

令和元年6月11日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04826

研究課題名(和文) 渦鞭毛藻細胞内に発見された新たな共生体痕跡核ゲノムの解読

研究課題名(英文) Study on the residual green alga-derived nucleomorphs in dinoflagellates

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) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：細胞内共生藻の痕跡核であるヌクレオモルフ(NM)は、これまでクロララクニオン藻とクリプト藻だけで報告されている。NMを保持する2系統は、細胞内共生藻が宿主の制御を受けた葉緑体に変化する過程を理解するために盛んに研究されてきた。本研究ではNMをもつ2種の未記載渦鞭毛藻を研究対象とした。我々が行ったゲノム・トランスクリプトーム解析の結果から、2種の渦鞭毛藻において共生藻核から宿主核へ遺伝子が転移するか否かには機能上の特長があり、その特長はクロララクニオン藻とクリプト藻と共通していた。さらに渦鞭毛藻2株どちらにおいても、共生藻-宿主間での遺伝子転移が完了していないことが判明した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

細胞内共生体が葉緑体として確立する過程は、共生藻の痕跡核(NM)をもつクロララクニオン藻とクリプト藻をモデルとして研究されてきた。しかし、上記2系統では、葉緑体化に必要な共生藻-宿主間での遺伝子転移(EGT)は完了している。従って、葉緑体獲得過程をより深く理解するためにはNMをもつ新たな系統が必要であり、本研究ではNMをもつ未記載渦鞭毛藻2種のゲノム・トランスクリプトーム解析を行った。本研究では渦鞭毛藻2種ではEGTが未完了であり、葉緑体獲得過程を研究する上で新たなモデルとなることを明らかにした。今後渦鞭毛藻2種の研究により、葉緑体獲得過程の理解がより進展すると期待できる。

研究成果の概要(英文)：Nucleomorphs (NMs) are relic endosymbiont nuclei so far found only in two algal groups, cryptophytes and chlorarachniophytes, which have been studied extensively to model the evolutionary process integrating an endosymbiont alga into a host-governed plastid (organellogenesis). To deepen our knowledge on organellogenesis, we need novel NM-bearing algae, here we investigated the genome and transcriptome data of two previously undescribed dinoflagellates, strains MGD and TGD, with green alga-derived plastids as well as the NMs. Our detailed analyses revealed that the overall trend in gene transfer from the NM to host genome is common among the two dinoflagellates investigated in this study, chlorarachniophytes and cryptophytes. Furthermore, DNA transfer between the host and endosymbiont nuclei was found to be in progress in both MGD and TGD systems.

研究分野：微生物分子進化

キーワード：細胞内共生 二次共生 ヌクレオモルフ ゲノム縮退 渦鞭毛藻

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

### 1. 研究開始当初の背景

緑藻と紅藻は、シアノバクテリアの細胞内共生(一次共生)により葉緑体を獲得した(図1A)。このような一次葉緑体をもつ真核藻類が、さらに各種従属栄養性真核生物に細胞内共生することで、多様な真核藻類が誕生した〔二次共生〕。図1Bに示した二次共生の過程では、ほとんどの真核共生藻は葉緑体以外の細胞内構造を失い、葉緑体化したと考えられる。ゲノムの消失に伴いその共生体核も完全に消失したが、その詳細な過程は解明されていない。

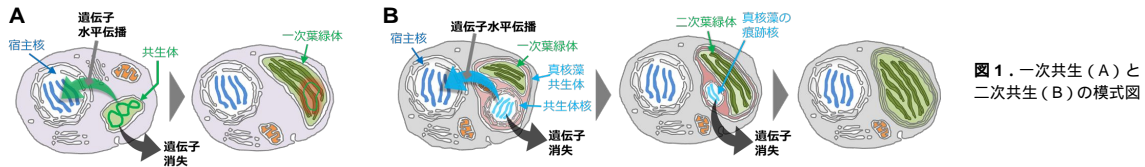


図1. 一次共生(A)と二次共生(B)の模式図

二次葉緑体をもつ真核藻類のうち、例外的にクロララクニオン藻とクリプト藻だけが縮退した共生藻核〔痕跡核またはヌクレオモルフ: NM〕を保持している(図2)。図2において星印で示されたNMは、共生藻の細胞質にあたる葉緑体内の区画に存在し、その構造内には縮退した真核ゲノムが残存している。従って、クロララクニオン藻とクリプト藻とそれらのNMは、真核共生藻の葉緑体化を研究する上で中間段階に相当するモデル生物と見なされ、それぞれ複数種のNMゲノムが解読された。一連のNMゲノム解析の結果、上記2系統のNMは共通して、3本の染色体をもち、ゲノム構造、遺伝子構成等も互いに似ていた。クロララクニオン藻とクリプト藻の宿主系統は互いに近縁ではないこと、葉緑体起源である共生藻の系統が異なることを総合すると、2種類のNMの起源は互いに独立でありながら、ゲノム縮退の過程で収斂進化が起こったと考えられる。

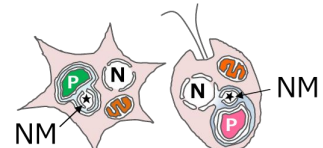


図2. クロララクニオン藻とクリプト藻の模式図。葉緑体(P)と同一の区画に共生藻の縮退した核構造すなわちNM(★)が残存している。宿主細胞の核はNで示した。

細胞内共生藻が葉緑体化する過程でのゲノム縮退を正確に推測するには、NMとその共生体祖先種に近縁な自由生活性生物との比較が必須である。しかし、クロララクニオン藻とクリプト藻葉緑体の正確な起源が不明であり、どんな真核藻のゲノムを祖先型として比較すべきか不明である。また、クロララクニオン藻類とクリプト藻類のNMは共に縮退進化のほぼ最終段階にあると考えられる。共生体核のゲノム縮退プロセスをより詳しく理解するには、縮退段階の異なるNMゲノムが必要だが、過去30年間NMをもつ新たな真核藻は発見されていなかった。

### 2. 研究の目的

緑藻と紅藻は、細胞内共生を経て系統的に多様な真核生物の細胞内で葉緑体化した。この二次共生の過程でほとんどの真核共生藻は葉緑体以外の細胞内構造を失ったが、クロララクニオン藻とクリプト藻は高度に縮退したゲノムをふくむ共生藻痕跡核〔ヌクレオモルフ; NM〕を保持している。これまでNMは二次共生に伴う共生藻核ゲノム縮退の中間段階モデルとして研究されてきた。一方で、ゲノム縮退過程をより詳しく理解するには縮退段階の異なるNMゲノムが有効だが、NMをもつ新たな真核藻類は過去30年間発見されていなかった。本研究では、NMをもつ新奇渦鞭毛藻TRD-155株・MRD-132株(図3)を対象に、NMゲノムの解読とゲノム縮退過程の解明、クロララクニオン藻・クリプト藻NMゲノムとの比較解析を行うことにより、二次共生に伴う共生藻核ゲノムの進化に共通原理が存在するか否かを解明しようと試みた。

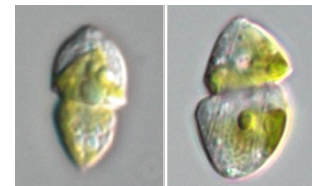


図3. 渦鞭毛藻 MRD-132 株(左)と TRD-155 株(右)。

### 3. 研究の方法

未記載渦鞭毛藻 TRD-155 株・MRD-132 株および葉緑体の起源であると考えられる自由生活性ペディノ藻1種(*Pedinomonas minor*)のゲノムデータとトランスクリプトームデータを解析することにより、2種の渦鞭毛藻のNMゲノムにどのような遺伝子がコードされているかを推測した。渦鞭毛藻2株からの配列データは宿主(渦鞭毛藻)核の塩基配列と共生藻核(NM)の塩基配列の混合物である。そこでバイオインフォマティクスの手法を用い、*P. minor*からの配列データを参照しつつ、共生藻に由来するが宿主核にコードされる配列と、現在でも共生藻核(NM)にコードされる配列を探索した。またバイオインフォマティクスによる解析結果を補完するため、予想されたNMゲノムからの転写物に渦鞭毛藻核転写物に特異的なspliced leader配列がないことを実験的に確認した。

すでにクロララクニオン藻とクリプト藻においては、共生藻核から宿主核へ転移しやすい遺

伝子についてその機能上の特性が明らかとなっている。そこで、TRD-155 株および MRD-132 株において共生藻核から宿主核へ転移した遺伝子群の機能的特性を抽出し、クロララクニオン藻とクリプト藻からの知見と比較を行った。

#### 4. 研究成果

2種の渦鞭毛藻 TRD-151 株および MRD-132 株を対象とした網羅的 mRNA シーケンス解析から十分量のデータが取得できた。このデータから再構築した mRNA 配列それぞれをクエリとして BLAST 解析し、ペディノ藻 *P. minor* を含む自由生活性緑藻がもつ遺伝子に高い相同性を示した配列を取得した。さらに TRD-151 株および MRD-132 株から得た緑藻由来 mRNA 配列を、コドン第一文字目とコドン第三文字目の GC 含量に基づきプロットしたところ、GC 含量が異なる2つのグループに分けることができた(図4)。これまでゲノム解析されたオルガネラや細胞内共生体などがもつ縮退したゲノムでは、共通して GC 含量の低下が観察されてきた。これに基づけば、相対的に GC 含量が高い mRNA は渦鞭毛藻ゲノムに移行した緑藻遺伝子からの転写物、GC 含量の高い mRNA が NM ゲノム中の遺伝子からの転写物であると予想した。また、宿主核ゲノムから転写されたと考えられる高い GC 含量を示す共生緑藻由来 mRNA 配列には、渦鞭毛藻に特徴的な spliced leader (SL) 配列が実験的に確認された。一方 GC 含量が低い共生緑藻由来 mRNA 配列には、SL 配列は確認できなかった。これは GC 含量が低い共生緑藻由来 mRNA 配列が共生緑藻由来 NM ゲノムから転写されているという我々の予測と合致する。

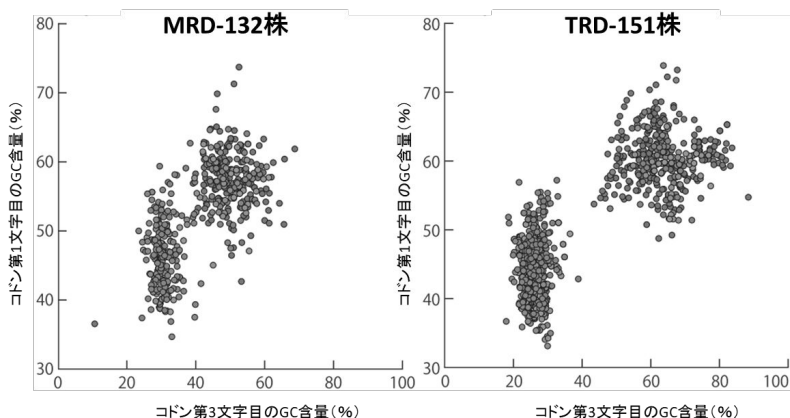


図3. 渦鞭毛藻 MRD-132 株および TRD-151 株から検出された共生緑藻由来 mRNA 配列の、コドン1文字目、3文字目の GC 含量に基づく散布図。図中の各点は転写物を示す。MRD-132 株(左)、TRD-151 株(右)。どちらの図においても、共生緑藻由来配列は GC 含量の高いグループと、GC 含量の低いグループに分離される。我々は、相対的に高い GC 含量を示す mRNA は渦鞭毛藻(宿主)核ゲノムからの転写物、低い GC 含量を示す mRNA は共生緑藻由来 NM ゲノムからの転写物であると予測した。

TRD-151 株および MRD-132 株の共生緑藻由来遺伝子群について、その細胞内機能を詳細に解析した。その結果、どちらの渦鞭毛藻において mRNA 合成、タンパク質合成、DNA 複製に関わる共生緑藻由来タンパク質(ハウスキーピングタンパク質)は、宿主渦鞭毛藻ゲノムよりも NM ゲノムにコードされる傾向が強いことが判明した。その一方、細胞内の各種代謝に関わる共生緑藻由来タンパク質は、宿主渦鞭毛藻ゲノムと NM ゲノム双方にコードされていると予想された。これは、渦鞭毛藻細胞が共生緑藻を葉緑体として統合する過程で遺伝子の機能カテゴリー毎に、共生体ゲノムから宿主ゲノムへ転移のしやすさが異なることを示す。NM をもつクロララクニオン藻とクリプト藻においても、宿主ゲノム - 共生体ゲノム間で遺伝子転移について、同様の傾向が報告されている。また、TRD-151 株および MRD-132 株で検出された共生緑藻由来タンパク質の一部は、宿主ゲノムと共生体ゲノムの両方にコードされていることが判明した。これは2種の渦鞭毛藻において宿主ゲノム - 共生体ゲノム間で遺伝子転移が完結していないことを示唆する。このような状態はクロララクニオン藻とクリプト藻では観察されておらず、TRD-151 株と MRD-132 株は細胞内共生を研究する上で新たなモデルとして貴重な知見を提供することが期待される。

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計18件)

1. Nishimura Y, Shiratori T, Ishida K, Hashimoto T, Ohkuma M, Inagaki Y. Horizontally-acquired genetic elements in the mitochondrial genome of a centrohelid *Marophyris* sp. SRT127. 2019 *Scientific Reports* 9:4850. Doi: 10.1038/s41598-019-41238-6 査読有
2. Kamikawa R, Yazaki E, Tahara M, Sakura T, Matsuo E, Nagamune K, Hashimoto T, Inagaki Y. Fates of evolutionarily distinct, plastid-type glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase genes in kareniacean dinoflagellates. 2018 *Journal of Eukaryotic Microbiology* 65(5):669-678. Doi: 10.1111/jeu.12512 査読有

3. Matsuo E, [Inagaki Y](#). Patterns in evolutionary origins of heme, chlorophyll *a* and isopentenyl diphosphate biosynthetic pathways suggest non-photosynthetic periods prior to plastid replacements in dinoflagellates. 2018 *PeerJ* 6:e5345. Doi: 10.7717/peerj.5345 査読有
4. Matsuo M, Katahata A, Satoh S, Matsuzaki M, Nomura M, Ishida K, [Inagaki Y](#), Obokata J†. Characterization of spliced leader trans-splicing in a photosynthetic rhizarian amoeba, *Paulinella micropora*, and its possible role in functional gene transfer. 2018 *PLOS One* 13(7):e0200961. Doi: 10.1371/journal.pone.0200961 査読有
5. [Tanifuji G](#), Takabayashi S, Kume K, Takagi M, Nakayama T, Kamikawa R, [Inagaki Y](#), Hashimoto T. The draft genome of *Kipferlia bialata* reveals reductive genome evolution in fornicate parasites. 2018 *PLOS One* 13(3): e0194487. Doi: 10.1371/journal.pone.0194487 査読有
6. Záhonová K, Petrželková R, Valach M, Yazaki E, Tikhonenkov DV, Butenko A, Janouškovec J, Hrdá Š, Klimeš V, Burger G, [Inagaki Y](#), Keeling PJ, Hampl V, Flegontov P, Yurchenko V, Eliáš M. Extensive molecular tinkering in the evolution of the membrane attachment mechanisms of the Rheb GTPase. 2018 *Scientific Reports* 8:5239. Doi:10.1038/s41598-018-23575-0 査読有
7. Brown MB, Heiss A, Kamikawa R, [Inagaki Y](#), Yabuki A, Tice AK, Shiratori T, Ishida K, Hashimoto T, Simpson AGB, Roger AJ. Phylogenomics places orphan protistan lineages in a novel candidate super-group. 2018 *Genome Biology and Evolution* 10(2):427-433. Doi: 10.1093/gbe/evy014 査読有
8. Nakayama T, [Inagaki Y](#). Genomic divergence within non-photosynthetic cyanobacterial endosymbionts in rhopalodiacean diatoms. 2017 *Scientific Reports* 7:13075. Doi: 10.1038/s41598-017-13578-8 査読有
9. [Tanifuji G](#), Curtis BA, Cenci U, David V, Dean S, Fiala I, Flegontov P, Johnson-MacKinnon J, Kelly S, McPhee M, Moog D, Nakayama T, Tanifuji-Onodera N, Sibbald S, [Inagaki Y](#), Hashimoto T, Gull K, Lukeš J, Archibald JM. Genome sequencing reveals metabolic and cellular interdependence in an amoeba-kinetoplastid symbiosis. 2017 *Scientific Reports* 7:111688. Doi: 10.1038/s41598-017-11866-x 査読有
10. Kamikawa R, Moog D, Zauner S, [Tanifuji G](#), Ishida K, Miyashita H, Mayama S, Hashimoto T, Maier UG, Archibald JA, [Inagaki Y](#). A non-photosynthetic diatom reveals early steps of reductive evolution in plastids. 2017 *Molecular Biology and Evolution* 34(9):2355-2366. Doi: 10.1093/molbev/msx172 査読有
11. Leger MM, Kolisko M, Kamikawa R, Stairs CW, Kume K, Čepička I, Silberman JD, Andersson JO, Xu F, Yabuki A, Takishita K, [Inagaki Y](#), Simpson AGB, Hashimoto T, Roger AJ. Organelles that illuminate the origins of *Trichomonas* hydrogenosomes and *Giardia* mitosomes. 2017 *Nature Ecology & Evolution* 1(4):0092. Doi :10.1038/s41559-017-0092 査読有
12. Yazaki Y, Ishikawa SA, Kume K, Kumagai A, Kamaishi T, [Tanifuji G](#), Hashimoto T, [Inagaki Y](#). Global Kinetoplastea phylogeny inferred from a large-scale multigene alignment including parasitic species for better understanding transitions from a free-living to a parasitic lifestyle. 2017 *Genes & Genetic Systems* 92(1):35-42. Doi:10.1266/ggs.16-00056 査読有
13. Nishimura Y, [Tanifuji G](#), Kamikawa R, Yabuki A, Hashimoto T, [Inagaki Y](#). Mitochondrial genome of *Palpitomonas bilix*: Derived genome structure and ancestral system for cytochrome *c* maturation. 2016 *Genome Biology and Evolution* 8(10):3090-3098. Doi: 10.1093/gbe/evw217 査読有
14. Nishimura Y, Amagasa T, [Inagaki Y](#), Hashimoto T, Kitagawa H. A system for supporting phylogenetic analyses over alignments of next generation sequence data. 2016 *Proceedings for the 10th International Conference on Complex, Intelligent, and Software Intensive Systems (CISIS-2016)* 230-237. Doi: 10.1109/CISIS.2016.51 査読有
15. Templeton T, Asada M, Jiratanh M, Ishikawa SA, Tiawsirisup S, Sivakumar T, Namangala B, Takeda M, Mohkaew K, Ngamjituea S, Inoue N, Sugimoto C, [Inagaki Y](#), Suzuki Y, Yokoyama N, Kaewthamasorn M, Kaneko O. Ungulate malaria parasites. 2016 *Scientific Reports* 6:23230. Doi:10.1038/srep23230 査読有
16. 谷藤吾朗 . 細胞内共生におけるゲノム再編成 . 2016 **生物の科学 遺伝** [特集:真核細胞の共生由来オルガネラ研究最前線 広がり続ける多様性と機能] 70(2):126-130. 査読無
17. 中山卓郎, 稲垣祐司 . シアノバクテリアと真核藻類の細胞統合 「窒素固定オルガネラ」へ続く道? 2016 **生物の科学 遺伝** [特集:真核細胞の共生由来オルガネラ研究最前線 広がり続ける多様性と機能] 70(2):176-180. 査読無

18. 稲垣祐司 . 共生体由来オルガネラにまつわるエトセトラ . 2016 生物の科学 遺伝 [特集 : 真核細胞の共生由来オルガネラ研究最前線 広がり続ける多様性と機能] 70(2):156-160. 査読無

[学会発表](計 21 件)

1. 稲垣祐司 . 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. 第 1 回ゲノム・分子進化・構造の会, Feb. 8, 2019, 筑波大学サテライトオフィス(つくば市, 茨城県)
2. Yuji Inagaki. Heterotrophic side of the tree of the eukaryotic life. Seminar in Station Biologique de Roscoff, Jan. 18, 2019, Station Biologique de Roscoff (Roscoff, France)
3. Yuji Inagaki. Recent progress in understanding the early evolution of eukaryotes based on phylogenomic data-analyses. 第 10 回「学際計算科学による新たな知の発見・統合・創出」シンポジウム, Oct 15-16, 2018, 筑波大学(つくば市, 茨城県)
4. Takashi Shiratori, Akinori Yabuki, Euki Yazaki, Yuki Nishimura, Moriya Ohkuma, Katsunori Fujikura, Tetsuo Hashimoto, Yuji Inagaki, Ken-ichiro Ishida. Orphan protistology, accelerating in Japan. Joint meeting of the Japan Society of Protistology and the Korean Society of Protozoologists, Jul 13-15, 2018, Korea Institute of Ocean Science & Technology (Jeju Island, Korea)
5. Yuji Inagaki. Novel eukaryotes for elucidating the early eukaryotic evolution. ISEP18, May 27-Jun 1, 2018, Droushia Heights Hotel (Paphos, Cyprus)
6. Takuro Nakayama, Yoshito Takano, Mami Nomura, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba, Goro Tanifuji, Yuji Inagaki, Masakado Kawata. Genome analysis of a symbiotic cyanobacterium in a dinophysialean dinoflagellate, *Orthocercus magnificus*. ISEP18, May 27-Jun 1, 2018, Droushia Heights Hotel (Paphos, Cyprus)
7. 中山卓郎, 高野義人, 野村真未, 柴小菊, 稲葉一男, 稲垣祐司 . 外洋性渦鞭毛藻 *Ornithocercus magnificus* に見られる共生シアノバクテリアのゲノム解析. 日本藻類学会第 42 回大会, Mar 24-25, 2018, 東北大学青葉山新キャンパス(仙台市, 宮城県)
8. 稲垣祐司 . 真核大系統のより広い、そしてより深い理解に向けて . 第 1 回原生生物進化生態研究会, Mar 23, 2018, 東北大学理学部(仙台市, 宮城県)
9. 松尾恵梨子, 稲垣祐司 . 葉緑体を置換した渦鞭毛藻におけるゲノム進化. 藻類合同セミナー, Feb 20, 2018, 東京大学本郷キャンパス(文京区, 東京都)
10. Takashi Shiratori, Euki Yazaki, Yuji Inagaki, Ken-ichiro Ishida. Morphology, ultrastructure and phylogeny of a new species of *Glissandra* (Protista incertae sedis). ICOP2017, July 31-Aug 4, 2017, Hotel Pyramida (Prague, Czech Republic)
11. Eriko Matsuo, Konnosuke Morita, Goro Tanifuji, Takuro Nakayama, Kazuya Takahashi, Chihiro Sarai, Mitsuyoshi Iwataki, Yuji Inagaki. Parallel genome reduction in pedinophyte-derived plastids in green-colored dinoflagellates. ICOP2017, July 31-Aug 4, 2017, Hotel Pyramida (Prague, Czech Republic)
12. Eriko Matsuo, Kazuya Takahashi, Chihiro Sarai, Mitsuyoshi Iwataki, Yuji Inagaki. Contribution of chlorarachniophytes to the chlorophyll *a* synthesis in green-colored dinoflagellates. ICOP2017, July 31-Aug 4, 2017, Hotel Pyramida (Prague, Czech Republic)
13. 松尾恵梨子, 高橋和也, 皿井千裕, 岩滝光儀, 稲垣祐司 . 系統的に独立な緑色渦鞭毛藻における代謝系進化パターンの類似性とその進化的背景. 日本藻類学会第 41 回大会, Mar 24-25, 2017, 高知大学朝倉キャンパス(高知市, 高知県)
14. 稲垣祐司 . 窒素固定珪藻と緑色渦鞭毛藻: 一次共生と二次共生を解き明かす新しいモデルとして. 蛋白研セミナー “真核細胞のオルガネラ研究最前線”, Mar 21-22, 2017, 大阪大学蛋白質研究所(吹田市, 大阪府)
15. 中山卓郎, 稲垣祐司 . 窒素固定シアノバクテリア共生体をもつ珪藻の核ゲノム解析: 核にコードされる共生体制御遺伝子の探索. 第 80 回日本植物学会, Sep 16-19, 2016, 沖縄コンベンションセンター(宜野湾市, 沖縄県)
16. Eriko Matsuo, Yuji Inagaki. Differential impacts of plastid replacement on plastidal biosynthetic pathways in dinoflagellates with non-canonical plastids, *Karlodinium veneficum* and *Lepidodinium chlorophorum*. ICES 2016, Sep 10-14, 2016, Kyoto Prefectural University (Kyoto, Japan)
17. Ryoma Kamikawa, Stefan Zauner, Daniel Moog, Goro Tanifuji, Ken-ichiro Ishida, Shigeiki

Mayama, Tetsuo Hashimoto, John M Archibald, Andrew J Roger, Uwe-G Maier, Hideaki Miyashita, Yuji Inagaki. Loss of the Calvin Benson cycle in non-photosynthetic plastids. ICES 2016, Sep 10-14, 2016, Kyoto Prefectural University (Kyoto, Japan)

18. 矢崎裕規, 白鳥峻志, 久米慶太郎, 橋本哲男, 石田健一郎, 稲垣祐司. 真核生物進化の空白を埋める! 分子系統解析が解き明かすプロティストの系統関係. 日本進化学会第 18 回大会, Aug 25-28, 2016, 東京工業大学大岡山キャンパス (目黒区, 東京都)
19. 中山卓郎, 神川龍馬, 谷藤吾朗, 稲垣祐司. 窒素固定はじめました - Rhopalodia 科珪藻に見る細胞内共生進化. 日本進化学会第 18 回大会, Aug 25-28, 2016, 東京工業大学大岡山キャンパス (目黒区, 東京都)
20. Eriko Matsuo, Yuji Inagaki. Trends in endosymbiotic gene transfer on plastid metabolic pathways in dinoflagellates with non-canonical plastids. Protis-2016 Moscow Forum, Jun 6-10, 2016, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia)
21. Takuro Nakayama, Yuji Inagaki. Cyanobacterial genes in the nuclear genome of a diatom bearing N<sub>2</sub>-fixing cyanobacterial endosymbionts: Potential factors involved in the host-endosymbiont partnership. Protis-2016 Moscow Forum, Jun 6-10, 2016, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia)

〔図書〕(計 1 件)

1. 稲垣祐司, 中山卓郎. 第 17 章 現在も続く細胞内共生細菌のオルガネラ化. 2016 共生微生物 (化学同人) 大野博司編 p190-201.

〔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) 研究分担者

研究分担者氏名: 谷藤吾朗

ローマ字氏名: Tanifuji, Goro

所属研究機関名: 独立行政法人国立科学博物館

部局名: 動物研究部

職名: 研究員

研究者番号 (8 桁): 70438480

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。