

令和 6 年 5 月 16 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2023

課題番号：19H03274

研究課題名(和文) 光合成補助色素フコキサンチンの未知なる生合成系の解明とその誕生の謎を紐解く

研究課題名(英文) Evolution of genes for fucoxanthin biosynthesis-related pathways

研究代表者

神川 龍馬 (Kamikawa, Ryoma)

京都大学・農学研究科・准教授

研究者番号：40627634

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、光合成能を喪失し、光合成に用いられる色素合成能を失っている従属栄養性珪藻類のゲノム解析により、光合成喪失に伴うゲノム進化過程を解明することに成功した。このようなゲノム進化には、光合成に関連した遺伝子の喪失を含む一方で、色素体内における代謝経路の多くは保持され、また遺伝子重複により従属栄養性による細胞増殖を補助するための遺伝子数増加を含む。光合成性種ゲノムとの比較ゲノム解析、光合成性珪藻の培養実験とその比較トランスクリプトーム解析により、光合成性種特異的遺伝子セットの抽出に成功し、本セットにはフコキサンチン等色素合成に関与する未知遺伝子を含む可能性が極めて高い。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、真核生物の多様性を構成する藻類系統の多様性やそれらのもつ色素の多様性を明らかにすることに成功した。特に、本研究で解読された光合成能喪失藻類のゲノム配列情報により、真核生物の多様性を創出する一因である光合成能喪失進化の分子基盤を推定することに成功した。光合成能喪失藻類のゲノム配列情報は、光独立栄養性から従属栄養性に至る進化過程の解明に向けた基盤となるに止まらず、光合成生物が有する有用物質生産に関わる未知遺伝子の同定に向けた情報基盤となりうる。

研究成果の概要(英文)：Genome evolution associated with loss of photosynthesis was unveiled by sequencing the genome of the non-photosynthetic diatom *Nitzschia putrida* (osmotrophic heterotroph), which lacks any pigments for photosynthesis. The genome evolution includes losses of genes for photosynthesis and photosynthesis-related functions, except for plastid ATP synthesis/degradation. In contrast, nuclear genes for a variety of plastid metabolic functions are still related in the genome after loss of photosynthesis. Tandem gene duplications of which functions might be involved in the heterotrophic lifestyle were also observed. Through the genome analysis of the pigment-lacking diatom species, as well as comparative genome analyses with photosynthetic species, cultivation experiments of photosynthetic species followed by comparative transcriptome analyses, candidate gene sets specific to photosynthetic species were retrieved and highly likely include uninvestigated genes for pigment biosynthesis.

研究分野：水圏微生物学

キーワード：珪藻 ゲノム 光合成 色素体

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

海洋環境には多様な光合成生物が生息しており、重要な一次生産者として生態学的役割を果たしている。海洋環境における純一次生産量は年間数百億トンに上ると言われ、この数値は陸上植物の年間純一次生産量に匹敵する。そのため、海洋における主要一次生産者が現在見られる光合成機構をどのように獲得したのかを理解することは、海洋環境における一次生産の変遷を理解することに繋がるため、生物学的にも地球化学的にも重要である。

コンブやワカメなどの褐藻類、珪藻類、ハプト藻類などは、海洋環境に適応した光合成生物で、海洋の主要一次生産者である。これらの光合成生物はクロロフィル *a* およびクロロフィル *c* を光合成色素としてもち、補助色素としてフコキサンチンと呼ばれるカロテノイドを有する。フコキサンチンはクロロフィル *a* とクロロフィル *c* とともにタンパク質と結合して複合体を形成し、光エネルギーの受容体として葉緑体に存在している。代表者が明らかにしたように、光合成能を喪失した珪藻類などはフコキサンチンを欠くことから (Kamikawa et al. 2017 Mol Biol Evol) フコキサンチンが光合成に働く重要な補助色素であることが支持される。また、光合成補助色素としての重要性に加え、フコキサンチンは、抗がん作用や脂肪燃焼効果など、ヒトの健康維持に有用な抗酸化物質としても注目を集めている。

フコキサンチンは、海洋の主要一次生産者が有する、自然界で最も量が多い光合成補助色素である。にも関わらず、フコキサンチンがどのように誕生し、様々な光合成生物に利用されるようになったのか全く分かっていなかった。これは、現在の海洋環境を支える一次生産の進化史が完全にブラックボックスであることを意味する。この原因は、フコキサンチン合成に関わる遺伝子はおろか、その合成経路がほとんど分かっていなかったからである (高市 2006)。フコキサンチンはピオラキサンチンと呼ばれるカロテノイドを基質とした数段階の反応を経て合成されると考えられていたが、その詳細は不明であった。

2. 研究の目的

本研究では、フコキサンチンを含む色素合成系とその遺伝子候補を解明し、海洋環境に適応した多様かつ主要な海洋一次生産者が有する色素合成系遺伝子がどのように進化してきたのかを明らかにする。

3. 研究の方法

フコキサンチン「非合成」珪藻 *Nitzschia putrida* における遺伝子組成を明らかにするため、本種を炭素源入り IMK 培地にて培養し、細胞から Extrap Soil DNA Kit Plus version 2 を用いて DNA を、Trizol により RNA を抽出した。抽出した DNA は PacBio および HiSeq にてシーケンスを行い、得られたリードは Falcon および Falcon_unzip ver. 0.5 によるアッセンブルと Pilon (ver. 1.2.2) による補正に供した。RNA は HiSeq によるシーケンスを行い、得られたリードは Braker2 を用いた遺伝子同定に供した。得られた遺伝子セットは BUSCO v3 により評価した。遺伝子産物の局在は推定アミノ酸配列情報から SignalP、Mitofates、TMHMM により評価した。

フコキサンチン「非合成」珪藻類は有していないが、フコキサンチン「合成」珪藻類には保存されている遺伝子の検出を比較ゲノミクスで行った。で解読したフコキサンチン「非合成」珪藻類種のゲノムと既に公表されているフコキサンチン合成する珪藻類 5 種のゲノムとの遺伝子組成比較解析を Orthofinder に供した。これにより、フコキサンチン合成種特異的遺伝子を検出した。また、フコキサンチン合成珪藻類においてフコキサンチン合成に関わる遺伝子の発現は、細胞内のフコキサンチン量の増減に相関していると考えられたため、光条件によりフコキサンチン量を変動させて比較トランスクリプトーム解析を行い、フコキサンチン量の増減に発現量が相関する遺伝子を検出した。色素組成は HPLC により分析した。A・B どちらの情報解析においても検出された遺伝子は、「フコキサンチン合成遺伝子候補」として において使用した。

同定された遺伝子配列を用いた情報解析により、相同な遺伝子配列を他の様々な真核生物ゲノムから探索し、全生物における遺伝子の分布や、元々どのような機能をもった遺伝子がフコキサンチン合成に関わるようになったのか、その進化を分子系統解析で明らかにした。で得られた配列をクエリとし真核生物における遺伝子情報データベースからホモログを探索した。抽出したアミノ酸配列を MAFFT によりアラインメントし、トリミング後に IQTREE による分子系統解析に供した。

4. 研究成果

複数の光合成性および非光合成性藻類を対象に、色素組成やトランスクリプトーム解析、オルガネラゲノム解析を通じて色素体機能を解明し、さらにゲノムアッセムブリ法の評価を行った (Kayama et al. 2020a、Kayama et al. 2020b、Tanifuji et al. 2020、Sarai et al. 2020、

Kawachi et al. 2021, Azuma et al. 2022, Yoshizawa et al. 2023, Mochizuki et al. 2023, Harada et al. 2024)。特に以下では非光合成性であり吸収栄養性従属栄養珪藻 *Nitzschia putrida* のゲノムについて記載する。Illumina HiSeq ショートリードを用いた *N. putrida* 核ゲノムサイズと倍数性の推定を行った結果、本種の核ゲノムは二倍体ゲノムであり、1 倍体分のゲノムサイズは約 32 Mbp と推定された。また、一部はヘテロなアレルを有していると推定された (Kamikawa et al. 2022)。このようなゲノム性状は光合成性珪藻でもよく知られている。そこで、二倍体ゲノムに汎用されるアセンブルツールである Falcon および Falcon_unzip に本種の PacBio RSII データを供し、その後ショートリードデータを使った Pilon による塩基配列補正を行った。その結果、1 倍体分の核ゲノムサイズが約 35 Mb のドラフトゲノムが構築された (Kamikawa et al. 2022)。これは先の推定値とも大きく矛盾はしない。加えて、このような部分的にヘテロなゲノム構造がアーティファクトでないことを検証するため、ホモの領域とヘテロなアレルをもつ領域のショートリードのマッピング率を比較した。2 倍体ゲノムから得られたショートリードであるため、ホモの領域にはペアとなる 2 つの染色体由来のショートリードがマップされるのに対し、ヘテロなアレルをもつ領域ではペアとなる 2 つの染色体のうち一方の染色体由来のショートリードのみがマップされる。その結果、ホモな領域としてアセンブルされた領域へのマッピング率はヘテロなアレルをもつ領域のマッピング率のおよそ 2 倍となっていることが確認された。

色素体ゲノムは光合成における電子伝達と炭素固定に関わる遺伝子をすべて欠いており、ゲノムサイズは光合成性珪藻の色素体ゲノムと比較して半分程度であった。一方で、ATP 合成酵素複合体遺伝子は保持しており、その機能は不明である。ミトコンドリアゲノムは、既知の光合成性珪藻ミトコンドリアゲノムと、サイズおよび遺伝子組成の点において同様であった。これらのオルガネラゲノム性状は、既報の非光合成性珪藻類オルガネラゲノム構造と同様である。

核ゲノムにおけるトランスクリプトームデータと Braker2 (version 2.0.3) を用いた遺伝子予測を行った結果、1 倍体分の核ゲノム配列中に 15003 のタンパク質コード遺伝子が予測された (Kamikawa et al. 2022)。光合成性のモデル珪藻である *Phaeodactylum tricornutum* では 27 Mbp の核ゲノム中に 10402 タンパク質コード遺伝子を有し、同 *Thalassiosira pseudonana* は 32 Mbp 核ゲノム中に 11776 タンパク質コード遺伝子を有する。これらと比較する限り、*N. putrida* のゲノムサイズおよびタンパク質コード遺伝子数はともに光合成性珪藻のそれと比較してむしろ大きい。一方で、光合成性珪藻 *Fragilariopsis cylindrus* では 61 Mb ゲノム中に 20000 を超えるタンパク質コード遺伝子を有しており、上記のゲノム性状は必ずしも光合成性珪藻に共通のものではない。いずれにしても、光合成性から従属栄養性への進化過程におけるゲノムサイズや遺伝子数の縮退は検出されなかった。一方で、同様に光合成能を喪失した種のうち寄生性を示すものは、それらに近縁の光合成性種と比較して核ゲノム縮退の傾向が見られた。これまでに知られていた寄生性非光合成性種の核ゲノム縮退は光合成能喪失がトリガーとなるのではなく寄生性などの他の性質に起因すると考えられる (Kamikawa et al. 2022)。

珪藻を始めとする光合成性藻類のもつ色素体は光エネルギー伝達による ATP 合成や還元力生成、カルビンベンソン回路による二酸化炭素固定に加え多岐に渡る合成系の機能する場である。光合成性珪藻ではカルビンベンソン回路で合成された 3-ホスホグリセリン酸からホスホエノールピルビン酸やピルビン酸、アセチル CoA が産生され、種々の代謝経路の基質となる。分枝鎖アミノ酸合成や脂肪酸合成、脂質合成、イソプレノイド合成、芳香族アミノ酸、ヘム、クロロフィルやカロテノイドといった光合成色素、チアミン (ビタミン B1)、リボフラビン (ビタミン B2) が合成される。しかし、上述したような代表的な合成経路のうち、*N. putrida* 核ゲノムの遺伝子セットにおいて該当する代謝反応を担う色素体局在タンパク質がゲノムから検出されなかったのはイソプレノイド合成、光合成色素合成、チアミン合成のみである。その他の色素体代謝機能であるアミノ酸合成経路やヘム合成、脂肪酸合成、脂質合成は色素体内で生じていると考えられた。カルビン回路に関わる遺伝子においても、二酸化炭素固定を司るルビスコおよびホスホリプロキナーゼのみを欠いており、その他の遺伝子はすべてゲノム中に保存・発現されていた。このことは、炭素固定能は喪失したとしても、色素体内において糖リン酸の代謝経路は維持されていることを示唆している。特に、色素体でのみ合成される脂質 (スルホキノボシルジアシルグリセロールなど) が細胞抽出液から検出されていることから、少なくとも糖リン酸を起点とした色素体脂質合成ならびに関連経路は機能していると考えられる (Kamikawa et al. 2022)。*N. putrida* では複数の糖リン酸を輸送可能である色素体糖リン酸輸送体 (Triose Phosphate Transporter; TPT) が 4 遺伝子検出されており、4 枚ある色素体包膜のうち、4 遺伝子の 1 つは最外膜、1 つは外側から 2 枚目の膜、そして残り 2 つは最内膜に局在する (Moog et al. 2020)。これらの輸送体により基質が細胞質から非光合成性色素体へと輸送され、上述した様々な代謝経路に寄与している可能性が考えられる。

カルビンベンソン回路ではルビスコが主要酵素として二酸化炭素固定を行うが、ルビスコは二酸化炭素とリブローズ 1,5-ビスリン酸を基質として 2 分子の 3-ホスホグリセリン酸を合成する一方で、酸素とリブローズ 1,5-ビスリン酸を基質として反応が生じた場合は 3-ホスホグリセリン酸と 2-ホスホグリコール酸を生じる。2-ホスホグリコール酸はペルオキシソームやミトコ

ンドリアの代謝経路を介して TCA 回路などでエネルギー源として回収される。上述のように *N. putrida* はルビスコをもたず色素体での二酸化固定能を欠き 2-ホスホグリコール酸は色素体では合成されない。加えて、色素体やペルオキシソームにおける 2-ホスホグリコール酸を中心とした代謝に関わる遺伝子も検出されなかった (Kamikawa et al. 2022)。すなわち、非光合成性色素体とペルオキシソームの間の代謝レベルの相互作用は喪失していると考えられる。一方で、TCA 回路で基質となるリンゴ酸を介したペルオキシソームとミトコンドリア間の、そしてオルニチンやグルタミンなどのアミノ酸輸送を通じた非光合成性色素体とミトコンドリア間の代謝レベルの相互作用は維持されていると考えられる (Kamikawa et al. 2022)。

光は光合成によって ATP や還元力といった形でエネルギー保存に利用されるのみではなく、細胞周期や日周性などの制御にも利用される。光合成性珪藻では明暗周期に応じて細胞分裂のタイミングが制御され一日の中の限定された時間帯で細胞数が増加する。しかし *N. putrida* 増殖実験の結果、細胞数は 1 日を通じて増殖を続け、日周性が存在するようには考えられなかった (Kamikawa et al. 2022)。事実、珪藻の日周性制御におけるマスター因子である bHLH-1 α (RITM01) が従属栄養性珪藻ゲノムにはコードされていなかった (Kamikawa et al. 2022)。RITM01 に加え、青色光受容体である転写因子 Aureochrome 1a および 1b を始めとした光受容ドメインをもつタンパク質のほとんどを *N. putrida* は欠くことがゲノム中の遺伝子探索から明らかとなった。一方で、少なくとも代表的な細胞周期制御タンパク質に加え、Aureochrome 1c や bHLH-1b, Cryptochrome-DASH/CPF2 といった光受容タンパク質のごく一部は未だ *N. putrida* ゲノム中にコードされていた。おそらく細胞周期や増殖制御以外の機能に光を利用している可能性が考えられた (Kamikawa et al. 2022)。

そこで 12 時間明期、12 時間暗期の条件下で *N. putrida* 細胞を培養し、4 時間ごとに RNAseq を行うことで光によって遺伝子発現が制御されているかどうか検証した (Kamikawa et al. 2022)。その結果、一倍体ゲノムに存在する 15000 あまりのタンパク質コード遺伝子のうち、64 遺伝子が明期で、93 遺伝子が暗期から明期に切り替わるタイミングで、187 遺伝子は暗期で特に強く発現していた。特に明期に強く発現する遺伝子群には炭素源の取り込みと代謝に関わるものがより多く含まれていた。これらの遺伝子群の発現制御は明期で活発になる他の光合成性種による一次生産産物を利用するための適応かもしれない。時系列遺伝子発現比較から、*N. putrida* は光合成能を失い、細胞分裂制御も光とは独立したものになっている一方で、核ゲノムコードタンパク質の 2.3% というごくわずかな遺伝子発現制御には光や明暗シグナルを利用していることが示唆された。別の言葉で言えば、ほとんどの遺伝子発現制御は光から独立しており、別の環境刺激によって生じている可能性がある。この点において、光や低分子を感知する Per-Arnt-Sim (PAS) ドメインを有する basic leucine zipper 転写因子 (bZIP-PAS) である bZIP7 遺伝子が、*N. putrida* ゲノム内で遺伝子重複を起こし、光合成性近縁種の 10 倍程度コピー数が増加していることは注目に値する (Kamikawa et al. 2022)。

同様の重複が他の遺伝子にもみられた。トランスポーターホモログ遺伝子の組成を従属栄養性種 *N. putrida* と光合成性珪藻種ゲノムで比較すると、特に *N. putrida* におけるシリカトランスポーター遺伝子のコピー数は光合成性種の 2 倍以上存在し、その一部は上記の bZIP7 遺伝子のようにタンデムリピートとなっていた。さらに細胞外部への分泌タンパク質遺伝子を *in silico* で推定した結果、分泌タンパク質遺伝子の組成が *N. putrida* と光合成性珪藻で大きく異なっていた。細胞外において特に多糖などの高分子物質分解に関わる GH114 遺伝子は光合成性種ゲノムからは検出されず、本種特異的であった。シリカトランスポーターや転写因子遺伝子と同様に、GH114 遺伝子もタンデムリピートを形成し、遺伝子重複を起こしていた。本遺伝子の分子系統解析の結果、バクテリアからの遺伝子水平移動由来であり、従属栄養性種ゲノムに入り込んだのちに遺伝子重複を起こしたことが示唆された。吸収栄養性である以上、外部環境から以下に効率良く物質を獲得するかは生存競争で勝ち残る可能性を高める上で重要であり、特に従属栄養性珪藻種においては炭素源に加え、珪藻はガラスの細胞壁を有するため、シリカの取り込みもその増殖に必須である。そして、高分子を細胞外で分解し低分子として取り込みやすくする機構も環境中でのフィットネスを高める要因となると考えられる。そのような機能に関わる遺伝子の重複および配列の多様化は光合成能喪失後に従属栄養性生活に適應する際引き起こされるゲノム進化の一端である可能性がある。同様に、シグナルトランスダクションに関わる因子、環境ストレスを感知する因子、基質を取り込むトランスポーター、細胞外で高分子炭水化物を分解する酵素も遺伝子数が増加していた (Kamikawa et al. 2022)。

フコキサンチンなどの色素は色素体で合成されると考えられるため、推定色素体プロテオームの比較解析が有効であると考えられた。上記の *N. putrida* の遺伝子セットを用いて色素体機能を推定するため、核コードタンパク質セットから色素体局在タンパク質を抽出した。四重包膜を有する色素体内に細胞質で翻訳されたタンパク質が輸送されるには、N 末端にシグナルペプチドとトランジットペプチド様領域、そして特定のアミノ酸モチーフが必要である。*N. putrida* からは、そのような特徴をもつタンパク質は 600 程度検出され、これは同じ手法で推定した光合成

性種珪藻の核コード色素体タンパク質数の約半分である。特に光合成性種に共通したオーソログのうち、200を超えるオーソロググループが *N. putrida* から検出されなかった (Kamikawa et al. 2022)。このことは *N. putrida* の非光合成性という性質に伴う色素体機能の少なくとも一部に縮退が生じていることを示唆している。この縮退した機能にはフコキサンチン合成能も含まれる。次に、モデル珪藻である *P. tricornutum* を異なる光条件下で培養してその細胞増殖と色素組成を比較した。20 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ から 180 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ まで5段階で光量を変えて培養した結果、全ての条件で細胞の増殖は確認された。しかし、その増殖速度には差があり、20及び180 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ 下で低く、40~120 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ 下で高い傾向があった。それらの色素組成を HPLC にて比較した結果、全ての条件下で主要な色素であるクロロフィル *a*、クロロフィル *c1*、クロロフィル *c2*、フコキサンチン、ジアジノキサンチン、ジアトキサンチン、カロテンが検出された。ただし、180 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ 下では、フコキサンチンの吸光度/cell の値が 5.2×10^{-9} と最も低い傾向にあり、20および40 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ 光量下では 9.3×10^{-9} および 2.0×10^{-8} であった。そこで3条件下で培養した細胞の比較トランスクリプトーム解析を行い、180 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ 条件下で有意に発現量が低下した遺伝子を抽出したところ、CrtIso 遺伝子が含まれていた。本遺伝子は上記のフコキサンチン非合成珪藻色素体推定プロテオームには含まれず、光合成性のフコキサンチン合成珪藻には共通して含まれていた。

CrtIso 遺伝子には複数のパラログが存在したが、そのいずれも色素体プロテオームに含まれると予想され、GFP を C 末端に付加したリコンビナントタンパク質の緑色蛍光は *P. tricornutum* 細胞内でクロロフィル蛍光と共局在することが蛍光顕微鏡下で観察されたため色素体に局在することが確認された。本推定アミノ酸配列を用いた分子系統解析とホモログの分布を探索した結果、従属栄養性珪藻を除き、珪藻類に広く分布しており、共通した代謝経路に関与することが強く示唆された。これらの遺伝子の有する解像度に起因する可能性も考えられるが、珪藻 CrtIso 単系統群は必ずしも他のフコキサンチン合成藻類の配列と単系統群を形成せず、むしろこれらのパラログの一つは、緑藻類である *Micromonas* などのフコキサンチンを合成しないブラシノ藻の一部と単系統群を形成していた。そのため、CrtIso パラログのすべてがフコキサンチン合成に直接関わるものではなく、フコキサンチン以外の共通した他のカロテノイドの合成により強く関与する可能性が示唆されるとともに、遺伝子水平移動が本遺伝子の分布に関与することが明らかになった。

<引用文献>

- Azuma T et al. An enigmatic stramenopile sheds light on early evolution in Ochrophyta plastid organellogenesis. *Mol Biol Evol* 39, msac065 (2022)
- Harada R et al. Encyclopaedia of family A DNA polymerases localized in organelles: Evolutionary contribution of bacteria including the proto-mitochondrion. *Mol Biol Evol* 41, msae014 (2024)
- Kamikawa R et al. Genome evolution of a nonparasitic secondary heterotroph, the diatom *Nitzschia putrida*. *Sci Adv* 8, eabi5075 (2022)
- Kayama M et al. Highly reduced plastid genomes of the non-photosynthetic dictyochophyceans *Pteridomonas* spp. (Ochrophyta, SAR) are retained for tRNA-Glu-based organellar heme biosynthesis. *Frontiers Plant Sci* 11, 602455 (2020a)
- Kayama M et al. A non-photosynthetic green alga illuminates the reductive evolution of plastid electron transport systems. *BMC Biol* 18, 126 (2020b)
- Kawachi M et al. Rappemonads are haptophyte phytoplankton. *Curr Biol* 31, 2395-2403.e4 (2021)
- Mochizuki T et al. A Practical Assembly Guideline for Genomes with Various Levels of Heterozygosity. *Brief Bioinformatics* 24, bbad337 (2023)
- Moog D et al. Substrate specificity of plastid phosphate transporters in a non-photosynthetic diatom and its implication in evolution of red alga-derived complex plastids. *Sci Rep* 10,1167 (2020)
- Sarai C et al. Dinoflagellates with relic endosymbiont nuclei as novel models for elucidating organellogenesis. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 117(10):5364-5375 (2020)
- Tanifuji G et al. Comparative plastid genomics of *Cryptomonas* species reveals fine-scale genomic responses to loss of photosynthesis. *Genome Biol Evol* 12, 3926-3937 (2020)
- Yoshizawa S et al. Light-driven proton pumps as a potential regulator for carbon fixation in marine diatoms. *Microbes Environ* 38, ME23015 (2023)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計16件（うち査読付論文 16件 / うち国際共著 8件 / うちオープンアクセス 13件）

1. 著者名 Harada Ryo, Hirakawa Yoshihisa, Yabuki Akinori, Kim Eunsoo, Yazaki Euki, Kamikawa Ryoma, Nakano Kentaro, Eli?? Marek, Inagaki Yuji	4. 巻 41
2. 論文標題 Encyclopedia of Family A DNA Polymerases Localized in Organelles: Evolutionary Contribution of Bacteria Including the Proto-Mitochondrion	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Molecular Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 msae014
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/molbev/msae014	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 Mochizuki Takako, Sakamoto Mika, Tanizawa Yasuhiro, Nakayama Takuro, Tanifuji Goro, Kamikawa Ryoma, Nakamura Yasukazu	4. 巻 24
2. 論文標題 A practical assembly guideline for genomes with various levels of heterozygosity	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Briefings in Bioinformatics	6. 最初と最後の頁 bbad337
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/bib/bbad337	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 Yoshizawa Susumu, Azuma Tomonori, Kojima Keiichi, Inomura Keisuke, Hasegawa Masumi, Nishimura Yosuke, Kikuchi Masuzu, Armin Gabrielle, Tsukamoto Yuya, Miyashita Hideaki, Ifuku Kentaro, Yamano Takashi, Marchetti Adrian, Fukuzawa Hideya, Sudo Yuki, Kamikawa Ryoma	4. 巻 38
2. 論文標題 Light-driven Proton Pumps as a Potential Regulator for Carbon Fixation in Marine Diatoms	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Microbes and Environments	6. 最初と最後の頁 ME23015
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1264/jsme2.ME23015	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 Azuma Tomonori, Panek Tomas, Tice Alexander K., Kayama Motoki, Kobayashi Mayumi, Miyashita Hideaki, Suzaki Toshinobu, Yabuki Akinori, Brown Matthew W., Kamikawa Ryoma	4. 巻 39
2. 論文標題 An Enigmatic Stramenopile Sheds Light on Early Evolution in Ochrophyta Plastid Organellogenesis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 msac065
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/molbev/msac065	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 Kamikawa R, Mochizuki T, Sakamoto M, Tanizawa Y, Nakayama T, Onuma R, Cenci U, Moog D, Speak S, Sarkozi K, Toseland A, van Oosterhout C, Oyama K, Kato M, Kume K, Kayama M, Azuma T, Ishii K, Miyashita H, Henrissat B, Lombard V, Win J, Kamoun S, Kashiya Y, Mayama S, Miyagishima S, Tanifuji G, Mock T, Nakamura Y	4. 巻 8
2. 論文標題 Genome evolution of a nonparasitic secondary heterotroph, the diatom <i>Nitzschia putrida</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 eabi5075
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.abi5075	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 神川龍馬	4. 巻 60
2. 論文標題 真核生物の多様性 系統ゲノミクス, ミトコンドリア, 色素体から	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 化学と生物	6. 最初と最後の頁 393-401
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 Kawachi Masanobu, Nakayama Takuro, Kayama Motoki, Nomura Mami, Miyashita Hideaki, Bojo Othman, Rhodes Lesley, Sym Stuart, Pienaar Richard N., Probert Ian, Inouye Isao, Kamikawa Ryoma	4. 巻 31
2. 論文標題 Rappemonads are haptophyte phytoplankton	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 2395 ~ 2403.e4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2021.03.012	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 Inoue Masao, Omae Kimiho, Nakamoto Issei, Kamikawa Ryoma, Yoshida Takashi, Sako Yoshihiko	4. 巻 26
2. 論文標題 Biome-specific distribution of Ni-containing carbon monoxide dehydrogenases	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Extremophiles	6. 最初と最後の頁 9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00792-022-01259-y	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 神川龍馬	4. 巻 31
2. 論文標題 非光合成性藻類の葉緑体進化 No photosynthesis, no life? Plastid evolution in non-photosynthetic algae.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 37-49
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 Nakayama Takuro, Takahashi Kazuya, Kamikawa Ryoma, Iwataki Mitsunori, Inagaki Yuji, Tanifuji Goro	4. 巻 13
2. 論文標題 Putative genome features of relic green alga-derived nuclei in dinoflagellates and future perspectives as model organisms	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Communicative & Integrative Biology	6. 最初と最後の頁 84 ~ 88
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/19420889.2020.1776568	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 Kayama Motoki, Maciszewski Kacper, Yabuki Akinori, Miyashita Hideaki, Karnkowska Anna, Kamikawa Ryoma	4. 巻 11
2. 論文標題 Highly Reduced Plastid Genomes of the Non-photosynthetic Dictyochophyceans <i>Pteridomonas</i> spp. (Ochrophyta, SAR) Are Retained for tRNA-Glu-Based Organellar Heme Biosynthesis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 602455
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.602455	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 Kayama Motoki, Chen Jun-Feng, Nakada Takashi, Nishimura Yoshiki, Shikanai Toshiharu, Azuma Tomonori, Miyashita Hideaki, Takaichi Shinichi, Kashiya Yuichiro, Kamikawa Ryoma	4. 巻 18
2. 論文標題 A non-photosynthetic green alga illuminates the reductive evolution of plastid electron transport systems	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 BMC Biology	6. 最初と最後の頁 126
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12915-020-00853-w	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 Sarai C, Tanifuji G, Nakayama T, Ryoma Kamikawa, Takahashi K, Yazaki E, Matsuo E, Miyashita H, Ishida K, Iwataki M, Inagaki Y	4. 巻 117
2. 論文標題 Dinoflagellates with relic endosymbiont nuclei as novel models for elucidating organellogenesis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 5364-5375
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1911884117	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 Moog D, Nozawa A, Tozawa Y, Ryoma Kamikawa	4. 巻 10
2. 論文標題 Substrate specificity of plastid phosphate transporters in a non-photosynthetic diatom and its implication in evolution of red alga-derived complex plastids	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1167
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-58082-8	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 Tanifuji G, Ryoma Kamikawa, Moore CE, Mills T, Onodera NT, Kashiyama Y, Archibald JM, Inagaki Y, Hashimoto H.	4. 巻 12
2. 論文標題 Comparative plastid genomics of Cryptomonas species reveals fine-scale genomic responses to loss of photosynthesis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 3926-3937
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evaa001	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 Nomura M, Ryoma Kamikawa, Ishida K	4. 巻 171
2. 論文標題 Fine structure observation of feeding behavior, Nephroselmis spp.-derived chloroplast enlargement, and mitotic processes in the katablepharid Hatena arenicola	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Protist	6. 最初と最後の頁 125714
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.protis.2020.125714	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 -

〔学会発表〕 計35件（うち招待講演 8件 / うち国際学会 9件）

1. 発表者名 神川龍馬
2. 発表標題 非光合成性珪藻類のゲノム解析 光合成能の喪失はゲノム進化と生態にどこまで影響するか？
3. 学会等名 第87回日本植物学会大会シンポジウム「次世代シーケンサーがスポットライトを当てた「なまら」面白い生き物たち」（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 神川龍馬
2. 発表標題 非光合成性珪藻類におけるゲノム進化
3. 学会等名 第81回日本寄生虫学会東日本支部大会・日本共生生物学会第6回大会 合同大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 巖翼；久米慶太郎；阿部一貴；矢崎裕規；小松崎洋志；谷藤吾朗；神川龍馬；稲垣 祐司；橋本哲男
2. 発表標題 寄生性の祖先から自由生活性に転じたディプロモナス類における自由生活関連タンパク質の探索
3. 学会等名 第92回寄生虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 谷藤吾朗、松田真実、矢吹彬憲、伊藤元雄、石谷佳之、野牧 秀隆、神川龍馬、蓮沼誠久、柏山祐一郎
2. 発表標題 非光合成クリプトモナスは炭素固定能力を維持する
3. 学会等名 第81回日本寄生虫学会東日本支部大会・日本共生生物学会第6回大会 合同大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Chieko Onami, Shoichiro Suda, Ryoma Kamikawa and Hideaki Miyashita
2. 発表標題 Far-red acclimation in <i>Phaeophila dendroides</i> isolated from a coral skeleton of <i>Porites</i> sp.
3. 学会等名 新学術領域研究新光合成・国際シンポジウム「Photosynthesis and Chloroplast Regulation」
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Ryoma Kamikawa
2. 発表標題 Biosynthesis of chlorophyll-related pigments in non-photosynthetic algae
3. 学会等名 ISEP23 (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 神川龍馬
2. 発表標題 アピコンプレクサ類アピコプラストは葉緑体縮退進化の王道か？
3. 学会等名 第90回日本寄生虫学会 第32回日本臨床寄生虫学会 合同大会サテライトミーティング (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ryoma Kamikawa
2. 発表標題 Loss of photosynthesis in Ochrophyta
3. 学会等名 2nd AsiaEvo (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 神川龍馬
2. 発表標題 ゲノム・トランスクリプトームから見た藻類の多様性と進化
3. 学会等名 プランクトン学会若手の会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ryoma Kamikawa
2. 発表標題 To be algae or not to be algae: losses of photosynthesis in diatoms
3. 学会等名 The 4th Asian Congress of Protistology（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 今浦由就、足立夕花、岡元俊輔、日野太貴、井上真男、神川龍馬、左子芳彦、吉田天士
2. 発表標題 常温湖底堆積物より分離された好熱性Parageobacillus属細菌の一酸化炭素利用能分析
3. 学会等名 令和3年度 日本水産学会近畿支部例会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Shuto Ashizawa, Kento Tominaga, Hiroaki Takebe, Kohei Nishimon, Kentaro Fujiwara, Ryoma Kamikawa, Keigo Yamamoto, Hiroyuki Ogata, Takashi Yoshida
2. 発表標題 Seasonal dynamics of predominant archaeal group MGII and their viruses in Osaka Bay
3. 学会等名 10th Aquatic Virus Workshop（国際学会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tomoka Ashitani, Kento Tominaga, Hiroaki Takebe, Ryoma Kamikawa, Takashi Yoshida
2. 発表標題 Early divergence of a fusion gene from giant viruses
3. 学会等名 10th Aquatic Virus Workshop
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 今浦 由就、足立 夕花、岡元 俊輔、日野 太貴、井上 真男、神川 龍馬、左子 芳彦、吉田 天士
2. 発表標題 一酸化炭素利用能を持つ新規 Parageobacillus 属細菌分離株の生理・ゲノム性状解析
3. 学会等名 微生物生態学会第34回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松本 真生、富永 賢人、武部 紘明、綿井 博康、山本 圭吾、神川 龍馬、吉田 天士
2. 発表標題 海洋原核生物ウイルスにおける地理的分布の局所性
3. 学会等名 微生物生態学会第34回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山本 葵、武部 紘明、吉川 健太郎、加山 基、矢吹 彬憲、宮下 英明、吉田 天士、神川 龍馬
2. 発表標題 新たに分離された非光合成性珪藻類の系統及び葉緑体ゲノムの多様性
3. 学会等名 微生物生態学会第34回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西田 志穂、大前 公保、井上 真男、左子 芳彦、神川 龍馬、吉田 天士
2. 発表標題 集積培養系に出現した多様な一酸化炭素酸化菌の網羅的ゲノム解析
3. 学会等名 微生物生態学会第34回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 吉川 健太郎、武部 紘明、富永 賢人、山本 圭吾、渡邊 哲弘、神川 龍馬、吉田 天士
2. 発表標題 ラミナリン利用能を有する海洋性新規原核生物培養株の確立
3. 学会等名 微生物生態学会第34回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 武部 紘明、富永 賢人、渡邊 哲弘、山本 圭吾、神川 龍馬、吉田 天士
2. 発表標題 マイクロコズム培養系を用いた海洋性優占原核生物の遷移過程におけるウイルス動態解析
3. 学会等名 微生物生態学会第34回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 神川龍馬
2. 発表標題 微細藻類における光合成能の喪失と葉緑体縮退進化—No photosynthesis, no life?
3. 学会等名 光合成学会ミニシンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 神川龍馬
2. 発表標題 縮退オルガネラから見るオルガネラゲノムの存在意義
3. 学会等名 日本分子生物学会ワークショップ「ミトコンドリア・葉緑体をもつ核外ゲノムの多彩な複製維持機構と構造」(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ryoma Kamikawa
2. 発表標題 Genome evolution through loss of photosynthesis and adaptation to a heterotrophic lifestyle in a non-photosynthetic diatom
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会 【ワークショップ】 遺伝子の水平伝播からゲノム進化を考える(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西航一郎, 真山茂樹, 田口芳彦, 石井健一郎, 神川龍馬.
2. 発表標題 石垣島マングローブ林底質と隣接干潟に出現する珪藻および東京湾河口干潟と前浜干潟に出現する珪藻の比較
3. 学会等名 日本珪藻学会第40回大会(高知)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Motoki Kayama, Jun-Feng Chen, Takashi Nakada, Yoshiki Nishimura, Toshiharu Shikanai, Hideaki Miyashita, Yuichiro Kashiyama, Ryoma Kamikawa
2. 発表標題 Plastoquinone-mediated electron transport in a non-photosynthetic plastid of the heterotrophic green alga <i>Hyalogonium</i> sp.
3. 学会等名 VIII ECOP-ISOP 2019(国際学会)
4. 発表年 2019年

1 . 発表者名 Motoki Kayama, Mami Nomura, Minami Goto, Akinori Yabuki, Hideaki Miyashita, Shigeki Mayama, Yuichiro Kashiyama, Ryoma Kamikawa.
2 . 発表標題 Evolution of chlorophyll biosynthesis pathway in a colorless diatom.
3 . 学会等名 7th European Phycological Congress (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Ryoma Kamikawa, Azusa Itoh, Motoki Kayama, Mami Nomura, Takuro Nakayama, Hideaki Miyashita, Masanobu Kawachi .
2 . 発表標題 “ Rappemonads ” is the third lineage of Haptophyta
3 . 学会等名 7th European Phycological Congress (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Ryoma Kamikawa, Takuro Nakayama, Daniel Moog, Takayuki Fujiwara, Ryo Onuma, Shin-ya Miyagishima, Keitaro Kume, Ugo Cenci, Bernard Henrissat, Kaori Oyama, Misako Kato, Hideaki Miyashita, Goro Tanifuji, Yasuhiro Tanizawa, Takako Mochizuki, Mika Sakamoto, Yasukazu Nakamura.
2 . 発表標題 Intracellular evolution through loss of photosynthesis and adaptation to a heterotrophic lifestyle revealed by the genome analysis of a non-photosynthetic diatom.
3 . 学会等名 ICES (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Azuma T, Panek T, Tice A, Kayama M, Kobayashi M, Miyashita H, Suzaki T, Brown MW, Ryoma Kamikawa
2 . 発表標題 Plastid evolution in the heliozoan <i>Actinophrys sol</i> illuminated by transcriptome and phylogenomic analyses.
3 . 学会等名 ICES (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1. 発表者名 東 智範, 加山 基, 宮下 英明, 神川 龍馬.
2. 発表標題 葉緑体喪失に伴うオルガネラ DNA polymerase の進化
3. 学会等名 第3回日本共生生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 加山 基, 矢吹 彬憲, 宮下 英明, 神川 龍馬
2. 発表標題 非光合成性ディクティオカ藻類 <i>Pteridomonas danica</i> プラスチドゲノムにおける縮退進化
3. 学会等名 第3回日本共生生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 東 智範, 加山 基, 宮下 英明, 神川 龍馬
2. 発表標題 不等毛藻類の葉緑体喪失に伴う, 葉緑体とミトコン ドリアへの二重局在性タンパク質の標的配列の進化
3. 学会等名 第44回日本藻類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 加山 基, 陳 俊峰, 仲田 崇志, 西村 芳樹, 鹿内 利治, 宮下 英明, 高市 真一, 柏山 祐一郎, 神川 龍馬
2. 発表標題 緑藻類における光合成能喪失と葉緑体電子伝達系の 縮退進化
3. 学会等名 第44回日本藻類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 武井 萌, 西川 完途, 神川 龍馬, 宮下 英明
2. 発表標題 ヤマアカガエル及びニホンアカガエルの卵塊に共生する藻類
3. 学会等名 第44回日本藻類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 加山 基, 矢吹 彬憲, 宮下 英明, 神川 龍馬
2. 発表標題 非光合成性藻類におけるcIpc遺伝子の有無を介した色素体ゲノム喪失に対する機能的制約
3. 学会等名 第44回日本藻類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西堀 洋平, 大波 千恵子, 須田 彰一郎, 神川 龍馬, 宮下 英明
2. 発表標題 ハマサンゴの一種Porites sp.の骨格から分離した糸状緑藻
3. 学会等名 第44回日本藻類学会
4. 発表年 2020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	原田 二郎 (Harada Jiro) (10373094)	久留米大学・医学部・講師 (37104)	

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
研究分担者	宮下 英明 (Miyashita Hideaki) (50323746)	京都大学・人間・環境学研究科・教授 (14301)	
研究分担者	谷藤 吾朗 (Tanifuji Goro) (70438480)	独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・研究主幹 (82617)	
研究分担者	中山 卓郎 (Nakayama Takuro) (70583508)	筑波大学・計算科学研究センター・助教 (12102)	
研究分担者	高市 眞一 (Takaichi Shinichi) (40150734)	東京農業大学・生命科学部・教授 (32658)	

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			
チェコ	Charles University			
フランス	Universite de Lille	Universite Aix-Marseille	Paris-Sud University	
ドイツ	Philipps University Marburg	SYNMIKRO Research Center		
英国	University of East Anglia			
米国	Mississippi State University			
ポーランド	ワルシャワ大学			
カナダ	Dalhousie University	University of Victoria		