i> における細胞内共生
3. 学会等名 日本共生生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 シアノバクテリアと葉緑体：類似・相違だけではない連続性と不連続性の考察
3. 学会等名 ラン藻の分子生物学2019 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 細胞内共生体かオルガネラか：色素体のクロマトフォアの起源に関する脂質に基づく理論
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 色素体細胞内共生説の再検討 ( 2 )
3. 学会等名 光合成学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 毛利奈津実, 森山崇, 佐藤直樹
2. 発表標題 紅藻シアニジオシゾンの従属栄養培養における葉緑体の生理的および形態的变化の解析
3. 学会等名 光合成学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Sato, N. and Mori, N.
2. 発表標題 Algal lipids and endosymbiotic theories: A case study of Paulinella
3. 学会等名 The 23rd International Symposium of Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Mori, N. and Sato, N.
2. 発表標題 Do cyanobacteria synthesize triacylglycerol?
3. 学会等名 The 23rd International Symposium of Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 葉緑体脂質合成系酵素の大部分はシアノバクテリア起源でない：細胞内共生説への疑問
3. 学会等名 日本進化学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 統計解析に基づく現代生物科学史の特徴付け
3. 学会等名 生物学基礎論研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 葉緑体脂質合成系全体の系統解析に基づく細胞内共生事象の再検討
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 毛利奈津実, 森山崇, 佐藤直樹
2. 発表標題 紅藻シアニジオシゾンにおける従属栄養培養での生理的・形態的变化の解析
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤直樹, 毛利奈津実
2. 発表標題 シアネラ含有藻類の脂質分析
3. 学会等名 植物脂質科学研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 葉緑体の膜の起源を考える 葉緑体脂質合成系酵素の網羅的系統解析から
3. 学会等名 植物脂質科学研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 毛利奈津実, 吉富徹, 佐藤直樹
2. 発表標題 シアノバクテリアにおける新規中性脂質の解析
3. 学会等名 植物脂質科学研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 色素体細胞内共生説の再検討
3. 学会等名 光合成学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山崎誠司, 佐藤直樹, 田島直幸, 佐藤晋也, 吉川伸哉
2. 発表標題 パルマ藻 <i>Triparma laevis</i> における珪素輸送体(silicon transporter: SIT)遺伝子の系統・発現解析
3. 学会等名 光合成学会
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 佐藤直樹, 豊島正和
2. 発表標題 藻類における複数のトリアシルグリセロール合成経路に関する <sup>13</sup> Cラベルと詳細なアイソトポマー解析を用いた研究
3. 学会等名 脂質生化学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 毛利奈津美, 森山崇, 豊島正和, 佐藤直樹
2. 発表標題 紅藻シアニジオシソンの単離葉緑体における放射能ラベルを用いた脂質代謝の解析
3. 学会等名 脂質生化学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 色素体の細胞内共生説：あなたは信じる？ 信じない？
3. 学会等名 ラン藻ゲノム交流会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 今こそ改訂すべき色素体の細胞内共生説
3. 学会等名 進化学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 葉緑体の細胞内共生説の再検討と宿主主導説の提案
3. 学会等名 植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 神永紗英子、吉富徹、佐藤直樹、豊島正和、真崎康博、吉本敬太郎
2. 発表標題 ゲル封入によるChlamydomonas debaryana NIES-2212の細胞凝集体形成と増殖・脂質蓄積速度の促進
3. 学会等名 植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 毛利奈津美、森山崇、佐藤直樹
2. 発表標題 放射性標識を用いた紅藻シアニジオシゾンの単離葉緑体における脂質代謝解析
3. 学会等名 植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 森山崇、佐藤直樹
2. 発表標題 紅藻シアニジオシゾンにおけるグリセリン耐性株の解析
3. 学会等名 植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 安定同位体を用いた 脂質代謝の機構と流れの研究
3. 学会等名 植物脂質科学研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 平嶋孝志、豊島正和、森山崇、佐藤直樹
2. 発表標題 緑藻におけるホスファチジルコリン合成系の進化
3. 学会等名 植物脂質科学研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 毛利、佐藤
2. 発表標題 シアノバクテリアはトリアシルグリセロールを合成しているのか
3. 学会等名 植物脂質科学研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤直樹
2. 発表標題 色素体の細胞内共生説におけるリン・マーギュリスの貢献の再評価
3. 学会等名 共生学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Sato, Toyoshima
2. 発表標題 Use of isotopomer analysis in deciphering actual lipid metabolic flow in algae
3. 学会等名 アジア植物脂質シンポジウム (ASPL7) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Hirashima, Moriyama, Toyoshima, Sato
2. 発表標題 Evolution of phosphatidylcholine biosynthetic pathways in Chlamydomonas
3. 学会等名 アジア植物脂質シンポジウム (ASPL7) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤直樹、豊島正和
2. 発表標題 単細胞緑藻Chlamydomonas debaryanaにおける安定同位体を用いた脂質代謝の研究
3. 学会等名 植物生理学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 毛利奈津美、森山崇、佐藤直樹
2. 発表標題 紅藻シアニジオシゾンの単離葉緑体における脂質合成系の代謝フロー解析
3. 学会等名 植物生理学会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計5件

1. 著者名 Sato Naoki	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 187
3. 書名 Endosymbiotic Theories of Organelles Revisited. Retrospects and Prospects	

1. 著者名 佐藤直樹	4. 発行年 2018年
2. 出版社 青土社	5. 総ページ数 286
3. 書名 創発の生命学	

1. 著者名 佐藤 直樹	4. 発行年 2018年
2. 出版社 東京大学出版会	5. 総ページ数 292
3. 書名 細胞内共生説の謎	

1. 著者名 Kuroiwa, T., Miyagishima, S., Matsunaga, S., Sato, N., Nozaki, H., Tanaka, K. and Misumi, O. (eds.)	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 365
3. 書名 Cyanidioschyzon merolae. A New Model Eukaryote for Cell and Organelle Biology	

1. 著者名 Kuroiwa, T., Miyagishima, S., Matsunaga, S., Sato, N., Nozaki, H., Tanaka, K. and Misumi, O. (eds.)	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 365
3. 書名 Cyanidioschyzon merolae. A New Model Eukaryote for Cell and Organelle Biology	

〔産業財産権〕

〔その他〕

Gclust server <a href="http://gclust.c.u-tokyo.ac.jp/">http://gclust.c.u-tokyo.ac.jp/</a> Gclust server <a href="http://gclust.c.u-tokyo.ac.jp/">http://gclust.c.u-tokyo.ac.jp/</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
---------------------------	-----------------------	----