

平成 28 年 6 月 20 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：23117006

研究課題名（和文）ミトコンドリア・色素体以外の共生オルガネラ成立過程の解明

研究課題名（英文）Investigation on the evolutionary process integrating an endosymbiotic cyanobacterium into the host cellular system

研究代表者

稲垣 祐司（INAGAKI, Yuji）

筑波大学・生命環境系・准教授

研究者番号：50387958

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 89,300,000 円

研究成果の概要（和文）：ロパロディア科珪藻細胞内にはシアノバクテリア共生体（楕円体）が存在する。我々は楕円体が宿主内でどう制御されているかの解明を目指した。楕円体ゲノムの解読と珪藻核からの遺伝子転写物を網羅的に解析し、珪藻による楕円体の維持・制御の一端を解明した。また楕円体の直近の起源となった自由生活性シアノバクテリアを探索した。

有殻アメーバ・ポーリネラの細胞内にはシアノバクテリアに由来する光合成オルガネラ（シアネレ）をもつ。シアネレ獲得にともなう宿主核ゲノム進化を解明するためMYN-1株について、ゲノム解析、遺伝子転写物の網羅的解析、転写開始点解析等を実施し、核ゲノムの概要を把握することに成功した。

研究成果の概要（英文）：Rhopalodiacean diatoms are known to possess cyanobacterial endosymbionts (so-called spheroid bodies). In this study, we explored the evolutionary process transformed the endosymbiotic cyanobacterium into a part of the host cell. We obtained large-scale sequence data from both host and endosymbiont, and succeeded in shedding light on the mechanism which enables to maintain and control the endosymbiont in the host cell. We also searched for the free-living cyanobacterium that is the closest relative of spheroid bodies.

We also studied Paulinella chromatophora bearing a cyanobacterium-derived, photosynthetic organelle (so-called cyanelle), and investigated how the acquisition of cyanelle altered the host genome. We generated large-scale genomic, transcriptomic, and transcription start site data of P. chromatophora, and are working on these data to elucidate the precise process that allows the host cell to establish the photosynthetic organelle from an endosymbiotic cyanobacterium.

研究分野：微生物分子進化

キーワード：オルガネラ進化 ゲノム進化 共生 光合成 窒素固定

1. 研究開始当初の背景

ミトコンドリア、色素体は細胞内共生細菌を起源とする。この2種類のオルガネラの進化的起源・機能は互いに異なるが、現存する真核生物の細胞・ゲノムの進化に重大な影響を与えたはずである。つまり、現在の真核細胞がどのように確立したかを知るためには、ミトコンドリア、色素体がオルガネラとして確立する過程、即ち《マトリョーシカ型進化》で起こった、共生細菌と宿主、双方の細胞体制やゲノムの変化を把握することが必須である。これまでの大多数の研究では、特定の生物種（おもにモデル生物）を対象にしたミトコンドリア・色素体制御の分子機構や、系統的に広範な真核系統間でのミトコンドリアや色素体の多様性などが研究されてきた。しかし、ミトコンドリア・色素体は宿主細胞体制に完全に組み込まれており、真核生物進化の初期に確立されたこれらの“古い”オルガネラを研究しても、《マトリョーシカ化》の痕跡の発見やそのメカニズムを解明することは難しい。その一方、広い系統範囲で細胞内に共生バクテリアを保持する真核生物が知られているが、この共生バクテリアが真に宿主細胞体制に組み込まれているのか、組み込まれているとしたらその制御機構はどのようなものなのかに関する知見はほとんど蓄積されていない。我々はミトコンドリアや葉緑体と比べて比較的最近獲得された細胞内バクテリア共生体とその宿主を研究することにより、真核生物進化初期に共生バクテリアがどのようにミトコンドリア・葉緑体化したかを研究する上でモデルとなると考えた。

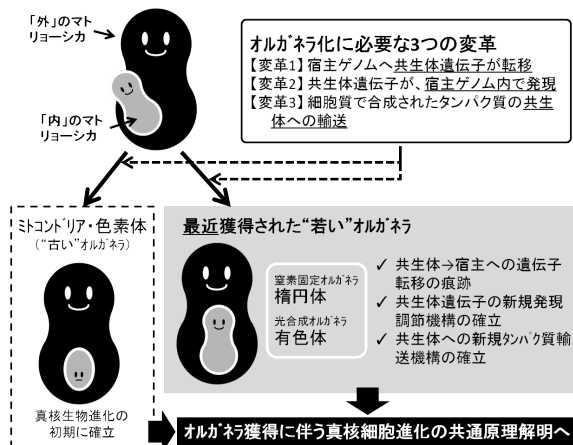


図1. 共生バクテリアのオルガネラ化の概念図

2. 研究の目的

(1) 真核生物進化には細胞内共生細菌が大きく寄与した

ミトコンドリアと色素体は、それぞれ細胞内共生した α プロテオバクテリアとシアノバクテリアに由来する。ミトコンドリアは真核生物進化のごく初期に、色素体はミトコンドリア共生よりも後に獲得されたと考えられている。これらの進化的起源・機能が異なる

2 種類のオルガネラは真核生物の初期に確立したため、現存する真核生物の細胞・ゲノムの進化に重大な影響を与えたはずである。つまり、現在の真核細胞体制・ゲノムの成り立ちを知るためには、オルガネラ獲得に際して、共生細菌と真核細胞（宿主）すなわち内と外のマトリョーシカの体制やゲノムにどんな変化がおこったかを知る必要がある。

(2) “古い”オルガネラの研究：オルガネラ化に伴う進化の痕跡を見つけにくい

細胞内共生した α プロテオバクテリアとシアノバクテリアがオルガネラとして確立するためには、以下の3つの大きな変革が必要であったと考えられる（図1）。

変革1：共生細菌ゲノムから宿主ゲノムへの遺伝子転移

変革2：転移した共生細菌遺伝子の真核型発現機構の獲得

変革3：宿主の細胞質で翻訳された共生細菌タンパクのオルガネラへの輸送機構の確立

ミトコンドリア・色素体の獲得に伴うこれらの変革については、細胞生物学的手法、ゲノムデータの解析などによりこれまでに精力的に研究されてきた。ただ、ミトコンドリア・色素体は真核生物進化の初期に確立されたため、これらの“古い”マトリョーシカ化イベントの痕跡は真核生物進化の過程で消し去られ、現存生物をモデルとした研究には限界がある。

(3) “若い”オルガネラ研究：オルガネラ化に伴う進化の痕跡を見つけやすい

ミトコンドリア・色素体を扱う研究に付随する問題点を回避する一つの方法は、ミトコンドリア・色素体よりも進化的に“若い”オルガネラをもつ真核生物種をモデルにすることである。本研究では、“若い”オルガネラをもつ真核生物として Rhopalodia 科珪藻（図2左）と有殻アメーバ *Paulinella chromatophora*（図2右）を扱うことにより、マトリョーシカ化に関わるイベントの痕跡を効率よく検出することを目指した。

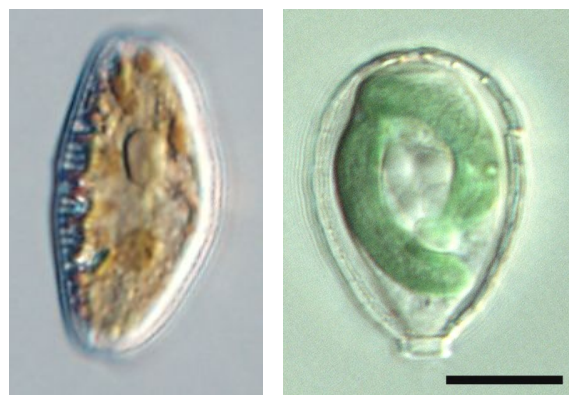


図2. (左) Rhopalodia 科珪藻の一種 *Rhopalodia gibberula* . (右) 有殻アメーバ *Paulinella chromatophora* 写真提供：中山卓郎（筑波大学）

3. 研究の方法

Rhopalodia 科珪藻（図2左）の細胞内には窒素固定を行うシアノバクテリア共生体（楕円体 Spheroid body）が存在することが知られていた。また *P. chromatophora*（図2右）の細胞内にはシアノバクテリアを起源とする有色体（Cyanelle）と呼ばれる光合成オルガネラが存在する。興味深いことに、*P. chromatophora* のシアネレは、他の光合成真核生物がもつ葉緑体とは異なる進化起源をもつことが判っている。

最終的に、上記2生物を対象とした研究から得られる知見と、これまで蓄積したミトコンドリア・色素体に関する知見を統合し、オルガネラ獲得に伴う真核細胞進化の共通原理を解明することを目指した。

(1) Rhopalodia 科珪藻細胞中の窒素固定オルガネラ（楕円体）獲得に伴う宿主と共生体の分子機構・ゲノムの変容に関する研究

- ：楕円体ゲノムに基づく、楕円体の珪藻への依存度の推測
- ：宿主珪藻からのゲノムおよび網羅的発現遺伝子解析データに基づく、楕円体ゲノム 宿主核ゲノムへ移行した遺伝子群の探索と同定
- ：珪藻細胞への遺伝子導入系の開発と、それを応用した宿主細胞質から楕円体へのタンパク質輸送機構の解明

(2) 有殻アメーバ *P. chromatophora* 細胞中の光合成オルガネラ（有色体）獲得に伴う宿主と共生体の分子機構・ゲノムの変容に関する研究

- ：すでに公表されている有色体ゲノム、宿主アメーバゲノムおよび網羅的発現遺伝子解析データを統合し、宿主ゲノムへ移行した有色体遺伝子群の発現に必要な配列因子とメカニズムの探索と同定
- ：宿主アメーバ細胞への遺伝子導入系の開発と、それを応用した宿主細胞質から有色体へのタンパク質輸送機構の解明

4. 研究成果

(1) Rhopalodia 科珪藻細胞中の窒素固定オルガネラ（楕円体）獲得に伴う宿主と共生体の分子機構・ゲノムの変容に関する研究

これまでに3種の *Rhopalodia* 科珪藻 *Epithemia turgida*、*Rhopalodia gibberula*、*Epithemia adnata* の楕円体ゲノムを解読した。

本研究で解析した *E. turgida* は栃木県湯ノ湖から採取された株である。実験室内で培養した細胞を破碎し、楕円体を粗精製した。得られた楕円体はごく少量であったが、ゲノム増幅につづく次世代シーケンシングによる解析を経て、世界に先駆けて楕円体の全ゲノム配列の取得に成功した（図3）。楕円体のゲノムは2.79 Mbp の一つの環状DNAによって構成されており、解析の結果その中には1,720個のタンパク質遺伝子が同定された。楕円体

に近縁なシアノバクテリアのゲノムと比較すると、楕円体ゲノムはサイズが小さく、タンパク質コード遺伝子の数も大きく減少していることが明らかとなった（論文 参照）。

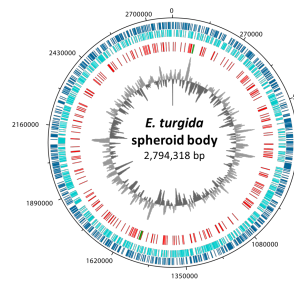


図3. *Epithemia turgida* の楕円体ゲノムマップ

これまで推測されていた珪藻細胞内での楕円体の機能は窒素固定であったが、その推測通りゲノム上には窒素固定に必要なタンパク質遺伝子のほとんどが同定された。ところが、楕円体ゲノムデータは、シアノバクテリアのアイデンティティとも言える光合成能を楕円体が完全に失っていることを示した。以上の結果から、楕円体が珪藻の細胞内で窒素固定という役割に特化して進化し、もともと有していた光合成能を失ったことを示している。我々が知るかぎりでは、光合成能を完全に失ったシアノバクテリアは、自由生活性、共生性を問わずこの楕円体を除いて知られていない。また、ゲノムデータの解析により、楕円体が宿主珪藻細胞に代謝的に依存していることも明確となった。

	<i>Epithemia turgida</i>	<i>Epithemia adnata</i>	<i>Rhopalodia gibberula</i>
ゲノムサイズ (Mbp)	2.79	2.79	3.01
タンパク質遺伝子数	1,720	1,692	1,672

図4. *Rhopalodia* 科珪藻3種の楕円体ゲノムのサイズ比較

残念ながら研究期間の途中で *E. turgida* の培養株が死滅したため、新たに *R. gibberula*、*E. adnata* の培養株を確立し、*E. turgida* と同様に楕円体ゲノムを解読した。*R. gibberula* 楕円体ゲノムは3.02 Mbp の単一環状ゲノム、*E. adnata* 楕円体は2.79 Mbp の単一環状ゲノムであることが判明した（未発表データ；図4）。3つの楕円体ゲノム間ではゲノム構造はきわめて類似していることが判明した（未発表データ；図5）。

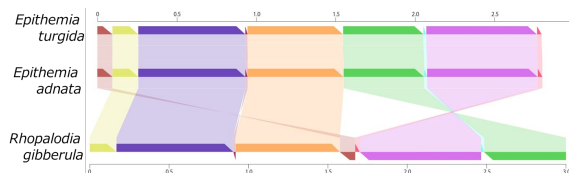


図5. *Rhopalodia* 科珪藻3種の楕円体ゲノムの構造比較

珪藻核ゲノムに移行した楕円体遺伝子を探索するため、*R. gibberula* と *E. adnata* の宿主ゲノムから発現する mRNA を網羅的に解析した（網羅的発現遺伝子解析）。*R. gibberula*

の mRNA データには楕円体遺伝子と思しき配列は発見できなかった。一方、*E. adnata* の mRNA データ中にはシアノバクテリアを起源とするペプチドグリカン代謝に関連する遺伝子配列が発見された。平行して *E. adnata* の核ゲノムのドラフト配列を取得・解析したところ、ペプチドグリカン代謝にかかわる 2 つのシアノバクテリア由来遺伝子が珪藻ゲノム上に発見された。珪藻細胞内でペプチドグリカンが存在するのは楕円体の細胞壁だけであり、これら 2 種のタンパク質が楕円体区画で機能する可能性は高い。以上の結果から、上記 2 つの遺伝子は珪藻細胞が楕円体を制御する分子メカニズムの一端であると考えられる。

これまでの研究で、Rhopalodia 科珪藻楕円体の直近の起源となった自由生活性シアノバクテリアは確定していなかった。シアノバクテリアの中でも単細胞で窒素固定能をもつ *Cyanothece* 属から、楕円体は分岐したことは確定していた。しかし、小サブユニットリボソーム RNA (SSU rRNA) 配列に基づく系統解析で復元された楕円体を含む *Cyanothece* 属クレードには、5 つのサブクレード (A-E) から構成され、どのサブクレードが楕円体と近縁となるかには解像度がなかった。この問題を解決するためには、ゲノム配列を基にした大規模分子系統解析が必要であるが、サブクレード B および C にはゲノム解読された生物種が存在しなかった。そこでサブクレード B に属する *Cyanothece* sp. MBI520001 株を培養し、そのゲノムを解読した。このゲノムには多数のトランスポゾン (IS) が挿入されていることから、現時点で完全にゲノムを解読は達成できていないが、およそ 5.68 Mbp であると予想された (未発表データ)。さらに *Cyanothece* sp. MBI520001 株ドラフトゲノム配列に基づく大規模分子系統解析を行ったところ、楕円体とサブクレード A 間の近縁性が強い統計的サポートで復元された (未発表データ)。以上の解析結果は、Rhopalodia 科珪藻の共通祖先にサブクレード A のシアノバクテリアが細胞内共生したことで楕円体が成立したことを示す。

(2) 有殻アメーバ *P. chromatophora* 細胞中の光合成オルガネラ (有色体) 獲得に伴う宿主と共生体の分子機構・ゲノムの変容に関する研究

有殻アメーバ *P. chromatophora* の祖先細胞は従属栄養性であったと考えられるが、*Synechococcus* 属 / *Prochlorococcus* 属から構成されるクレードに属するシアノバクテリアを細胞内共生させ、有色体 (シアネレ) 化したと考えられている。これまでの研究で有色体ゲノムから宿主ゲノムへ移行した有色体遺伝子群が同定されているが、それらの遺伝子の発現に必要などのようなプロモーター配列が使用されているかは全く不明であった。そこで茨城県太子町で単離された *P.*

chromatophora MYN1 株のゲノム解読、網羅的発現遺伝子解析からのタンパク質遺伝子の同定、網羅的な転写スタート部位の同定を行うことにより、*P. chromatophora* ゲノム中に有色体遺伝子が挿入されたのち、その遺伝子が発現されるために必要なプロモーター配列をどのように獲得したかを解明しようとしている途上である (図 6)。

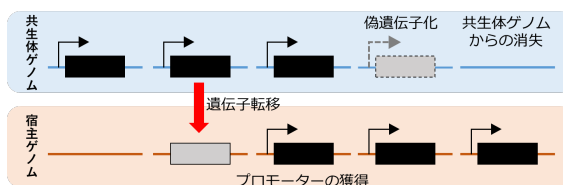


図 6. 共生体ゲノムから宿主ゲノムへ転移した遺伝子が機能するためには、真核ゲノム中で転写されるために必要なプロモーターの獲得が必要である。

これまでのシーケンス解析の結果、MYN-1 株の有色体ゲノムは完全に解読され、977,199 bp の単一環状ゲノムであった。MYN-1 株の有色体ゲノムは、本研究以前に決定された他の *P. chromatophora* 培養株の有色体ゲノムとほぼ同一であった。

核ゲノムについては、ゲノム長が 1 Gbp と予想された。De novo シーケンスにより取得したゲノムデータは約 420 Gbp に達した。これらのデータをアセンブルして得られたスキップフォールドは約 8300 個、それらの総合計は 967 Mbp となり、予想ゲノム長 (1 Gbp) と極めて近い。ギャップが 20%含まれているものの、総じて高精度のゲノムデータが取得されつつある。ただし、我々のシーケンス解析により *P. chromatophora* 核ゲノムには各種リピート配列が大量に存在することが判り、これがアセンブリングを妨げている (図 7)。この点を克服するため、現在 PacBio シーケンサーを用いた解析を行っている。

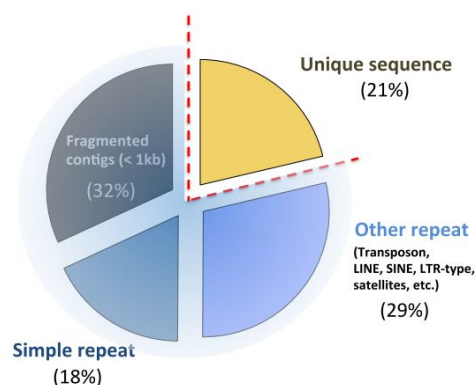


図 7. *P. chromatophora* 核ゲノムデータの内訳。各種リピート配列が配列を決定した領域の 40%以上を占めていることが判明した。

また網羅的発現遺伝子解析により少なくとも 11 万 7 千の mRNA コンティグを得て、それらは全てゲノム配列にマッピングされた。転写開始点解析では 189 万の転写開始点を同定した。これらの mRNA 配列に関するデータを解析したところ、ヒト、酵母、シロイヌナズナ等で転写開始点上流に存在する

TATA-box モチーフを確認することができなかった(図8)。従って *P. chromatophra* ゲノム中の転写開始機構は、これまで研究された他の真核生物とは異なることが予想された。

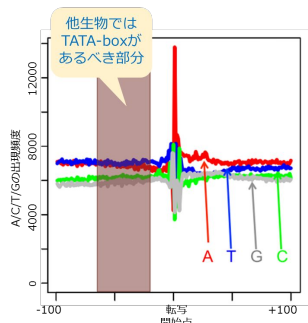


図8.
P. chromatophra ゲノムの転写開始点上流には A/T に富んだ TATA-box モチーフが存在しない。

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 37 件)

稲垣祐司. 2016 共生体由来オルガネラにまつわるエトセトラ. **生物の科学 遺伝** 70:156-160. 査読無

中山卓郎, 稲垣祐司. 2016 シアノバクテリアと真核藻類の細胞融合—「窒素固定オルガネラ」へ続く道? **生物の科学 遺伝** 70:176-180. 査読無

神川龍馬. 2016 光合成能力を失った種と葉緑体の進化・多様性. **生物の科学 遺伝** 70:115-120. 査読無

Ryoma Kamikawa, Goro Tanifuji, Masanobu Kawachi, Hideaki Miyashita, Tetsuo Hashimoto, Yuji Inagaki. 2015 Plastid genome-based phylogeny pinpointed the origin of the green-colored plastid in the dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum*. **Genome Biol Evol** 7:1133-1140. 査読有

Ryoma Kamikawa, 他 8 名, Yuji Inagaki. 2015 Proposal of a Twin-arginine translocator system-mediated constraint against loss of ATP synthase genes from nonphotosynthetic plastid genomes. **Mol Biol Evol** 32:2598-2604. 査読有

Mitsuhiro Matsuo, 他 6 名, Junichi Obokata, 他 4 名. 2015 High redox responsive transcription factor 1 levels result in accumulation of reactive oxygen species in *Arabidopsis thaliana* shoots and roots. **Mol Plant** 8:1253-1273. 査読有

Takuro Nakayama, Ryoma Kamikawa, Goro Tanifuji, Yuichiro Kashiya, Naohiko Ohkouchi, John Archibald, Yuji Inagaki. 2014 Complete genome of a nonphotosynthetic cyanobacterium in a diatom reveals recent adaptations to an intercellular lifestyle. **Proc Nat Acad Sci USA** 111:11407-11412. 査読有

Takuro Nakayama, Yuji Inagaki. 2014 Unique genome evolution in an intracellular N₂-fixing

symbiont of a rhopalodiacean diatom. **Act Soc Bot Pol** 83:409-413. 査読有

Ayaka Himeno, 他 12 名, Junichi Obokata, Yashiharu Yamamoto. 2014 ppdb: Plant Promoter Database ver. 3.0. **Nuc Acids Res** 42:D1188-D112. 査読有

Yusuke Yagi, Makoto Tachikawa, Hisayo Noguchi, Soichirou Satoh, Junichi Obokata, Takahiro Nakamura. 2013 Pentatricopeptide repeat proteins involved in plant organellar RNA editing. **RNA Biol** 10:1-7. 査読有

Takuya Matsumoto, Masanobu Kawachi, Hideaki Miyashita, Yuji Inagaki. 2012 Prasinoxanthin is absent in the green-colored dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum* strain NIES-1868: Pigment composition and 18S rRNA phylogeny. **J Plant Res** 125:05-711. 査読有

Yoshioka Yamamoto, Yusei Yoshioka, Mitsuro Hayakumachi, Junichi Obokata. 2011 Characterization of core promoter types with respect to gene structure and expression in *Arabidopsis thaliana*. **DNA Res** 11:333-342. 査読有

Takuya Matsumoto, Sohta Ishikawa, Tetsuo Hashimoto, Yuji Inagaki. 2011 A deviant genetic code in the green alga-derived plastid in the dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum*. **Mol Phylogenet Evol** 60:68-72. 査読有

Takuya Matsumoto, 他 8 名, Yuji Inagaki. 2011 Green-colored plastids in the dinoflagellate genus *Lepidodinium* are of core chlorophyte origin. **Protist** 162:268-276. 査読有

〔学会発表〕(計 153 件)

注) 発表者には * を付けた

*小保方潤一. 生物間の多様性と柔らかなゲノム 第13回積水化学 自然に学ぶモノづくりフォーラム, 2015年10月14日, イイノホール・カンファレンスセンター (東京都千代田区)

*Yuji Inagaki. Green alga-derived nucleomorphs in dinoflagellate cells. 2nd International Symposium on Matryoshka-type Evolution of Eukaryotic Cells, 2015年9月30日 - 10月2日, 筑波大学 (茨城県つくば市)

皿井千裕, 谷藤五郎, 中山卓郎, 神川龍馬, 高橋和也, 石田健一郎, 岩滝光儀, *稲垣祐司. ヌクレオモルフを持つ2種の未記載渦鞭毛藻: 「真核 - 真核型」細胞内共生を介した葉緑体成立過程を解き明かす新たなモデルとして. 2015年8月20 - 23日, 日本進化学会第17回大会, 中央大学後楽園キャンパス (東京都文京区)

*稲垣祐司. 珪藻細胞内の非光合成性シアノバクテリア共生体の起源と進化. 環境微生物学会合同大会 2014 サテライト研究

集会「植物を住みかとする微生物の生態」, 2014 年 10 月 25 日, ホテルクラウンパレス浜松 (静岡県浜松市)

*稲垣祐司. 新たな細胞内共生体獲得に伴うゲノムの進化. 日本遺伝学会第 86 回大会, 2014 年 9 月 17 - 19 日, 長浜バイオ大学 (滋賀県長浜市)

*稲垣祐司, 西村祐貴, 神川龍馬, 谷藤吾朗, 中山卓郎, 橋本哲男. 大規模配列データで解明される新奇真核微生物系統とそのオルガネラゲノム. 日本植物学会第 78 回大会, 2014 年 9 月 12 - 14 日, 明治大学生田キャンパス (神奈川県川崎市)

*Ryoma Kamikawa. Pedinophytes are easy: Origin and diversity of green-colored plastids in dinoflagellates. Integrated Microbial Biodiversity Program meeting, Canadian Institute for Advanced Research, 2013 年 5 月 14 - 17 日, Four Seasons Hotel (カナダ・ウィスラー)

*中山卓郎, 神川龍馬, 谷藤吾朗, John M. Archibald, 稲垣祐司. 窒素固定オルガネラ?—珪藻細胞内共生シアノバクテリアにみるゲノム縮小進化. 第 15 回日本進化学会, 2013 年 8 月 28 - 30 日, 筑波大学 (茨城県つくば市)

*皿井千裕, 神川龍馬, 高橋和也, 稲垣祐司, 岩滝光儀. 紅 (アカ) からミドリへのお色直し—渦鞭毛藻類における緑藻由来葉緑体の獲得. 第 15 回日本進化学会, 2013 年 8 月 28 - 30 日, 筑波大学 (茨城県つくば市)

*松尾恵梨子, 神川龍馬, 矢崎裕規, 田原美智留, 佐倉孝哉, 永宗喜三郎, 稲垣祐司. *Karenia* 属渦鞭毛藻における進化的起源の異なる葉緑体型 GAPDH の進化と細胞内局在. 第 15 回日本進化学会, 2013 年 8 月 28 - 30 日, 筑波大学 (茨城県つくば市)

*神川龍馬. “王道” から外れた葉緑体進化: 渦鞭毛藻類や珪藻を例に. 藻類談話会, 2013 年 11 月 9 日, 奈良女子大学 (奈良県奈良市)

*稲垣祐司, 皿井千裕, 神川龍馬, 高橋和也, 岩滝光儀. 渦鞭毛藻類における緑色葉緑体の起源と多様性. 第 15 回植物オルガネラワークショップ, 2013 年 3 月 20 日, オルガホール (岡山県岡山市)

*Yuji Inagaki. Genome evolution of the nitrogen-fixing cyanobacterial endosymbiont in the diatom *Epithemia turgida*. Integrated Microbial Biodiversity Program meeting, Canadian Institute for Advanced Research, 2012 年 5 月 9 - 11 日, Hilton Hotel Quebec City (カナダ・ケベックシティ)

*Yuji Inagaki. A model for endosymbiotic genome reduction: rhopalodiacean diatoms and their nitrogen-fixing organelle, spheroid body. Protist2012, 2012 年 7 月 29 日 - 8 月 3 日, University of Oslo (ノルウェー・オスロ)

*Junichi Obokata. A new driving force for the

functional gene transfer during endosymbiotic evolution: polII promotor *de novo* origination. Protist2012, 2012 年 7 月 29 日 - 8 月 3 日, University of Oslo (ノルウェー・オスロ)

*小保方潤一. マトリョーシカ型進化とゲノム. 日本植物学会第 76 回大会, 2012 年 9 月 15 - 17 日, 兵庫県立大学姫路書写キャンパス (兵庫県姫路市)

*稲垣祐司, 神川龍馬, 中山卓郎, 谷藤吾朗, 橋本哲男. 細胞共生体由来オルガネラ進化に関する新たな展開. 第 28 回日本微生物生態学会, 2012 年 9 月 19-22 日, 豊橋技術科学大学 (愛知県豊橋市)

*稲垣祐司, 中山卓郎, 笠井文絵, 大河内直彦. 珪藻細胞中の窒素固定に特化したオルガネラ「楕円体」: オルガネラ獲得過程理解に向けた新たなモデル. 第 34 回日本分子生物学会年会, 2011 年 12 月 13-16 日, パシフィコ横浜 (神奈川県横浜市)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

なし

6. 研究組織

(1)研究代表者

稲垣 祐司 (INAGAKI, Yuji)

筑波大学 生命環境系・准教授

研究者番号: 50387958

(2)研究分担者

小保方 潤一 (OBOKATA, Junichi)

京都府立大学大学院 生命環境科学研究科・教授

研究者番号: 50185667

神川 龍馬 (KAMIKAWA, Ryoma)

京都大学 地球環境学学・助教

研究者番号: 40627634

(3)連携研究者

なし