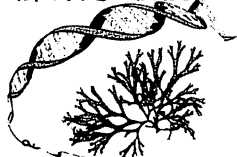


藻類学最前線



本多 大輔：全真核生物における藻類の位置づけ

1980年代から急速に広まった分子系統学的手法によって、生物の進化の道筋がようやく明らかになってきた。また同時期に広まったPCRの手法によって、少量のサンプルから容易にDNA配列を決定できるようになり、多様な生物を対象にすることが困難ではなくなった。特にリボソームRNA遺伝子は適当な間隔で保存的な配列を含んでいることから、系統的に離れた生物に対しても同じプライマー配列を用いることが可能なこともあって、非常に多くの配列データが蓄積されてきており、その勢いは未だとどまるところを知らない状況である。実際、原核生物では16SリボソームRNA遺伝子配列の相同性やGC率が分類基準にも導入され、真核生物でも18SリボソームRNA遺伝子の分子系統解析の結果が分類に反映されているなど、その知見は生物全体の系統の隅々までに及んでいると言ってしまう過言ではない。しかし、あらためてリボソームRNA遺伝子の分子系統樹を見てみると、真核生物では界や主要な門に属する生物が単系統群を形成することは示せても、それらの高次分類群の分岐順については明確な結論が導けない状況にある。これは同時期に適応放散したことを樹冠の枝振りに例えて、クラウン生物群⁽¹⁾と呼んでいることにも現れている。この現象は変化の速い領域での多重置換の蓄積や、タンパク・コード遺伝子と比べて正確なアラインメントが困難といったリボソームRNA遺伝子の解析限界を示すものとも言える。

この問題に対応するため、複数の遺伝子を合わせて解析する手法がとられるようになってきた。中でも以下のタンパク・コード遺伝子は、比較的進化速度が遅く置換が飽和していないことが期待されること、系統ごとの進化速度が極端には異なること、系統ごとに見られる塩基組成の不均一性が少ないことなどの理由から取り扱われることが多い：cytosolic 70-kD heat shock protein (HSP70-cy), tubulin alpha subunit (a-tubulin), tubulin beta subunit (b-tubulin), actin, vacuolar ATPase (V/A-ATPase), elongation factor-1a (EF-1a), elongation factor -2 (EF-2), RNA polymerase II largest subunit (RPB1)。図1はBaldaufら⁽²⁾が2000年にScience誌に発表したactin, a-tubulin, b-tubulin, EF-1aに基づく系統樹を改変したものである。それぞれの内部の枝に示された1から18までの番号は、表1のノード番号に対応しており、これら18個のノードで括られるグループの単系統性は上記の4遺伝子を合わせて解析することで支持された。一方、いくつかのノードは番号が付けられていないが、これは4遺伝子によってあまり支持されなかったことを示している。

この系統樹では真核生物は少なくとも以下の7大系統群か

ら構成されることが示されている。

1) Opisthokonta 系統群：微孢子虫類を含む菌界および動物界の生物から構成される大系統群。この呼称は、opistho-が「後部の」、kontaが「糸・鞭毛」を意味し、鞭毛を細胞の後方で運動させる精子、遊走細胞の特徴から名付けられた⁽³⁾。

2) Amoebozoa 系統群：タマホコリカビ類、ホコリカビ類といったいわゆる動菌類、Amoebaを含む葉状根足虫類、ミトコンドリアを欠くEntamoebaの生物などが含まれる。

3) Plantae 系統群：陸上植物類と緑藻類を合わせた緑色植物類に、紅藻類、灰色植物類が加わったグループである。葉緑体が2重の包膜をもつことでまとめられる。光合成色素がクロロフィルa+bである緑色植物とクロロフィルaとフィコビルタンパクである紅藻、灰色植物では差が見られることや、緑色植物と灰色植物の鞭毛装置には多層構造体が見られるものがあるのに対し、紅藻では鞭毛装置そのものが見られないばかりか、分裂時の中心子さえも現れないなどの類似点、相違点からこれらが近縁かどうかについては従来は決着がついていなかったが、この系統樹ではこれらの単系統性が支持されている。またこのことは、シアノバクテリアと真核生物の共生による葉緑体の成立は1回しかなかったとする考え方⁽⁴⁾と矛盾しない。

4) Heterokonta 系統群 (= stramenopile 系統群)：卵菌類と褐藻類で比較できるDNA配列データが報告されているに過ぎないが、これらは良くまとまった単系統群であることが示されている。Cavalier-Smith⁽⁵⁾はHeterokonta系統群にクリプト藻類とハプト藻類を加えて、クロミスタ界 (Kingdom

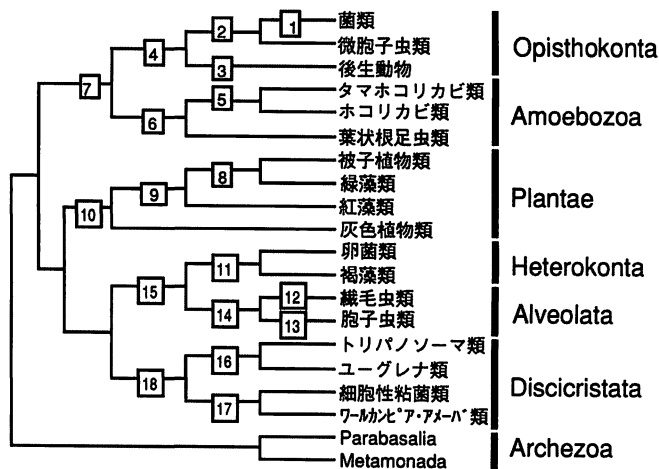


図1 Baldaufら⁽²⁾が示した分子系統樹を改変したものの。各ノードの数字は表1に示したノードに対応している。

表1 図1の各ノードの支持・不支持を分子種別に示したもの(Baldaufら⁽²⁾の改変)。

a: リボソームRNA遺伝子, b: Baldaufら⁽²⁾では解析に使用しなかったタンパク・コード遺伝子, c: Baldaufら⁽²⁾で解析を行ったタンパク・コード遺伝子, d: cの4つの遺伝子を合わせて解析したもの。

○: 支持についてのブートストラップ確率 (BP) が70%以上, △: 支持のBPが70%以下, /: 不支持のBPが70%以下, ×: 不支持のBPが70%以上。

nodes	genes											
	a			b				c			d	
	SSU rRNA	LSU rRNA	LSU + SSU	EF-2	V/A-ATPase	HSP70-cy	RPB1	actin	α-tubulin	β-tubulin	EF-1α	combined
1	○	○	○	△	○	○	○	○	/	/	○	○
2	×	×	×	△			○	○	○	○	×	○
3	△	○	○	△	○	○	○	△	○	○	○	○
4	○	/	/	○	/	/	△	○	○	○	○	○
5	×	×	×					△	/	○	○	○
6	○							○				○
7	×	×	×	/		△	/	△	/	/	△	○
8	○		○	○	○	○		○	/	○		○
9	/	/	/	○	△	×	/	△	/	×	/	○
10	/					△		△	/	×		△
11	○		○					○		○		○
12	○		○	△		○		×	△	/	/	○
13	○	○	○	△		○		○	○	○	○	○
14	○	○	○	○		○		×	△	○	/	○
15	△	/	/	/		○		×	/	△		○
16	○	/	○	○				△	△	×	○	○
17									○			○
18	×							×	△	△	/	○

Chromista) を提唱しており、葉緑体が核の外膜から連続する粗面小胞体の中に位置して計4重の包膜をもつことでまとめられる。しかしクロミスタ界の単系統性については、リボソームRNA遺伝子などの分子系統樹では基本的に支持されないことから疑問視されることが多い。今回の系統樹構築に用いた遺伝子のDNA配列データが得られれば、上記の問題に対する結論が得られるかもしれない。

5) Alveolata 系統群: マラリア原虫を含む胞子虫類と繊毛虫類に、この系統樹では登場しないが渦鞭毛藻類が加わった系統群である。細胞膜のすぐ内側にアルベオールと呼ばれる袋状の裏打ち構造があることを共通の形質としてもつ。渦鞭毛藻類が葉緑体をもつことと、胞子虫類にも葉緑体が光合成能を失って矮小化したと思われる35kbの環状DNAを含む包膜構造があることから、Alveolata 系統群は分岐した初期に Plantae 系統群の生物と真核生物-真核生物間共生が成立していたとする考えがある⁽⁶⁾。

さらに Heterokonta 系統群と Alveolata 系統群が単系統群を

形成することが示唆された。表1のノード15の列に示されているように、それぞれの遺伝子を単独に扱って解析すると両者の単系統性はあまり支持されないが、遺伝子をまとめて解析することにより強く単系統性が支持された。また Arisue ら⁽⁷⁾は、Heterokonta 系統群の初期に分岐したと思われる葉緑体を持たない *Blastocystis hominis* について同様の遺伝子群を解析し、このデータを付加すると、Heterokonta 系統群と Alveolata 系統群の単系統性がより強く示唆されたとする結果を報告している。Cavalier-Smith⁽⁸⁾は Heterokonta 系統群と Alveolata 系統群を合わせた大系統群に chromalveolates という呼称を与えている。

6) Discicristata 系統群: ユーグレナ類, トリパノソーマ類, 細胞性粘菌類などが含まれる系統群。ミトコンドリアのクリステが平らで基部がくびれることで円盤状となる共通の形質をもち、この呼称の由来にもなっている。図1の系統樹には現れないが、Discicristata 系統群の姉妹群であることが期待される Cercozoa 類にはクロララクニオン藻類が属する(図2)。

7) Archezoa 系統群: ミトコンドリアを欠く Metamonada 類, ミトコンドリアの代わりにヒドロゲノソームをもつ Parabasalia 類から構成される系統群で、真核生物の中では最初に分岐する系統樹が得られることが多いので、ここでは外群として位置づけられている。

真核藻類は非常に多様な形態をもち、その色素組成など生理学的な特徴も多様であることから、少なくとも9つの分類群として認識されており、葉緑体を獲得するための細胞内共生が分類群の数だけ何度も起こったことで理解する考えがある。一方で今回の4遺伝子からの系統樹を基にして真核藻類の系統的分布を考えると、緑色植物/紅藻/灰色植物, chromalveolates, Discicristata / Cercozoa, の大きな3つの系統群としてまとまってくることがわかる。その上で共生のイベントの回数を予測した場合、緑色植物/紅藻/灰色植物の系統の初期に一次共生が成立し、他の2つの系統で二次共生が別個に計2回が起こったと考えることが最節約的な解となる(図2)。

まだまだこのような調査がなされた生物数が少ないこと、複数の遺伝子の配列データを合わせて解析する方法が正しい系統関係を推定できるかどうかにも疑問の余地があることなど、今後のデータ蓄積によってようやく明確になっていくことも多いと思われるが、真核生物全体における藻類の系統学的概念が改めて構築されようとしている時に居合わせているように思う。そしてその新たな概念は真核生物の多様性の理解をもたらすだけでなく、材料としての藻類という観点からも、研究対象とする生物の選択に対し有効に働くと期待できる。

参考文献

- (1) Knoll AH 1992. Science 256: 622-627.
- (2) Baldauf SL, Roger AJ, Wenk-Siefert I, Doolittle WF 2000. Science 290: 972-977.
- (3) Cavalier-Smith T 1987. In Evolutionary Biology of the Fungi (eds Rayner ADM, Brasier CM, Moore DM), Cambridge, Cambridge Univ. Press,

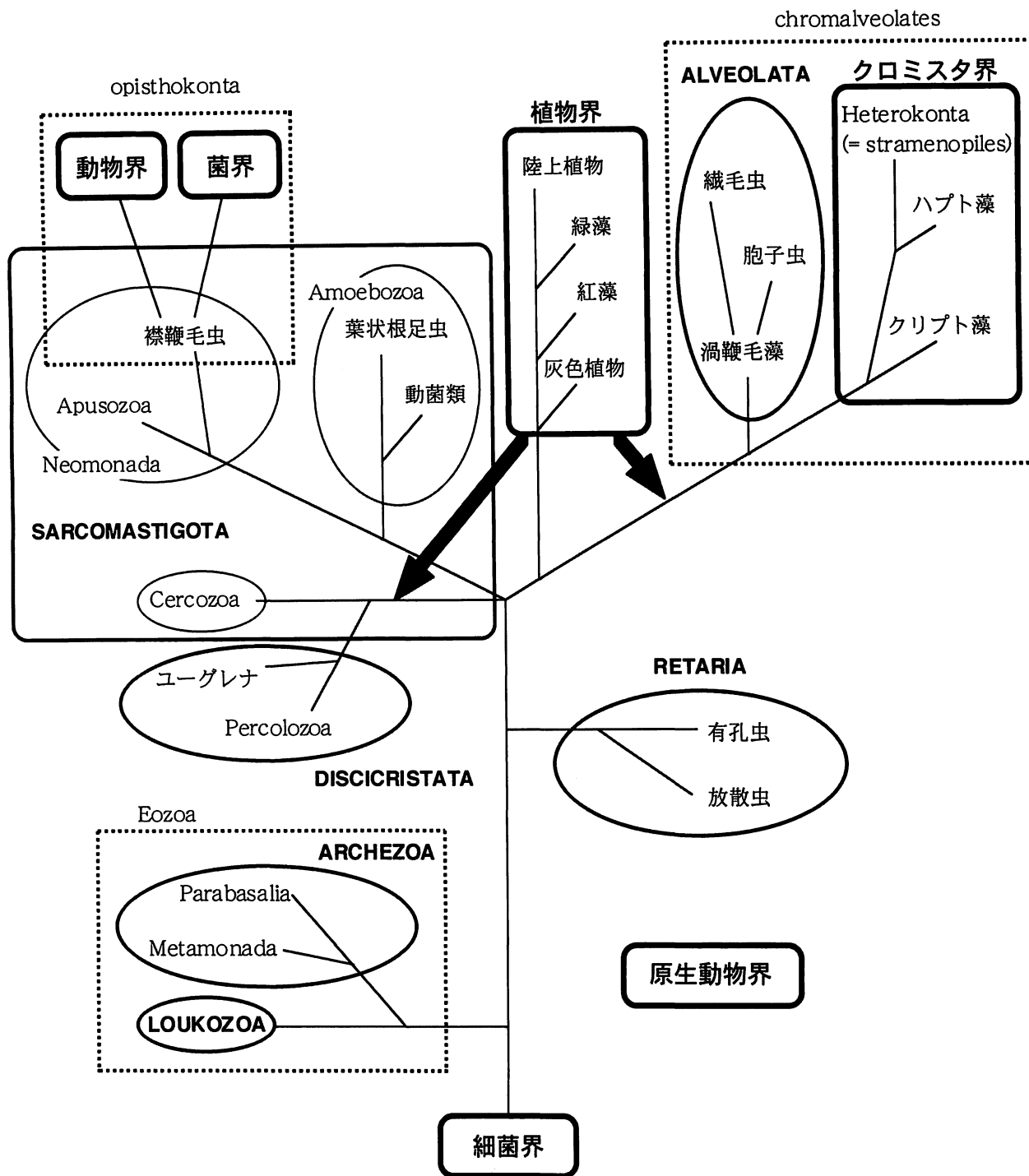


図2 Cavalier-Smith⁽⁸⁾が示した生物全体の系統関係に関するスキームを改変したもの。原生動物の多系統性、界や門の範疇を越えた大系統群として opisthokonta や chromalveolata の存在が表現されている。太い矢印は予想される二次共生による葉緑体の獲得を示している。すべてを大文字のアルファベットで示した分類名は、Cavalier-Smith⁽⁸⁾が提唱する原生動物界内に属する6つの下界 (infrakingdom) である。

pp. 339-353.

(4) Reith M 1995. Ann. Rev. Pl. Physiol. Mol. Biol. 46: 549-575.

(5) Cavalier-Smith T 1986. Progress in Phycological Research 4: 309-347.

(6) Shler S 1997. Science 275: 1485-1489.

(7) Arisue N, Hashimoto T, Yoshikawa H, Nakamura Y, Nakamura G, Nakamura F, Yano T, Hasegawa M 2002. J. Eukaryot. Microbiol. 49: 43-54.

(8) Cavalier-Smith T 2000. In The Flagellates. Unity, Diversity and Evolution (eds Leadbeater BSC, Green JC), London, Taylor & Francis, pp. 361-390.

(甲南大・理工; dhonda@konan-u.ac.jp)