

アルベオラータ生物群

堀口健雄

はじめに

生物同士のつながりは、しばしば私たちの常識を越えるものであるらしい。私たちは葉緑体をもつ生物を植物と呼び、一方葉緑体をもたない生物は動物的と考え、なんとなくそれらに対比させるべきものとして捉えがちである。ところが、分子系統学の成果は生物界の生物同士のつながりはそのような単純な植物/動物の対比とは全く異なるものであることを明らかにしている。

葉緑体をもったユーグレナ類(ミドリムシ)がアフリカ眠り病の寄生性病原虫であるトリパノソーマと近縁であると聞かされても、にわかには信じがたいが、トリパノソーマとユーグレナが共通祖先から別れた後に、ユーグレナの一部で葉緑体の獲得が起こったのだと考えれば辻つまは合う。実際、ミドリムシの場合、葉緑体をもたないユーグレナが緑藻を取り込んでやがてその葉緑体を自分のものとして、葉緑体をもつユーグレナすなわち「ミドリムシ」になったのである。このように従属栄養性の原生生物が真核藻類を取り込むことにより葉緑体を獲得することを二次共生による葉緑体の獲得と呼ぶが、このような様式による葉緑体の獲得がこのほかの系統でも起こっていることがわかっている。

アルベオラータ生物群

本項で取り上げるアルベオラータ生物群もそのような葉緑体をもつグループと(一見)もたないグループからなる系統群である。アルベオラータ生物群は、渦鞭毛藻類、繊毛虫類、アピコンプレックス類の3群にいくつかの小さな生物群を加えた一大系統群である。渦鞭毛藻類は葉緑体をもつ2本鞭毛の藻類で(ただしグループの約半数は従属栄養性)赤潮の原因種などとして知られるが、通常の水圏生態系でも生産者として量的に重要な役割を果たしている。一方、繊

毛虫はゾウリムシやラッパムシで知られる細胞表面に多数の繊毛をもち、大核・小核の2核性で特徴づけられる従属栄養性の種類である。渦鞭毛藻も繊毛虫も淡水から海水まで広く分布している。もうひとつのグループであるアピコンプレックス類は孢子虫類と呼ばれることもあるが、これらは無脊椎動物、脊椎動物の細胞内絶対寄生生物であり、中にはマラリア原虫の *Plasmodium* やトキソプラズマ症の *Toxoplasma* など人類や家畜に対する重大な病原性を示すものも知られている。

このように形態も生活様式も異なる生物群が近縁であることが示されたのは分子系統学の成果によるところが大きい。最初は、リボソームRNA遺伝子の系統解析によって明らかにされた関係であったが、最近のタンパク質の遺伝子を用いた解析でもアルベオラータ系統群の正当性は示されている(Fast et al. 2002)。

この新しく認識された系統群の呼称であるアルベオラータ(alveolates)は細胞外被を示す語であるcortical alveolusに由来している。すなわち、形態的には互いにほとんど類似する特徴をもたないこれら3群の中で唯一の共通点が細胞外被の構造(外側の細胞膜を平たい袋状構造が裏打ちする)であるからである。従来の原生動物門の分類体系では、渦鞭毛藻類は肉質鞭毛虫門(植物性鞭毛虫綱)に、繊毛虫は繊毛虫門にアピコンプレックス類はアピコンプレックス門にそれぞれ分類されてきた。一方、これらの近縁性に基づきアルベオラータAlveolataは原生生物の分類群(分類階級としては界の下、門の上でInfrakingdomという階級が与えられている)としても正式に提唱されている(Cavalier-Smith 1998)。

渦鞭毛藻の特殊な葉緑体ゲノム

次に、アルベオラータ生物群の葉緑体に注目

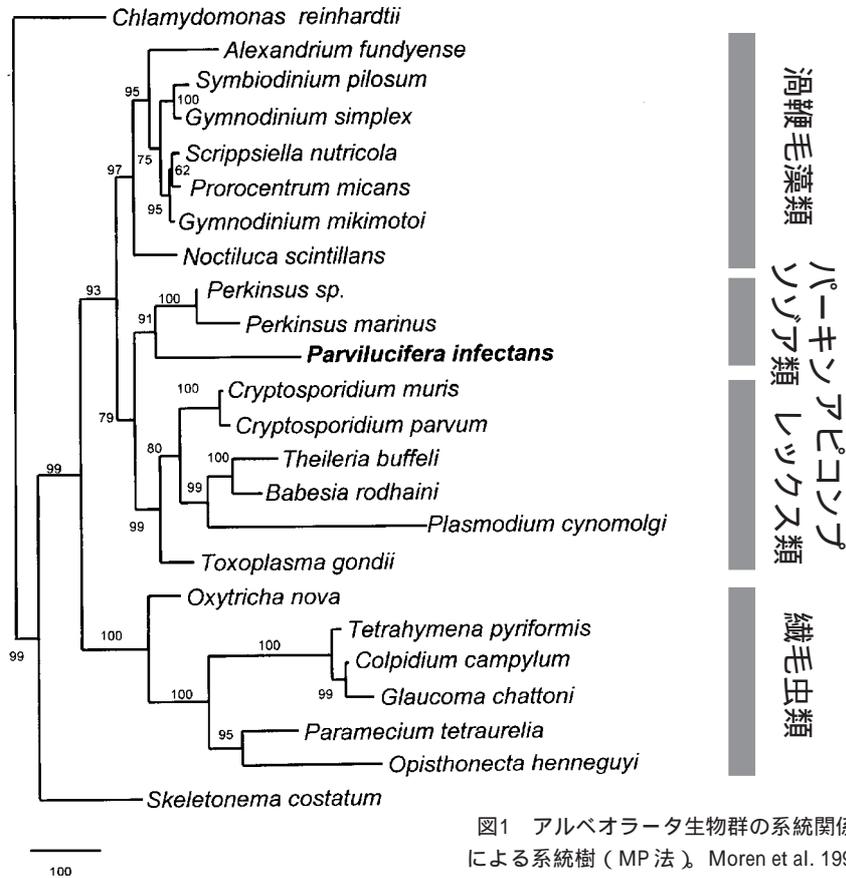


図1 アルベオラータ生物群の系統関係。18S rDNA による系統樹 (MP 法)。Moren et al. 1999 による。

してみたい。渦鞭毛藻類は藻類の仲間として扱われることから当然、葉緑体をもっている。典型的な渦鞭毛藻の葉緑体は3重の包膜をもち、ペリディニンという他の藻類には見られない光合成色素(キサントフィル)をもっているという点でユニークである。さらに、最近明らかになったところでは、このペリディニンをもつ渦鞭毛藻の葉緑体が含むゲノムは他の植物の葉緑体ゲノムのように2本鎖環状DNAの上いくつもの遺伝子が並ぶタイプではなく、基本的に1つの遺伝子がそれぞれ小さなサークルを形成しているという大変特異なものである (Zhang et al. 2000) (この遺伝子1個を含む葉緑体ゲノムをミニサークルとも呼ぶ)。この葉緑体の起源は紅藻類の二次共生に由来すると考えられている (Zhang et al. 2000, Ishida and Green 2002)。

アピコンプレックスの痕跡的葉緑体

前述のようにアピコンプレックス類は絶対寄生の細胞内寄生生物であるが、実はこれらの細胞質の中には35kbの小さな環状DNAが存在することが知られていた。最近の研究によりこの環状DNA上の遺伝子の配列は他の植物の葉緑体DNAのそれと相同であり、さらにこの環状DNAが細胞質内の小胞内に局在することが明らかとなり、この環状DNAを含む小胞が葉緑体の痕跡であることが確定的となった。この新たな葉緑体ファミリーのメンバーは進化的に興味深いだけでなく、マラリアをはじめとする病原虫の撲滅にも新たな道を開く可能性があることで注目されている。このアピコンプレックス類の葉緑体の痕跡は当然、光合成はおこなわないが、一方、脂肪酸の合成に際して重要な役割を担っているらしい。しかもアピコンプレックス類の脂

脂肪酸の合成様式は人間のそれと異なり、タイプIIと呼ばれるものである。従って、タイプIIの脂肪酸合成に対する阻害剤（たとえば triclosan: 2,4,4'-trichloro-2'-hydroxydiphenyl ether）を用いても人間には影響を与えないことが期待される（Surolia et al. 2002）。

繊毛虫にも葉緑体の痕跡？

ところで、上述のように渦鞭毛藻類とアピコンプレックス類の葉緑体は互いに、大変様相が異なっている。これらはいずれも二次共生起源であると考えられるが、その起源は同一なのだろうか？今までのアルベオラータ生物群の葉緑体の起源を探る分子系統学的研究は葉緑体ゲノムの塩基配列に基づいていた。最近、行われた核コードの葉緑体タンパク質 GAPDH 遺伝子の解析（Fast et al. 2001）は葉緑体の獲得はアルベオラータ生物群の成立の前に起こったことを示唆している（詳しくは、石田 2001 の解説を参照されたい）。これが事実だとすると、アピコンプレックス類と渦鞭毛藻の葉緑体は共通祖先から分化したことになり、さらに今のところ痕跡的な葉緑体が全く見つからない繊毛虫類も実は以前は葉緑体をもっていたことになる。

その他のアルベオラータ

パーキンソゾア ~ 渦鞭毛藻類とアピコンプレックス類の中間生物？

パーキンソス *Perkinsus* はカキなどの寄生生物であるが、これらがアルベオラータ系統群に属することはやはり分子の証拠から知られていた。最近、Norenら（1999）は渦鞭毛藻 *Dinophysis* に寄生する生物を新属・新種 *Parvilucifera infectans* として記載したがこれは *Perkinsus* とクレードを組み、系統的には渦鞭毛藻とアピコンプレックス類の中間にきた。このことからNorenらはこの小さい生物群を渦鞭毛藻とアピコンプレックスの中間生物と考え、門の階級を与えパーキンソゾア門とした。

深海のアルベオラータ？

最近の Nature 誌に興味深い論文が掲載された（Lopez-Garcia et al. 2001）。南極のかなり水深の深い（250-3000 m）場所から採取された海水を 5 μ m のフィルターで濾過した後、その濾液から直接抽出されたDNAをPCR増幅したところたくさんの真核生物の18S rDNAが得られ、それらを系統解析したところアルベオラータの系統に現れたというのである。ピコプランクトン・サイズのアルベオラータということになるが、それらの実体についてはDNAの塩基配列以外何もわかっておらず、今後の研究に興味もたれる。

文献

- Cavalier-Smith, t. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.
- Fast, N. M., Kissinger, J. C., Roos, D. S. and Keeling P. J. 2001. Nuclear-encoded, plastid-targeted genes suggest a single common origin for apicomplexan and dinoflagellate plastids. *Mol. Biol. Evol.* 18: 418-426.
- Fast, N.M., Xue, L., Bingham, S. and Keeling, P. J. 2002. Re-examining alveolate evolution using protein molecular phylogenies. *J. Eukaryot. Microbiol.* 49: 30-37.
- 石田健一郎 2001. アルベオラータと不等毛藻の葉緑体は共通の起源から進化した。藻類 49: 137-140.
- Ishida, K. and Green, B. R. 2002. Second- and third-hand chloroplasts in dinoflagellates: Phylogeny of oxygen-evolving enhancer 1 (PsbO) protein reveals replacement of a nuclear-encoded plastid gene by that of a haptophyte tertiary endosymbiont. *PRNS* 99: 9294-9299.
- Lopez-Garcia, P., Rodriguez-Valera, F., Pedros-Allo, C. and Moreira, D. 2001. Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature* 409: 603-607.
- Noren, F., Moestrup, O. and Rehnstam-Holm, A-S. 1999. *Parvilucifera infestans* Noren et Moestrup gen. et sp. nov. (Perkinsozoa phylum nov.): a parasitic flagellate capable of killing toxic microalgae. *Europ. J. Protistol.* 35: 233-254.
- Surolia, N., RamachandraRao, S. P. and Surolia, A. 2002. Paradigm shifts in malaria parasite biochemistry and anti-malarial chemotherapy.
- Zhang, Z., Green, B.R. and Cavalier-Smith, T. 1999. Single gene circles in dinoflagellate chloroplast genomes. *Nature* 400: 155-159.

（北海道大学大学院理学研究科）