藻類学最前線

N. M. ファースト，P. J. キーリング：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

Fast, N. M. & Keeling, P. J.: A common origin for alveolate and heterokont plastids

訳：石田　健一郎

アピコンプレクサ（胞子虫）類は，我々人間をはじめ多くの動物を宿主とする絶対細胞内寄生性の原生生物の一群で，例えば *Plasmodium falciparum* は，今日でも人類の10大感染症の一つであるマラリア熱帯熱を引き起こす寄生虫として知られている。近年，このアピコンプレクサ類の細胞に無色で独自のゲノムを持つ痕跡的な葉緑体（アピコプラストとも呼ばれる）が存在することが明らかにされた[1]。この葉緑体はいわゆる二次共生（非光合成真核生物が真核藻類細胞を共生者として取り込むことで葉緑体を獲得）に由来し，3枚以上（おそらく4枚）の包膜に囲まれる[2]。また，高等植物や紅・緑藻類の核コード葉緑体タンパクの前駆体にはトランジットペプチドと呼ばれる葉緑体への輸送シグナルが1つだけ存在するのに対して，アピコンプレクサ類の前駆体タンパクには2つの輸送シグナル配列（葉緑体への輸送に必要なトランジットペプチドと小胞体膜系への輸送のためのシグナル配列）が存在する[2,3]ことも，アピコプラストが二次共生由来である証拠の一つとなっている 。

この痕跡的な葉緑体は現在ではアピコンプレクサ類に広く存在することが知られるが，その起源となると議論は大きく分かれる。一つの問題は，アピコプラストが緑藻類に由来するのかそれとも紅藻類に由来するのかという点である。葉緑体ゲノムの遺伝子の配列順からは紅藻起源であることが示唆されるが，分子系統解析からは分子種によってどちらの可能性も示唆されるので，問題は未解決のままとなっている。もう一つの疑問は，アピコプラストと渦鞭毛藻の葉緑体の類縁関係に関するものである。渦鞭毛藻とアピコンプレクサ類は互いに近縁であり，繊毛虫類とともにアルベオラータという大きな単系統群を構成する。渦鞭毛藻は二次共生による紅藻由来の葉緑体（ここではペリディニンを含むものを指す）を持つことが知られているので，この渦鞭毛藻の葉緑体とアピコプラストは相同（一度だけ共通の祖先から生じた）なのか，それともそれぞれ独立に獲得されたのかという問題が浮上する。しかし現在得られている証拠からは明確な結論を導くことができない。例えば，アルベオラータの中で渦鞭毛藻とアピコンプレクサ類が近縁であるという系統関係は，両者の葉緑体が共通祖先を持つ可能性を暗示する。一方，渦鞭毛藻，アピコンプレクサの両系統群で，系統樹の根元にくるメンバーがいずれも葉緑体を欠くこと，また，両者の葉緑体包膜の数が異なること（渦鞭毛藻では3枚）は，これらの葉緑体が別々に生じたという説を支持する。

分子系統解析によって渦鞭毛藻とアピコンプレクサ類の葉緑体の系統関係を探る試みもなされているが，両者の葉緑体遺伝子の変異が大きく解析を困難にしている。つまり，葉緑体コードの配列で系統樹を構築すると渦鞭毛藻とアピコンプレクサ類の枝の長さが極端に長くなり，系統的位置をはっきりと示すことができないのである。この問題を回避するため，核コードの葉緑体タンパクの一つであるグリセルアルデヒド-3-リン酸脱水素酵素（GAPDH）を用いた系統解析が行なわれた。

GAPDHは解糖系やカルヴィン回路の中心酵素で，系統マーカーとしてよく調べられている分子である。本稿で扱うGAPDH遺伝子は大きく2つのファミリーに分けられる。一つは真核・細胞質型のGapCファミリーで，もう一つは真性細菌型のGapA/Bファミリーである。植物は通常これら

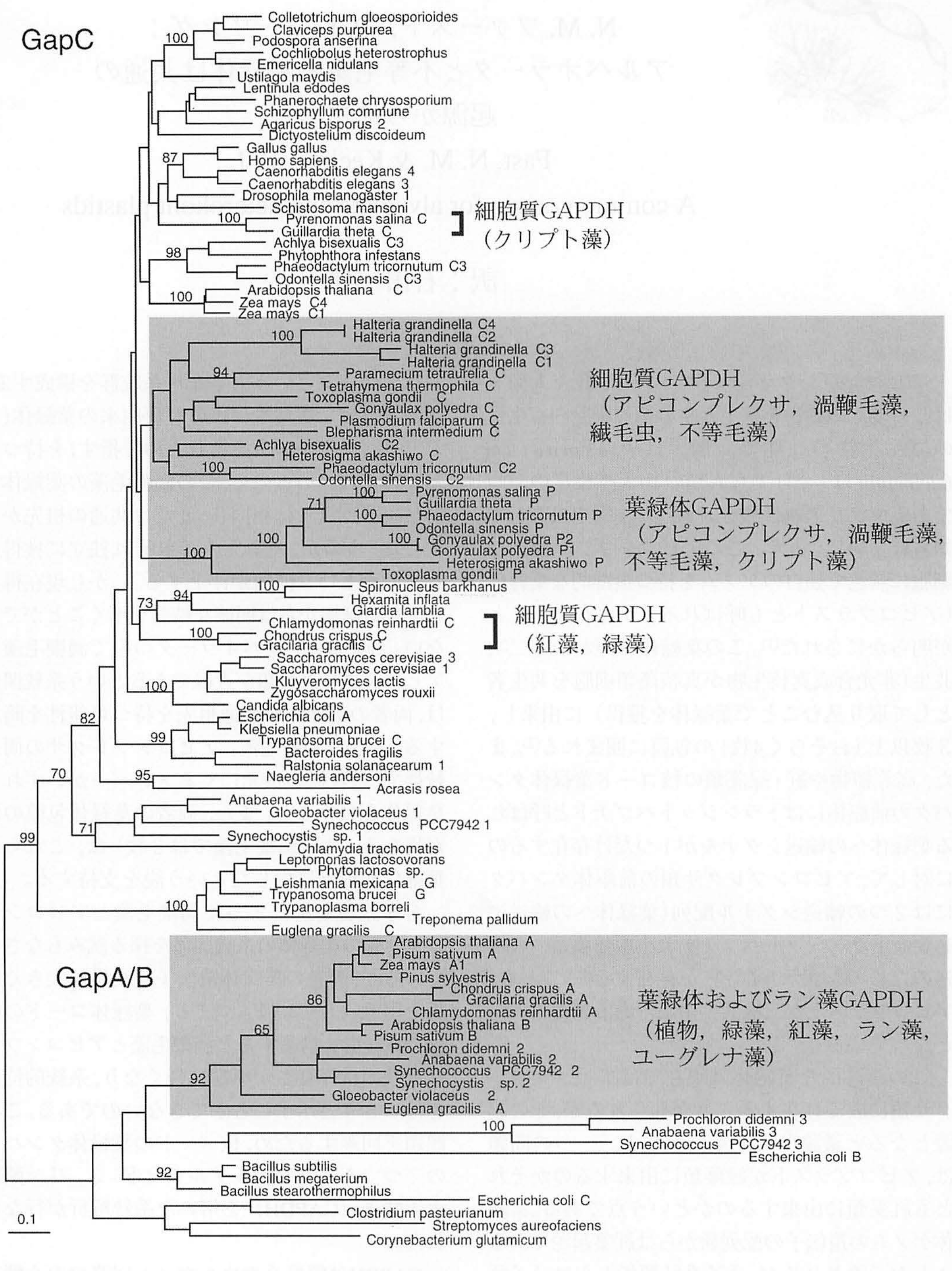

図1　真核細胞質タイプ（GapC）と真性細菌タイプ（GapA/B）を含むGAPDHの大系統。主要分岐点の数字は近隣結合法でのブーツストラップ確率（>50%）。アピコンプレクサ，渦鞭毛藻，不等毛藻，クリプト藻の葉緑体GAPDH配列はGapCファミリーの中に分岐し，クリプト藻を除く上記生物群の細胞質GAPDH配列の系列と姉妹関係にある。（参考文献(6)より許可を得て改変）

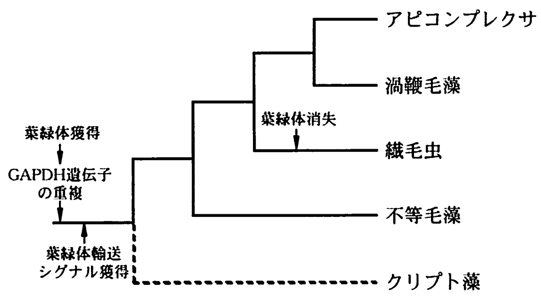

図2　アピコンプレクサ，渦鞭毛藻，不等毛藻，そしておそらくクリプト藻の葉緑体の単一起源説（クリプト藻の細胞質GAPDH配列はアピコンプレクサや渦鞭毛藻，繊毛虫，不等毛藻のものと同じ枝に位置しないため，クリプト藻の位置に不確定要素があるとみなし点線で示してある)。これらの生物群の分岐以前に一度だけ共生藻が取り込まれ，ホストの細胞質GAPDH遺伝子が重複を起こしたと考えられる。そのうちの一方の遺伝子が葉緑体輸送シグナル配列を獲得した後，各生物群が分岐した。その後のある時点で，繊毛虫の共通祖先が葉緑体を失うと共に，他の生物群でも多数の独立した葉緑体の消失が起こったと考えられる。(参考文献(6)より許可を得て改変)

両方のGAPDH遺伝子を核に持っており，GapCは細胞質のGAPDHを，GapA/Bは葉緑体内で働く原核タイプのGAPDHをそれぞれコードしている(このGapA/Bは葉緑体の獲得に伴ってラン藻から核に転移した多くの葉緑体タンパク遺伝子の一つと考えられる)。これら２つの遺伝子ファミリーは，互いに異なるけれども共通の祖先を持つ，進化的に類縁性のある分子群である。本稿で紹介する研究より先に，渦鞭毛藻の葉緑体と細胞質のGAPDH遺伝子配列は既に知られており非常に興味深い系統的位置にあることが報告されていた[(4)]。渦鞭毛藻は他の生物と同様にGapCファミリーの細胞質GAPDHをもつが，葉緑体GAPDHも通常のGapA/Bファミリーではなく明らかにGapCファミリーに属するのである。この渦鞭毛藻の葉緑体GAPDHの特異な系統的位置は，二次共生による葉緑体獲得の際にタンパク質の置き換わりがあったとするとうまく説明できる。つまり渦鞭毛藻の場合は以下ようなシナリオが考えられる：

1）ホストが紅藻を共生藻として取り込む，
2）ホストのGapC遺伝子の重複が起こる，
3）一方のGapC遺伝子が共生紅藻の葉緑体への輸送シグナル配列を獲得する，
4）共生紅藻のGapA/Bタイプの葉緑体GAPDH遺伝子が消失する，
5）共生関係がさらに進行し共生紅藻の核が消失，現在の渦鞭毛藻になる。

このようなタンパク遺伝子の置き換わりは一次共生由来の葉緑体を持つ生物ではよく知られており[(5)]，二次共生由来の葉緑体を持つ生物で同じようなことが起ってもそれほど意外ではない。

さて，渦鞭毛藻のGAPDHがこのような特異な進化の歴史を持っていることは，これがアピコプラストと渦鞭毛藻の葉緑体の類縁関係を明らかにする格好の分子であることを意味する。ようするに，アピコンプレクサ類の葉緑体GAPDHの配列がGapCファミリーの中で渦鞭毛藻と同じ枝に位置するかどうかを調べればよいのである。もしそうであれば両者の葉緑体は共通の祖先を持ち，上に述べた遺伝子の置き換わりが両者の共通祖先において起こったことになる。逆に，他の植物や藻類と同じようにGapA/Bファミリーの中に位置するのであれば，アピコンプレクサ類と渦鞭毛藻類の葉緑体はそれぞれ独立に獲得され，互いに異なる歴史を持つことになる。

これを明らかにするため，アピコンプレクサ類と不等毛藻類（紅藻由来の葉緑体を持ち，アルベオラータの姉妹群とされる)から葉緑体および細胞質GAPDHの遺伝子配列が，繊毛虫類から細胞質GAPDH遺伝子の配列がそれぞれ決定された。系統解析の結果，得られた全ての系統樹（例えば図１）で，アピコンプレクサ類の葉緑体GAPDHがGapCファミリーの中に位置し，渦鞭毛藻の葉緑体GAPDH配列を含む確率的に高く支持される系列の中に入ることが示された。またこの系列には不等毛藻類およびクリプト藻類の葉緑体GAPDHの配列も含まれ，これらの生物群の葉緑体が全て共通の進化史をもつことも示唆された。さらに，この葉緑体GAPDHの枝は，アピコンプレクサ，渦鞭毛藻，不等毛藻，繊毛虫の細胞質GAPDH遺伝子で形成される枝と常に姉妹関係となることが示された。この細胞質GapCと葉緑体GapCの関係は，ちょうど上で述べたホスト-共生者間でのタンパク質の置き換わりから期待される結果である。GapCファミリーに属する葉緑体GAPDHの枝が確率的に高く支持されること，

アルベオラータと不等毛藻類が近縁であること（多くの独立した分子系統解析に基づく）を考えると，今回のGAPDHの解析結果は，アピコンプレクサ類，渦鞭毛藻類，不等毛藻類，そしておそらくクリプト藻類の葉緑体が全て一つの起源から進化したことを示していると考えられる（図２）[6]。

これらの結果は，アピコンプレクサ類の葉緑体の起源についての２つの疑問を解消してくれる。まず第一に，少なくともアピコンプレクサ類と渦鞭毛藻類の葉緑体は相同である。そしてそれらの獲得は非常に古く，不等毛藻やおそらくクリプト藻の分岐以前であるらしい。第二に，アピコンプレクサ類の葉緑体GAPDHの配列が，紅藻由来の葉緑体を持つ他の生物の配列と単系統の枝を形成しそれが確率的に高く支持されることから，アピコプラストの起源も緑藻ではなく明らかに紅藻であると言える。

もう一つの興味深い点は繊毛虫の進化についてである。アピコンプレクサ類，渦鞭毛藻類，不等毛藻類，クリプト藻類の葉緑体が単一起源であることは，同時に繊毛虫の祖先が葉緑体を持っていたことも意味する。繊毛虫がアピコンプレクサ類のように葉緑体由来の痕跡的なオルガネラを持っているのかどうか，また葉緑体由来の遺伝子がどこかに存在するのかどうかは，今後の興味深い課題である。

参考文献

(1) McFadden, G. I., Reith M. E., Munholland, J. & Lang-Unnasch N. Nature 381: 482 (1996).

(2) Waller, R. F., Keeling, P. J., Donald, R. G., Striepen, B., Handman, E., Lang-Unnasch, N., Cowman, A. F., Besra, G. S., Roos, D. S. & McFadden, G. I. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95: 12352-12357 (1998).

(3) McFadden, G. I. J. Eukaryot. Microbiol. 46: 339-346 (1999).

(4) Fagan, T., Hastings, J. W.& Morse, D. J. Mol. Evol. 47: 633-639 (1998).

(5) Meyer-Gauen, G., Schnarrenberger, C., Cerff, R. & Martin, W. Plant Mol. Biol. 26: 1155-1166 (1994).

(6) Fast, N. M., Kissinger, J. C., Roos, D. S. & Keeling, P. J. Mol. Biol. Evol. 18: 418-426 (2001).

（カナダ・ブリティシュコロンビア大学）