

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 10 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2008～2011

課題番号：20247032

研究課題名（和文）性染色体領域の解析に基づく「雌雄性の誕生」に関する進化生物学的研究

研究課題名（英文）Evolutionary studies on the origin of male and female, based on the analyses of sex-chromosomal regions

研究代表者

野崎 久義 (NOZAKI HISAYOSHI)

東京大学・大学院理学系研究科・准教授

研究者番号：40250104

研究成果の概要（和文）：“メスらしさ”と“オスらしさ”が原始の雌雄が未分化な性（同型配偶）からどのように進化したかはこれまで明らかでなかったため、性進化のモデル生物群である群体性ボルボックス目の性染色体領域（MT）を探索・比較した。その結果、卵生殖ボルボックスの雌雄の MT ゲノム解読に成功し、メスまたはオスだけがもつ複数の遺伝子群を明らかにした。この結果は、同型配偶から卵生殖に至る進化の根本原因が両性で異なる MT における性特異的な新遺伝子の獲得にある可能性をはじめ明らかにしている。

研究成果の概要（英文）：Because how femaleness and maleness evolved from the primitive isogamous organisms (with equal-sized gametes) was unclear, we carried out the comparative genome analyses of the primitive sex chromosome or mating locus (MTs) of the colonial Volvoclaes representing a model lineage of sex evolution. We resolved genome sequence of MT from sexually dimorphic multicellular green alga *Volvox carteri* that exhibits the production of eggs and sperm. The *V. carteri* MT has five new female-limited genes and ten male-limited genes. These firstly suggested that origins of femaleness and maleness are principally affected by the evolution of the MT that has undergone gain of new male- and female-limited genes.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	6,100,000	1,830,000	7,930,000
2009 年度	12,800,000	3,840,000	16,640,000
2010 年度	5,000,000	1,500,000	6,500,000
2011 年度	5,200,000	1,560,000	6,760,000
年度			
総計	29,100,000	8,730,000	37,830,000

研究分野：進化生物学

科研費の分科・細目：生物科学・進化生物学

キーワード：雌雄性、進化、性特異的遺伝子、性染色体領域、群体性ボルボックス目

## 1. 研究開始当初の背景

メスとオスの誕生、すなわち原始的な同型配偶から雌雄の配偶子をもつ生物への進化は最も興味深い進化生物学上の問題であるが、その分子遺伝学的基盤は不明であった。最近我々は有性生殖の進化のモデル生物群

である“群体性ボルボックス目”のプレオドリナからオス特異的遺伝子“*OTOKOGI*” (*PlestMID*)を単離することに成功し、雌雄の性と同型配偶の交配型との対応関係をつかむことに成功した (Nozaki et al. 2006, *Curr. Biol.*)。この遺伝子の発見はこれまで困難と

されていた群体性ボルボックス目の性特異的遺伝子を含む“性染色体領域”（性決定遺伝子領域）の解析を現実的に可能なものとした。

## 2. 研究の目的

本研究では性特異的遺伝子およびそれらが存在する性染色体領域の分子・ゲノム・細胞レベルの比較生物学的解析を群体性ボルボックス目の同型配偶から異型配偶・卵生殖の有性生殖の各進化段階の生物群で実施し、「雌雄性」が誕生した分子細胞学的な基盤を明らかにすることを目的としている。

## 3. 研究の方法

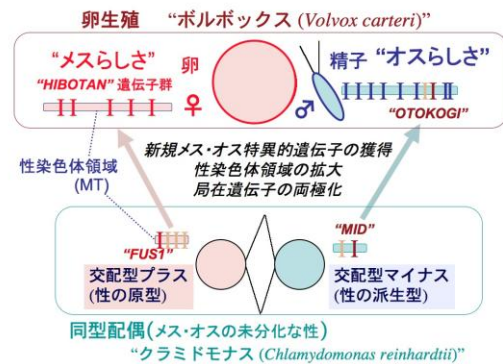
雌雄性の誕生」とは性によって配偶子に差異が生じることであり、この差異を生み出した分子生物学的要因を特定するよい方策は、性によって異なる性染色体領域ゲノムの比較研究において他にない。従って、基本的には第一段階として群体性ボルボックス目の有性生殖の代表的な進化段階の生物（同型配偶ゴニウム、ヤマギシエラ、異型配偶ユードリナ、プレオドリナ、卵生殖ボルボックス）における オス（優性交配型）特異的遺伝子オーソログの探索、オーソログと BAC ライブラリーを用いた性染色体領域の特定と配列決定を実施する。

## 4. 研究成果

16 細胞群体性の同型配偶のゴニウムでは、プラスとマイナスの両方の交配型の配偶子が両方向的接合突起を形成するのに対し、クラミドモナスの同型配偶子は+型のみが片方向的に接合突起を形成し、異型配偶化の前段階で片方向から両方向へ突起の進化が推定されている。クラミドモナスではプラスとマイナスの交配型で異なる「MT」が知られており、接合突起に関連した性特異的遺伝子が局在している。我々はゴニウムの MT のゲノム構造を明らかにし、接合突起の両方向化・異型配偶化にともなう MT の変化を解明することを目指し、これまでにクラミドモナスでマイナス交配型 MT 上の性決定遺伝子 *CrMID* のゴニウムオーソログ (*GpMID*) を報告した (Hamaji et al. 2008, Genetics)。我々は *GpMID* 配列を起点とした解析からクラミドモナスで機能未知な性特異的遺伝子 *MTDI* のオーソログ (*GpMTDI*) をゴニウムマイナス交配型ゲノム上に発見した。*GpMTDI* は群体性ボルボックス目において *MID* 以外で見出された初めての性特異的遺伝子であり、マイナス交配型のゲノムにシングルコピーでコードされており、マイナス交配型のみで遺伝した。

メスとオスがどのような遺伝子を獲得して進化したかは明らかではなかった。従って我々は独自に開発した縮重プライマー (Hamaji et al. 2008, Genetics) を用いてボルボックスのオス特異的遺伝子“*OTOKOGI*”を単離した。このボルボックスの“*OTOKOGI*”をマーカー-BAC クローンのショットガン解読

端としたオス MT のゲノム解読、メスでは全ゲノム解読の結果、雌雄の MT の全貌が明らかになった。解読されたボルボックスのメス・オスの MT は 1.0Mb を超え、同型配偶のクラミドモナスの領域の約 5 倍であった。オスの MT には“*OTOKOGI*”等のオス特異的遺伝子が 10 個、メスの領域にはメス特異的“*HIBOTAN*”遺伝子群が 5 個解読された。特に 5 個のメス特異的遺伝子がクラミドモナスには認められないもので、これらの遺伝子の獲得がプラス交配型からメスに進化する直接的な原因となったと推測された。従って、メスは単なる性の原型ではなく、メスへの進化には、メスらしさをもたらす遺伝子群の新たなる獲得が必要であったことが示唆された。一方、オス特異的遺伝子 10 個中の 8 個がクラミドモナスでは認められず、オスに進化するために獲得されたことが推測された (Ferris et al. 2010, Science) (図)。これは生物界で初めての同型配偶と雌雄性を獲得した生物間の MT 比較であり、MT の雌雄性の進化への寄与を初めて明確にした。



しかし、この研究は単細胞・同型配偶クラミドモナスと 2000 以上の細胞からなる卵生殖ボルボックスという、両極端な 2 種だけの生物の MT の比較であり、群体性ボルボックス目の中間的な進化段階の生物の MT の研究の必要性が議論された (Charlesworth & Charlesworth 2010, Curr. Biol. 20:R519)。このためには、中間的進化段階の各生物での MT 全域の解読と構成する全遺伝子の比較解析が必要であった。従って我々は中間段階の 16 細胞性・同型配偶のゴニウムと 32 細胞性・異型配偶のユードリナの BAC ライブラリーを用いた MT 領域のスクリーニングとショットカガンシーケンスに加えて新型シーケンサーを用いた全ゲノム解析を開始した。これまでに、ゴニウムの MT が解読され、クラミドモナスより拡大されているが、両性の遺伝子はボルボックスのよう両極化していないことが明らかとなった。この過程でゴニウムのオルガネラゲノムが完全に決定された。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 67 件、すべて査読有)

1. Hamaji, H., Smith, D. R., Noguchi, H., Toyoda, A., Suzuki, M., Kawai-Toyooka, H., Fujiyama, A., Nishii, I., Marriage, T., Olson, B. J. S. C. and Nozaki, H. (2013). Mitochondrial and plastid genomes of the colonial green alga *Gonium pectorale* give insights into the origins of organelle DNA architecture within the Volvocales. PLoS ONE 8, e57177. doi: 10.1371/journal.pone.0057177
2. Isaka, N., Kawai-Toyooka, H., Matsuzaki, R., Nakada, T. & Nozaki, H. (2012). Description of two new monoecious species of *Volvox* sect. *Volvox* (Volvocaceae, Chlorophyceae), based on comparative morphology and molecular phylogeny of cultured material. *J. Phycol.* **48**: 759–767. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2012.01142.x
3. Mogi, Y., Hamaji, T., Suzuki, M., Ferris, P., Mori, T., Kabeya, Y., Miyagishima, S.Y. & Nozaki, H. (2012). Evidence for tubular mating structures induced in each mating type of heterothallic *Gonium pectorale* (Volvocales, Chlorophyta). *J. Phycol.* **48**: 670–674. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2012.01149.x
4. Kawafune, K., Hongoh, Y., Hamaji, T. & Nozaki, H. (2012). Molecular identification of rickettsial endosymbionts in the non-phagotrophic volvoclean green algae. *PLoS ONE* **7**: e31749. doi:10.1371/journal.pone.0031749
5. Abe, J., Hori, S., Tsuchikane, Y., Kitao, N., Kato, M. & Sekimoto, H. 2011. Stable Nuclear Transformation of *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex.” *Plant Cell Physiol.* **52**: 1676–1685. doi: 10.1093/pcp/pcr103
6. Tsuchikane, Y., Tsuchiya, M., Kokubun, Y., Abe, J. & Sekimoto, H. 2011. Conjugation processes of *Penium margaritaceum* (Zygnemophyceae, Charophyta)” *Phycol. Res.* **59**: 74–82. DOI: 10.1111/j.1440-1835.2010.00602.x
7. Yokoyama, A., Takahashi, F., Kataoka, H., Hara, Y. & Nozaki, H. (2011). Evolutionary analyses of the nuclear-encoded photosynthetic gene *psbO* from tertiary plastid-containing algae in Dinophyta. *J. Phycol.* **47**: 407–414. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2011.00961.x
8. Nozaki, H. & Coleman, A. W. (2011). A new species of *Volvox* sect. *Merrillosphaera* (Volvocaceae, Chlorophyceae) from Texas. *J. Phycol.* **47**: 673–679. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2011.00975.x
9. Krienitz, L., Bock, C., Nozaki, H. & Wolf, M. (2011). SSU rRNA gene phylogeny of morphospecies affiliated to the bioassay alga “*Selenastrum capricornutum*” recovered the polyphyletic origin of crescent-shaped Chlorophyta. *J. Phycol.* **47**: 880–893. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2011.01010.x
10. Kato, S., Misawa, K., Takahashi, F., Sakayama, H., Sano, S., Kosuge, K., Kasai, F., Watanabe, M., Tanaka, J. & Nozaki, H. (2011). Aquatic plant speciation affected by diversifying selection of organelle DNA regions. *J. Phycol.* **47**: 999–1008. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2011.01037.x
11. Maruyama, S., Suzaki, T., Weber, A. P. M., Archibald, J. M. & Nozaki, H. (2011). Eukaryote-to-eukaryote gene transfer gives rise to genome mosaicism in euglenids. *BMC Evol. Biol.* **11**: 105. doi:10.1186/1471-2148-11-105
12. Setohigashi, Y., Hamaji, T., Hayama, M., Matsuzaki, R. & Nozaki, H. (2011). Uniparental inheritance of chloroplast DNA is strict in the isogamous volvoclean *Gonium*. *PLoS ONE* **6**: e19545. doi:10.1371/journal.pone.0019545
13. Yang, Y., Maruyama, S., Sekimoto, H., Sakayama, H. & Nozaki, H. (2011). An extended phylogenetic analysis reveals ancient origin of “non-green” phosphoribulokinase genes from two lineages of “green” secondary photosynthetic eukaryotes: Euglenophyta and Chlorarachniophyta. *BMC Research Notes* **4**, 330. doi:10.1186/1756-0500-4-330
14. Nishii, I. & Miller, S. M. 2010. *Volvox*: simple steps to developmental complexity? *Curr. Opin Plant Biol.* **213**: 646–53. DOI: 10.1016/j.pbi.2010.10.005
15. Prochnik SE, Umen J, Nedelcu AM, Hallmann A, Miller SM, Nishii I, Ferris P, Kuo A, Mitros T, Fritz-Laylin LK, Hellsten U, Chapman J, Simakov O, Rensing SA, Terry A, Pangilinan J, Kapitonov V, Jurka J, Salamov A, Shapiro H, Schmutz J, Grimwood J, Lindquist E, Lucas S, Grigoriev IV, Schmitt R, Kirk D, Rokhsar DS. Genomic analysis of organismal complexity in the multicellular green alga *Volvox carteri*. *Science.* **329**: 223–226. DOI: 10.1126/science.1188800
16. Muramoto, K., Nakada, T., Shitara, T., Hara, Y. & Nozaki, H. 2010. Re-examination of the snow algal species *Chloromonas miwae* (Fukushima) Muramoto et al., comb. nov. (Volvocales, Chlorophyceae) from Japan, based on molecular phylogeny and cultured material. *Eur. J. Phycol.* **45**: 27–37. DOI: DOI: 10.1080/09670260903272607
17. Nozaki, H., Nakada, T. & Watanabe, S. 2010. Evolutionary origin of *Gloeomonas* (Volvocales, Chlorophyceae), based on ultrastructure of chloroplasts & molecular phylogeny. *J. Phycol.* **46**: 195–201. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2009.00773.x
18. Tsuchikane, Y., Sato, M., Ootaki, T., Kokubun, Y., Nozaki, H., Ito, M. & Sekimoto, H. 2010. Sexual processes and phylogenetic relationships of a homothallic strain in the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex (Zygnematales, Charophyceae). *J. Phycol.* **46**: 278–284. DOI:

- 10.1111/j.1529-8817.2010.00806.x
19. Hayama, M., Nakada, T., Hamaji, T. & Nozaki, H. 2010. Morphology, molecular phylogeny and taxonomy of *Gonium maiaprilis* sp. nov. (Goniaceae, Chlorophyta) from Japan. *Phycologia* 49: 221-234. DOI: 10.2216/09-56.1
  20. Maruyama, S., Junichi Sugahara, J., Kanai, A. & Nozaki, H. 2010. Permuted tRNA genes in the nuclear and nucleomorph genomes of photosynthetic eukaryotes. *Mol. Biol. Evol.* 27: 1070-1076. DOI: 10.1093/molbev/msp313
  21. Ferris, P., Olson, B. J. S. C., De Hoff, P. L., Douglass, S., Casero Diaz-Cano, D., Prochnik, S., Geng, S., Rai, R., Grimwood, J., Schmutz, J., Nishii, I., Hamaji, T., Nozaki, H., Pellegrini, M., & Umen, J. G. 2010. Evolution of an expanded sex determining region in *Volvox*. *Science* 328: 351-354. DOI: 10.1126/science.1186222
  22. Nakada, T., Nozaki, H. & Tomita, M. 2010. Another origin of coloniality in volvocaleans: The phylogenetic position of *Pyrobotrys* Arnoldi (Spondylomoraceae, Volvocales). *J. Eukaryot. Microbiol.* 57: 379-382. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2010.00488.x
  23. Yoshida, S., Maruyama, S., Nozaki, H. & Shirasu, K. 2010. Horizontal gene transfer by the parasitic plant *Striga hermonthica*. *Science* 328: 1128. DOI: 10.1126/science.1187145
  24. Matsuzaki, R., Nakada, T., Hara, Y. & Nozaki, H. 2010. Light and electron microscopy and molecular phylogenetic analyses of *Chloromonas pseudoplatyrhyncha* (Volvocales, Chlorophyceae). *Phycol. Res.* 58: 202-209. DOI: 10.1111/j.1440-1835.2010.00577.x
  25. Kato, S. et al. Nozaki, H. (員数 10、10 番目) 2010. Morphology and molecular phylogeny of *Chara altaica* (Charales, Charophyceae), a monoecious species of the section *Desvauxia*. *Cytologia* 75: 211-220. DOI: 10.1508/cytologia.75.211
  26. Nakada, T., Tomita, M. & Nozaki, H. 2010. *Volvulina compacta* (Volvocaceae, Chlorophyceae), new to Japan, and its phylogenetic position. *J. Jpn. Bot.* 85: 364-369.
  27. Tsuchikane, Y., Kokubun, Y. & Sekimoto, H. 2010. Characterization and molecular cloning of conjugation-regulating sex pheromones in homothallic *Closterium*. *Plant & Cell Physiol.* 51:1515-1523. DOI: 10.1093/pcp/pcq110
  28. Vannerum, K., Abe, J., Sekimoto, H., Inzé, D., Vyverman, W. 2010. Intracellular localization of an endogenous cellulose synthase of *Micrasterias denticulata* (Desmidiaceae, Chlorophyta) by means of transient genetic transformation. *J. Phycol.* 46: 839-845. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2010.00867.x
  29. Miyagishima, SY. & Kabeya, Y. 2010. Chloroplast division: squeezing the photosynthetic captive. *Curr. Opin. Microbiol.* 13: 738-746. DOI: 10.1104/pp.110.170688
  30. Minoda, A., Weber, A.P., Tanaka, K., & Miyagishima, SY. 2010. Nucleus-independent control of the rubisco operon by the plastid-encoded transcription factor Ycf30 in the red alga *Cyanidioschyzon merolae*. *Plant Physiol.* 154: 1532-1540. DOI: 10.1104/pp.110.163188
  31. Kabeya, Y. et al. Miyagishima, SY. (員数 7、7 番目) 2010. The YlmG protein has a conserved function related to the distribution of nucleoids in chloroplasts and cyanobacteria. *BMC Plant Biol.* 10: 57. DOI: 10.1186/1471-2229-10-57
  32. Suzuki K. & Miyagishima, SY. 2010. Eukaryotic and eubacterial contributions to the establishment of plastid proteome estimated by large-scale phylogenetic analyses. *Mol. Biol. Evol.* 27: 581-590. DOI: 10.1093/molbev/msp273
  33. Nikoh, N. et al. Miyagishima, SY. (員数 6、3 番目). 2010. Absence of functional gene transfer from the obligate endosymbiont *Buchnera* to its aphid host. *PLoS Genet.* 6: e1000827. DOI: 10.1371/journal.pgen.1000827
  34. Okazaki, K., Kabeya, Y. & Miyagishima, SY. 2010. The evolution of the regulatory mechanism of chloroplast division. *Plant Signal Behav.* 5: 164-167. DOI: 10.4161/psb.5.2.10461
  35. Miyagishima, SY. & Nakanishi, H. 2010. Chloroplast division machinery: origins and evolutions. In *Red Algae in Genomic Age.* (eds. J. Seebach, D. J. Chapman, & A. Weber), Springer, 3-24.
  36. Nakabachi, A., Shigenobu, S. & Miyagishima, SY. 2010. Chitinase-like proteins encoded in the genome of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Insect Mol. Biol. Suppl.* 2: 175-185. DOI: 10.1111/j.1365-2583.2009.00985.x
  37. Shigenobu, S. et al. Miyagishima, SY. (員数 10、7 番目) 2010. A full-length cDNA resource for the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Insect Mol. Biol. Suppl.* 2: 23-31. DOI: 10.1111/j.1365-2583.2009.00946.x
  38. Nakabachi, A. & Miyagishima, SY. 2010. Expansion of genes encoding a novel type of dynamin in the genome of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Insect Mol. Biol. Suppl.* 2: 165-173. DOI: 10.1111/j.1365-2583.2009.00941.x
  39. Nakabachi, A., Koshikawa, S., Miura, T. & Miyagishima, SY. 2010. Genome size of *Pachypsylla venusta* (Hemiptera: Psyllidae), and the ploidy of its bacteriocyte, the symbiotic host cell that harbors intracellular mutualistic bacteria with the smallest cellular genome. *Bull. Entomol. Res.* 100: 27-33. DOI: 10.1017/S0007485309006737
  40. Nakada, T. & Nozaki, H. 2009. Taxonomic study of two new genera of fusiform green glagellates, *Tabris* gen. nov. and *Hamakko* gen. nov. (Volvocales, Chlorophyceae). *J. Phycol.* 45: 482-492. DOI:

- 10.1111/j.1529-8817.2009.00652.x
41. Sakayama, H. et al. Nozaki, H. (員数 10、3 番目). 2009. Taxonomic reexamination of *Chara globularis* (Charales, Charophyceae) from Japan based onospore morphology and *rbcL* gene sequences, and the description of *C. leptospora* sp. nov. *J. Phycol.* 45:917-927. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2009.00700.x
  42. Okuda, S. et al. Nozaki, H. (員数 23、17 番目) 2009. Defensin-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells. *Nature* 458: 357-361. DOI: 10.1038/nature07882
  43. Hamaji, T., Ferris, P., Nishii, I. & Nozaki, H. 2009. Identification of the mating type minus specific gene MTD1 from *Gonium pectorale* (Volvocales, Chlorophyta). *J. Phycol.* 45: 1310-1314. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2009.00744.x
  44. Ishikawa, M., Takahashi, F., Nozaki, H., Nagasato, C., Motomura, T. & Kataoka, H. 2009. Distribution and phylogeny of the blue-light receptors aureochromes in eukaryotes. *Planta* 230: 543-552. DOI: 10.1007/s00425-009-0967-6
  45. Maruyama, S., Matsuzaki, M., Misawa, K. & Nozaki, H. 2009. Cyanobacterial contribution to the genomes of the plastid-lacking protists. *BMC Evol. Biol.* 9: 197. DOI: 10.1186/1471-2148-9-197
  46. Nozaki, H., Maruyama, S., Matsuzaki, M., Nakada, T., Kato, S. & Misawa, K. 2009. Phylogenetic positions of Glaucophyta, green plants (Archaeplastida) and Haptophyta (Chromalveolata) as deduced from slowly evolving nuclear genes. *Mol. Phylog. Evol.* 53: 872-880. DOI: 10.1016/j.ympev.2009.08.015.
  47. Okazaki, K., Kabeya, Y., Suzuki, K., Mori, T., Ichikawa, T., Matsui, M., Nakanishi, H. & Miyagishima, SY. 2009. The PDV1 and PDV2 components of the chloroplast division machinery determine the rate of chloroplast division in land plant cell differentiation. *Plant Cell* 21: 1769-1780. DOI: 10.1105/tpc.109.067785
  48. Suzuki K., Nakanishi H., Bower J., Yoder D.W., Osteryoung K.W. & Miyagishima, SY. 2009. Plastid chaperonin proteins Cpn60a and Cpn60beta are required for plastid division in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol.* 9: 38. DOI: 10.1186/1471-2229-9-38.
  49. Nakanishi, H., Suzuki, K., Kabeya, Y. & Miyagishima, SY. 2009. The plant-specific protein MCD1 determines the site of chloroplast division in concert with bacteria-derived MinD. *Curr. Biol.* 19: 151-156. DOI: 10.1016/j.cub.2008.12.018
  50. Glynn, J.M., Yang, Y., Vitha, S., Schmitz, A.J., Hemmes, M., Miyagishima, SY. & Osteryoung, K.W. 2009. PARC6, a novel chloroplast division factor, influences FtsZ assembly and is required for recruitment of PDV1 during chloroplast division in *Arabidopsis*. *Plant J.* 59: 700-711. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2009.03905.x
  51. Nakanishi, H., Suzuki, K., Kabeya, Y., Okazaki, K. & Miyagishima, SY. 2009. Conservation and differences of the Min system in the chloroplast and bacterial division site placement. *Commun. Integr. Biol.* 2: 400-405.
  52. Yamada, T. K., Miyaji, K. & Nozaki, H. 2008. A taxonomic study of *Eudorina unicocca* (Volvocaceae, Chlorophyceae) and related species, based on morphology and molecular phylogeny. *Eur. J. Phycol.* 43: 317-326. DOI: 10.1080/09670260701763484
  53. Hamaji, T., Ferris, P. J., Coleman, A. W. Waffenschmidt, S., Takahashi, F., Nishii, I. & Nozaki, H. 2008. Identification of the minus dominance gene orthologue in the mating type locus of *Gonium pectorale*. *Genetics* 178: 283-294. DOI: 10.1534/genetics.107.078618
  54. Kato, S. et al. Nozaki, H. (員数 7、7 番目) 2008. Morphological variation and intraspecific phylogeny of the ubiquitous species *Chara braunii* (Charales, Charophyceae) in Japan. *Phycologia* 47: 191-202. DOI: 10.2216/07-27.1
  55. Nakada, T., Nozaki, H. & Proeschold, T. 2008. Molecular phylogeny, ultrastructure and taxonomic revision of *Chlorogonium* (Chlorophyta): emendation of *Chlorogonium* Ehrenberg and description of *Gungnir* gen. nov. and *Rusalka* gen. nov. *J. Phycol.* 44: 751-760. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2008.00525.x
  56. Nozaki, H. 2008. Zygote germination in *Pleodorina starrii* (Volvocaceae, Chlorophyta). *Biologia* 63/6: 774-776. DOI: 10.2478/s11756-008-0098-8
  57. Nozaki, H. 2008. A new male-specific gene "OTOKOGI" from *Pleodorina starrii* (Volvocaceae, Chlorophyta) unveiling an origin of male and female. *Biologia* 63/6: 768-773. DOI: 10.2478/s11756-008-0097-9
  58. Nakada, T., Misawa, K. & Nozaki, H. 2008. Molecular systematics of Volvocales (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on exhaustive 18S rRNA phylogenetic analyses. *Mol. Phylog. Evol.* 48: 281-291. doi: 10.1016/j.ympev.2008.03.016
  59. Matsuzaki, M., Kuroiwa, H., Kuroiwa, T., Kita, K. & Nozaki, H. 2008. A cryptic algal group unveiled: a plastid biosynthesis pathway in the oyster parasite *Perkinsus marinus*. *Mol. Biol. Evol.* 25: 1167-1179. DOI: 10.1093/molbev/msn064
  60. Muramoto, K., Kato, S., Shitara, T., Hara, Y. & Nozaki, H. 2008. Morphological and genetic variation in the cosmopolitan snow alga *Chloromonas nivalis* (Volvocales, Chlorophyta) from Japanese mountainous area. *Cytologia* 73: 91-96. DOI: 10.1508/cytologia.73.91
  61. Maruyama, S., Misawa, K., Iseki, M., Watanabe, M. & Nozaki, H. 2008. Origins of a cyanobacterial 6-phosphogluconate dehydrogenase in plastid-lacking eukaryotes. *BMC Evol. Biol.* 8: 151. DOI: 10.1186/1471-2148-8-151
  62. Abe, J., Sakayori, K. & Sekimoto, H. 2008. Effect of antibiotics on cellproliferation in

- the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex (Charophyceae, Chlorophyta). *Biologia* 63: 936-940. DOI: 10.2478/s11756-008-0145-5
63. Abe, J., Hiwatashi, Y., Ito, M., Hasebe, M. & Sekimoto, H. 2008. Expression of exogenous genes under the control of endogenous HSP70 and CAB promoters in the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex. *Plant Cell Physiol.* 49: 625-632. DOI: 10.1093/pcp/pcn039
64. Tsuchikane, Y., Ito, M. & Sekimoto, H. 2008. Reproductive isolation by sex pheromones in the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex (Zygnematales, Charophyceae). *J. Phycol.* 44: 1197-1203. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2008.00577.x
65. Miyagishima, SY., Kuwayama, H., Urushihara, H. & Nakanishi, H. 2008. Evolutionary linkage between eukaryotic cytokinesis and chloroplast division by dynamin proteins. *PNAS.* 105: 15202-15207. DOI: 10.1073/pnas.0802412105
66. Hirai, M. et al., Miyagishima, SY., (員数 9、4 番目) 2008. Male fertility of malaria parasites is determined by GCS1, a plant-type reproduction factor. *Curr. Biol.* 18: 607-613. DOI: 10.1016/j.cub.2008.03.045
67. Sakamoto, W., Miyagishima, SY. & Jarvis, P. 2008. Chloroplast biogenesis: control of plastid development, protein import, division and inheritance. *The Arabidopsis Book* 6:e0110. DOI: 10.1199/tab.0110

[学会発表] (計 12 件)

1. Hiraide, R., Kawai-Toyooka, H., Hamaji, T., Umen, J. and Nozaki, H. “*MAT3* divergence after the evolution of anisogamy in the colonial Volvocales” (First International *Volvox* Conference, Biosphere 2, Tucson, Arizona, USA, 1-4 December 2011)
2. Hamaji, T., Mogi, Y., Ferris, P., Umen, J., Nishii, I., Nishimura, Y. and Nozaki, H. “Mating type locus of *Gonium pectorale*” (First International *Volvox* Conference, Biosphere 2, Tucson, Arizona, USA, 1-4 December 2011)
3. 野崎久義 “分類学者が探る「メスとおスの起源」” (2011年12月20日、山口大学理工学研究科セミナー、山口大学、山口市)
4. Hamaji, T., Ferris, P., Umen, J., Nishii, I., Nishimura, Y. and Nozaki, H. “Molecular evolutionary analysis of the mating type locus in the isogamous colonial volvocalean alga *Gonium pectorale*” (SMBE2011, Kyoto University, Kyoto, Japan, 26-30 July 2011)
5. Ferris, P., Olson, B., De Hoff, P., Hamaji, T., Nishii, I., Nozaki, H. and Umen, J. “Sex chromosome evolution in

- the Volvocales” (2010年12月11日～12日、第8回クラミドモナスワークショップ、東京大学、文京区)
6. 野崎久義 “群体性ボルボックス目の性染色体領域の解読から雌雄の起源と進化を探る” (2010年11月5日、染色体学会第61回大会企画シンポジウム、東邦大学、千葉県、船橋市)
7. Patrick Ferris、浜地貴志、西井一郎、野崎久義、James Umen “ボルボックスの性染色体領域から推測される雌雄性の進化” (2010年9月9日～11日、日本植物学会第74回大会、中京大学、春日井市)
8. 野崎久義 “群体性ボルボックス目の研究から解き明かされるメスとおスの起源” (2010年7月17日、千葉県立中央博物館・自然誌シンポジウム「宮部金吾生誕150周年記念、日本の藻類学は今!」、千葉県立中央博物館、千葉市)
9. Nozaki, H. “Studies of the colonial volvocalean algae unveiling the origin of male and female --- Discovery of a male-specific gene “*OTOKOGI*” and female-limited “*HIBOTAN*” genes ---”, The 1439th Biological Symposium (2010年6月30日、国立遺伝学研究所、三島市)
10. Nozaki, H. “Origin of female and male as deduced from the studies of the colonial Volvocales”, A Seminar of Plant Biology Laboratory (The Salk Institute, La Jolla, 20 November 2009)
11. Nozaki, H. “Colonial Volvocales, a model lineage unveiling the origin of female and male”, A Seminar of Dept of Ecology and Evolutionary Biology (The University of Arizona, Tucson, 17 November 2009)
12. 野崎久義 “メスとおスの起源を探るーオス特異的遺伝子“*OTOKOGI*”の発見ー”、第14回理学部東京大学理学部公開講演会「過去を知る理学」(2008年11月1日、東京大学安田講堂、東京都)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

野崎 久義 (NOZAKI HISAYOSHI)  
 東京大学・大学院理学系研究科・准教授  
 研究者番号：40250104

### (2) 研究分担者

宮城島 進也 (MIYAGISHIMA SIN-YA)  
 国立遺伝学研究所・新分野創造センター・  
 特任准教授  
 研究者番号：00443036

関本 弘之 (SEKIMOTO HIROYUKI)  
 日本女子大学・理学部・教授  
 研究者番号：20281652

西井 一郎 (NISHI ICHIRO)  
 奈良女子大学・理学部・特任准教授  
 研究者番号：80392059