

藻類学最前線



石田健一郎：葉緑体の誕生は一回だった？

地球上にある酸素の生成の大部分に貢献し、植物の主要な栄養源（糖と脂質）の生産を一手に引き受けているのが“葉緑体”である。その葉緑体がどこからやって来たのかについては、無色の真核細胞に取り込まれたラン藻様の原核光合成生物からということで、今日では決着がついている。しかし、この葉緑体の誕生（いわゆる一次共生^(1,2)による葉緑体の獲得）が進化の過程で何回起こったかについては長い間議論的となっていた。

共生した側の葉緑体が単一の祖先から進化した（単系統になる）ことは様々なデータから示唆されてきた。例えば葉緑体ゲノム中の遺伝子クラスターの共通性や様々な葉緑体タンパク質の系統解析などがそれである。そして数年前には、葉緑体ゲノムにコードされる45種のタンパクを複合した系統樹でも明らかに単系統になることが示され、葉緑体（共生者）が単系統であることについてはほぼ異論のないところとなっている⁽³⁾。

そうなるとその葉緑体を受け入れた宿主細胞が果たして一つであったかどうかが問題となる。しかしながら、宿主の系統については単系統でない可能性がしばしば指摘されてきた。例えば、核コードのリボソームRNAの遺伝子(rDNA)の塩基配列による系統樹はしばしば葉緑体の多起源説を支持する例として取り上げられてきた（しかし枝の統計的信頼性は低い）。また、RNAポリメラーゼII(RPB1)の系統樹では紅藻と緑藻の姉妹関係は統計的に明らかに否定された⁽⁴⁾。しかしこのRNAポリメラーゼについては、機能的に重要と思われる部分のアミノ酸配列が紅藻の系列で特異的に変化していることが指摘されており、進化の過程で機能の一部が変化したためにアミノ酸配列の進化速度が速くなり、系統解析においてエラーをもたらしている可能性が高い⁽⁵⁾。従って、宿主の単系統性はこれまでではっきりしていなかったと言える。つまり非常に近縁な2つのラン藻がそれぞれ異なる宿主に獲得された可能性をぬぐい去ることができなかつたのである。

ところが、最近になってミトコンドリアゲノムと核ゲノムの双方から、タンパク質のアミノ酸配列を用いた系統樹がホストの単系統性を強く支持するという結果が提出された。Burgerら⁽⁶⁾は広範囲の真核生物のミトコンドリアゲノムにコードされる4つのタンパク質(Cob, Cox1, Cox2, Cox3)を複合した長い配列をもとに真核生物の主要なグループ間での系統解析を行い、紅藻と緑色植物が非常に高い統計的確率で姉妹関係になることを示した。

また、Moreiraら⁽⁵⁾は、真核生物においてこれまで核ゲノムにコードされるタンパク質で、比較的信頼性の高い系統樹を提出してきた分子の一つであるペプチド伸長因子2(EF-2)の配列に注目した。彼等は、紅藻を含む複数の真核生物群からその遺伝子配列を決定することでサンプル抽出の偏りを減らすと共に、分子内における進化速度の偏りの補正（ガンマ補正）を行うことで、系統樹のエラーを最小限に押さえるよう細心の注意を払って解析を行った。その結果、ここでも紅藻と緑色植物は非常に高い統計的信頼性の下で単系統になった。さらに、核ゲノムにコードされる13種のタンパク質の配列を複合した(EF-2, RPB1を含む)系統樹においても紅藻と緑色植物は高い確率で姉妹群となった(図1)。また、灰色藻を加えた系統樹(6種のタンパク質)でも紅藻、緑色植物、灰色藻の3者が単系統群を形成することが示された(図2)。これらは一次共生による葉緑体の獲得が一回だけ起こったことを、ホストの側からも支持する最初の説得力のあるデータである。

葉緑体、ミトコンドリア、核それぞれの分子系統解析で紅藻と緑色植物、(および灰色藻)が単系統群を形成することが示されたことで、全ての葉緑体がたった一回の一次共生から由来した可能性が非常に高くなったといえる。

ではどうしてこれまでの分子系統解析ではっきり示されなかったものが、彼等の解析では示すことができたのであろうか？その秘密の一つはタンパク質データ

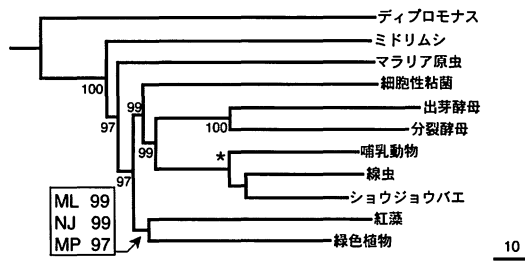


図1. 13種のタンパク質を複合した配列 (5,171サイト) から得られた最尤系統樹。分岐点にある数字はブーツストラップ確率。ML, NJ, MPはそれぞれ最尤法, 近隣結合法, 最大節約法を指す。解析に用いられたタンパク質は: EF-1 α , EF-2, RPB1, Actin, α -Tubulin, β -Tubulin, Cytosolic GAPDH, Hsp70, Hsp90, RPS8, TPI, Vacuolar ATPaseA, Vacuolar ATPaseB. Moreira et al. 2000 より改変。

の複合系統解析によるアプローチであろう。これは、複数の異なるタンパク質配列をつなぎ合わせた一つの大きなデータセットをもとに系統樹を作成するというやり方である。このアプローチの利点は、1) 解析に使われるサイト数が多くなるので、形質数の不足によるエラーを軽減できる⁽⁵⁾、2) 特定の生物群で特定のタンパク質配列の進化速度が加速したために起こるエラー (long branch attraction) を相殺できる⁽⁵⁾、といったことが挙げられる。従って、配列内に存在する進化速度のばらつきを補正するガンマ補正などと併用することで、可能な限りエラーを軽減した系統解析が可能となる。これがこれまで曖昧であった紅藻類と緑色植物の系統関係を、今回比較的是っきりと示すことができた理由の一つであると考えられる。しかしこのアプローチにも大きな問題が存在する。それは解析に用いることのできる生物種がまだ少なく、サンプル抽出の偏りによるエラーが生じる可能性があること、そしてどのタンパク質がこのアプローチに適しており、どれが不向きなのかがまだはっきりしないことであろう。今後はより多くの生物種でタンパク質遺伝子の配列を決定し、サンプリングのギャップを埋めていくと同時に

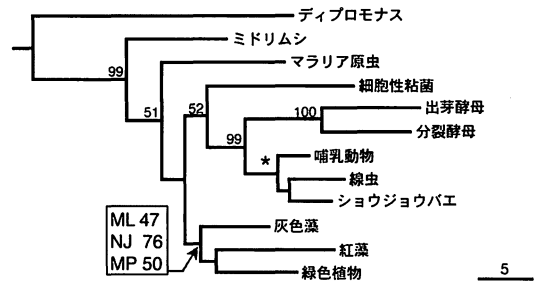


図2. 6種のタンパク質を複合した配列 (1,938サイト) から得られた最尤系統樹。分岐点にある数字はブーツストラップ確率。ML, NJ, MPはそれぞれ最尤法, 近隣結合法, 最大節約法を指す。解析に用いられたタンパク質は: EF-1 α , Actin, α -Tubulin, β -Tubulin, Hsp70, Vacuolar ATPaseB. Moreira et al. 2000 より改変。

に、各タンパク質遺伝子の進化の道筋を理解することで、より普遍的な生物およびオルガネラの系統関係が明らかにされていくと思われる。とうとう系統学者がゲノムプロジェクトを行なう時代になったとも言えるかもしれない。

参考文献

- (1) 中山 剛 1999. 藻類の多様性と系統 (千原光雄 編) pp. 30-49.
- (2) 堀口健雄 1999. 藻類の多様性と系統 (千原光雄 編) pp. 147-157.
- (3) Martin, Stoebe, Goremykin, Hansmann, Hasegawa and Kowallik 1998. Nature 393: 162-165
- (4) Stiller and Hall 1997. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94: 4520-4525.
- (5) Moreira, Guyader and Philippe 2000. Nature 405: 69-72.
- (6) Burger, Saint-Louis, Gray and Lang 1999. Plant Cell 11: 1675-1694.

(ブリティッシュ・コロンビア大学)