

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 8 日現在

機関番号：82706

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24340131

研究課題名(和文) 共生が促す有孔虫の多様化メカニズム

研究課題名(英文) Symbiosis drove foraminiferal evolution

研究代表者

土屋 正史 (TSUCHIYA, Masashi)

独立行政法人海洋研究開発機構・海洋生物多様性研究分野・技術研究員

研究者番号：00435835

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,200,000円

研究成果の概要(和文)：宿主-共生系は生物の多様性を生み出す要因の1つであり、多様な共生様式を持つ有孔虫進化の原動力となる。共生を介した有孔虫類の多様化機構を明らかにするため、本研究では、有孔虫に見られる盗葉緑体現象の理解・背景・機能・役割の解明を目的とした。宿主有孔虫は珪藻に由来する葉緑体だけを獲得し、獲得された盗葉緑体は光や餌の有無により維持期間が変化した。宿主有孔虫は、獲得した盗葉緑体が産生する有機物を利用するが、有孔虫類の盗葉緑体には細胞質内pH環境の変化に寄与するという盗葉緑体の新たな役割が明らかになった。

研究成果の概要(英文)：Host-symbiont interactions are thought to be a key factor for adaptation and may be the driving force behind the evolution of endosymbiont-bearing foraminifers. We determined the kleptoplasts in a rocky-shore benthic foraminifer that originated from periphytic diatoms. Kleptoplasts were located near the host cell cortex, just under the pore plug, mainly along the dorsal side, which is important for oxygenic photosynthesis in light. The lifespan of kleptoplasts varied according to the intensity and duration of light irradiation and food availability. Host foraminifera metabolized food materials to maintain the activity of kleptoplasts and effectively utilized photosynthetic products from both organic and inorganic materials in response to the ambient environment. In fact, the trophic hierarchy according to the nitrogen isotopic composition of selected amino acids indicated that host foraminifers were primary producers as well as primary consumers in nature.

研究分野：実験古生物学, 分子生態学

キーワード：底生有孔虫 盗葉緑体 光合成 共生 系統進化 多様性 遺伝子 同位体

1. 研究開始当初の背景

宿主-共生系は生物の多様性を生み出す要因の1つであり、多様な共生様式を持つ有孔虫進化の原動力となる。有孔虫の共生藻類に対する選択制は広く、共生に対してとても寛容である。共生藻類は石灰質有孔虫類にみられ、一般的には藻類を藻類のまま細胞内に共生させる(Lee & Anderson 1991)。藻類の共生は、生息場の多様性や資源利用の多様性を生み出す要因となり、貧栄養海域などへの適応放散を促すことから、石灰質有孔虫の種多様性の増加や進化は、「藻類の共生」がドライビングフォースとなるのは間違いなく(Lee et al. 2010)、多細胞化といった単細胞真核生物の細胞進化も促進すると考えられる。しかし、有孔虫類に共生する微細藻類の獲得機構や役割、遺伝的機構については不明な点が多い。

興味深いことに、有孔虫は通常とは異なる「盗葉緑体」という共生様式をもつ。これは、従属栄養生物が外来性の藻類を取り込み、その葉緑体だけを細胞内に保持する現象で、宿主生物は、横取りした葉緑体を自分のオルガネラであるかのように利用する。底生有孔虫には、珪藻の葉緑体を盗葉緑体として保持するものが知られ(Pillet et al. 2011, 土屋 2011)、これと珪藻を珪藻のまま共生させる有孔虫を比較することができれば、宿主細胞の一部として葉緑体がどのように働き、細胞内の代謝物質の動きや石灰化メカニズムにどのように影響するのかが捉えることができる。盗葉緑体の共生機構は、真核生物の初期進化に生じた共生進化とオルガネラ化の過程や植物に見られる葉緑体の共生機構を読み解くモダンアナログとしての有用性も期待できる。

ほぼ全ての生物は、広義の共生としての「寄生」を含めると、共生で成立しているといっても過言ではない。有孔虫類の場合、宿主は殻の透明度や殻厚を変化させるといった形質を獲得することで、共生藻類の光合成効率を高め、貧栄養海域における集団の維持などの適応度を増加させる。また、宿主有孔虫は、共生藻類の光合成による酸素の浸透深度を増加させることで、個体(細胞)を大きくし、配偶子数や分裂による娘細胞数を増加させることが可能となり、結果として集団の規模や多様性に影響を与えたと考えられる。

藻類の共生は石灰化にも影響を及ぼす。浮遊性有孔虫の場合、共生藻類は宿主への有機物供給には関与せず、むしろ殻形成に寄与すると推測された(Bé et al. 1982)が、その機構は明らかではない。

2. 研究の目的

本研究では「共生が石灰質有孔虫の多様化を促進した」の検証を行い、共生藻類を細胞内に保持する石灰質有孔虫の多様化の道筋を4つの視点(共生現象の:理解・背景・機能・役割)から多様化のメカニズムを明らかにすることを目的とした。具体的には、有孔虫にみられる共生現象の理解:共生生物の維

持期間と獲得機構、共生システムを司る背景:遺伝子や超微細構造観察から推定する共生藻の役割と進化、共生の機能:培養実験から推定する共生依存度と資源利用のメカニズム、共生の役割:光合成能と石灰化への寄与、の4つの視点の理解である。さらに、化石記録や古海洋環境との照合を行うことで、水深などの『場』の多様性と栄養塩や光強度といった共生を生み出す『環境』の多様性が、共生を介した『遺伝的』な多様化をどのように生み出したのか、その『共生の成立と多様化のタイミング』を見いだす。

有孔虫に見られる様々な共生様式のうち、本研究では、盗葉緑体に着目した。これまでに渦鞭毛藻類やウミウシなどで盗葉緑体现象が観察されており、おもに、盗葉緑体の光合成によって産生された有機物を宿主が利用すること、その有機物の利用形態は、通常の捕食と光合成産物の両方を用いる混合栄養性であることが明らかにされている。また、盗葉緑体は共生藻類のように宿主と共生藻類との間に細胞膜や細胞質が介在するわけではなく、宿主有孔虫の細胞質に直接接する。このため、盗葉緑体の光合成産物である有機物は、共生藻類の代謝には使われず、宿主有孔虫に運搬されるため、有孔虫の場合も他の生物と同様に混合栄養性である可能性が高い。さらに、盗葉緑体を保持する場合、盗葉緑体の光合成による宿主細胞内のpHの変化は、藻類を共生させる場合に比べて、より直接的な影響を及ぼすはずである。その結果細胞内環境の変化だけではなく、炭酸カルシウム殻や細胞質の微量元素組成や同位体シグナルが変化することが予想される。本研究では、盗葉緑体を保持する種と共生藻類を保持する種とを比較することで、盗葉緑体の役割の解明を目指した。

3. 研究の方法

(1) 光合成活性の測定

光合成活性の有無と量を明らかにするために、PAM(パルス変調型吸光光度計)による光合成活性測定および微小電極による呼吸量測定を行うとともに、蛍光顕微鏡を用いた自家蛍光強度測定から光合成色素の増減を明らかにすることで、半定量的な光合成活性を測定し、光合成活性と比較した。

(2) 安定同位体分析

実験では、天然の同所的に生息する有孔虫類が、どのような餌資源を利用しているのかを明らかにすることで、盗葉緑体の役割を推測した。分析には、異なる光条件(常に陰に異なる環境と光が十分に届く環境)を比較することで、有孔虫がどのような有機物(窒素源)を利用しているのかを明らかにした。この解析を通して、宿主有孔虫による光合成産物の依存度を明らかにし、盗葉緑体の保持が、有機物を効率的に利用するための機能として利用されているかどうかを検証した。共生藻類の存在形態や種類が異なる岩礁地性底生有孔虫

7種を用いてアミノ酸窒素同位体比に基づく栄養段階を分析し、栄養依存形態を推測した。

(3) 遺伝子解析

本解析では、共生する盗葉緑体の遺伝的多様性を明らかにし、どのような種類の藻類が盗葉緑体として取り込まれるのかを明らかにした。また、宿主と共生生物の分子系統解析を行い、共生藻類の光合成反応が単系統性のもとで行われることを確認した。さらに、岩礁地性底生有孔虫 *Planoglabratella opercularis* について、盗葉緑体を保持する宿主の核遺伝子には現れない特異性を明らかにするために、ミトコンドリア遺伝子の単離抽出法を検討し、宿有孔虫の遺伝的多様性解析に有効かどうかを検討した。

(4) 細胞内環境の測定

有孔虫類に保持される盗葉緑体が、宿主細胞質内の環境にどのような影響を及ぼすのかを、細胞内 pH の指示薬である HPTS を用いて測定した。この解析により、共生生物を介した石灰質殻の形成メカニズムの一端を明らかにできる。また、本実験から、酸性化に対する有孔虫の応答様式を理解することができる。

4. 研究成果

岩礁地性底生有孔虫 *Planoglabratella opercularis* が保持する盗葉緑体は *Virgulinema fragilis* (Tsuchiya et al. 2015 in press) とは異なり、宿主の小胞に取り込まれており、珪藻の4重膜も保存されていた。また、*P. opercularis* は、石灰藻に生息する付着性珪藻に由来する珪藻の葉緑体を獲得していた。これは、石灰藻の上を這い回り、付着性珪藻を grazing する生活様式 (Kitazato et al. 1994) と一致することが明らかになった。さらに、獲得された葉緑体は光の照射時間や餌の有無により維持期間が変化した。明暗条件を変えた飼育実験では、暗環境の方が、盗葉緑体が維持されていた。これに対して、明環境では、10日程度しか自家蛍光強度は維持されない。このため、宿主有孔虫は頻りに葉緑体を外部から獲得する必要がある。一方、餌を捕食する環境であれば、餌を与えない場合に比べて、盗葉緑体の維持期間が長いことも明らかになった。盗葉緑体の維持は、飢餓の時の緊急避難・餌生物の消化よりも効率の良いエネルギー獲得 (葉緑体によるグルコースやアミノ酸の産生と宿主による利用)・岩礁地の複雑な地形や海藻類が繁茂する微小環境で、効率の良い資源獲得様式であると言える。実際、岩礁地性有孔虫 7種 (盗葉緑体を保持する種、共生藻類を保持する種、共生藻を持たない種を含む) のアミノ酸窒素同位体比分析と栄養段階を推定した結果、盗葉緑体を持つ有孔虫で混合栄養性が見られたものの、共生藻類を保持する有孔虫では共生藻を捕食するなど、栄養の依存形態が異なることが示された。盗葉緑体を保持する有孔虫の場合、光強度を変化させた場合、酸素発生は速やかに行われ、

暫くは光合成能を維持していた。興味深いことに、宿主は獲得した盗葉緑体を光の最も当たる部分である旋回面の壁孔直下に盗葉緑体を配置させるため、光合成による酸素発生は旋回面で顕著に見られ、壁孔を通じてガス交換が行われることを明らかにした。アミノ酸窒素同位体比から推測した栄養段階は、季節や天候、微小生息環境内での生息位置、餌の状況に応じて栄養依存形態を変化させる混合栄養性であることを示唆した。光条件により光合成活性が素早く反応するため、光合成産物の産生も素早く行われると考えられる。その結果が栄養段階に反映されていると考えられる。

盗葉緑体は細胞質内の pH 環境にも影響を与え、高マグネシウムの石灰質殻の形成に寄与する。本種はガラス質有孔虫の中でもとりわけ高 Mg 濃度を持つ殻を形成する。細胞内 pH 指示薬による蛍光観察では、盗葉緑体による光合成により細胞内の pH が常に高い状態が保たれていた。通常、炭酸カルシウム殻の形成時には細胞内の pH を上昇させ Mg の排出が進行する。一方、本種のように盗葉緑体が存在する場合には極端な pH の上昇が生じず、Mg の排出が制限されるため、高 Mg 濃度の殻が形成される。高 Mg 殻は脆弱であるものの、殻形成に係る時間が短くなるため、はやい生活環を獲得することができると推測した。ウミウシでは、獲得した盗葉緑体が生機物を産生し、それを宿主が利用しているという有機物獲得の役割が示されていたが (Maeda et al. 2012)、有孔虫類には細胞質内の pH 環境変化に大きく寄与するという盗葉緑体の新たな役割が明らかになった。

有孔虫類は浅海から深海などの多様な環境で進化し、様々な殻形質を持つ種が出現してきた。特に炭酸カルシウムの殻をもつ系統群は、微細藻類の共生後に派生したため、共生関係の構築が石灰質有孔虫類の進化に寄与したことは間違いない。特にガラス質石灰質有孔虫 (Rotallid) は、それ以前に出現していた磁器質石灰質有孔虫 (Millioid) よりも分岐が新しく (Pawlowski et al. 2003)、特に、珪藻類の出現と同時期に爆発的な放散が生じていることから、珪藻類等の二次植物の共生がガラス質有孔虫の進化に関与している可能性が高い。本研究で得られた珪藻由来の盗葉緑体が細胞内に存在する場合に細胞質内 pH 環境が大きく変化することは、ガラス質石灰質殻の獲得にも関与している可能性がある。一方、進化系統樹では Rotallid の分岐が多岐になるなど、中生代後期以降にはほぼ同時期に適応放散をしたことを示唆するため (Pawlowski et al. 2003, 2013; Bowser et al. 2006)、ガラス質石灰質有孔虫類の出現と共生関係の構築が、どのような関係にあるのか、化石記録と分子系統樹との対比は、現時点では困難であり、本研究では解明に至らなかった。共生藻の有無や存在形態によって、細胞質内の環境にどのように影響し、炭酸カルシ

ウム殻にどのような光合成シグナルが保存されるのかを明らかにすることが必要であり、そのためには、培養法の確立や網羅的な遺伝子解析、代謝産物の分析などを進める必要がある。また、遺伝子系統樹でガラス質石灰質有孔虫の系統が多岐になるのは、現在解析に用いられている遺伝子領域の少なさにも依存する。複数の遺伝子領域を用いた解析も必要である。本研究では、有孔虫の特定の部位からミトコンドリア分画の回収に成功しているが、それが有孔虫に由来する遺伝子領域かどうかは、個別の遺伝子領域の解析だけでは困難であることも明らかになった。この解析のためにも複数遺伝子領域の解析が重要であることが示された。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計8件)

Tsuchiya M, Toyofuku T, Uematsu K, Brüchert V, Collen J, Yamamoto H, Kitazato H. 2015. Cytologic and Genetic Characteristics of Endobiotic Bacteria and Kleptoplasts of *Virgulinea fragilis* (Foraminifera). *Journal of Eukaryotic Microbiology* (accepted). doi:10.1111/jeu.12200, 査読有.

Chikaraishi Y, Steffan SA, Ogawa ON, Ishikawa NF, Sasaki Y, Tsuchiya M, Ohkouchi N. 2014. High-resolution food webs based on nitrogen isotopic composition of amino acids. *Ecology and Evolution* 4: 2423-2449. doi: 10.1002/ece3.1103, 査読有.

Nomaki H, Chikaraishi Y, Tsuchiya M, Toyofuku T, Ohkouchi N, Uematsu K, Tame A, Kitazato, H. 2014. Nitrate uptake by foraminifera and use in conjunction with endobionts under anoxic conditions. *Limnology & Oceanography* 59: 1897-1888. doi:10.4319/lo.2014.59.6.1879, 査読有.

Hori S, Tsuchiya M, Nishi S, Arai W, Yoshida T, Takami H. 2013. Active bacterial flora surrounding foraminifera (xenophyophorea) living on the deep-sea floor. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. Japanese Society for Bioscience, Biotechnology, and Agrochemistry.* 77, 381-384. doi: 10.1002/ece3.1103, 査読有.

Tsuchiya M, Gooday AJ, Nomaki H, Oguri K, Kitazato H. 2013. Genetic diversity and environmental preferences of monothalamous foraminifera revealed through clone analysis of environmental small-subunit ribosomal DNA sequences. *Journal of Foraminiferal Research.* 43, 3-13. doi: 10.2113/gsjfr.43.1.3, 査読有.

Ishitani Y, Kamikawa R, Yabuki A, Tsuchiya M, Inagaki Y, Takishita K. 2012. Evolution of Elongation Factor-Like (EFL) Protein in *Rhizaria* Is Revised by Radiolarian EFL Gene Sequences. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59, 367-373.

doi: 10.1111/j.1550-7408.2012.00626.x, 査読有.

Maeda T, Hirose E, Chikaraishi Y, Kawato M, Takishita K, Yoshida T, Verbruggen H, Tanaka J, Shimamura S, Takaki Y, Tsuchiya M, Iwai K, Maruyama T. 2012. Algivore or phototroph? *Plakobranchnus ocellatus* (Gastropoda) continuously acquires kleptoplasts and nutrition from multiple algal species in nature. *PLoSOne* 7: e42024. doi:10.1371/journal.pone.0042024, 査読有. Takahashi Y, Sasaki Y, Chikaraishi Y, Tsuchiya M, Watanabe H, Asahida T, Maruyama T, Fujikura K. 2012. Does the symbiotic scale—worm feed on the host mussel in deep-sea vent field? *Research in Organic Geochemistry*, 28, 23-26, 査読有.

[学会発表](計32件)

野牧秀隆, 松崎琢也, 豊福高志, 土屋正史, 多米晃裕, 植松勝之. 有孔虫細胞とその内部構造のマイクロ X 線 CT による立体構築. MRC 2015, 高知大学朝倉キャンパス, 高知県高知市, 2015 年 2 月 28 日.

土屋正史, 力石嘉人, 野牧秀隆, 多米晃裕, 植松勝之, 大河内直彦. 有孔虫の個体数は石灰藻の微小生息域でどのように維持されるのか? MRC 2015, 高知大学朝倉キャンパス, 高知県高知市, 2015 年 2 月 28 日.

土屋正史, 豊福高志, 植松勝之, Brüchert V, Collen J, 山本啓之, 北里 洋. 底生有孔虫 *Virgulinea fragilis* の貧酸素環境への適応戦略. 日本古生物学会第 164 回例会, 豊橋市自然史博物館, 愛知県豊橋市, 2015 年 2 月 1 日.

Toyofuku T, Fujita K, Yamamoto M, de Nooijer LJ, Nomaki H, Tsuchiya M, Kitazato H. Microscopic visualization approach of foraminiferal calcification environment. AGU fall meeting, San Francisco, USA, 18 Dec. 2014.

山本啓之, Lindsay D, 土屋正史, 砂村倫成, 山中寿朗. Chemosynthetic production and trophic structure of deep-sea hydrothermal ecosystem. 環境微生物系学会合同会 2014, アクトシティ浜松コンgresセンター, 静岡県浜松市, 2014 年 10 月 21 日.

力石嘉人, 野牧秀隆, 土屋正史, 豊福高志, 大河内直彦, 北里 洋. 殻タンパクのアミノ酸の窒素同位体比: 現場の窒素同位体比ベースラインを復元するツールとしての可能性. JpGU 2014, 幕張メッセ, 千葉県千葉市, 2014 年 5 月 1 日.

野牧秀隆, 石田章純, 白井厚太郎, 力石嘉人, 植松勝之, 多米晃裕, 土屋正史, 豊福高志, 大河内直彦. 有孔虫細胞軟組織の TEM 観察超薄切片を用いた NanoSIMS による窒素同位体比マッピング. JpGU 2014, 幕張メッセ, 千葉県千葉市, 2014 年 5 月 1 日. 柏山祐一郎, 横山亜紀子, 白鳥峻志, 中澤

昌美, 鈴木利幸, 土屋正史, 鏡味麻衣子, 柴田あいか, 早川昌志, 川原純, 梅谷貴大, 民秋均. 藻類・プロティストのクロロフィル代謝分解と共生進化との関連. 第38回藻類学会, 東邦大学習志野キャンパス, 千葉県船橋市, 2014年3月15日.

Chikaraishi Y, Ogawa ON, Tsuchiya M, Ohkouchi N. Factors controlling the nitrogen isotopic composition of amino acids in food webs. Ocean Sciences Meeting, Honolulu, USA, 28 Feb. 2014

神田洋司, 藤田和彦, 細野隆史, 土屋正史. 大型底生有孔虫-微細藻共生系の光量・水温ストレスに対する光阻害と白化現象の検証. 日本サンゴ礁学会第16回大会, 沖縄科学技術大学院大学, 沖縄県国頭郡恩納村, 2013年12月14日.

Chikaraishi Y, Yamaguchi YT, Ogawa ON, Takano Y, Tsuchiya M, Ohkouchi N. Who eats what? Compound-specific isotope analysis of amino acids makes a major breakthrough in isotope ecology. IMOG 2013, Costa Adeje, Spain, 17 Sep. 2013.

力石嘉人, 土屋正史. アミノ酸の窒素同位体比を用いた生物の栄養段階解析: 光合成の共生系へのアプローチ. 日本地球化学会第60回年会, 筑波大学, 茨城県つくば市, 2013年9月12日.

Chikaraishi Y, Ogawa ON, Tsuchiya M, Ohkouchi N. ^{15}N -Enrichment of amino acids for studying trophic structure and energy flow in food webs. Goldschmidt 2013, 26 Aug. 2013, Florence, Italy.

Tsuchiya M, Yoshida T, Chikaraishi Y, Ogawa ON, Hongo Y, Fujiwara Y, Fujikura K, Maruyama T, Ohkouchi N. Different trophic requirement in the host-symbiont interactions of both *Calyptogena* clams and *Bathymodiolus* mussels based on nitrogen stable isotopic composition of amino acids. 5th CBE, Victortia, Canada, 20 Aug. 2013.

藤田和彦, 東江龍白, 土屋正史, 力石嘉人, 大河内直彦. 食性が浮遊性有孔虫の個体数に与える影響. 古生物学会2013年年会, 熊本大学, 熊本県熊本市, 2013年6月30日.

野牧秀隆, 力石嘉人, 土屋正史, 豊福高志, 大河内直彦, 北里 洋. 嫌気環境下における底生有孔虫細胞内での脱窒と微生物の関与. 古生物学会2013年年会, 熊本大学, 熊本県熊本市, 2013年6月30日.

山本啓之, Lindsay D, 土屋正史, 砂村倫成. 安定同位体分析から見た熱水活動域プランクトン群集の栄養段階の構造. JpGU 2013, 幕張メッセ, 千葉県千葉市, 2013年5月22日.

前田太郎, 広瀬裕一, 力石嘉人, 河戸 勝, 瀧下清貴, 吉田尊雄, Verbruggen H, 田中次郎, 島村 繁, 高木善弘, 土屋正史, 岩井憲司, 重信秀治, 丸山 正. 動物が葉緑体を細胞内に一時的に取り込み光合成を行う盗葉緑体

現象の野外での適応的意義. JpGU 2013, 幕張メッセ, 千葉県千葉市, 2013年5月19日. 土屋正史, 宮脇省次, 力石嘉人, 小栗一将, 多米晃裕, 植松勝之, 三宅裕志, 丸山 正, 大河内直彦. 底生有孔虫の盗葉緑体の獲得機構とその機能. JpGU 2013, 幕張メッセ, 千葉県千葉市, 2013年5月19日.

野牧秀隆, 井上健太郎, 菅 寿美, 布浦拓郎, 土屋正史, 豊福高志, 北里 洋. ささまざまな深海環境における化学合成一次生産量の現場測定と生態系での役割. 日本古生物学会第162回例会, 横浜国立大学, 神奈川県横浜市, 2013年1月26日.

⑲ 野牧秀隆, 力石嘉人, 土屋正史, 豊福高志, 大河内直彦, 北里 洋. 有孔虫による硝酸塩呼吸のアミノ酸窒素同位体比への記録. 古海洋シンポジウム, 東京大学大気海洋研究所, 千葉県柏市, 2013年1月7日.

⑳ Nomaki H, Inoue K, Suga H, Tsuchiya M, Toyofuku T, Kitazato H. In situ experimental measurements of carbon fixation on the deep-sea floor. 13th International Deep-Sea Biology Symposium, Wellington, New Zealand, 7 Dec. 2012.

㉑ 野牧秀隆, 力石嘉人, 土屋正史, 豊福高志, 大河内直彦, 北里 洋. 底生有孔虫による硝酸態窒素利用の好気・嫌気飼育実験による解明. MRC 2012, 国立科学博物館, 茨城県つくば市, 2012年11月16日.

㉒ 土屋正史, 宮脇省次, 力石嘉人, 藤田和彦, 石村豊穂, 豊福高志, 多米晃裕, 植松勝之, 大河内直彦. 有孔虫細胞内共生藻類の存在形態から推測する共生藻類の役割. MRC 2012, 国立科学博物館, 茨城県つくば市, 2012年11月16日.

㉓ 力石嘉人, 土屋正史. アミノ酸の窒素同位体比を用いた生物の栄養段階解析: 共生系へのアプローチ. 日本地球化学会第59回年会, 九州大学箱崎キャンパス, 福岡県福岡市, 2012年9月12日.

㉔ 土屋正史. 有孔虫類の多様化メカニズムの解明に向けて. 日本進化学会, 首都大学東京南大沢キャンパス, 東京都八王子市, 2012年8月23日.

㉕ Chikaraishi Y, Ogawa ON, Takano Y, Tsuchiya M, Ohkouchi N. Estimation of trophic position of organisms based on stable nitrogen isotopic composition of amino acids. ASLO, びわ湖ホール, 滋賀県大津市, 2012年7月11日.

㉖ Nomaki H, Chikaraishi Y, Tsuchiya M, Toyofuku T, Ohkouchi N, Kitazato H. Nitrate utilization in shallow-water benthic foraminiferal cells under anoxic environments revealed by ^{15}N -labelling experiments. ASLO, びわ湖ホール, 滋賀県大津市, 2012年7月11日.

㉗ 野牧秀隆, 力石嘉人, 土屋正史, 豊福高志, 大河内直彦, 北里 洋. 浅海海底生有孔虫細胞内での硝酸態窒素利用の酸化/還元環境下での違い. JpGU 2012, 幕張メッセ, 千葉

県千葉市, 2012年5月25日.

- ③⑩ 豊福高志, ド・ノーイエレナート, 野牧秀隆, 土屋正史, 北里 洋. 有孔虫細胞内のカルシウムとpHの分布. JpGU 2012, 幕張メッセ, 千葉県千葉市, 2012年5月25日.
- ③⑪ 石谷佳之, 石川奏太, 神川龍馬, 矢吹彬憲, 土屋正史, 稲垣祐司, 瀧下清貴, 放散虫と有孔虫を姉妹群とする「レタリア仮説」に基づいたアクチン, チュープリンおよびペプチド伸長因子の複雑な進化シナリオ. JpGU 2012, 幕張メッセ, 千葉県千葉市, 2012年5月24日.
- ③⑫ 土屋正史, 宮脇省次, 力石嘉人, 多米晃裕, 植松勝之, 大河内直彦. 岩礁地性底生有孔虫 *Planoglabratella opercularis* の盗葉緑体の獲得機構とその機能. JpGU 2012, 幕張メッセ, 千葉県千葉市, 2012年5月20日

〔図書〕(計2件)

土屋正史. 2015. 深海には巨大な単細胞真核生物がいる. 自然史学会連合理科好きな子に育つ不思議のお話 365(1日/365日分を担当). 誠文堂新光社. 391(287-287).
Tsuchiya M, Takahara K, Aizawa M, Suzuki-Kanesaki H, Toyofuku T, Kitazato H. 2014. How has foraminiferal genetic diversity developed? A case study of *Planoglabratella opercularis* and the species concept inferred from its ecology, distribution, genetics, and breeding behavior. pp. 133-162 in H. Kitazato, J. M. Bernhard, eds. Approaches to Study Living Foraminifera: Collection, Maintenance and Experimentation. Environmental Science Series. Springer

〔その他〕

アウトリーチ

土屋正史. 群馬県立自然史博物館 第40回企画展「深海の生物 海底二万里の世界」協力(2012年7月14日~9月2日)
土屋正史. 第4回藤原ナチュラルヒストリー財団講演会シンポジウム「極限の世界の生き物たち」講演:「こんなところにもいる原生生物の謎を解く」(2012年11月10日)
土屋正史. 国立科学博物館企画展「深海」(2013年7月6日~10月6日)
土屋正史. 「中高生のためのサイエンスフェア」協力(2013年7月)

記事

土屋正史. 2015. 地質時代や環境の生物指標『有孔虫』. 国立科学博物館 自然と科学の情報誌 milsil 2015 vol. 8, no. 2, 20-21.
木元克典, 土屋正史, 豊福高志. 2013. 小さな有孔虫が大きな地球を語る. 独立行政法人海洋研究開発機構 海と地球の情報誌 vol. 126, no. 4, 2-17.

土屋 正史 (TSUCHIYA, Masashi)
独立行政法人海洋研究開発機構・海洋生物多様性研究分野・技術研究員
研究者番号: 00435835

(2)研究分担者

藤田 和彦 (FUJITA, Kazuhiko)
琉球大学・理学部・准教授
研究者番号: 00343377

石村 豊穂 (ISHIMURA, Toyoho)
茨城工業高等専門学校・物質工学科・准教授
研究者番号: 80422012

(3)連携研究者

力石 嘉人 (CHIKARAISHI, Yoshito)
独立行政法人海洋研究開発機構・生物地球化学研究分野・主任研究員
研究者番号: 50455490

坂井 三郎 (SAKAI, Saburo)
独立行政法人海洋研究開発機構・生物地球化学研究分野・技術研究員
研究者番号: 90359175

小栗 一将 (OGURI, Kazumasa)
独立行政法人海洋研究開発機構・海洋生物多様性研究分野・主任技術研究員
研究者番号: 10359177

豊福 高志 (TOYOFUKU, Takashi)
独立行政法人海洋研究開発機構・海洋生物多様性研究分野・主任研究員
研究者番号: 30371719

野牧 秀隆 (NOMAKI, Hidetaka)
独立行政法人海洋研究開発機構・生物地球化学研究分野・主任研究員
研究者番号: 90435834

吉田 尊雄 (YOSHIDA, Takao)
独立行政法人海洋研究開発機構・海洋生物多様性研究分野・主任技術研究員
研究者番号: 60399566

フレデリック シニゲル (FREDERIC, Sinniger)
独立行政法人海洋研究開発機構・海底資源研究開発センター・ポストドクトラル研究員
研究者番号: 10625940

6. 研究組織

(1)研究代表者