

令和元年5月9日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2015～2018

課題番号：15H05606

研究課題名(和文) 光合成能喪失藻類をモデルとした従属栄養性への進化を駆動する因子の提唱

研究課題名(英文) Factors mediating evolution to heterotrophy from autotrophy

研究代表者

神川 龍馬 (Kamikawa, Ryoma)

京都大学・人間・環境学研究科・助教

研究者番号：40627634

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 17,500,000円

研究成果の概要(和文)：光合成は、エネルギーと糖を太陽光と二酸化炭素から得られるという利点がある。にもかかわらず、光合成能を完全に喪失し、光合成性から従属栄養性へと進化した藻類が存在する。従属栄養性への進化を解明するため、本研究では非光合成性珪藻類 *Nitzschia* sp. をモデルとして研究を行った。その結果、本藻は光合成能喪失後も葉緑体を維持しており、光合成以外の葉緑体代謝機能をほぼ喪失しておらず、アミノ酸や脂肪酸などの物質を細胞内で合成できることが分かった。すなわち、光合成能の喪失とは必ずしも葉緑体機能の縮退を意味しない。

研究成果の学術的意義や社会的意義

光合成を行う生物は植物だけではなく、系統的に離れた種々の生物が光合成を行い、地球上の一次生産を支えている。これまでにそのような一次生産に重要な光合成性生物がどのように誕生し、進化してきたのかが研究されてきた。しかし本研究のように、元々一次生産者であった生物が二次的に従属栄養性生物にどのように進化したのか、について着目した研究は極めて少なかった。本研究成果は、光合成性真核生物の多様性とその進化を理解するために、藻類の誕生に関わるメカニズムに加え、藻類が一次生産者をやめる進化メカニズムの重要性に光を当てる研究である。

研究成果の概要(英文)：Photosynthesis provides biochemical energy and sugar, which are converted from solar power and carbon dioxide, respectively. Nonetheless, some algal species have secondarily lost photosynthesis, resulting in heterotrophic species. I have used a heterotrophic diatom *Nitzschia* sp. as a model in order to elucidate evolution from a phototrophic species to a heterotrophic species. I have unveiled that the heterotrophic diatom still retains a non-photosynthetic plastid, the heterotrophic diatom has lost few plastidal metabolic pathways, and the heterotrophic diatom is capable of synthesizing various compounds such as amino acids and fatty acids in the plastid, even after loss of photosynthesis. These findings indicate that loss of photosynthesis does not always result in functional reduction of plastids.

研究分野：進化生物学

キーワード：藻類 葉緑体 ゲノム トランスクリプトーム

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

真核生物における光合成能の獲得は、シアノバクテリアと呼ばれる光合成性バクテリアを細胞内共生させることから始まった。この進化イベントにより、真核生物は独立栄養性を獲得し、地球規模での一次生産に寄与するに至っている。このように光合成能の獲得は、真核生物に有利な点をもたらしたことは明確であり、その進化イベントに必須なファクターの解明への取り組みが盛んになされている (Keeling 2010 Proc R Soc Lond)。一方で、光合成能の喪失と従属栄養性への進化は、珪藻類と呼ばれる真核藻類グループでは比較的最近、しかも複数回起きたことが明らかとなってきた (Kamikawa et al. 2015 Phycol Res)。光合成性珪藻類にとって本来有利であるはずの光合成能を喪失させ従属栄養性となった進化メカニズムや従属栄養性化により得ることができた利点は謎であり、従属栄養性種が存在する珪藻類の多様性研究においても解明が急務の課題である。

2. 研究の目的

本研究では従属栄養性珪藻類を材料として葉緑体喪失による従属栄養性への進化過程をモデル化する。具体的にはまず初めに申請者が有する自由生活性の従属栄養性珪藻類 *Nitzschia* sp. をモデルとして用い、光合成性から進化した従属栄養性細胞の細胞内代謝経路を解明する。さらに従属栄養性珪藻類のもつ特異的な代謝経路について光合成性種との比較解析により明らかとする。上述した2点は分子に着目して、なぜ珪藻類の一部が光合成能を喪失させ従属栄養性となることが可能であったかについて進化要因を提唱する。しかし、従属栄養性になるための分子メカニズムが存在し、事実従属栄養性への進化が可能であったとしても、その後の生存競争に生き残れなければならない。そこで従属栄養性珪藻類が現在生息している環境を精査し、従属栄養性への進化を駆動する環境要因を明らかとする。

3. 研究の方法

従属栄養性珪藻類のもつオルガネラゲノムおよび核ゲノムから発現している遺伝子を網羅的に検出するため、次世代シーケンサー Illumina HiSeq および PacBio RSII を用いて全 DNA および全 RNA をシーケンス、アセンブルを行った。検出された遺伝子から、従属栄養性珪藻類の代謝経路を同定した。トランスポーターは、その GFP 融合遺伝子をモデル珪藻類である *Phaeodactylum tricornerutum* に導入し発現させることで局在を明らかにした。リン酸アンチポーターに関しては、基質候補を封入した人工リボソームに発現させたトランスポーターを組み込み、ラベルしたリン酸が取り込まれる量により、基質特異性を評価した。検出された遺伝子に関しては、分子系統解析を行い、その進化的由来を精査した。マングローブ林においてサンプリングを行い、同時に水温、塩分、光量について測定した。サンプルからは IMK 培地による租培養の後、計数および単離を行った。培養株は、様々な光量の下、培養実験を行うことで増殖率を測定した。

4. 研究成果

(1) 従属栄養性珪藻類の葉緑体ゲノム進化の解明

研究代表者らが単離・株化した従属栄養性珪藻類 *Nitzschia* sp. NIES-3581 株から抽出したトータル DNA を次世代シーケンスに供し、得られたオルガネラゲノムを解析した結果、葉緑体ゲノムは 69,705 bp の環状ゲノムであった。これは光合成性の珪藻類葉緑体ゲノムのサイズと比較すると三分の二以下に縮退している。タンパク質コード遺伝子数も 60 と光合成性近縁種である *Nitzschia palea* が 127 タンパク質コード遺伝子をもつことと比較して半減していた。従属栄養性珪藻類葉緑体ゲノム上のタンパク質遺伝子組成を精査した結果、光合成における電子伝達やクロロフィル代謝、炭酸固定にかかわる遺伝子はすべて消失していた。すなわち、従属栄養性となり、光合成への依存がないという事実と、一致している。その一方で、遺伝子発現、チラコイドルーメンへのタンパク質輸送、鉄硫黄クラスター合成、タンパク質のクオリティーチェックなどにかかわるタンパク質をコードする遺伝子は保持されていた。その中でも非常に興味深いことに ATP 合成酵素複合体遺伝子が保持されていた。葉緑体 ATP 合成酵素はチラコイドルーメン ストロマ間におけるプロトン勾配を利用して ADP とリン酸から ATP を合成する。通常、チラコイドルーメン ストロマ間におけるプロトン勾配は光合成における電子伝達を介して形成されるが、従属栄養性珪藻類は光合成をおこなわないため不可能である。そのため従属栄養性珪藻類 ATP 合成酵素は、ATP 合成のために存在するのではないと考えられた。上述したように、従属栄養性珪藻類葉緑体ゲノムにはチラコイドルーメンへのタンパク質輸送にかかわる遺伝子が存在しており、電子顕微鏡観察から葉緑体内に縮退したチラコイドが観察されることから実際に機能していると考えられる。このチラコイドルーメンへのタンパク質輸送装置はプロトン勾配を必要とする。そのため従属栄養性珪藻類の ATP 合成酵素は、ATP を分解するために存在している可能性があることを提唱した。ATP 分解を ATP 合成酵素が行うと、プロトンをストックからチラコイドルーメンへと組みだし、プロトン勾配を形成することができる。光合成能喪失後も、チラコイドルーメン内にタンパク質を輸送する必要がある場合、ATP 合成酵素は要求されるプロトン勾配を形成するために保持される傾向にあるのかもしれない。

NIES-3581 とは系統的に遠縁な異なる種として認識される 3 株においても同様にオルガネラゲノムを決定した。その結果、遺伝子の有無に多少の違いはあるものの、ゲノムサイズが三分

の二程度に縮退している傾向や、ATP 合成酵素が残存していることは同様に観察された。Nitzschia sp. NIES-3581 とその他の従属栄養性珪藻類培養株は系統的に遠縁であることから、独立した光合成能の喪失後、収斂進化により似たような葉緑体ゲノムをもつに至ったと考えられる。ミトコンドリアゲノムでは、従属栄養性種も光合成種も、サイズおよび遺伝子種ともに非常に保存性が高いゲノム構造を有していた。この成果は、光合成能喪失進化における葉緑体ゲノム縮退の多様性の一つを表す報告として評価されている。

(2) 従属栄養性珪藻類の葉緑体機能の解明

従属栄養性珪藻類 Nitzschia sp. NIES-3581 における葉緑体機能を解明するため、抽出した RNA を次世代シーケンスに供し、得られたトランスクリプトームデータの解析を行った。その結果、従属栄養性珪藻類の葉緑体に局在している代謝系は、解糖系・糖新生、還元的ペントースリン酸経路、アミノ酸合成、脂肪酸合成、ヘム合成、鉄硫黄クラスター合成、リボフラビン合成、脂質合成など、多岐に及んだ。その一方で、光合成やカロテノイド合成、炭酸固定の場であるプレノイドに局在するタンパク質、そして MEP 経路（イソペンテニルピロリン酸合成）にかかわる核コード葉緑体遺伝子は一切検出されなかった。これらの検出されない代謝系のうち、イソペンテニルピロリン酸合成経路は細胞質に存在するイソペンテニルピロリン酸合成（MVA 経路）によって補完されていると考えられる。

葉緑体局在タンパク質配列の分子系統解析の結果、ほとんどの場合光合成性の珪藻類と従属栄養性珪藻類は単系統群を形成した。すなわちほとんどの従属栄養性珪藻類葉緑体タンパク質は光合成性の祖先から受け継いだものである。一方、トランスアルドラーゼだけは興味深い結果となった。トランスアルドラーゼはペントースリン酸経路にかかわるタンパク質であり、珪藻類では細胞質と葉緑体の両方にペントースリン酸経路が存在するため、細胞質用トランスアルドラーゼと葉緑体用トランスアルドラーゼが存在する。しかし従属栄養性珪藻類には 3 コピーのトランスアルドラーゼが存在した。分子系統解析の結果、そのうち 1 コピーは葉緑体用トランスアルドラーゼにその起源をもち、2 コピーは細胞質用トランスアルドラーゼに起源をもっていた。それらの局在を N 末端配列から推定したところ、葉緑体用トランスアルドラーゼは葉緑体局在配列を有しており、起源と同じく葉緑体局在と考えられる。2 コピーの細胞質用トランスアルドラーゼのうち、1 コピーは細胞質局在と推定されたが、もう 1 コピーは葉緑体局在配列を有していた。そこで葉緑体局在配列をもつ「細胞質用トランスアルドラーゼ」の局在を精査するため、GFP との融合タンパク質配列を光合成珪藻類 *Phaeodactylum tricorneratum* で発現させ局在解析を行った。その結果、GFP 蛍光はクロロフィル蛍光と重なったため、GFP 融合タンパク質は葉緑体に局在していると考えられた。すなわち、葉緑体局在配列をもつ「細胞質用トランスアルドラーゼ」は本来の進化的由来の細胞質局在ではなく、葉緑体へと局在を進化させたことが判明した。本研究成果は葉緑体の非光合成化に伴う核コード遺伝子進化を明らかにした研究であるとともに、光合成能の喪失は必ずしも大規模な葉緑体機能縮退を引き起こさないことを示す重要な証拠である。また全ゲノムに関しても現在解析中であり、より詳細な代謝経路と従属栄養性種特異的な遺伝子の絞り込みを行っている。

(3) 従属栄養性珪藻類のもつトランスポーターに関する研究

従属栄養性珪藻類がどのようにして栄養塩を獲得し、どのように様々な細胞内区画間における代謝系をリンクさせているのかを明らかにするため、トランスポーターの局在および機能解析を行った。様々なトランスポーター遺伝子が同定されたが、その中でジカルボン酸トランスポーター遺伝子は、他の光合成珪藻類ゲノムには検出されず、従属栄養性の獲得にかかわる可能性があった。そこで GFP タグを付加した融合遺伝子を *P. tricorneratum* 細胞内で発現させたところ、クロロフィルと GFP 蛍光が共局在した。すなわちジカルボン酸トランスポーターは葉緑体に局在する可能性がある。また、葉緑体の代謝系を機能させるうえで重要な炭素源の輸送に関わるとされる葉緑体トリオースリン酸トランスポーター (TPT) を 4 配列同定した。これらの局在を精査するため、GFP タグを C 末端に付加した融合遺伝子を同様に *P. tricorneratum* 細胞内で発現させたところ、4 重膜の葉緑体膜のうち、最外膜、最外膜から 2 枚目の膜、最内膜に局在していることを明らかとした。TPT の基質を調べるために、無細胞発現系にて得られた TPT タンパク質を人工リボソームに組み込み、基質の特異性を精査した。その結果、4 種のトランスポーターのうち、3 種は発現に成功し、基質特性をチェックできた。3 種ともトリオースリン酸に加え、3-ホスホグリセリン酸およびホスホエノールピルビン酸を輸送可能であった。すなわち、これらの基質によって葉緑体と細胞質の代謝系は相互にリンクしていることが強く示唆された。

陸上植物や紅藻類の葉緑体 TPT は、トリオースリン酸は輸送可能であるが、ホスホエノールピルビン酸は輸送できず、ホスホエノールピルビン酸特異的なトランスポーター (PPT) が存在することが知られている。従属栄養性珪藻類や光合成性珪藻類では葉緑体膜に TPT は見出されるが、PPT 遺伝子はゲノムやトランスクリプトームからは検出されない。PPT が存在しないことは珪藻類と同様に紅藻類由来の葉緑体をもつ多くの藻類でも見られる。特に、マラリア原虫のもつ光合成能をもたない葉緑体であるアピコプラストにも TPT は存在するが、トリオースリン

酸およびホスホエノールピルビン酸も輸送可能であることが報告されている。またアピコプラストに PPT は存在せず、これらの共通性は極めて興味深い。

(4) 従属栄養性珪藻類の栄養要求性、増殖能および耐塩性

研究代表者が有する従属栄養性珪藻類の多くは沖縄県のマングローブ林から単離されたものである。マングローブ林環境は、わずかな場所の違いや、川からの淡水の流入および潮の満ち引きによって塩濃度や水温、光量が劇的に変化する。従属栄養性珪藻類がそのような変化に富むマングローブ林環境にどのように適応しているのか調べるため、増殖実験を行った。4 種の従属栄養性珪藻類を様々な温度で培養した結果、種によって違いはあるものの 5 ~ 30 °C まで増殖を示した。また様々な塩濃度で培養した結果、0.5% ~ 9% NaCl の範囲で増殖を示した。このような増殖温度および塩濃度への耐性は、環境が変化しやすいマングローブ環境への適応を示していると考えられる。またマングローブ林は、その周辺と内部で光量が大きく異なっていた。マングローブ林内は 20 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ 以下、マングローブ林外は 1500 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ 以上であった。そこで従属栄養性種の分布を培養ベースで調査したところ、1 種の分布がマングローブ林内部からのサンプルに限定され、マングローブ林周辺からは検出されないことが分かった。他の 3 種はマングローブ林内部からも周辺からも培養ベースで検出されている。ここから導かれる仮説は、従属栄養性珪藻類の 1 種は光量が高いと増殖できないということである。そこで様々な光量で培養実験を行ったところ、4 種のうち 3 種は 0 ~ 200 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ で良好な増殖を見せたが、マングローブ林内部からしか検出されない 1 種については暗所と比較して 20 ~ 50 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ で増殖に抑制が見られ、100 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ 以上では全く増殖が見られなかった。これは従属栄養性珪藻類の 1 種は太陽光の存在により増殖不可能になるという極めて興味深い現象を示している。光合成能の喪失進化が影響した可能性が高く、今後の詳細な研究が必要である。

(5) 従属栄養性珪藻類およびその他の従属栄養性藻類の多様性

これまでに従属栄養性珪藻類 *Nitzschia* spp. は 6 種が知られていた。さらに研究代表者らの研究により、2 種の新種候補が存在していることが分かっている。さらなる従属栄養性珪藻類の多様性解明に向けて、沖縄県マングローブサンプルから従属栄養性珪藻類の単離および培養株の確立を行った。その結果、従来観察される種に加えて、2 種のこれまでに報告のない形態をもつ従属栄養性珪藻類培養株が得られた。それらの透過型電子顕微鏡観察の結果、どちらも縮退した葉緑体を有していることが判明した。現在、顕微鏡観察を進めており、新種記載へ向けて準備を進めている。

また研究代表者は従属栄養性の緑藻類や従属栄養性の黄金色藻類の培養株も入手し、それらの葉緑体機能について調べた。その結果、光合成能を喪失した吸収栄養性の従属栄養生物である場合、葉緑体機能は縮退していない傾向があることが分かった。これには従属栄養性の珪藻類や従属栄養性の緑藻類が該当する。一方、光合成能を喪失した捕食性の従属栄養生物である場合や絶対寄生性である場合には、葉緑体機能の大規模な縮退が見られた。このことは葉緑体の機能縮退進化には、細胞の栄養要求性が選択圧として関わっていることが示唆される。

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計 9 件)

Dorrell RG, Azuma T, Nomura M, Audren de Kerdrel G, Paoli L, Yang S, Bowler C, Ishii K, Miyashita H, Gile GH, [Kamikawa R](#). Principles of plastid reductive evolution illuminated by non-photosynthetic chrysophytes. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 2019 116(14): 6914-6923.

[Kamikawa R](#), Azuma T, Ishii K, Matsuno Y, Miyashita H. Diversity of organellar genomes in non-photosynthetic diatoms. *Protist* 2018 169(3): 351-361

Cenci U, Sibbald SJ, Curtis BA, [Kamikawa R](#), Eme L, Moog D, Henrissat B, Maréchal E, Chabi M, Djemiel C, Roger AJ, Kim E, Archibald JM. Nuclear genome sequence of the plastid-lacking cryptomonad *Goniomonas avonlea*: phylogenomic and metabolic insights into the evolution of secondary plastids. *BMC Biology* 2018 16: 140

[Kamikawa R](#), Yazaki E, Tahara M, Sakura S, Eriko Matsuo, Nagamune K, Hashimoto T, Inagaki Y. Fates of evolutionarily distinct, plastid-type glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase genes in karenian dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 2018 65: 669-678

[Kamikawa R](#), Moog D, Zauner S, Tanifuji G, Mayama S, Ishida K, Miyashita H, Hashimoto T, Archibald JM, Inagaki Y. A non-photosynthetic diatom reveals early steps of reductive evolution in plastids. *Molecular Biology and Evolution* 2017 34(9): 2355-2366

Ishii K, [Kamikawa R](#). Growth characterization of non-photosynthetic diatoms, *Nitzschia* spp., inhabiting estuarine mangrove forests of Ishigaki Island, Japan. *Plankton and Benthos Research* 2017 12(3):164-170.

神川龍馬. 光合成能力を失った種と葉緑体の進化・多様性 ~ 環境と栄養性の進化関係の解明へ向けて ~. 生物の科学 遺伝 2016 70(2), 115-120

神川龍馬. *Nitzschia*. 光合成やめるってよ. 藻類 2015 63(3): 196-200.

Kamikawa R, Tanifuji G, Ishikawa SA, Ishii K, Matsuno Y, Onodera NT, Ishida K, Hashimoto T, Miyashita H, Mayama S, Inagaki Y. Proposal of a twin arginine translocator system-mediated constraint against Loss of ATP synthase genes from nonphotosynthetic plastid genomes. Molecular Biology and Evolution 2015 32(10): 2598-2604.

[学会発表](計 22 件)

加山 基, 野村 真末, 後藤 みなみ, 矢吹 彬憲, 宮下 英明, 真山 茂樹, 柏山 祐一郎, 神川龍馬. 非光合成性無色珪藻類におけるクロロフィル生合成の進化. 日本藻類学会第 43 回大会, 2019/03/15-17 京都大学, 口頭

東 智範, Tomas Panek, Alex Tice, 加山 基, 小林 真弓, 宮下 英明, 洲崎 敏伸, Matthew W Brown, 神川龍馬. トランスクリプトーム解析と系統学的位置からみた太陽虫 *Actinophrys sol* の葉緑体進化. 日本藻類学会第 43 回大会, 2019/03/15-17 京都大学, 口頭

野村真末, 加山基, 後藤みなみ, 石井健一郎, 宮下英明, 真山茂樹, 神川龍馬. 新規無色珪藻培養株の系統学的位置と白色体ゲノム解析. 第 2 回日本共生生物学会 2018/11/24-25 神戸大学, ポスター

加山基, 野村真末, 後藤みなみ, 矢吹彬憲, 宮下英明, 真山茂樹, 神川龍馬. 新規無色珪藻における葉緑体縮退進化. 第 2 回日本共生生物学会 2018/11/24-25 神戸大学, 口頭

東智範, Tomas Panek, Alex Tice, 加山基, 小林真弓, 宮下英明, 洲崎敏伸, Matthew W Brown, 神川龍馬. トランスクリプトーム解析と系統学的位置からみた太陽虫 *Actinophrys sol* の葉緑体進化. 第 2 回日本共生生物学会 2018/11/24-25 神戸大学, 口頭

Mayama N, Miura H, Kamikawa R, Mayama S. Sigmoid *Nitzschia* species in girdle view. 25th International Diatom Symposium, 2018/06/25-30 Berlin (Germany), Poster

Kamikawa R, Oyama K, Tanizawa Y, Mochizuki T, Nakayama T, Tanifuji, G, Nakamura Y, Kato M, Miyashita H. The complete genome of a non-photosynthetic diatom and its plastidal sulfolipid biosynthesis. ISOP/PSA 2018/07/29-08/03 Vancouver (Canada), Poster

Kamikawa R, Azuma T, Ishii K, Miyashita H. Diversity of genomes and functions in non-photosynthetic plastids of Ochrophyta. ISEP18 2018/05/27-06/01 Cyprus, Oral

神川龍馬, Daniel Moog, 野澤彰, 戸澤讓. 非光合成性珪藻類葉緑体トリオースリン酸輸送体の基質特異性と紅藻類由来葉緑体の進化. 日本藻類学会第 42 回大会 2018/03/23-25, 東北大学 口頭

神川龍馬. “非”光合成性珪藻類: 進化・多様性・応用への展望. 平成 29 年度 マリンバイオテクノロジー学会「若手の会シンポジウム」 2017/11/21 東京海洋大学 (招待講演)

神川龍馬. 藻類が光合成を捨てるとき. 第 11 回ゲノム微生物学会若手の会 2017/09/12-13 熱海 (招待講演)

神川龍馬. イントロダクション: 現存真核生物の多様性. 第 19 回進化学会シンポジウム 2017/08/24-26 京都大学 (招待講演)

Kamikawa R. Reductive evolution of plastids in diatoms after loss of photosynthesis. International Phycological Conference 2017/08/13-19 Szczecin (Poland), Oral (Invited)

Kamikawa R, Moog D, Nozawa A, Tozawa Y. Evolutionary cross talk between the non-photosynthetic plastids and the cytosol of *Nitzschia*. The IVth Molecular Life of Diatoms. 2017/07/09-13 Ikuta Shrine Hall, Kobe, Oral

神川龍馬. 非光合成性珪藻類葉緑体のゲノム進化. 第 41 回日本藻類学会 2017/03/23-25 高知大学 口頭

神川龍馬. 光合成能喪失に伴う葉緑体ゲノム進化 (Reductive genome evolution in non-photosynthetic plastids). 第 90 回日本細菌学会総会 2017/03/19-21 仙台国際センター (招待講演)

神川龍馬. インビジブル: 色を捨てた“藻類”たち. 第 18 回進化学会 WS「プロティストワールド ~ アプローチの多様化がもたらすもの ~」 2016/8/25-28 東京工業大学 (招待講演)

神川龍馬. Lumiere et obscurite ~ 光合成能の喪失がもたらす真核生物進化 ~. 水圏微生物のエネルギー利用戦略とその相互作用に関する研究会. 2016/11/03-04 国立遺伝学研究所 (招待講演)

Kamikawa R, Zauner S, Moog D, Tanifuji G, Ishida KI, Mayama S, Hashimoto T, Archibald JM, Maier UG, Miyashita H, Inagaki Y. Rare loss of the Calvin Benson cycle in non-photosynthetic plastids. ICES2016 Kyoto 2016/09/10-14 Kyoto Prefectural University, Oral

神川龍馬, Stefan Zauner, Uwe Maier, Daniel Moog, John M. Archibald, Andrew J. Roger, 真山 茂樹, 石田 健一郎, 宮下 英明, 稲垣 祐司. 非光合成性珪藻類無色葉緑体における機能. 第 40 回藻類学会 2016/03/18-20 日本歯科大, 口頭

21 Kamikawa R, Yuji Inagaki. Convergent evolution of carbon metabolisms after loss of

photosynthesis. 2nd International Symposium Matryoshka-type Evolution of Eukaryotic Cells 2015/09/30-2015/10/02 University of Tsukuba, Poster
22 Kamikawa R. The plastid genome in a nonphotosynthetic diatom. CGEB meeting 2015/02/12 Dalhousie University (Canada), Oral

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕
出願状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年：
国内外の別：

取得状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

<https://sites.google.com/site/ryomakamikawa/>

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：
ローマ字氏名：
所属研究機関名：
部局名：
職名：
研究者番号(8桁)：

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：
ローマ字氏名：

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。