

V. 生命科学研究部門

V-2. 分子進化的分野

1. メンバー

教授	稲垣祐司
助教	中山卓郎
学生	大学院生 5 名（前期課程在学 4 名、後期課程在学 1 名）、学類生 0 名

2. 概要

分子進化的分野では、真核生物の主要グループ間の系統関係解明に向け、主に 3 つの「柱」を設定し研究を進めている。

新奇真核微生物の系統的位置の検討

真核生物の多様性の大部分は肉眼で認識することが難しい単細胞生物であるため、これまでの研究では真核生物多様性の全体像を十分に把握しているとは言い切れない。そこで自然環境からこれまでに認識されていない新奇真核微生物を単離・培養株化し、100 以上の遺伝子データから構成される大規模分子系統解析によりその系統的位置を確定する。

各種トランスクリプトーム・ゲノム解析

真核生物の主要グループ間の系統関係を分子系統学的に解明するには、大規模遺伝子データが必須である。そこで系統進化的に興味深い生物種を選び、培養とトランスクリプトームおよびゲノムデータの取得を進めている。これら大規模配列データを基に、核ゲノム解析、オルガネラゲノム解析等を行う。

系統解析における方法論研究およびタンパク質立体構造と分子進化を統合した研究

解析する配列データの特徴、使用する解析法・配列進化モデルなどにより系統推定に偏りが生じるが、その偏りは複数遺伝子解析ではより顕著になる。そこで、大規模配列データ解析においてより偏りの少ない推測を目指し、系統解析プログラムの高速化をふくむ各種の方法論的研究を行う。また、タンパク質の進化過程で一次配列（アミノ酸配列）の変化パターンは、機能と立体構造の両者に強く影響されると考えられる。そこで立体構造的知見を取り入れ、新たな側面からタンパク質の分子進化を研究する。

3. 研究成果

【1】新奇真核微生物の系統的位置の検討

我々はこれまでの大規模分子系統解析により①*Tsukubamonas globosa* および②*Palpitomonas bilix* の系統的位置の解明（Kamikawa et al. 2014 *Genome Biol Evol* 6:306-315; Yabuki et al. 2014 *Sci Rep* 4:4641）、③キネトプラスチ類内部の系統関係の解明（Yazaki et al. 2016 *Genes Genet Syst* 92:35-42）、④フォルニカータ生物群内部の系統関係の解明（Leger et al. 2017 *Nat Ecol Evol* 1:0092）、⑤“CRuMs クレード”の提案（Brown et al. 2018 *Genome Biol Evol* 10:427-433）、⑥渦鞭毛藻内部系統関係の解明（Sarai et al. 2020 *Proc Nat Acad Sci USA* 117:5364-5375）、⑦真

核微生物バルセロナ類（PAP020 株を含む）の系統的位置の解明（Yazaki et al. 2020 *Proc R Sci B* 287:20201538）、⑧アピコンプレクサ門グレガリン類内部系統関係の解明（Yazaki et al. 2021 *Parasitol Internat* 83:102364）、⑨*Microheliella maris* の系統的位置の解明とメガ生物群 CAM クレードの提唱（Yazaki et al. 2022 *Open Biol* 12:210376）、⑩ミトコンドリア局在 DNA ポリメラーゼ（DNAP）の初期進化に伴う 340 遺伝子データに基づく真核生物大系統の推測（Harada et al. 2024 *Mol Biol Evol* 41:msae014）、⑪系統的帰属が不明だった真核微生物 *Glissandra* が CRuMs クレードに所属することを報告した（Yazaki et al. 2025 *Open Biol* 15:250057）。

また、最近の真核生物系統に関する英文総説を発表した（Yazaki et al. 2025 *Microorganisms* 13:1926）。本稿では、2025 年から解析を始めた未記載真核微生物株 TS010A および TS028 について報告する。

TS010A および TS028 株は、既知の真核生物主要系統に近縁性を示さない

真核生物の主要系統の一つであるメタモナダ（Metamonada）では、その進化初期における嫌気環境適応の結果、ミトコンドリアの機能的・構造的縮退が 2 次的に起こったと考えられる。このミトコンドリア縮退の結果、既知のメタモナダ所属生物では縮退ミトコンドリアは保持しているがその独自ゲノム（ミトコンドリアゲノム；Mt ゲノム）は欠失しているか、Mt ゲノムを含めて構造自体が欠失している。また最近、メタモナダは真核生物の原始的系統である可能性が示唆された。従って、好気性メタモナダあるいはメタモナダに近縁な好気性真核系統が実在するなら、Mt ゲノムの多様性とその祖先的形質の推測を含め、真核生物の初期進化に重要な知見を提供する可能性がある。

真核微生物 TS010A 株と TS028 株（図 1A & B）は、白鳥峻志博士（筑波大学）により、TS010A 株は 2023 年 10 月に古宇利漁港（沖縄県国頭郡）で採取した表層海水から、TS028 株は同年 5 月に豊砂の浜（千葉県千葉市美浜区）で採取した砂から単離された。両株とも好気性であり、白鳥博士が行ったこれまでの光学顕微鏡および透過型電子顕微鏡による観察により、細胞内にミトコンドリアを保持することが分かっている。

TS010A 株および TS028 株から Illumina NovaSeq X により RNA-seq データおよび DNA-seq データを取得し、RNA-seq データから系統解析用マーカーとして 328 種類のタンパク質配列を抽出した。最終的に、TS010A および TS028 株を含む合計 125 種の真核生物をふくむアライメント（合計 116,595 アミノ酸座位）を作成し、IQ-TREE により最尤法をもちいた系統解析を行った。その結果、両株は姉妹系統を形成し、このクレードはメタモナダと姉妹群となった。ただし、TS028 株と TS010A 株との近縁性、両株とメタモナダとの姉妹群関係に対するウルトラファストブートストラップ値は 74-75%であった。これらの解析結果は、TS010A 株および TS028 株は、これまで見過ごされてきた真核生物系統に含まれる生物種であることを示す。また、統計的支持が十分とは言えないが、両株（を含む系統群）とメタモナダ

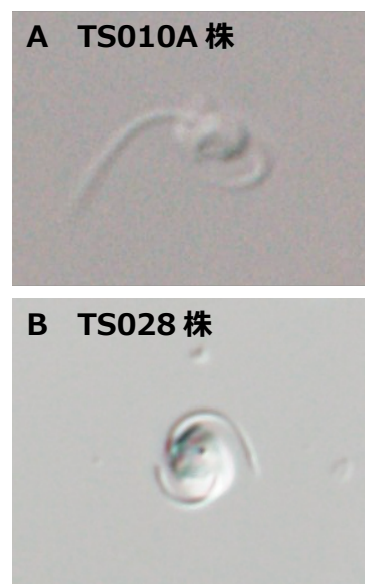


図 1. 未記載真核微生物 TS010A 株 (A) と TS028 株 (B) の光学顕微鏡写真。白鳥峻志博士（筑波大学）提供。

との近縁性は極めて興味深く、メタモナダに近縁な好気性真核系統である可能性を踏まえ Mt ゲノムの解読を行う予定である。

また、細胞形態的に TS028 株と TS010A 株に類似した真核微生物の培養株 (TS054 株) も確立された。今後、TS028 株と TS010A 株をふくむ真核生物系統樹における TS054 株の位置の確認、Mt ゲノムの解読を行っていく予定である。

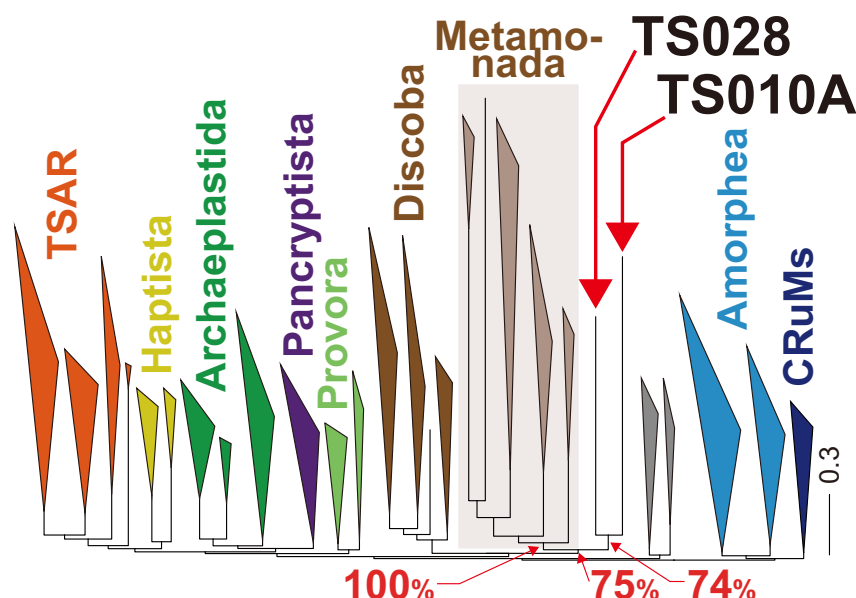


図 2. 最尤法により 328 タンパク質データから推測した真核生物系統樹。TS010A 株および TS028 株の系統的位置に関連する二分岐にのみ、ウルトラファストブートストラップ値を示した。

未記載真核微生物 SRT308 株 (2016 年度年次報告書参照) および未記載真核微生物 SRT706 株については (2022 年度年次報告書参照)、矢吹彬憲博士 (海洋研究開発機構) および Dalhousie 大学 (カナダ) の Alastair G. B. Simpson 教授と Andrew J. Roger 教授との共同研究として解析が進んでおり、今後論文作成を行う予定である。また 2023 年度年次報告で報告した一次植物を構成する 3 つのサブクレード間の系統関係の検証結果は、現在査読を受けている (プレプリントは既に公開済み; Isogai et al. 2025 *bioRxiv* DOI: 10.1101/2025.05.06.652364)。

【2】各種トランスクリプトーム・ゲノム解析

渦鞭毛藻関連微生物から発見された極小の古細菌ゲノムの解析

宿主と密接な関係を築いた原核生物では、進化の過程でしばしば大幅なゲノム縮小が起こる。これまでに知られる最小級のゲノムは、いずれも昆虫などの宿主に絶対的に依存する相利共生性の細胞内共生細菌に見られるものである。例えばアブラムシの共生細菌 *Buchnera aphidicola* は宿主に必須アミノ酸を供給する遺伝子群を中心に約 420–650 Kbp のゲノムを保持し、*Candidatus Carsonella ruddii* では 159 Kbp にまで縮小している。これら相利共生体では、共生体が宿主にとって有用な代謝機能を維持する一方で、失われたその他の機能を宿主が補償すると考えられている。実際に、昆虫細胞内共生細菌の中には、アミノアシル tRNA 合成酵素やリボソームタンパク質といった遺伝情報処理に不可欠な要素までもが失われ、共生体は独立した細胞としての自律性を喪失しているものも知られる。

このような約 400 Kbp を下回る極度のゲノム縮小において、これまで知られている例は、その大部分が上記のような相利共生性の細胞内共生細菌に限られている。宿主による補償を

伴わない非相利的な関係において同程度のゲノム縮小が起こりうるか、またその場合にどのような遺伝子が保持されるかについては、これまでほとんど例が知られていなかった。

本年度、我々は極度に縮小したと考えられる新規古細菌のゲノムを解析したので報告する。我々は海洋渦鞭毛藻 *Citharistes regius* の単一細胞ゲノム増幅を行い、本種に共生するシアノバクテリア (Nakayama et al. 2024 *Sci Rep* 14:12774) および 2 種のガンマプロテオバクテリア (Nakayama et al. 2025 *Microbes Environ* 40:ME25005) のゲノムを報告してきた。今回、同様に *C. regius* 細胞を用いた増幅産物の中から、これらのいずれにも該当しない環状配列が新たに得られた。この配列は 238 Kbp、GC 含有率 28.9%の環状染色体であった (図 3)。

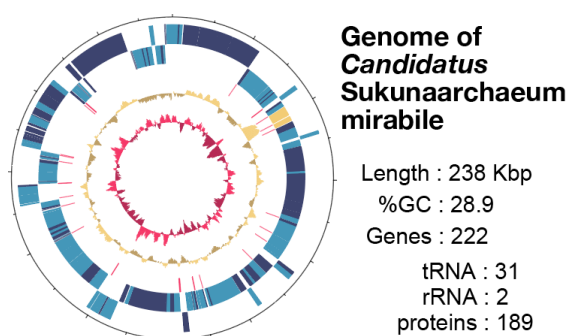


図 3. *Sukunaarchaeum* のゲノムマップ。

最外縁から内側に向かって、+/-鎖上のタンパク質コード遺伝子・rRNA 遺伝子の位置、tRNA 遺伝子の位置、GC 含有率、GC スキューを示す。青：機能不明遺伝子、水色：機能既知遺伝子、黄：rRNA 遺伝子。（出典：Harada et al. 2025 *bioRxiv* DOI:10.1101/2025.05.02.651781. CC BY 4.0.）

この染色体には大小サブユニットの rRNA 遺伝子、31 の tRNA 遺伝子、そして 189 のタンパク質コード遺伝子が予測された。これらの中に伸長因子 EF-1 α をはじめとする古細菌固有のマーカー遺伝子が同定されたことから、本配列が古細菌に由来することが確認された。238 Kbp というゲノムサイズは、これまで古細菌で最小とされてきた '*Nanoarchaeum equitans*' の 490 Kbp の半分にも満たない。CheckM2 による完全性の評価（推定完全性 83.68%）、およびゲノムが縮退した他の古細菌を同程度のサイズに断片化した場合との比較からも、この環状染色体が未知の古細菌の完全なゲノムを表すと判断された。我々はこの古細菌を、*Candidatus Sukunaarchaeum mirabile*（以降、*Sukunaarchaeum*）と仮に名付けている。

Sukunaarchaeum の系統的位置を調べるため、古細菌に広く保存されるマーカータンパク質を用いた多遺伝子系統解析を行った。本ゲノムから同定できたマーカータンパク質は 151 種のうち 70 種であった。これらを連結した配列に基づく最尤法およびベイズ法による解析の結果、*Sukunaarchaeum* は既知のいずれの古細菌門にも明確には含まれない、極端に長い枝をもつ系統として位置づけられた (図 4)。一方で、その系統的位置に対する統計的信頼性は低かった。ロングブランチアトラクション (Long Branch Attraction) や塩基組成の偏りといった解析上のリスクを軽減するため、アミノ酸の再コードによる単純化や高速進化サイトの除去も併せて行ったが、それでもなお系統的位置を一点に確定することはできなかった。ただし、*Sukunaarchaeum* の分岐位置を網羅的に検討した AU 検定では、既知の門内部から *Sukunaarchaeum* 系統が分岐したとする樹形は棄却された。これらの結果から、*Sukunaarchaeum* は現在認識されているいずれの古細菌の主要系統群と比較して遺伝的に著しく分化した、新しい系統であると考えられる。

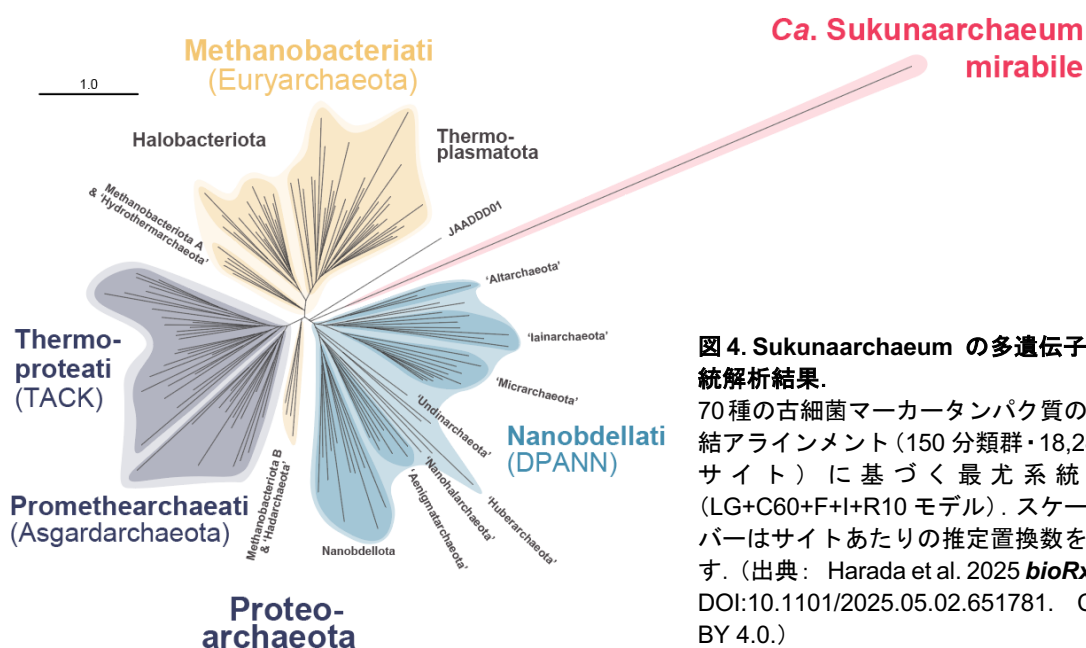


図4. Sukunaarchaeum の多遺伝子系統解析結果.

70 種の古細菌マーカータンパク質の連結アラインメント (150 分類群・18,286 サイト) に基づく最尤系統樹 (LG+C60+F+I+R10 モデル). スケールバーはサイトあたりの推定置換数を示す. (出典: Harada et al. 2025 *bioRxiv* DOI:10.1101/2025.05.02.651781. CC BY 4.0.)

次に、Sukunaarchaeum の環境中での分布を調べるため、全球規模の海洋環境配列データである Tara Oceans を用いた解析を行った。既存のメタゲノムアセンブリには相同配列が見られなかったものの、メタトランスクリプトーム (MATOU) データの中に、Sukunaarchaeum の rRNA 遺伝子と単系統群を形成する配列が多数見出された (図 5)。Sukuna-clade と呼称する本系統群の配列は、典型的な古細菌の細胞サイズ (約 1 μm) に対応する 0.8–5 μm 画分よりも、より大きな 5–20 μm 画分から高頻度に検出された。この出現様式は、Sukunaarchaeum が自由生活ではなくより大きな宿主細胞と結びついて存在することを示唆している。

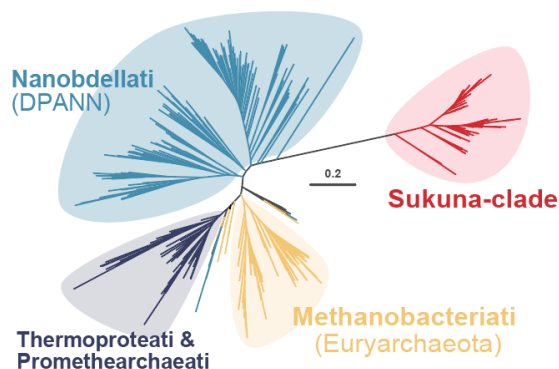


図5. 海洋環境配列データから発見された Sukunaarchaeum 近縁配列の系統樹.

MATOU データベースから同定された Sukunaarchaeum 23S rRNA 遺伝子類似配列の系統樹. スケールバーはサイトあたりの置換数を示す. (出典: Harada et al. 2025 *bioRxiv* DOI:10.1101/2025.05.02.651781. CC BY 4.0.)

Sukunaarchaeum のゲノムは、遺伝情報処理 (転写・翻訳・複製など) に著しく偏った機能構成を示す。タンパク質コード遺伝子のうち 52.4%、機能が推定できる遺伝子に限れば 72.6% が遺伝情報処理に関与する一方、代謝に関わるタンパク質はほとんど存在しなかった。これは、Sukunaarchaeum よりさらに小さなゲノムをもつ昆虫共生細菌 (例えば *Ca. Carsonella ruddii*) が、アミノ酸合成や糖・エネルギー代謝の遺伝子を比較的多く保持する一方で、アミノアシ

ル tRNA 合成酵素などの遺伝情報発現に関わる遺伝子の一部を欠くのと対照的である。すなわち *Sukunaarchaeum* は、代謝経路をほぼ完全に欠くにもかかわらず、より完全な遺伝情報タンパク質の一式を保持している。認識し得る代謝経路を失っている点から、*Sukunaarchaeum* が宿主に対して明白な代謝的貢献をなしうるとは考えにくい。

機能の保持と喪失をより詳細に見ると、*Sukunaarchaeum* は DNA 複製・転写・翻訳のそれぞれにおいて、触媒の中核を担う構成因子を保持する一方、補助的・調節的なサブユニットを失うという一貫した縮小様式を示した。例えば転写を担う RNA ポリメラーゼでは、触媒中核である RpoA'/A"・RpoB が保持される一方、周辺的なサブユニット (RpoK、RpoN、RpoP、RpoL など) が失われている。翻訳を担うリボソームでも同様に、普遍的に保存された中核は保持され、失われているのは周縁的なサブユニットに限られていた。触媒中核を残し周辺因子を失うというこの規則的な縮小様式は、本ゲノムが大きなゲノムの断片ではなく完全なゲノムであることを支持する点でもある。

以上のように、宿主に有益な生合成経路を欠くこと、相利共生体とは対照的に代謝系をほぼ失う一方で遺伝情報処理系を保持していることから、*Sukunaarchaeum* の宿主依存は相利共生ではなく、非相利的なものである可能性が考えられる。本解析で明らかになった *Sukunaarchaeum* のゲノムの特徴は、古細菌におけるゲノム縮小および最小ゲノムに関する知見を押し広げるとともに、単細胞真核生物に伴う原核生物の系統的・ゲノム的多様性の理解に貢献するものである。

本研究の成果を論文として取り纏め、プレプリントとして公開した (Harada et al. 2025 *bioRxiv* DOI:10.1101/2025.05.02.651781)。

色素体ゲノム解析

我々は、これまでに 3 種の緑色渦鞭毛藻、*Lepidodinium chlorophorum*、未記載渦鞭毛藻 2 種 (MRD-151 株および TRD-132 株) の色素体 (葉緑体) ゲノム配列を決定した (Kamikawa et al. 2015 *Genome Biol Evol* 7:1133-1140 ; Matsuo et al. 2022 *Front Plant Sci* 13:918543)。また、京都大学・神川龍馬博士を中心に非光合成化した珪藻、国立科学博物館・谷藤吾郎博士と共同でクリプト藻の色素体ゲノム解読を行った (Kamikawa et al. 2015 *Phycol Res* 63:19-28; Kamikawa et al. 2015 *Mol Biol Evol* 32:2598-2604; Kamikawa et al. 2017 *Mol Biol Evol* 34:2355-2366; Tanifuji et al. 2020 *Genome Biol Evol* 12:3926-3937)。2018 年度からは第 4 の緑色渦鞭毛藻 *Oxytoxum* sp. SG-436 株の色素体ゲノムおよびヌクレオモルフゲノム (共生ペディノ藻の痕跡核) の解読を開始した。また未記載渦鞭毛藻 TRD-132 株についてもヌクレオモルフゲノムの解読を目指し、シーケンス解析を開始した。2022 年度には、東京大学アジア生物資源環境研究センター・岩滝光儀博士と高橋和也博士との共同研究として、カレニア科渦鞭毛藻類 10 種の葉緑体ゲノムの解読を試み、そのうち 2 種 (*Takayama* cf. *xiamenensis* NGTk657 および *Karlodinium ballantini*) の色素体ゲノムを完全解読した (2023 年度年次報告書参照)。これらの色素体ゲノムデータは、2023-2024 年度に実施したチェコ共和国科学アカデミー Elisabeth Hehenberger 博士との二国間共同事業共同研究の成果の一部であり、結果を取り纏めて作成した英文論文を *Molecular Biology and Evolution* 誌へ投稿した。既に論文原稿は査読を終わり、レフェリーのコメントに基づき改訂した英文論文を再投稿し、最終判断を待っている (2026 年 5 月時点)。

ミトコンドリアゲノム解析

我々は、これまで系統的に広範なミトコンドリア (Mt) ゲノムを解読し、真核生物進化における Mt ゲノムの構造、遺伝子組成、可動性イントロンの進化について研究を行ってきた (Masuda et al. 2011 *Harmful Algae* 10:130-137; Nishimura et al. 2012 *PLOS ONE* 7:e37307; Kamikawa et al. 2014 *Genome Biol Evol* 6:306-315; Nishimura et al. 2014 *Mob Genet Elements* 4:e29384; Takeuchi et al. 2015 *PLOS ONE* 10:e000132030; Nishimura et al. 2016 *Genome Biol Evol* 8:3090-3098; Nishimura et al. 2019 *Sci Rep* 9:4850; Nishimura et al. 2020 *Front Ecol Evol* 8:140; Yazaki et al. 2022 *Front Ecol Evol* 10:1030570; Harada et al. 2025 *J Eukaryot Microbiol* 72:e70012)。2025 年度は、CRuMs クレードの一系統である *Glissandra* 属について Mt ゲノムを解読したので報告する。

ミトコンドリアは、真核生物進化のごく初期に細胞内共生したアルファプロテオバクテリアを起源とする。ほとんどの真核生物種のミトコンドリアでは、その進化的起源を反映し細菌型ゲノムを保持している。アルファプロテオバクテリアが宿主真核細胞内でオルガネラ化する過程と、それに続く真核生物進化中で、自由生活性生活に必要な機能を担う遺伝子は破棄され、オルガネラの機能とその維持に必要な遺伝子の大多数は宿主核へと転移した。その結果、現存真核生物の Mt ゲノムにコードされる遺伝子数は、アルファプロテオバクテリアのゲノムにコードされる遺伝子数と比べ極めて少なくなっている。これまでの研究により系統的に多様な真核生物種の Mt ゲノムが解読された結果、系統間で Mt ゲノムコードのタンパク質遺伝子レパートリーには、ある程度のばらつきがあることが分かっている。また少数の例外を除き、外来遺伝子が Mt ゲノムに挿入されることは知られていない。従って、ある特定の真核生物が他の大多数の真核生物の Mt ゲノムよりも大きなタンパク質遺伝子レパートリーをもつ場合、その真核生物は他の真核生物よりも初期に分岐したため Mt ゲノムの縮退が進んでいないと解釈することができる。このロジックに従えば、系統的に多様な真核生物の Mt ゲノム遺伝子レパートリーを比較することで、真核生物の初期分岐系統について示唆を得ることも可能である。

これまでに広汎な真核生物種の Mt ゲノムが解読されているが、最近の研究により CRuMs クレードに所属するマンタモナス類の Mt ゲノムが注目を集めている。これは、*Mantamonas sphyraenae* Mt ゲノムに、これまでに解読された Mt ゲノムにはコードされていなかったタンパク質が発見されたためである。先行研究ではごく少数の真核生物 Mt ゲノム上にタンパク質輸送装置 Sec トランスロコンを構成する SecY タンパク質コード遺伝子 (*secY*) が発見されていたが、他の Sec サブユニットをコードする遺伝子は、Mt ゲノムに見つかっていなかった。ところが、*M. sphyraenae* Mt ゲノム上に SecY に加えて SecA、SecE、SecG タンパク質コード遺伝子 (*secA*、*secE*、*secG*) が発見された (Valt et al. 2025 *Nature* 649:388-395)。従って Mt ゲノムの遺伝子レパートリーを鑑みると、*M. sphyraenae* をふくむ CRuMs クレードは真核生物進化の比較的初期に分岐した系統であると考えられる。ただしこれまでに *M. sphyraenae* 以外で Mt ゲノムが解読された CRuMs クレード所属生物種は、*M. sphyraenae* とは系統的に離れた *Diphyllia rotans* のみである (Kamikawa et al. 2015 *Genome Biol Evol* 8:458-466)。これまで解読された Mt ゲノムに比べ *D. rotans* Mt ゲノムの遺伝子レパートリーは大きい、Sec サブユニットをコードする遺伝子は見つかっていない。CRuMs クレード所属生物種のもつ Mt ゲノ

ム遺伝子レパートリーの多様性を把握する端緒として、*Glissandra* sp. TS056 の Mt ゲノム解読を行った。

Glissandra sp. TS056 の Mt ゲノムは全長約 55 キロ塩基対の環状ゲノムとして復元された（図 6A）。遺伝子間の領域は比較的広く、特に逆位反復配列領域の大部分が非コード領域であった。リボソーム RNA 小サブユニットをコードする遺伝子にはイントロンが存在することが判明した。遺伝子レパートリーは、既に解読されている CRuMs クレード所属生物 2 種と比べ小さいことが判明した。*Glissandra* sp. TS056 の Mt ゲノム遺伝子レパートリーは、*D. rotans* Mt ゲノムの遺伝子レパートリーの完全なサブセットであった（図 6B）。*M. sphyraenae* Mt ゲノムの際立った特徴である Sec トランスロコンを構成するサブユニットはコードされていなかった。CRuMs クレード共通祖先の Mt ゲノム遺伝子レパートリーを *D. rotans* と *M. sphyraenae* Mt ゲノム遺伝子レパートリーの和集合と仮定すると、共通祖先から *Glissandra* sp. TS056 に至る過程で Mt ゲノム遺伝子レパートリーに強い縮小圧がかかったと考えられる。今後この解析結果を、査読付き英文論文にまとめる予定である。

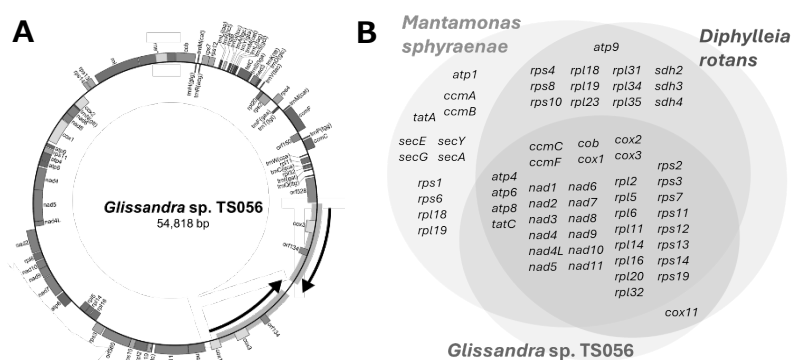


図 6. *Glissandra* sp. TS056 Mt ゲノム. (A) 環状マップ. マップ右下部分の矢印は、逆位反復配列部分を示す. (B) CRuMs クレード所属生物 3 種間での Mt ゲノムにコードされるタンパク質遺伝子レパートリーを比較したベン図.

Glissandra sp. TS056 Mt ゲノム以外に、Mt ゲノムに関して以下の研究が進行している。*Glissandra* 以外の CRuMs を構成する真核微生物 SRT605 株、TS051 株（*Mantamonas* sp.）、TS054 株の Mt ゲノム解読を目指す（生命地球科学研究群生物学学位プログラム博士後期課程 1 年磯貝龍邑が担当）。マラウィモナス類の近縁系統だと判明した SRT706 株と TS011B 株の Mt ゲノムについては、前者は完全解読済み、後者の Mt ゲノムは完全解読に向け解析を行う必要がある（生命地球科学研究群生物学学位プログラム博士前期課程 1 年松浦真子が担当）。松浦と磯貝は、TS011B 株と並行して、新奇真核微生物 TS028 株、TS010A 株、TS059 株、TS057 株、ブレビアータ類に近縁性をもつ TS034 株の Mt ゲノム解読を進めている。

【3】系統解析における方法論研究およびタンパク質立体構造と分子進化を統合した研究

2020 年度報告した CysN タンパクの全原子分子動力学シミュレーション、2021 年度報告した翻訳終結因子 eRF1 C 末端ドメインの部分欠失のタンパク質立体構造への影響（ともに生命科学研究部門生命機能情報分野との共同研究）については英文論文の作成を目指し、解析を行った。

4. 教育

藤代彩花，修士（理学），緑色渦鞭毛藻 TGD 株の共生藻痕跡核ゲノムの解析。

魏明哲，修士（理学），Evolution of DNA Polymerase θ in Eukaryotes and the Origin of Mitochondrion-Localized DNA Polymerase PolIA in Euglenozoa.

5. 受賞、外部資金、知的財産権等

受賞

1. Ryu Isogai, Holtz Conner Travel Award, the International Society of Protistologists, June 2025

外部資金

1. 科学研究費補助金 基盤研究 (B), 稲垣祐司 (代表), 2023-2026 年度, 交付額: 全年度直接経費 14,100 千円 (2025 年度直接経費 4,800 千円), 真核生物のゲノムデータに混入している原核共生体ゲノムの体系的探索 (課題番号 23H02535)
2. 科学研究費補助金 基盤研究 (C), 中山卓郎 (代表), 2024-2026 年度, 交付額: 全年度直接経費 3,500 千円 (2025 年度直接経費 1,400 千円), 二次共生の中間段階にある共生者ゲノムの解読 (課題番号 24K09587)
3. 財団法人発酵研究所 一般研究助成, 中山卓郎, 2025-2026 年度, 交付額 3,000 千円, 極小ゲノムを持つ新奇古細菌系統の実態解明 (課題番号 G-2025-2-067)
4. JST 次世代研究者挑戦的研究プログラム, 磯貝龍邑, 2025-2027 年度, 交付額 1,500 千円 (課題番号 HJ107009)

知的財産権

なし

6. 研究業績

(1) 研究論文

A) 査読付き論文

1. Harada R, Shiratori T, Yabuki A, Inagaki Y, Andrew J. Roger, Kamikawa R. 2025 Complete mitochondrial genomes of ancyromonads provide clues for the gene content and genome structures of ancestral mitochondria. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 72(3):e70012. DOI 10.1111/jeu.70012
2. Prokina, Kristina I., Yubuki N, Galindo Luis Javier, Torruella Guifré, Inagaki Y, Iwamoto K, López García Purificación, Moreira, David. 2025 A deeply branching lineage in Heterolobosea (Discoba) with multiflagellated and multigrooved life stages. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 72(5):e70037. DOI 10.1111/jeu.70037
3. Yazaki E, Shiratori T, Inagaki Y. 2025 Protists with uncertain phylogenetic affiliations for resolving the deep tree of eukaryotes. *Microorganisms* 13(8):1926. DOI 10.3390/microorganisms13081926
4. Nakayama T, Harada R, Yabuki A, Nomura M, Shiba K, Inaba K, Inagaki Y. 2025 Marked genome reduction driven by a parasitic lifestyle: Two complete genomes of endosymbiotic bacteria possibly hosted by a dinoflagellate. *Microbes and Environments* 40(2):ME25005. DOI 10.1264/jsme2.ME25005
5. Yazaki E, Harada R, Isogai R, Bamba K, Ishida K, Inagaki Y, Shiratori T. 2025 *Glissandra oviformis* n. sp.: a novel predatory flagellate illuminates the character evolution within the eukaryotic clade CRuMs. *Open Biology* 15(6):250057. DOI 10.1098/rsob.250057

B) 査読無し論文

1. Isogai R, Mingzhe Wei, Harada R, Yazaki E, Nakayama T, MR Gawryluk Ryan, Inagaki Y. 2026 Diversity of DNA polymerase θ in eukaryotes and the origin of mitochondrion-localized DNA polymerase PolIA in Euglenozoa. *SSRN* DOI 10.2139/ssrn.6190616
2. Harada R, Nishimura Y, Nomura M, Yabuki A, Shiba K, Inaba K, Inagaki Y, Nakayama T. 2025 A cellular entity retaining only its replicative core: Hidden archaeal lineage with an ultra-reduced genome. *bioRxiv* 2025.5 DOI 10.1101/2025.05.02.651781
3. Isogai R, Harada R, Nakayama T, Inagaki Y. 2025 Phylogenetic dissection provides insights into the incongruity in the tree of Archaeplastida between the analyses of nucleus- and plastid-encoded proteins. *bioRxiv* DOI 10.1101/2025.05.06.652364

(2) 国際会議発表

A) 招待講演

1. Inagaki Yuji. Origins of family A DNA polymerases in Euglenozoa. 1st International Diplomemids Conference. Apr. 2-3, 2025. Online
2. Nakayama Takuro. Symbiont genomes from a single eukaryotic cell shed light on microbial dark matter. 17th Symposium on Discovery, Fusion, Creation of New Knowledge by Multi-disciplinary Computational Sciences. Oct.6-7, 2025. Epochal Tsukuba International Congress Center “Hall 300”, Ibaraki, Japan.
3. Nakayama Takuro. Hidden microbial diversity: Novel microbial lineages discovered in dinoflagellate symbioses. AIMEC Science Salon. Apr. 8, 2025. Online.

B) 一般講演

1. Isogai Ryu, Harada Ryo, Nakayama Takuro, Inagaki Yuji. On the tree of Archaeplastida: The impact of rapidly evolving and heterotachious positions on nuclear and plastid phylogenomic inferences. ICOP/ISEP2025. Jun. 22-27, 2025. Sungkyunkwan University, Seoul, South Korea.
2. Yazaki Euki, Harada Ryo, Isogai Ryu, Bamba Kohei, Ishida Ken-ichiro, Inagaki Yuji, Shiratori Takashi. *Glissandra oviformis*, a previously overlooked CRuMs member, provides the first insight into the character evolution of this “supergroup-compatible” clade in eukaryotes. ICOP/ISEP2025. Jun. 22-27, 2025. Sungkyunkwan University, Seoul, South Korea.
3. Shiratori Takashi, Harada Ryo, Yazaki Euki, Inagaki Yuji, Ishida Ken-ichiro. Morphology, ultrastructure, and molecular phylogeny of a novel CRuMs amoeboflagellate. ICOP/ISEP2025. Jun. 22-27, 2025. Sungkyunkwan University, Seoul, South Korea.
4. Fujishiro Ayaka, Isogai Ryu, Suzuki Shigekatsu, Takahashi Kazuya, Iwataki Mitsunori, Inagaki Yuji, Nakayama Takuro. Nucleomorph genome of the dinoflagellate TGD reveals an early stage of genome reduction following secondary endosymbiosis. ICOP/ISEP2025. Jun. 22-27, 2025. Sungkyunkwan University, Seoul, South Korea.
5. Prokina Kristina, Yubuki Naoji, Galindo Luis, Torruella Guifré, Inagaki Yuji, Iwamoto Koji, López-García Purificación, Moreira David. A deeply branching lineage in Heterolobosea (Discoba) with multiflagellated and multigrooved life stages. ICOP/ISEP2025. Jun. 22-27, 2025. Sungkyunkwan University, Seoul, South Korea.

6. Maciszewski Kacper, Takahashi Kazuya, Harada Ryo, Martinek Inga, Nakayama Takuro, Iwataki Mitsunori, Inagaki Yuji, Hehenberger Elisabeth. Recent plastid replacement in *Karolodinium ballantini* (Kareniaceae, Dinoflagellata) challenges the paradigms of endosymbiotic gene transfer. ICOP/ISEP2025. Jun. 22-27, 2025. Sungkyunkwan University, Seoul, South Korea.

(3) 国内学会・研究会発表

A) 招待講演

1. 稲垣祐司. 真核生物多様性を拡張するゲテモノたち：ゲテモノチャンピオン渦鞭毛藻に関する最近のトピック. 2025 年度 医科学研究所・大気海洋研究所合同奄美シンポジウム. Nov. 4-8, 2025. 鹿児島県奄美市名瀬 アマホーム PLAZA
2. Nakayama Takuro. 「ニトロプラスト」への道：珪藻・ハプト藻の細胞内共生体に見る進化様式. 第 67 回日本植物生理学会年会関連集会 第 5 回原核光合成生物シンポジウム. Mar. 12, 2026, 東京都千代田区 明治大学駿河台キャンパス
3. 中山卓郎. 光合成をやめたシアノバクテリアのゲノム進化. 大隅基礎科学創成財団微生物機能探究コンソーシアム G4 定例会. Jun. 17, 2025. オンライン.

B) その他の発表

1. 加川海来, 萩田美乃里, 中山卓郎, 柴小菊, 箕浦高子, 松田真弥, 稲葉一男, 稲垣祐司, 中野賢太郎. テトラヒメナの繊毛運動を制御する新奇アクチン関連タンパク質 tArp. 生体運動研究合同班会議 2026. Jan. 9-11, 2026. 山口県山口市 KDDI 維新ホール
2. 魏明哲, 磯貝龍邑, 原田亮, 矢崎裕規, 中山卓郎, Ryan Gawryluk, 稲垣 祐司. 真核生物における DNA ポリメラーゼ θ の多様性とユーグレノゾア特異的ミトコンドリア DNA ポリメラーゼ PolIIA の起源. 第 28 回日本サング礁学会・第 9 回日本共生生物学会 合同大会. Nov.28-Dec. 1, 2025. 沖縄県名護市 名桜大学
3. 磯貝龍邑, 原田亮, 中山卓郎, 稲垣祐司. 系統解析において座位ごとのアミノ酸組成をモデル化する手法(PMSF)に起因するバイアスの検証. 第 28 回日本サング礁学会・第 9 回日本共生生物学会 合同大会. Nov.28-Dec. 1, 2025. 沖縄県名護市 名桜大学
4. 松浦眞子, 磯貝龍邑, 原田亮, 白鳥峻志, 中山卓郎, 稲垣 祐司. メタモナダに近縁性が示唆された真核微生物 2 株のミトコンドリアゲノム解析. 第 28 回日本サング礁学会・第 9 回日本共生生物学会 合同大会. Nov.28-Dec. 1, 2025. 沖縄県名護市 名桜大学
5. 藤代彩花, 磯貝龍邑, 鈴木重勝, 高橋和也, 岩滝光儀, 稲垣祐司, 中山卓郎. 緑色渦鞭毛藻 TGD 株のヌクレオモルフゲノムが示す二次共生ゲノム進化の新たなスナップショット. 日本植物学会第 89 回大会. Sep. 18-20, 2025. 福岡県福岡市 福岡国際会議場
6. 中山卓郎. 「極小の炭素循環系」としての渦鞭毛藻共生圏. 日本微生物生態学会第 38 回大会. Sep. 7-10, 2025. 東京都目黒区 東京科学大学大岡山キャンパス

7. 上西慧莉紗, 原田亮, 中山卓郎, 稲垣 祐司. Thermoproteota 門古細菌における PCNA 進化. 第 37 回 Archaea 研究会. Jul. 18-19, 2025. 岐阜県岐阜市 みんなの森ぎふメディアコスモス
8. Kagawa Miku, Takuro Nakayama, Shiba Kogiku, Takako Kato-Minoura, Matsuda Shinya, Inaba Kazuo, Inagaki Yuji, Kentaro Nakano. tARP is an actin-related protein required for ciliary function that is conserved in ciliates and related eukaryotic groups. 第 77 回日本細胞生物学会・第 58 回日本発生生物学会合同大会. Jul. 16-18, 2025. 愛知県名古屋市 WINC AICHI

(4) 著書、解説記事等

なし

7. 異分野間連携・産学官連携・国際連携・国際活動等

異分野間連携

1. 筑波大学計算科学研究センター生命科学研究部門生命機能情報分野（重田育照教授・原田隆平准教授）との共同研究：立体構造情報と分子進化情報を統合したタンパク質機能進化に関する研究
2. 筑波大学計算科学研究センター計算情報学研究部門データ基盤分野（天笠俊之教授）との共同研究：機械学習をもちいた真核生物ゲノム中のイントロン境界の予測

産学官連携

なし

国際連携・国際活動等

1. A. J. Roger 博士および A. G. B. Simpson 博士（ダルハウジー大・カナダ）との共同研究：メタモナス生物群の系統関係と嫌気性ミトコンドリア機能の解析、マンタモナス類に近縁な新規系統の研究
2. E. Kim 博士（アメリカ自然史博物館・アメリカ合衆国）との共同研究：カタブレファリス類のミトコンドリアゲノム解析，ユーグレノゾア基部から分岐する新奇系統に関する研究
3. M. Eliáš 博士（Ostrava 大学・チェコ共和国）等との共同研究：オルガネラ DNA ポリメラーゼの多様性に関する研究
4. Elisabeth Hehenberger および Martin Kolisko 博士（Institute of Parasitology, Czech Academy of Sciences・チェコ共和国）との共同研究：3 次葉緑体をもつ渦鞭毛藻類における葉緑体進化
5. Thorsten Allers 博士（University of Nottingham・イギリス）との共同研究：*Candidatus Sukunaarchaeum mirabile* のゲノム解析

8. シンポジウム、研究会、スクール等の開催実績

日本共生生物学会第8回大会，2024年10月19－20日，筑波大学計算科学研究センターワークショップ室（参加者43名）

9. 管理・運営

稲垣祐司：生物科学専攻カリキュラム委員、計算科学研究センター運営委員、計算科学研究センター人事委員、計算科学研究センター共同研究委員

中山卓郎：生物学学位プログラム広報・HP委員、生物系D棟サブネットワーク管理委員、生物学類大学説明会委員、計算科学研究センター一般利用委員

10. 社会貢献・国際貢献

なし

11. その他

1. 中山卓郎. Quanta Magazine 特集記事「A Cell So Minimal That It Challenges Definitions of Life」 Sukunaarchaeum を主題とする特集記事として研究内容が紹介（取材コメント）<https://www.quantamagazine.org/a-cell-so-minimal-that-it-challenges-definitions-of-life-20251124/> 2025.11
2. 中山卓郎. Nautilus Magazine 「A Rogue New Life Form」 Sukunaarchaeum の発見に関する研究成果が紹介（取材コメント掲載）<https://nautil.us/a-rogue-new-life-form-1232095> 2025.8
3. 中山卓郎. USA Today 「What is life? A little microbe raises big questions.」 Sukunaarchaeum の発見に関する研究成果が紹介（インタビューコメント掲載）<https://www.usatoday.com/story/news/nation/2025/07/06/microbe-raises-questions-about-life/84428810007/> 2025.7
4. 中山卓郎. Science (AAAS) ニュース記事「Microbe with bizarrely tiny genome may be evolving into a virus」 Sukunaarchaeum の発見と進化微生物学的位置づけに関する研究成果が紹介（取材コメント）<https://www.science.org/content/article/microbe-bizarrely-tiny-genome-may-be-evolving-virus> 2025.6