

令和 6 年 5 月 28 日現在

機関番号：12102

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化(B））

研究期間：2018～2023

課題番号：18KK0203

研究課題名（和文）海洋原生生物に共生する細菌多様性の実態解明

研究課題名（英文）Diversity of the bacteria with symbiotic relationships to marine microeukaryotes

研究代表者

稲垣 祐司（INAGAKI, Yuji）

筑波大学・計算科学研究センター・教授

研究者番号：50387958

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）：メタバーコーディング（MB）データにより海洋中の細菌多様性を評価する際、これまで実験室内での培養された既知種由来配列に類似性のないMB配列も数多く検出される。海洋中には多様な細菌が生息しており、MB配列はこれまで培養されたことがなく実態が不明な細菌も網羅していると考えられている。しかし、今日のMB法により予想された海洋中の細菌多様性でさえ、方法論上の問題から真核生物と共生する細菌が十分に網羅されているとはいえない。本研究では、広範な海産原生生物と共生関係にある細菌のゲノムシーケンズを行った。特にディノフィシス目渦鞭毛藻と共生関係にあるシアノバクテリアについて、それらのゲノム解読に成功した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ディノフィシス目渦鞭毛藻の一種であるCitharistes regiusと共生するシアノバクテリアの全ゲノム配列決定に成功した。この共生性シアノバクテリア（CregCyn）は海洋性ピコシアノバクテリア系統に属し、Citharistesに近縁な別の渦鞭毛藻Ornithocercus magnificusの共生性シアノバクテリア（OmCyn）と近縁であったが、それぞれ独立に共生関係を確立したと考えられる。本研究は、渦鞭毛藻とシアノバクテリアの共生の複雑な歴史と、海洋ピコシアノバクテリアのゲノム多様性の理解に貢献する。

研究成果の概要（英文）：When assessing bacterial diversity in the ocean using metabarcoding (MB) data, many MB sequences do not show any sequence similarities from previously known species that have been studied by the standard method incorporating laboratory culture. Since the ocean is home to a wide variety of bacteria, MB sequences are thought to encompass the bacteria new to science because they have never been cultured or difficult to culture in the laboratory. However, due to potential difficulties in experiments, even the bacterial diversity in the ocean predicted by MB methods does not adequately cover the true diversity of those with symbiotic relationships with eukaryotes. In this study, we aimed to sequence the genomes of bacteria with symbiotic relationships with a wide range of marine microeukaryotes. In particular, we succeeded in sequencing the genomes of the cyanobacteria symbiotically associated with dinoflagellates.

研究分野：微生物分子進化

キーワード：原生生物 - 細菌共生系 細胞内共生 生物多様性 海洋生態系 生態地理

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

これまで行われたメタバーコーディング (MB) 法による解析結果は、海洋環境における細菌の真の多様性理解への基盤データである。通常、原核細胞より大きな真核細胞をフィルターでまず取り除き、原核細胞画分のフィルター上の細胞から MB 法に用いる DNA サンプルを抽出する。この原核細胞画分からの DNA サンプルからマーカーとなる遺伝子断片を PCR 法により増幅・シーケンスする。これまで MB 法を用いた研究により、海洋環境中には系統的に広範な原生生物に細菌共生体が確認されている。一方、渦鞭毛藻、珪藻およびハプト藻の一部はシアノバクテリアと共生関係にある。最近、海洋環境中のユーグレノゾア生物群ディプロネマ類の細胞内にも共生細菌が確認された。さらに、有孔虫・放射虫の細胞はサイズが大きくその内部に細菌共生体が存在することが顕微鏡観察により認識されている。しかしこのように真核生物と共生関係をもつ細菌は、MB 法に用いる DNA 調製時に宿主 (真核細胞) とともに排除されてきた可能性が高い。

2. 研究の目的

本研究の目的は、海洋に棲息する真核生物と共生する細菌の多様性を解明することである。細菌共生体をもつ系統的に多様な原生生物種からの共生体の単離とそのドラフトゲノムを決定する。さらに、取得した共生細菌ゲノム配列を *Tara Oceans* プロジェクトからの全球規模の MB データに対して参照することにより、解析対象の共生系が成立した進化的および環境的意義、共生系の普遍性 / 地域性について考察する。ここでは、本研究で実施した解析の中で最も解析が進んでいるディノフィシス目渦鞭毛藻 *Citharistes regius* に共生するシアノバクテリアに関して報告する。以下の内容はプレプリントとして公開し (<https://doi.org/10.1101/2024.01.11.574452>)、2024 年 5 月初頭に *Scientific Reports* 誌に改訂原稿を再投稿し、5 月末時点で査読中である。

3. 研究の方法

(1) 細胞の単離、ゲノム増幅、シーケンスおよびアッセンブル

渦鞭毛藻 *C. regius* の細胞は静岡県下田市沖の海水からマイクロピペットをもちいて単離した。単離した共生シアノバクテリア (*CregCyn*) を保持する渦鞭毛藻細胞はゲノム増幅を行った。増幅したゲノム DNA サンプルは、2 種類のシーケンス解析に供した。まず Illumina 社 NovaSeq 6000 によるシーケンスを行い、150 塩基対長のショートリードデータを取得した。さらに Oxford Nanopore Technology 社 MinION を用いてロングリード (平均 2.3 キロ塩基対) データを取得した。異なるシーケンス技術を用いて得た 2 種類のゲノムリードに対して *de novo* ハイブリッドアッセンブルを行った。その結果、1.94 メガ塩基対の環状染色体と 17 キロ塩基対の環状プラスミドを復元することに成功した。復元された主要染色体とプラスミドのアノテーション後、KEGG Orthology ID (KO ID) の割り振りを行った。

(2) オーソログ同定とタンパク質レパートリー解析

CregCyn をふくむ共生性シアノバクテリアのおよび自由生活性シアノバクテリア (合計 252 種) の完全解読ゲノムに基づき、オルソログ検出を行った。またすべての自由生活性シアノバクテリアで保存されているタンパク質を「コアタンパク質」、自由生活性シアノバクテリアのうち *Prochlorococcus* クレードと *Synechococcus* サブクラスター-5.1 だけで保存されているタンパク質を「ピコシアノバクテリア祖先タンパク質」と定義した。その他のタンパク質は「アクセサリータンパク質」として扱う。ゲノムデータをもとに、*CregCyn* とその近縁シアノバクテリアのプロテームを、上記 3 カテゴリーに基づき分類した。

(3) 複数タンパク質配列に基づく *CregCyn* の系統的位の推測

CregCyn、*OmCyn* および自由生活性ピコシアノバクテリア (合計 23 種) の系統関係を推測するため、143 種類のタンパク質配列 (合計 35,518 アミノ酸座位) をもちいた最尤法系統解析を行った。最尤系統樹中の二分岐の信頼性はノンパラメトリックブートストラップ法により推測した。

(4) メタゲノムデータに基づく *CregCyn* の現存量の推測

Tara Oceans プロジェクトからのメタゲノムデータを参照することで、*CregCyn* の自然環境中での相対的現存量を見積もった。68 サンプリングサイトから取得された 593 メタゲノムサンプルを取得し、BLASTN をもちいた相同性解析に用いた。*CregCyn* ゲノムの 90 塩基以上の領域に対して 99% 以上の相同性をもつメタゲノムリードを、メタゲノムデータ中の *CregCyn* に由来するリードと見做した。

4. 研究成果

(1) はじめに：ディノフィシス目渦鞭毛藻とその共生シアノバクテリア

ディノフィシス目渦鞭毛藻は葉緑体を二次的に失った従属栄養性の系統である。そのうち、貧栄養な海域に分布する *Ornithocercus*、*Histioneis*、*Parahistioneis*、*Amphisolenia* および *Citharistes* といった属はシアノバクテリアと共生関係を結んでいることが知られる。我々はこれらディノフィシス目の渦鞭毛藻類に共生するシアノバクテリアの多様性や特徴について研究を進めてい

る。これまでの研究の中で海洋渦鞭毛藻 *Ornithocercus magnificus* の共生シアノバクテリア (OmCyn)が、海洋シアノバクテリアにおける新規系統であることを突き止めた (中山ら *PNAS* 2019 116: 15973-15978)。さらに *O. magnificus* と OmCyn の共生関係は非常に強固であり、海洋環境中において OmCyn は単独で生育することはないと予想された。また OmCyn には共生関係への適応の結果と見られるゲノム縮退が確認されている (中山ら *PNAS* 2019 116: 15973-15978)。

(2) 渦鞭毛藻 *Citharistes regius* の共生シアノバクテリア CregCyn のゲノムと系統的位置

我々は *Ornithocercus* 属とは異なるディノフィシス目渦鞭毛藻 *Citharistes regius* に共生するシアノバクテリア (以降 CregCyn と記す) のゲノムを解析したためこの結果について報告する。我々は静岡県下田沖の海水サンプル中から *C. regius* (図 1A) の個体を発見し、そこに共生するシアノバクテリアのゲノムを完全に解読することに成功した。このゲノムは 1.94 メガ塩基対 (Mbp) の一つの環状染色体によって構成されていることが明らかとなり、それに加えて約 17 キロ塩基対 (Kbp) のプラスミドの存在も示唆された (図 1B & C)。

143 タンパク質配列に基づく系統解析 (図 2) を実施したところ、CregCyn は既に明らかとなっている *O. magnificus* の共生シアノバクテリア OmCyn の系統と同様に海洋 *Synechococcus* 属シアノバクテリアに属する系統であるものの、その内部系統において互いに明らかに異なる系統であることが明らかとなった。この結果は OmCyn と CregCyn がそれぞれ独立に渦鞭毛藻と共生関係を築いたことを示している。

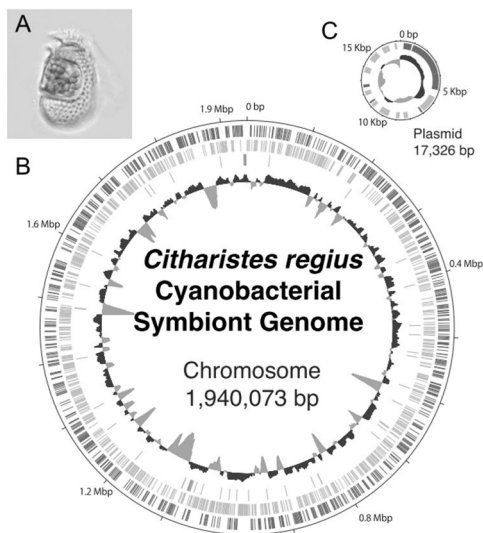


図 1. 渦鞭毛藻 *Citharistes regius* とシアノバクテリア共生体 CregCyn のゲノム。(A)静岡県下田市沖で採取した *C. regius* の光学顕微鏡写真。(B) *C. regius* の共生シアノバクテリアの環状ゲノムマップと(C)プラスミドマップ。中山らプレプリントより抜粋 (Fig. 1)。

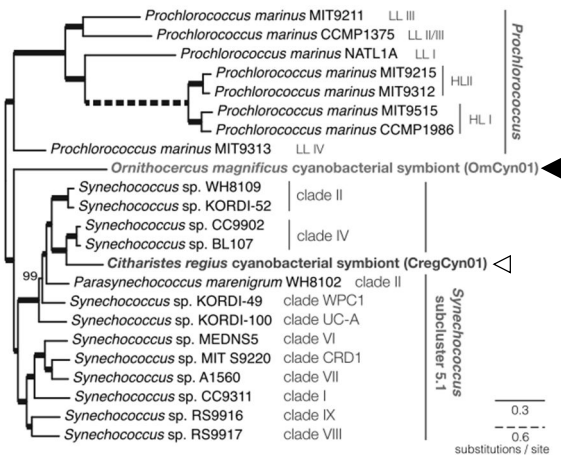


図 2. 143 タンパク質配列に基づくピコシアノバクテリア 21 種の系統関係。*Ornithocercus magnificus* の共生体 (矢頭黒) と *C. regius* の共生体 (矢頭白) はピコシアノバクテリアに属するが、互いに系統的に離れている。中山らプレプリント Fig. 2 を改変。

(3) 共生性シアノバクテリア CregCyn の現存量推測

次に、自然環境下における CregCyn と宿主との相互作用を検証するため、世界中の海洋におけるメタゲノム解析を行った Tara Oceans のデータを用いて出現パターンの解析を行った。自由生活性のピコシアノバクテリアおよび OmCyn そして CregCyn のゲノム配列に対して、幅広い海洋に存在する 57 の Tara Oceans サンプルングステーションから得られた、連続的なサイズ画分 (0.8-5 μm , 5-20 μm , 20-180 μm and 180-2,000 μm) のメタゲノムショートリードをマッピングしたところ、自由生活性のピコシアノバクテリアのゲノムに対応するリードのほとんどは最も小さなサイズ画分 (0.8-5 μm) から得られた (図 3)。この結果はピコシアノバクテリアの細胞サイズが直径 2 μm に満たないことを踏まえると必然的である。これに対して 2 つの渦鞭毛藻に共生するシアノバクテリアのゲノムには、このサイズ画分から対応するリードはほとんど得られなかった。CregCyn ゲノムおよび OmCyn ゲノムに相同な配列は 20-180 μm のサイズ画分から最も多く得られた (図 3)。20-180 μm は渦鞭毛藻等の真核微生物

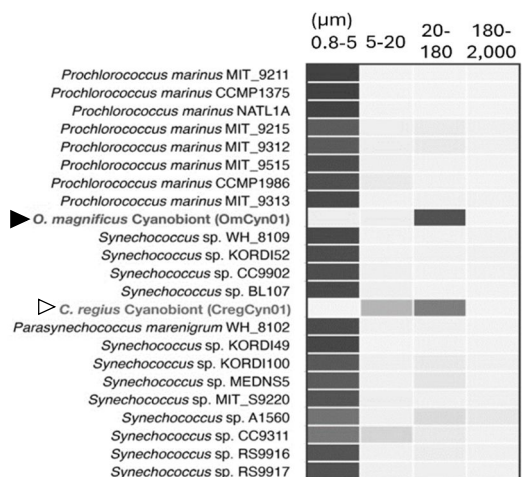


図 3. サイズ画分ごとのメタゲノムを用い推測した *Citharistes regius* 共生シアノバクテリア (CregCyn) の現存量のヒートマップ。CregCyn (矢頭白) と OmCyn (矢頭黒) は、自由生活性ピコシアノバクテリアよりも大きな、渦鞭毛藻細胞に該当する画分で検出されており、海洋環境中で宿主渦鞭毛藻と常に共生していると予想される。中山らプレプリント Fig. 3 を改変。

物に対応する区分であるため、この出現パターンはこれらの共生シアノバクテリアが自然環境下でそれぞれの宿主細胞と常時物理的に強く結びついていると考えることができ、CregCyn も OmCyn と同様に環境中で自由生活を行うことはせず、宿主の世代を越えて垂直に遺伝するものであることが示唆される。OmCyn ゲノムに対応するリードが 20-180 μm のサイズ画分に集中しているのに対し、CregCyn ゲノムのリードが 5-20 μm のサイズ画分にも検出されたのは、宿主渦鞭毛藻のサイズに起因すると考えられる。*O. magnificus* の細胞サイズは 75-115 μm 程度であるが、今回実際にゲノム増幅に用いた *C. regius* の細胞の大きさは、楕円形の細胞の最も長い軸においても 40-50 μm である。

(4) ディノフィシス目渦鞭毛藻に共生するシアノバクテリアにおけるゲノム縮退

系統的に独立であるという示唆が得られた一方で、CregCyn と OmCyn には同様のゲノム縮小が確認された。先行研究で OmCyn は自由生活生のピコシアノバクテリアゲノムに対して縮小したゲノムを持つことが示されていたが、本研究で行った比較ゲノム解析では CregCyn も OmCyn と同程度の、コンパクトな規模のタンパク質レパートリーを持つことが明らかとなった(図4)。他のサブクラスター5.1の自由生活生 *Synechococcus* のタンパク質レパートリーは 2,000-2,400 の範囲に分布するのに対して、2つの共生体のそれはいずれも 1,500 強であり、近縁な自由生活生 *Synechococcus* の 1/4-1/3 程度しか保持していなかった。これは自由生活生バクテリアにおいて最も小さなゲノムを持つと言われる *Prochlorococcus* のゲノムと比較しても少ないレパートリーである。2つの共生体が独立に獲得されたことを踏まえるとこのタンパク質レパートリーの縮小も独立に起きたと考えられる。それぞれのタンパク質グループを、その系統的な保存の程度を基準に「コアタンパク質」、「ピコシアノバクテリア祖先タンパク質」および「アクセサリータンパク質」に分け、それぞれのゲノムのタンパク質レパートリーを精査したところ、CregCyn のタンパク質レパートリーに見られる減少はやはり OmCyn のそれと同じ傾向を持っておりタンパク質の減少はほぼ全て「ピコシアノバクテリア祖先タンパク質」および「アクセサリータンパク質」の区分のタンパク質において起きていることが明らかとなった。

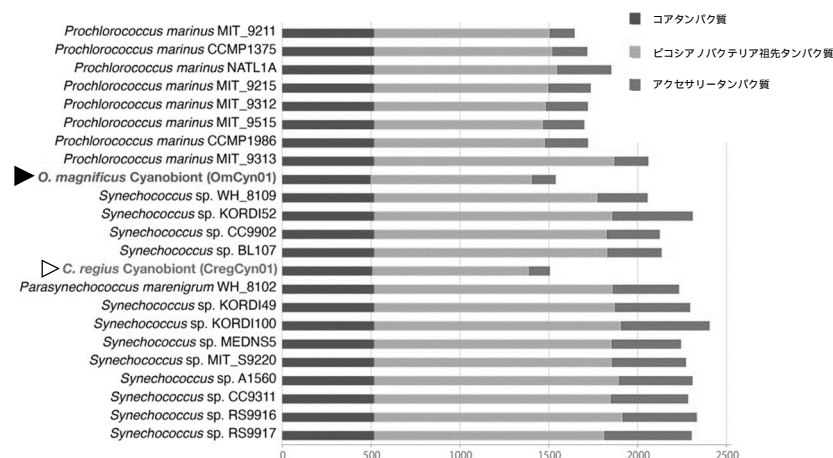


図4. シアノバクテリアゲノムにコードされるタンパク質レパートリーの比較. CregCyn (矢頭白) のタンパク質レパートリーは OmCyn (矢頭黒) のそれと同程度に縮小している. 共生シアノバクテリアゲノムから消失したのは、主に「アクセサリータンパク質」カテゴリーに含まれるものである. 中山らプレプリント Fig. 4 を改変.

(5) まとめ

CregCyn および OmCyn の分子系統解析結果は、この2つのシアノバクテリアが明らかに異なる系統であることを示すのに加えて、それぞれの宿主との共生成立時期についても示唆を与えるものである。OmCyn はサブクラスター5.1の基部から分岐する系統であり、現在までにこの系統には自由生活性種が含まれていることを支持するデータは得られていない。これまでの自由生活性

種を前提とした海洋ピコシアノバクテリアの網羅的な多様性解析において OmCyn が発見されてこなかったことを踏まえると、OmCyn の系統はすべて真核生物との共生関係にあると予想でき、OmCyn と渦鞭毛藻共生関係の成立は海洋 *Synechococcus* の多様化が始まる前に遡る可能性がある。一方で、CregCyn は海洋性 *Synechococcus* のサブクラスター5.1 clade IV の種と単系統を形成するため、少なくともこの共生シアノバクテリアは現在見られる海洋 *Synechococcus* の多様性が生じた以降に共生関係を結んだものと予想できる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計20件（うち査読付論文 19件 / うち国際共著 4件 / うちオープンアクセス 18件）

1. 著者名 Harada Ryo, Inagaki Yuji	4. 巻 174
2. 論文標題 Gleaning Euglenozoa-specific DNA polymerases in public single-cell transcriptome data	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Protist	6. 最初と最後の頁 125997 ~ 125997
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.protis.2023.125997	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 Harada Ryo, Hirakawa Yoshihisa, Yabuki Akinori, Kim Eunsoo, Yazaki Euki, Kamikawa Ryoma, Nakano Kentaro, Elias Marek, Inagaki Yuji	4. 巻 41
2. 論文標題 Encyclopedia of Family A DNA Polymerases Localized in Organelles: Evolutionary Contribution of Bacteria Including the Proto-Mitochondrion	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Molecular Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 msae014
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/molbev/msae014	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 Nakayama Takuro, Nomura Mami, Yabuki Akinori, Shiba Kogiku, Inaba Kazuo, Inagaki Yuji	4. 巻 10.1101/2024.01.11.574452
2. 論文標題 Convergent reductive evolution of cyanobacteria in symbiosis with Dinophysiales dinoflagellates	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 574452
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/2024.01.11.574452	査読の有無 無
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 Yazaki Euki, Yabuki Akinori, Imaizumi Ayaka, Kume Keitaro, Hashimoto Tetsuo, Inagaki Yuji	4. 巻 12
2. 論文標題 The closest lineage of Archaeplastida is revealed by phylogenomics analyses that include <i>Microheliella maris</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Open Biology	6. 最初と最後の頁 210376
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsob.210376	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 Matsuo Eriko, Morita Kounosuke, Nakayama Takuro, Yazaki Euki, Sarai Chihiro, Takahashi Kazuya, Iwataki Mitsunori, Inagaki Yuji	4. 巻 13
2. 論文標題 Comparative Plastid Genomics of Green-Colored Dinoflagellates Unveils Parallel Genome Compaction and RNA Editing	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 918543
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2022.918543	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 Yoshinaga Mari, Nakayama Takuro, Inagaki Yuji	4. 巻 13
2. 論文標題 A novel structural maintenance of chromosomes (SMC)-related protein family specific to Archaea	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Microbiology	6. 最初と最後の頁 913088
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmicb.2022.913088	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 Yazaki Euki, Yabuki Akinori, Nishimura Yuki, Shiratori Takashi, Hashimoto Tetsuo, Inagaki Yuji	4. 巻 10
2. 論文標題 Microheliella maris possesses the most gene-rich mitochondrial genome in Diaphoretickes	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 1030570
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2022.1030570	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 Yoshinaga Mari, Inagaki Yuji	4. 巻 13
2. 論文標題 Ubiquity and Origins of Structural Maintenance of Chromosomes (SMC) Proteins in Eukaryotes	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 evab256
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evab256	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 Yazaki Euki, Miyata Ryosuke, Chikami Yasuhiko, Harada Ryo, Kawakubo Takashi, Tanifuji Goro, Nakayama Takuro, Yahata Kensuke, Hashimoto Tetsuo, Inagaki Yuji	4. 巻 83
2. 論文標題 Signs of the plastid: Enzymes involved in plastid-localized metabolic pathways in a eugregarine species	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Parasitology International	6. 最初と最後の頁 102364 ~ 102364
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.parint.2021.102364	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 Nishimura Yuki, Kume Keitaro, Sonehara Keito, Tanifuji Goro, Shiratori Takashi, Ishida Ken-ichiro, Hashimoto Tetsuo, Inagaki Yuji, Ohkuma Moriya	4. 巻 8
2. 論文標題 Mitochondrial Genomes of <i>Hemiarma marina</i> and <i>Leucocryptos marina</i> Revised the Evolution of Cytochrome c Maturation in Cryptista	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 140
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2020.00140	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 Nakayama Takuro, Takahashi Kazuya, Kamikawa Ryoma, Iwataki Mitsunori, Inagaki Yuji, Tanifuji Goro	4. 巻 13
2. 論文標題 Putative genome features of relic green alga-derived nuclei in dinoflagellates and future perspectives as model organisms	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Communicative & Integrative Biology	6. 最初と最後の頁 84 ~ 88
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/19420889.2020.1776568	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 Yazaki Euki, Kume Keitaro, Shiratori Takashi, Eglit Yana, Tanifuji Goro, Harada Ryo, Simpson Alastair G. B., Ishida Ken-ichiro, Hashimoto Tetsuo, Inagaki Yuji	4. 巻 287
2. 論文標題 Barthelemonids represent a deep-branching metamonad clade with mitochondrion-related organelles predicted to generate no ATP	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20201538
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2020.1538	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 Omori Yuko, Saeki Akira, Wada Shigeki, Inagaki Yuji, Hama Takeo	4. 巻 7
2. 論文標題 Experimental Analysis of Diurnal Variations in Humic-Like Fluorescent Dissolved Organic Matter in Surface Seawater	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Marine Science	6. 最初と最後の頁 589064
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmars.2020.589064	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 Harada Ryo, Inagaki Yuji	4. 巻 13
2. 論文標題 Phage Origin of Mitochondrion-Localized Family A DNA Polymerases in Kinetoplastids and Diplonemids	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 evab003
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evab003	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 Ryo Harada, Yoshihisa Hirakawa, Akinori Yabuki, Yuichiro Kashiya, Moe Maruyama, Ryo Onuma, Petr Soukal, Shinya Miyagishima, Vladimir Hampl, Goro Tanifuji, Yuji Inagaki,	4. 巻 9
2. 論文標題 Inventory and Evolution of Mitochondrion-localized Family A DNA Polymerases in Euglenozoa	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Pathogens	6. 最初と最後の頁 257
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/pathogens9040257	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 Chihiro Sarai, Goro Tanifuji, Takuro Nakayama, Ryoma Kamikawa, Kazuo Takahashi, Euki Yazaki, Eriko Matsuo, Ken-ichiro Ishida, Mitsuhisa Iwataki, Yuji Inagaki	4. 巻 117
2. 論文標題 Dinoflagellates with relic endosymbiont nuclei as models for elucidating organellogenesis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 5364-5375
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1911884117	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 Goro Tanifuji, Ryoma Kamikawa, Christa E Moore, Tyler Mills, Naoko T Onodera, Yuichiro Kashiya, John M Archibald, Yuji Inagaki, Tetsuo Hashimoto	4. 巻 12
2. 論文標題 Comparative plastid genomics of Cryptomonas species reveals fine-scale genomic responses to loss of photosynthesis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 3926-3937
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evaa001	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 Takuro Nakayama, Mami Nomura, Yoshihito Takano, Goro Tanifuji, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba, Yuji Inagaki, Masakado Kawata	4. 巻 116
2. 論文標題 Single-cell genomics unveiled a cryptic cyanobacterial lineage with a worldwide distribution hidden by a dinoflagellate host	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 15973-15978
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1902538116	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 Kotaro Sakamoto, Megumi Kayanuma, Yuji Inagaki, Tetsuo Hashimoto, Yasuteru Shigeta	4. 巻 4
2. 論文標題 In silico structural modeling and analysis of elongation factor-1alpha and elongation factor-like protein	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 ACS Omega	6. 最初と最後の頁 7308-7316
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acsomega.8b03547	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 Yuki Nishimura, Takashi Shiratori, Ken-ichiro Ishida, Tetsuo Hashimoto, Moriya Ohkuma, Yuji Inagaki	4. 巻 9
2. 論文標題 Horizontally-acquired genetic elements in the mitochondrial genome of a centrohelid Marophyris sp. SRT127	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 4850
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-41238-6	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51件（うち招待講演 10件 / うち国際学会 17件）

1. 発表者名 藤代彩花, 磯貝龍邑, 高橋和也, 稲垣祐司, 岩滝光儀, 中山卓郎
2. 発表標題 光合成関連遺伝子に着目した緑色渦鞭毛藻TGD株のヌクレオモルフゲノムの解析
3. 学会等名 日本藻類学会第48回大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 久米慶太郎, 若島朋幸, 巖翼, 岩本亮介, 井上貴史, 谷藤吾朗, 神川龍馬, 稲垣祐司, 橋本哲男
2. 発表標題 ディプロモナス類の寄生虫化に伴う遺伝子レパートリーの変化: 近縁自由生活種とのオーソログ比較解析
3. 学会等名 第93回日本寄生虫学会合同大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 宮本知世, 矢吹彬憲, 野村真未, 柴小菊, 稲葉一男, 稲垣祐司, 中山卓郎
2. 発表標題 細胞サイズ別環境 DNA を用いた共生性シアノバクテリアの探索
3. 学会等名 日本共生生物学会第7回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 番場浩平, 稲垣祐司
2. 発表標題 I 型ルビスコの発見: I/I 型ルビスコに対する祖先的タンパク質群
3. 学会等名 日本共生生物学会第7回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 磯貝龍邑, 原田亮, 中山卓郎, 稲垣祐司
2. 発表標題 一次植物内部系統関係におけるタクソンサンプリングの影響: 紅藻類と灰色藻類のどちらが初期分岐系統なのか?
3. 学会等名 日本共生生物学会第7回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 上西慧莉紗, 原田亮, 吉永真理, 稲垣祐司
2. 発表標題 クレン古細菌におけるPCNA複合体の進化
3. 学会等名 日本共生生物学会第7回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 稲垣祐司
2. 発表標題 真核生物の大系統: 最近の研究成果から見る多様性の広がり、まとめり、今後の展望
3. 学会等名 第92回寄生虫学会大会サテライトシンポジウム 原生物学・共生生物学談話会(招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 敵翼, 久米慶太郎, 阿部一貴, 矢崎裕規, 小松崎洋志, 谷藤吾朗, 神川龍馬, 稲垣祐司, 橋本哲男.
2. 発表標題 寄生性の祖先から自由生活性に転じたディプロモナス類における自由生活関連タンパク質の探索
3. 学会等名 第92回寄生虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Yuji Inagaki
2. 発表標題 Serial secondary and serial tertiary endosymbioses in dinoflagellates
3. 学会等名 ICG Seminar, Dalhousie University (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Yuji Inagaki
2. 発表標題 Recent progress in resolving the diversity and evolution of deep eukaryotic phylogeny.
3. 学会等名 ISEP2023 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Yuji Inagaki
2. 発表標題 A factor that hinders the accurate phylogenetic inferences: The monophyly of Archaeplastida as a case study.
3. 学会等名 EPCC-CCS Joint Workshop (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Ryo Harada, Marek Elias, Yuji Inagaki.
2. 発表標題 Endosymbiotic origin of the DNA polymerase localized in euglenid plastids.
3. 学会等名 2nd Annual International Congress of Euglenids (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 原田亮, Marek Elias, 稲垣祐司
2. 発表標題 ユーグレナ類はピラミモナス緑藻由来の色素体局在DNAポリメラーゼをもつ
3. 学会等名 第81回日本寄生虫学会東日本支部大会・日本共生生物学会第6回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 原田亮, Marek Elias, 中野健太郎, 白鳥隆志, 矢吹彬憲, Ensoo Kim, 石田健一郎, 稲垣祐司.
2. 発表標題 新奇ミトコンドリア局在DNAポリメラーゼが示唆するマラウィモナス類、アンキロモナス類、ディスコバ類の近縁性と真核生物のルート
3. 学会等名 第81回日本寄生虫学会東日本支部大会・日本共生生物学会第6回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yuji Inagaki, Takuro Nakayama, Takashi Kawakubo, Eriko Matsuo, Kazuya Takahashi, Mitsumori Iwataki.
2. 発表標題 Nucleomorph genomes of green-colored dinoflagellates.
3. 学会等名 21st Symposium of the International Society of Endocytobiology (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 原田亮, 稲垣祐司
2. 発表標題 アピコンプレクサとその近縁系統におけるミトコンドリア局在DNAポリメラーゼの多様性と起源の解明
3. 学会等名 第91回日本寄生虫学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中山卓郎, 稲垣祐司
2. 発表標題 緑色渦鞭毛藻 <i>Lepidodinium chlorophorum</i> におけるヌクレオモルフゲノムの存在検証
3. 学会等名 日本藻類学会第46回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松尾恵梨子, 森田幸之介, 中山卓郎, 皿井千裕, 高橋和也, 岩滝光儀, 稲垣祐司
2. 発表標題 緑色渦鞭毛藻3種のペディノ藻由来色素体ゲノム間での共通性と特異性
3. 学会等名 日本共生学会第5回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Euki Yazaki, Akinori Yabuki, Ayaka Imaizumi, Keitaro Kume, Tetsuo Hashimoto, Yuji Inagaki
2. 発表標題 <i>Microheriella maris</i> units Archaeplastida and Cryptista in phylogenomics
3. 学会等名 Asican Congress of Protistology IV (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ryo Harada, Yuji Inagaki
2. 発表標題 Single-cell transcriptome data from diverse euglenids revised the evolution of mitochondrion-localized DNA polymerase in Euglenozoa
3. 学会等名 International Congress on Euglenids 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 吉永真理, 稲垣祐司
2. 発表標題 古細菌SMC関連タンパク質CIsNとSphは同一の新規SMCタンパクサブファミリーから派生した
3. 学会等名 日本微生物生態学会第34回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yuji Inagaki
2. 発表標題 Draft nucleomorph genome of a green-colored dinoflagellate
3. 学会等名 ISEP Online Seminar Series on Protist Genomics, Diversity, and Evolution (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 原田亮, 中野賢太郎, 矢吹彬憲, 白鳥峻志, Ensoo Kim, 稲垣祐司
2. 発表標題 新奇ミトコンドリア局在DNAポリメラーゼは新たな真核生物高次系統群を示唆するか?
3. 学会等名 第17回原生生物・寄生虫・進化セミナー
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石谷佳之, 氏家由利香, Caterina Ciacci, Frontalini Fabrizio, 稲垣祐司
2. 発表標題 Time-course analysis of gene expression of a benthic protist during exposure to titanium dioxide nanoscale particles
3. 学会等名 JpGU-AGU Joint Meeting 2020: Virtual (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中山卓郎, 野村真未, 高野義人, 柴小菊, 稲葉一男, 谷藤吾朗, 稲垣祐司, 河田雅圭
2. 発表標題 外洋性ディノフィシス目渦鞭毛藻2種に見られる共生シアノバクテリアのゲノム解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 原田亮, 稲垣祐司
2. 発表標題 キネトプラスチダ類及びディプロネマ類に特異的なミトコンドリア局在DNAポリメラーゼはファージ起源である
3. 学会等名 日本共生物学会第4回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉永真理, 稲垣祐司
2. 発表標題 真核生物におけるSMCタンパク質ファミリーの多様化と二次的欠失
3. 学会等名 日本共生物学会第4回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 矢吹彬憲, 矢崎裕規, 今泉彩香, 白鳥峻志, 久米慶太郎, 橋本哲男, 稲垣祐司
2. 発表標題 エンドヘレア太陽虫 <i>Microheliella maris</i> の系統的位置とミトコンドリアゲノム.
3. 学会等名 日本藻類学会第44回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 川久保卓志, 松尾恵梨子, 高橋和也, 谷藤吾朗, 岩滝光儀, 稲垣祐司
2. 発表標題 緑色渦鞭毛藻 <i>Oxytoxum</i> sp. SG-436株 の共生藻痕跡核のゲノム解析 .
3. 学会等名 日本藻類学会第44回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 原田亮, 中野賢太郎, 矢吹彬憲, 白鳥峻志, Ensoo Kim, 稲垣祐司
2. 発表標題 ディスコバ生物群, マラウィモナス類, アンキロモナス類が保持する新奇ミトコンドリア局在DNAポリメラーゼ .
3. 学会等名 日本藻類学会第44回大会
4. 発表年 2020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年大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Yuji Inagaki
2. 発表標題 Phylogenomic analyses unveiled multiple endosymbioses of pedinophycean green algae in distantly related dinoflagellates .
3. 学会等名 2019 CCS-EPCC Workshop (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 矢崎裕規, 今泉彩香, 久米慶太郎, 白鳥峻志, 橋本哲男, 矢吹彬憲, 石田健一郎, 稲垣祐司
2. 発表標題 フィロジェノミック解析により推測された <i>Microheliella maris</i> の系統的位置.
3. 学会等名 第3回日本共生学会大会
4. 発表年 2019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 第3回日本共生学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉永真理, 稲垣祐司
2. 発表標題 真核生物におけるSMCタンパクファミリーの多様化と二次的喪失.
3. 学会等名 第52回日本原生生物学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 原田亮, 平川泰久, 矢吹彬憲, 柏山祐一郎, 丸山萌, 大沼亮, Vlademir Hampl, 谷藤吾朗, 稲垣祐司
2. 発表標題 ユーグレノゾアにおけるミトコンドリア局在DNAポリメラーゼの進化.
3. 学会等名 第52回日本原生生物学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 矢崎裕規, 稲垣祐司
2. 発表標題 ゼロから始める大規模分子系統解析.
3. 学会等名 第52回日本原生生物学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 上原忠晃, 栢沼愛, 重田育照, 稲垣祐司
2. 発表標題 翻訳終結因子Cドメインにみられる部分的欠失の進化とタンパク質機能・構造に与える影響.
3. 学会等名 第52回日本原生生物学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuji Inagaki
2. 発表標題 Dinoflagellates as the model for the evolution of eukaryotic cells and genomes.
3. 学会等名 National Taiwan University-University of Tsukuba Bilateral Symposium on Life Science (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 矢崎裕規, 坂本寛和, 上原忠晃, 稲垣祐司, 山本林, 水島昇
2. 発表標題 ATG12-ATG5における非共有結合非依存化の普遍性について.
3. 学会等名 第92回日本生化学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuki Nishimura, Nagisa Sato, Yoshiyuki Ishitani, Takashi Shiratori, Ken-ichiro Ishida, Tetsuo Hashimoto, Yuji Inagaki, Moriya Ohkuma
2. 発表標題 Re-exploration of the protein performing plant-type C-to-U RNA editing in diverse eukaryotes.
3. 学会等名 14th International Colloquium on Endocytobiology and Symbiosis (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 稲垣祐司
2. 発表標題 新奇真核微生物の探索と細胞内共生に伴う宿主ゲノムの進化：真核生物初期進化の理解に向けて。
3. 学会等名 KCCセミナー（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西村祐貴, 佐藤渚, 白鳥峻志, 石田健一郎, 橋本哲男, 稲垣祐司, 大熊盛也
2. 発表標題 Distribution of plant-type mitochondrial C-to-U RNA editing in diverse eukaryotes.
3. 学会等名 日本進化学会第21回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ryo Harada, Kentaro Nakano, Akinori Yabuki, Yuji Inagaki
2. 発表標題 A novel type of mitochondrion-localized DNA polymerase unites 'orphan eukaryotes' into a new 'super-group'.
3. 学会等名 日本進化学会第21回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takuro Nakayama, Mami Nomura, Yoshihito Takano, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba, Goro Tanifuji, Yuji Inagaki, Masakado Kawata
2. 発表標題 Single-cell genomics unveiled a cryptic cyanobacterial lineage with a worldwide distribution hidden by a dinoflagellate host.
3. 学会等名 CWRU-TOHOKU Joint Work Shop (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Euki Yazaki, Tadaaki Uehara, Hirokazu Sakamoto, Tetsuo Hashimoto, Noboru Mizushima, Yuji Inagaki
2. 発表標題 Evolutionarily distinct gene-sets for autophagosome formation in dinoflagellate harboring diatom endosymbionts.
3. 学会等名 VIII European Congress of Protistology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Euki Yazaki, Ayaka Imaizumi, Keitaro Kume, Takashi Shiratori, Tetsuo Hashimoto, Akinori Yabuki, Ken-ichiro Ishida, Yuji Inagaki.
2. 発表標題 Phylogenomic analysis assessing the position of "orphans" including <i>Microheliella maris</i> .
3. 学会等名 VIII European Congress of Protistology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takuro Nakayama, Mami Nomura, Yoshihito Takano, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba, Goro Tanifuji, Yuji Inagaki, Masakado Kawata
2. 発表標題 Genome analysis of a symbiotic nitrogen-fixing cyanobacterium in a pelagic dinoflagellate, <i>Histioneis depressa</i> .
3. 学会等名 VIII European Congress of Protistology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西村祐貴, 佐藤渚, 白鳥峻志, 石田健一郎, 橋本哲男, 稲垣祐司, 大熊盛也
2. 発表標題 有中心粒太陽虫類におけるミトコンドリアゲノムの比較解析.
3. 学会等名 日本微生物資源学会第26回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 稲垣祐司
2. 発表標題 ゲノム・トランスクリプトームデータを用いて推測される真核生物の初期分岐
3. 学会等名 第1回ゲノム・分子進化・構造の会(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuji Inagaki
2. 発表標題 Heterotrophic side of the tree of the eukaryotic life
3. 学会等名 Seminar in Station Biologique de Roscoff(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔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	石谷 佳之 (Ishitani Yoshiyuki) (60772043)	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)・特任研究員 (82706)	

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	中山 卓郎 (Nakayama Takuro) (70583508)	筑波大学・計算科学研究センター・助教 (12102)	
研究分担者	矢吹 彬憲 (Yabuki Akinori) (20711104)	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)・研究員 (82706)	

	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
研究協力者	原田 亮 (Harada Ryo)		
研究協力者	川久保 卓志 (Kawakubo Takushi)		

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			
フランス	ロスコフ海洋研究所			