

令和 4 年 5 月 15 日現在

機関番号：12601

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K22446

研究課題名(和文) 根源的かつ普遍的なメス・オスの概念の創出

研究課題名(英文) Creation of fundamental and universal female and male concepts

研究代表者

野崎 久義 (Nozaki, Hisayoshi)

東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・特任研究員

研究者番号：40250104

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文)：緑藻ボルボックス系列プレオドリナの両性型の株ではMID/OTOKOGIとGCS1の発現増大がオス配偶子を誘導し、発現抑制がメス配偶子を誘導することが推測された。これは真核生物に共通する特性であり、両性型の生物でも認められたことになる。陸上植物系統のヒメミカツキモにおける性決定遺伝子CpMinus1については効率的な形質転換法を確立し、ChIP解のためのタグ付きタンパク質の発現を試みた。マラリア原虫における生殖細胞分化因子のエピジェティック制御機構研究に着手した。紅藻シゾンを窒素飢餓で培養すると減数分裂に関わるMind1、Spo11ホモログの転写が増加し、単細胞紅藻の性の存在が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究課題は「メス」と「オス」が同型配偶の原始的な性からそれぞれの真核生物の系統で「基本的に同じ原理」で進化したという作業仮説(図1)に基づく。この仮説が正しければ真核生物の根本原理に立脚した「新しいメスとオスの概念」が創出できると確信し、開始したが、オスとGCS1と転写型性決定遺伝子の普遍的な関係は緑色植物では明らかになった。更に今後、扱う生物によって細分化されていた性関連の学問体系を大きく統合・変革させ、「新しいメスとオスの概念」によって統一的に「性(sex)」を扱う新体系に発展すると期待される。

研究成果の概要(英文)：Examination of the bisexual strain of the volvocine green alga Pleodorina demonstrated that production of male or female gametes was correlated with the increase or decrease, respectively, of expression of both MID/OTOKOGI and GCS1 genes. This is a common characteristic of eukaryotes in which both genes embody females and males, and was also observed in the hermaphrodites. An effective transformation protocol of the sex-determining gene CpMinus1 in Closterium of the terrestrial plant lineage was established, and expression of the tag-protein of this gene was studied. We also initiated research on the epigenetic regulation of germline differentiation factors in the malaria parasite Plasmodium falciparum. In the red alga Cyanidioschizon culture, the transcript levels of Mind1 and Spo11 homologs involved in meiosis were increased 5.4- and 2.5-fold, respectively, compared to nitrogen-enriched conditions, suggesting the presence of sex in the unicellular red algae.

研究分野：進化生物学

キーワード：進化 雌雄性 性 GCS1 緑藻ボルボックス系列 ミカツキモ マラリア原虫 紅藻シゾン

1. 研究開始当初の背景

複雑な体制をした多細胞生物は単細胞生物から進化し、この過程で有性生殖は同型配偶からメスとオスをもつ異形配偶・卵生殖に進化したと考えられている。この「メスとオス」は配偶子の大きさと運動能力の差で定義されている性(sex)であり、大きなサイズで運動能力の低い配偶子をつくりだす性を「メス」、小さなサイズで運動能力の高い配偶子をつくりだす性を「オス」と定義している (e. g. Bold & Wynne 1985, Introduction to the Algae)。メスとオスは真核生物の様々な系統で多起源的に同型配偶の性から

進化しており (Kirk 2006, Curr. Biol 16: R1030) 異なる系統で進化した「メス」同士または「オス同士」に共通する分子遺伝学的基盤は無いように思えた。従って、同型配偶から卵生殖の真核生物で統一かつ分子遺伝学的に定義される「メス・オス」の概念は未だない。

21世紀になり真核生物の様々な生物で全ゲノム配列が明らかになり、性関連の遺伝子が「性が認められない生物」も含めて真核生物に幅広く存在することが明らかになった (e.g. Ramesh et al. 2005, Curr. Biol. 15: 185)。従って、約20億年前の真核生物の共通祖先で「性」は存在していたと考えられるようになった (Zimmer, 2009, Science 324: 1254; Speijer et al. 2015, PNAS 112: 8827; 図1)。このような時代の中で、応募者らは「性」と「ゲノム解読」に関するブレークスルーとなる研究成果を発表した。

2006年に、分担研究者の森らは被子植物テッポウユリを材料として、配偶子融合に必須の新規遺伝子 *GCS1* (GENERATIVE CELL SPECIFIC 1: 雄原細胞特異的遺伝子) を発見した (Mori et al. 2006, Nat. Cell Biol. 8: 64)。その後 *GCS1* は真核生物の幅広い系統の多くの生物で発見・解析されており、興味深いことは、スーパーグループを超えた幅広い真核生物において、すべて伝統的な「オス」配偶子側で機能・発現しているという事実であった (Mori et al. Nozaki [員数 4、4 番目] 2015, Mol. Plant 8: 1442; 図1)。

同2006年に、代表研究者の野崎らは緑藻ボルボックス系列 (*B*: ハプロイド生物) のプレオドリナ (*Pleodorina*) の新規培養株を用いてオス特異的遺伝子“*OTOKOGI* (*PlestMID*)”を発見した (Nozaki, Mori, Misumi et al. 2006, Curr. Biol. 16: R1018; “*OTOKOGI*” Nozaki 2008, Biologia 63: 768)。本遺伝子は本系列同型配偶クラミドモナス (*Chlamydomonas*) のマイナス交配型決定・転写型遺伝子 *MID* (minus dominance) のオーソログであり、その後、卵生殖ボルボックス (*Volvox*) においても、オーソログ (*VcMID*) がオス株から発見された (Ferris et al. Nozaki [員数 15、13 番目] 2010, Science 328: 351)。また、研究分担者の関本らは転写型性決定遺伝子 *CpMinus1* を陸上植物の祖先的系統のヒメミカヅキモ (*n*) から発見した (Sekimoto 2017, JPR 130: 423)。

一方、研究分担者の三角と代表者の野崎のグループは有性生殖が認められない紅藻イデユコゴメ綱のシゾン (*Cyanidioschyzon*) (*n*) を用いて、真核生物最初の100%完全ゲノムを達成した (Matsuzaki, Misumi et al. Nozaki [員数 42、39 番目] 2004, Nature 428: 653; Nozaki et al. Misumi [員数 18、3 番目] 2007, BMC Biol. 5: 28;)。この完全ゲノムからシゾンの遺伝子を調査すると、「性」がないと思われていた本藻類が減数分裂の遺伝子群、配偶子融合遺伝子 *GCS1*、RWP-RK ドメイン (*MID/OTOKOGI* のものと同じ) 保有の転写型の遺伝子を明らかに持っていた。EST データはこれらの遺伝子が発現していないとされていたが、遺伝子配列には問題はなく、生活環が変われば発現し、有性生殖に関与する可能性が示唆された。

すでに述べたように「オス」という性は収斂 (平行) 進化した「サイズが小さくて運動能力が高い配偶子を持つ」という理由だけで分類されたものである。しかし、真核生物の系統で幅広くこのような伝統的なオス側の配偶子に *GCS1* の機能があるとすれば、20億年前の真核生物の共通祖先で、*GCS1* の発現と機能を担う祖先的な性 (交配型) 「GC 交配型」とこれと相補的な「非 GC 交配型」があり、それぞれが「オス」と「メス」の原型であったことを示唆する。従って、紅藻類のシゾンを含む様々なハプロイドの祖先的な真核生物を用いて、オス側の配偶子分化を決定していると思われる転写型・性決定遺伝子等と *GCS1* に関連した遺伝子制御系と進化・多様性を更に明らかにしてゆけば、オスの原型「GC 交配型」とメスの原型「非 GC 交配型」の分子遺伝学的基盤が明らかになり、真核生物に普遍的かつ根源的な「新たなメスとオスの概念」を創出することができると思われ本研究課題を提案した。

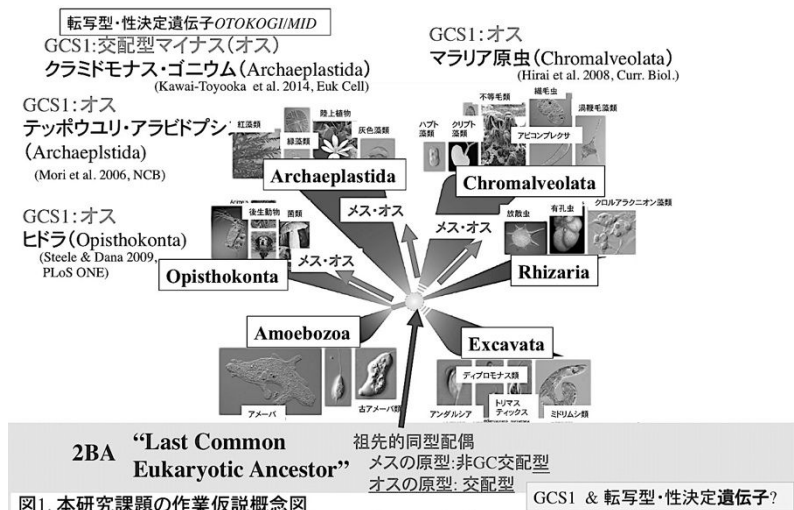


図1. 本研究課題の作業仮説概念図 (6スーパーグループは Lane & Archibald [2008 TREE 23: 268] による)

2. 研究の目的

真核生物で幅広く「オス」の配偶子に GCS1 の機能があるとすれば、約 20 億年前の真核生物の共通祖先の同型配偶の生物で「GCS1 交配型」とこれとは相補的な「非 GCS1 交配型」があり、それぞれが「オス」と「メス」の原型であったことを示唆する。従って本研究では、様々な祖先的なハプロイドの真核生物を用いて、オス側の配偶子分化を決定していると思われる遺伝子等と GCS1 に関連した遺伝子制御系並びにこれらの多様性を明らかにする。その結果、「GCS1 交配型」と「非 GCS1 交配型」に基づく真核生物に普遍的であり根源的な「新たなるメスとオスの概念」を創出することができると考えた。すなわち、「GCS1 交配型と非 GCS1 交配型」がどのような真核生物に共通する制御に基づくのかを明らかにすることを目的としており、更に両交配型から配偶子の形態的差異をもつ「メス・オス」の誕生にいたる共通原理の解明に迫る。

3. 研究の方法

本研究課題の目的達成のためには、1) オスの原型「GCS1 交配型」と転写型・性決定遺伝子との関連はあるのか、2) メスの原型「非 GCS1 交配型」の分子遺伝学的特徴はあるのか、3) 今まで有性生殖が明らかになっていない系統で性は存在し、「GCS1 交配型」と「非 GCS1 交配型」に相当するものがあるか、4) 同型配偶からメス・オスの進化の認められる他の系統群で「GCS1 の発現・機能」と「オス・性決定遺伝子」の関連があるのか、という問題を以下 A-C のように明らかにする。

A. オスの原型「GCS1 交配型」と転写型・性決定遺伝子 MID/OTOKOGI 等との関連：同型配偶の交配型とメス・オスの対応関係が分子遺伝学的子レベルのデータで明らかになっているのは緑藻ボルボックス系列だけなので、本系列は「GCS1 交配型」と「非 GCS1 交配型」の進化を研究する理想的な系統である。本系列では GCS1 の発現は MID/OTOKOGI と同調しており、MID/OTOKOGI の下流で GCS1 が制御されている可能性がある。MID/OTOKOGI は DNA 結合部位をもつ転写因子であり、標的遺伝子は明らかではないので、MID/OTOKOGI 抗体を作成し、同型配偶と異型配偶・卵生殖の橋渡しをする本系列の全ゲノム情報を用いて ChIP シーケンス解析を実施し、標的遺伝子を探索する。一方、陸上植物系統の同型配偶のヒメミカヅキモの交配型マイナスに性決定候補遺伝子 CpMinus1 も転写型 DNA 結合領域をもつので、同様に抗体と全ゲノムデータを用いて ChIP シーケンス解析を実施する。

B. メスの原型「非 GCS1 交配型」の分子生物学的特徴の解明：オス側の配偶子融合因子 GCS1 が真核生物に広く保存されているのであれば、メス側のカウンターパートも同様に保存的であると考えられるので、本カウンターパートは「メス」と非 GC 交配型との関連を研究する上で非常に重要であるが、カウンターパートに関しては不明である。カウンターパート探索のために、全ゲノム情報が利用でき、遺伝子ノックアウト系が確立されていて、GCS1 のオス側膜融合機能が確認されているマラリア原虫を用いる。

C. 紅藻イデユコゴメ綱シゾンの複数の株を用いた性特異的遺伝子の探索並びに本遺伝子とゲノムで明らかな配偶子融合遺伝子 GCS1 の関係の解明：シゾンは有性生殖が明らかになっていないが、全ゲノム解読の結果、明らかに配偶子融合遺伝子 GCS1 や減数分裂関連遺伝子、並びに MID/OTOKOGI と共通する RWP-RK ドメインをコードする転写型遺伝子を持ち、遺伝子導入系が確立されている生物である。従って、シゾンを材料にして、有性生殖を確認し、これまで紅色植物では不明であった GCS1 の機能と転写型・性決定遺伝子との関連を明らかにする

4. 研究成果

1. 長期間にわたる相模川水系の相模湖・津久井湖のフィールド調査と培養・交配実験から緑藻ボルボックス系列のプレオドリナ (*Pleodorina*) の同一種がメスとオスに加えて両性型の 3 番目の性表現型を持つことを明らかにした (Takahashi et al. 2021, Evolution)。メス、オス、両性型の 3 個の性表現が同一種に存在することは、シンプルな性決定システムをもつとされてきた藻類・菌類における初めての発見であり、メスとオスが分かれている種から両性型の種への進化の初期段階とも考えられる (Roy 2021, Digest, Evolution)。また、交配実験結果から、3 個の性表現を支配する 2 個の独立の遺伝子/遺伝子領域が推測された。その一つは性染色体上の性決定領域 (SDR) で、オスと両性型では MID/OTOKOGI を含み、メスでは MID を欠く。もう一つは常染色体領域に位置し、MID/OTOKOGI を含む SDR を持つ場合はオスになるか両性型になるかを決定する。以上の交配実験から示唆された両性型決定因子の解明に大きな期待が持たれた。更に本研究課題では、*P. starrii* の 3 タイプの性表現型の全ゲノム解析を実施し、オスと両性型の SDR が同じ配列であることを確認し、重要と思われる GCS1/HAP2 等の存在を明らかにした。本種の 3 個の性表現型の性誘導によるリアルタイム PCR の発現解析の結果、両性型の株では MID/OTOKOGI と GCS1 の発現増大がオス配偶子を誘導し、両遺伝子の発現抑制がメス配偶子を誘導することが推測された。これは両遺伝子がメスとオスを具現するという真核生物に共通する特性が両性型の生物でも認められたことになる。

ボルボックス (*Volvox*) の雌雄異体種 (メスとオスが異なる種) とこれに極めて近縁な雌雄同体種の全ゲノム比較解析から、雌雄同体種は、雌雄異体種のメス側の性染色体の性決定領域 (SDR) が残存したままオス特異的遺伝子を獲得することで誕生したことが明らかになった。雌雄異体種と雌雄同体種との転換進化はさまざまな生物で研究されているが、本研究課題では雌雄同体

種への転換時におけるメスとオスの性染色体の SDR の運命を初めて明らかにした。雌雄同体種へ進化した後もメス側の性 SDR だけがほぼ残存している驚くべき事実はメス機能とオス機能の発現の差異を反映している可能性があり、性の進化の新たな研究が期待される (Yamamoto et al. 2021, PNAS)。

2. 陸上植物系統のヒメミカツキモにおいて、エレクトロポレーションによる高効率形質転換法を確立した (Kawai et. al. 2022, New Phytologist)。性決定遺伝子 *CpMinus1* については、タグ配列をつけた組換え型 *CpMinus1* 遺伝子としてヒメミカツキモ自身で産生試みた。遺伝子の上流側または下流側に、インフレームで Halo-tag および FLAG-tag をコードする配列を連結した 2 種のコンストラクトを作製し、ヒメミカツキモに遺伝子導入したが、すべてにおいて遺伝子サイレンシングを起こしたことが判明した。さらに、このコンストラクトを交配型マイナスに導入した場合、内在性の *CpMinus1* もサイレンシングされ、プラス型性表現を示すようになった。

3. マラリア原虫における生殖細胞分化因子 *AP2-G* 遺伝子は非生殖細胞でヘテロクロマチン化によって不活性化されることが知られている。ゲノム編集および人工染色体導入技術を駆使して、熱帯熱マラリア原虫 *AP2-G* 遺伝子の制御機構を評価できる培養株の確立に成功した。*AP2-G* 遺伝子座の部分配列を連結した蛍光レポーターを人工染色体として導入したところ、蛍光が検出されない細胞が高頻度に観察された。この結果は *AP2-G* 遺伝子のヘテロクロマチン化が人工染色体上で再現されたことを示唆している。同時に、*AP2-G* 遺伝子座における何らかの塩基配列要素がヘテロクロマチン化を誘導することを示した。

4. 微細緑藻類に性発現をもたらす窒素欠乏条件下で単細胞紅藻イデココゴメ綱シゾン培養すると、窒素あり条件と比べて、減数分裂に関わる *Mind1*、*Spo11* ホモログの転写産物量がそれぞれ 5.4、2.5 倍に増加することが明らかとなった。一方、雄性決定遺伝子 *MID* ホモログと配偶子接合関わる *GCS1* ホモログの転写産物量はそれぞれ 0.52、0.62 倍に減少した。従って、緑色植物では性発現に関わっている遺伝子のホモログの発現がシゾンでは窒素欠乏条件下で遺伝子によって増減すると結論された。これらの結果はこれまで性 (sex) が知られていなかったイデココゴメ綱に性が存在することを示唆する。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計22件（うち査読付論文 22件 / うち国際共著 6件 / うちオープンアクセス 13件）

1. 著者名 Yamamoto Kayoko, Hamaji Takashi, Kawai-Toyooka Hiroko, Matsuzaki Ryo, Takahashi Fumio, Nishimura Yoshiki, Kawachi Masanobu, Noguchi Hideki, Minakuchi Yohei, Umen James G., Toyoda Atsushi, Nozaki Hisayoshi	4. 巻 118
2. 論文標題 Three genomes in the algal genus <i>Volvox</i> reveal the fate of a haploid sex-determining region after a transition to homothallism	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2100712118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2100712118	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 Takahashi Kohei, Kawai Toyooka Hiroko, Ootsuki Ryo, Hamaji Takashi, Tsuchikane Yuki, Sekimoto Hiroyuki, Higashiyama Tetsuya, Nozaki Hisayoshi	4. 巻 75
2. 論文標題 Three sex phenotypes in a haploid algal species give insights into the evolutionary transition to a self compatible mating system*	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Evolution	6. 最初と最後の頁 2984 ~ 2993
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/evo.14306	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 Kawai Junko, Kanazawa Manaki, Suzuki Rie, Kikuchi Nanako, Hayakawa Yasuhiko, Sekimoto Hiroyuki	4. 巻 233
2. 論文標題 Highly efficient transformation of the model zygnematophycean alga <i>Closterium peracerosum strigosum littorale</i> complex by square pulse electroporation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 569 ~ 578
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.17763	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 Ohtaka Kinuka, Sekimoto Hiroyuki	4. 巻 -
2. 論文標題 Zygnematophycean algae: Possible models for cellular and evolutionary biology	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Seminars in Cell & Developmental Biology	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.semcd.2022.03.042	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 Hirai Makoto, Maeta Akimasa, Mori Toshiyuki, Mita Toshihiro	4. 巻 10
2. 論文標題 Pb103 Regulates Zygote/Ookinete Development in Plasmodium berghei via Double Zinc Finger Domains	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Pathogens	6. 最初と最後の頁 1536 ~ 1536
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/pathogens10121536	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 Yamauchi Masato, Hirai Makoto, Tachibana Shin-Ichiro, Mori Toshiyuki, Mita Toshihiro	4. 巻 222
2. 論文標題 Fitness of sulfadoxine-resistant Plasmodium berghei harboring a single mutation in dihydropteroate synthase (DHPS)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Acta Tropica	6. 最初と最後の頁 106049 ~ 106049
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.actatropica.2021.106049	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 Ikeda Mie, Hirai Makoto, Tachibana Shin-Ichiro, Mori Toshiyuki, Mita Toshihiro	4. 巻 11
2. 論文標題 Isolation of Mutants With Reduced Susceptibility to Piperaquine From a Mutator of the Rodent Malaria Parasite Plasmodium berghei	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Cellular and Infection Microbiology	6. 最初と最後の頁 672691 ~ 672691
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fcimb.2021.672691	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 Nozaki Hisayoshi, Mahakham Wuttipong, Heman Wirawan, Matsuzaki Ryo, Kawachi Masanobu	4. 巻 15
2. 論文標題 A new preferentially outcrossing monoicous species of Volvox sect. Volvox (Chlorophyta) from Thailand	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0235622
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0235622	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 Takano Tomoyuki, Ikegaya Hisato, Nozaki Hisayoshi, Sakayama Hidetoshi	4. 巻 68
2. 論文標題 Induction of sexual reproduction reveals the presence of heterothallic strains (Zygnematophyceae, Streptophyta) Spirogyra	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Phycological Research	6. 最初と最後の頁 263 ~ 268
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pre.12436	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 Fukuda Naoyuki, Tachibana Shin-Ichiro, Ikeda Mie, Sakurai-Yatsushiro Miki, Balikagala Betty, Katuru Osbert T., Yamauchi Masato, Emoto Sakurako, Hashimoto Muneaki, Yatsushiro Shouki, Sekihara Makoto, Mori Toshiyuki et al.	4. 巻 81
2. 論文標題 Ex vivo susceptibility of Plasmodium falciparum to antimalarial drugs in Northern Uganda	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Parasitology International	6. 最初と最後の頁 102277 ~ 102277
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.parint.2020.102277	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 Miotto Olivo, Sekihara Makoto, Tachibana Shin-Ichiro, Yamauchi Masato, Pearson Richard D., Amato Roberto, Gon?alves Sonia, Mehra Somya, Noviyanti Rintis, Marfurt Jutta, Auburn Sarah, Price Ric N., Mueller Ivo, Ikeda Mie, Mori Toshiyuki et al.	4. 巻 16
2. 論文標題 Emergence of artemisinin-resistant Plasmodium falciparum with kelch13 C580Y mutations on the island of New Guinea	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLOS Pathogens	6. 最初と最後の頁 e1009133
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.ppat.1009133	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 Takahashi Taro, Mori Toshiyuki, Igawa Tomoko	4. 巻 2160
2. 論文標題 Restricted Pollination for Tracing Individual Pollen Tubes in a Pistil	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Methods Mol Biol.	6. 最初と最後の頁 73 ~ 81
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-0672-8_5	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 Ohashi Yukino, Mori Toshiyuki, Igawa Tomoko	4. 巻 257
2. 論文標題 Behavior of filamentous temperature-sensitive Z2 (FtsZ2) in the male gametophyte during sexual reproduction processes of flowering plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Protoplasma	6. 最初と最後の頁 1201 ~ 1210
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00709-020-01503-2	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 Kuroiwa Tsuneyoshi, Ohnuma Mio, Imoto Yuuta, Yagisawa Fumi, Misumi Osami, Nagata Noriko, Kuroiwa Haruko	4. 巻 257
2. 論文標題 Evolutionary significance of the ring-like plastid nucleus in the primitive red alga Cyanidioschyzon merolae as revealed by drying	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Protoplasma	6. 最初と最後の頁 1069 ~ 1078
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00709-020-01496-y	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 Yagisawa Fumi, Fujiwara Takayuki, Takemura Tokiaki, Kobayashi Yuki, Sumiya Nobuko, Miyagishima Shin-ya, Nakamura Soichi, Imoto Yuuta, Misumi Osami, Tanaka Kan, Kuroiwa Haruko, Kuroiwa Tsuneyoshi	4. 巻 8
2. 論文標題 ESCRT Machinery Mediates Cytokinetic Abscission in the Unicellular Red Alga Cyanidioschyzon merolae	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Cell and Developmental Biology	6. 最初と最後の頁 169
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fcell.2020.00169	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 Balikagala B, Sakurai-Yatsushiro M, Tachibana SI, Ikeda M, Yamauchi M, Katuro OT, Ntege EH, Sekihara M, Fukuda N, Takahashi N, Yatsushiro S, Mori T, et al.	4. 巻 19
2. 論文標題 Recovery and stable persistence of chloroquine sensitivity in Plasmodium falciparum parasites after its discontinued use in Northern Uganda	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Malaria Journal	6. 最初と最後の頁 76
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12936-020-03157-0	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 Takano Tomoyuki, Higuchi Sumio, Ikegaya Hisato, Matsuzaki Ryo, Kawachi Masanobu, Takahashi Fumio, Nozaki Hisayoshi	4. 巻 9
2. 論文標題 Identification of 13 Spirogyra species (Zygnemataceae) by traits of sexual reproduction induced under laboratory culture conditions	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 7458
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-43454-6	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 -

1. 著者名 Kimbara Ryosuke, Isaka Nanako, Matsuzaki Ryo, Kawai-Toyooka Hiroko, Kawachi Masanobu, Nozaki Hisayoshi	4. 巻 14
2. 論文標題 Morphological and molecular identification of the dioecious "African species Volvox rousseletii (Chlorophyceae) in the water column of a Japanese lake based on field-collected and cultured materials	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0221632
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0221632	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 Nozaki Hisayoshi, Matsuzaki Ryo, Kashindye Benedicto Boniphace, Ezekiel Charles Nyarongo, Shaban Sophia, Kawachi Masanobu, Aibara Mitsuto, Nikaido Masato	4. 巻 14
2. 論文標題 Morphology, phylogeny, and taxonomy of two species of colonial volvocine green algae from Lake Victoria, Tanzania	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0224269
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0224269	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 Nozaki Hisayoshi, Mahakham Wuttipong, Heman Wirawan, Matsuzaki Ryo, Kawachi Masanobu	4. 巻 63
2. 論文標題 Morphology, mating system and taxonomy of Volvox africanus (Volvocaceae, Chlorophyceae) from Thailand	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Botanical Studies	6. 最初と最後の頁 1
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40529-022-00332-1	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 野崎久義	4. 巻 70
2. 論文標題 湖沼調査から新たなるブレークスルーを目指して	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 藻類 Jpn. J. Phycol. (Sorui)	6. 最初と最後の頁 1-12
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 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 Takusagawa Mari, Kobayashi Yusuke, Fukao Yoichiro, Hidaka Kumi, Endo Masayuki, Sugiyama Hiroshi, Hamaji Takashi, Kato Yoshinobu, Miyakawa Isamu, Misumi Osami, Shikanai Toshiharu, Nishimura Yoshiki	4. 巻 118
2. 論文標題 HBD1 protein with a tandem repeat of two HMG-box domains is a DNA clip to organize chloroplast nucleoids in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2021053118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2021053118	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15件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 4件)

1. 発表者名 Takahashi, K., Kawai-Toyooka, H., Ootsuki, R., Hamaji, T., Tsuchikane, Y., Sekimoto, H., Higashiyama, T. & Nozaki1, H.
2. 発表標題 Three sex phenotypes in a haploid algal species give insights into the evolutionary transition to a self-compatible mating system
3. 学会等名 75th Annual Meeting of the Phycological Society of America, Online, 13-22 July, 22, 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Nozaki H., Wuttipong, M., Heman, W., Matsuzaki, R. & Kawachi, M
2. 発表標題 Re-discovery of the third mating system of "Volvox africanus" from cultures originating from the hometown of dinosaurs in Thailand
3. 学会等名 (75th Annual Meeting of the Phycological Society of America, Online, 13-22 July, 22, 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山口里帆子 , 西山智明 , 神田奈保 , 今詩織 , 関本弘之
2. 発表標題 ヒメミカツキモの有性生殖進行に機能する受容体型キナーゼ遺伝子 の解析
3. 学会等名 日本植物学会第 85 回大会 (オンライン)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 渡辺実咲 , 村田隆 , 堤元佐 , 大友康平 , 根本知己 , 川口也和子 , 土松隆志 , 西山智明 , 土金勇樹 , 関本弘之
2. 発表標題 蛍光タンパク質融合 CenH3 発現によるヒメミカツキ モの染色体解析とゲノム進化
3. 学会等名 日本植物学会第 85 回大会 (オンライン)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高橋昂平・豊岡博子・大槻涼・浜地貴志・東山哲也・野崎久義
2. 発表標題 3つの性表現型を持つ緑藻ボルボックス系列 <i>Pleodorina starrii</i> の性決定機構の解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会、オンライン
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 野崎久義・Mahakham Wuttipong・Wirawan Heman・松崎令・河地正伸
2. 発表標題 タイ国産ボルボックス節の他殖性を示す雌雄同体1新種
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会、オンライン
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 野崎久義
2. 発表標題 湖沼調査から新たなるブレイクスルーを目指して
3. 学会等名 日本藻類学会第45回大会、オンライン東京・2021（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 川口也和子, 土金勇樹, 田中啓介, 太治輝昭, 豊田敦, 西山智明, 関本弘之, 土松隆志
2. 発表標題 全ゲノムデータからみたヒメミカヅキモの自殖系統におけるホメオログ間組み換え
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会、オンライン
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山口里帆子、福島早貴、今詩織、神田奈保、関本弘之
2. 発表標題 ヒメミカヅキモのPR-IPIは、性フェロモンであるが有性生殖に必須ではない
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会、オンライン
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 渡辺実咲, 村田隆, 堤元佐, 大友康平, 根本知己, 西山智明, 土金勇樹, 関本弘之
2. 発表標題 ヒメミカヅキモにおける蛍光標識CenH3タンパク質の発現による染色体可視化
3. 学会等名 日本藻類学会第45回大会、オンライン東京・2021
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Hiroyuki Sekimoto, Natsumi Tsuyuki, Ayumi Komiya, Tomoaki Nishiyama
2. 発表標題 The mechanism of mating type determination in heterothallic strains of <i>Closterium peracerosum-strigosum-littorale</i> complex, a new model organism to study sexual reproduction in streptophytes
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会 (オンライン) (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ochiai S, Maeda J, Hirai M, Mita T, Mori T
2. 発表標題 Synthetic biotin ligase enables to label surface invasion factors of cultured human malaria parasite, <i>Plasmodium falciparum</i> .
3. 学会等名 66th ASTMH (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kohei Takahashi, Shota Yamashita, Kayoko Yamamoto, Hiroko Kawai- Toyooka, Yuki Tsuchikane, Hiroyuki Sekimoto and Hisayoshi Nozaki
2. 発表標題 Three sexes in the anisogamous volvocine alga <i>Pleodorina starrii</i>
3. 学会等名 The fifth International Volvox Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nozaki, H.
2. 発表標題 Coming back to Qingdao after 25 years of studying the volvocine green algae, a model lineage for evolution of female-male and multicellularity.
3. 学会等名 The 20th Meeting of the Algae Branch of Chinese Society for Oceanography and Limnology (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 廣岡俊亮, 藤原崇之, 大沼亮, 兼崎友, 広瀬侑, 渡辺智, 吉川博文, 三角 修己, 宮城島進也
2. 発表標題 単細胞紅藻における有性生殖過程の探索
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
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	森 稔幸 (Mori Toshiyuki) (00462739)	大阪大学・微生物病研究所・助教 (14401)	
研究分担者	関本 弘之 (Sekimoto Hiroyuki) (20281652)	日本女子大学・理学部・教授 (32670)	
研究分担者	三角 修己 (Misuimi Osami) (90583625)	山口大学・大学院創成科学研究科・准教授 (15501)	

	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	マクハム ウィティポン (Mahakham Wuttipong)	コンケン大学・Faculty of Science	

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
研究協力者	ヘマン ウィラン (Heman Wirawan)	カラシン大学・Faculty of Science and Health Technology	

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		
	タイ	コンケン大学	カラシン大学