

藻類学最前線



富谷朗子：ポストゲノム時代に入ったシアノバクテリア研究

シアノバクテリアはラン（藍）藻、ラン色細菌などとも呼ばれ、地球上に最初に現れた酸素発生型光合成を行う原核生物である。1970年にMargulisによって提案された共生説では、(真核)藻類および陸上植物の葉緑体は、非光合成真核生物に細胞内共生していたシアノバクテリアに由来するとされた。現在ではこの説は広く支持されるようになり、さらに、藻類および植物のすべての葉緑体は単系統であると考えられるようになった⁽¹⁾。シアノバクテリアは、光合成生物全体の進化史を考える上で重要な生物である。

1996年、光合成生物のゲノム解析としては世界に先駆けて、かずさDNA研究所が単細胞性シアノバクテリアの1種、*Synechocystis* sp. PCC 6803株の全ゲノム配列を公開した⁽²⁾。これによって、光合成生物の機能や系統進化もゲノムレベルで研究が行われる時代になった。現在までに、かずさDNA研究所やアメリカのJoint Genome Instituteなどにより、解析中のものも含めて約15種のシアノバクテリアでゲノムプロジェクトが行われた。主なものをまとめたのが表1である。表1中のサブセクションは、シアノバクテリアの中での分類群を示す。シアノバクテリアは形態的特徴に基づいてサブセクション(subsection) IからVの5つに分類されている^(3, 4)。このうち、サブセクション I と II は単細胞性、残る III から V は糸状性のシアノバクテリアである。糸状性の3つのグループはさらに、糸状体が栄養細胞のみからなる III と、環

境条件の変化により栄養細胞が異質細胞に分化するIVとVに分けられる。表に挙げたものの他にも、異なる環境から単離された*Prochlorococcus*の株や、サブセクションIIIに属する*Trichodesmium*でも解析が進められている。

ゲノムプロジェクトの対象となったシアノバクテリアは、従来から実験生物として遺伝学的手法が開発され、分子生物学的な知見の蓄積がある種(*Synechocystis*, *Anabaena*)の他、野外で生態学的な重要性が認識されているもの(*Prochlorococcus*, *Trichodesmium*)や、系統的に重要な位置にあるもの(*Gloeobacter*; シアノバクテリアの系統樹の根元に位置する)、特殊な環境に生息するもの(*Thermosynechococcus*; 高温水中に生息)などである。

では、ゲノム情報が入手可能になってシアノバクテリア研究はどのように変化したのだろうか? まず、個々の遺伝子の解析の段階から、生体機能を制御する遺伝子を網羅的に解析できるようになったことが挙げられる。例えば、*Synechocystis* sp. PCC 6803株では、この生物の持つ約3000個の遺伝子の断片をガラススライド上に高密度に固定したマイクロアレイ(DNAチップ)が製品として販売されている。これを利用して光環境や低温、塩ストレスなど、環境条件の変化に応答する遺伝子群が検出された。*Synechocystis* sp. PCC 6803株の場合、約半数が既知の遺伝子と相同性を持たないものや、機能が未知の遺伝子の相同遺伝子である。マイクロ

表1. 主なシアノバクテリアのゲノムプロジェクト.

生物	サブセクション	発表機関, 発行年	ゲノムサイズ (Mbp)	ORF 数
<i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803	I	Kazusa, 1996	3.57	3,215
<i>Gloeobacter violaceus</i> PCC 7421	I	Kazusa, 2003	4.66	4,430
<i>Thermosynechococcus elongatus</i> BP-1	I	Kazusa, 2002	2.59	2,475
<i>Prochlorococcus marinus</i> SS120	I	Genoscope, 2003	1.75	1,884
<i>Prochlorococcus marinus</i> MED 4	I	JGI, 2003	1.66	1,716
<i>Prochlorococcus marinus</i> MIT 9313	I	JGI, 2003	2.41	2,275
<i>Synechococcus</i> sp. WH 8102	I	JGI, 2003	2.43	2,526
<i>Anabaena (Nostoc)</i> sp. PCC 7120	IV	Kazusa, 2001	6.41	5,368
<i>Nostoc punctiforme</i> ATCC 29133	IV	JGI, 2003	7.54	7,432

レイのようなゲノムレベルでの解析技術は、大量の未知遺伝子の機能を推定する上で非常に強力な手段である。

また、ゲノムレベルで生物を比較する研究も可能になり、例えば、Sato⁽⁵⁾は、*Synechocystis* sp. PCC 6803, *Anabaena* sp. PCC7120, *Nostoc punctiforme*, *Prochlorococcus marinus* MED4, MIT9313, さらに *Synechococcus* sp. WH8102 の6株のシアノバクテリアのゲノム情報と、大腸菌や枯草菌などのバクテリア、菌類の酵母、高等植物のシロイヌナズナのゲノム情報を比較することで、シアノバクテリアに共通の遺伝子群や、特定の形質を持つシアノバクテリアを特徴づける遺伝子群を推定している。これによると、例えば、*Synechocystis*, *Anabaena*, *Nostoc*は1343個の遺伝子群を共有する。また、ともにサブセクションIVに属する *Anabaena*, *Nostoc*のみに共通の遺伝子群は827個あるのに対し、*Synechocystis*と *Anabaena*, *Synechocystis*と *Nostoc*のみに共通の遺伝子群はそれぞれ67個、71個に過ぎない。さらに面白いことに *Synechocystis*, *Anabaena*, *Nostoc*それぞれに特有の遺伝子群は512, 834, 1474個もあり、多くの種特異的な遺伝子群が存在することが明らかになった。シアノバクテリアに共通な遺伝子セットの情報は、ゲノムレベルでの系統解析を行う際に有用であろう。また、ある形質を共有する生物に共通の遺伝子群（例えば *Anabaena*, *Nostoc*のみに共通の遺伝子群827個）は、その特定の形質（例えば異質細胞形成など）を支配する遺伝子群である可能性が高く、シアノバクテリアの分子生物学的研究を大きく前進させることが期待される。一方で、種特異的な遺伝子群がどのような機能を果たし、どのように進化してきたかは興味の持たれるところである。

ゲノム解析の流れは、(真核)藻類の研究にも及んでいる。Martinらは、シアノバクテリア3種のゲノム情報を15種の葉緑体ゲノムと高等植物の核ゲノムと比較・解析し、葉緑体ゲノム遺伝子の進化過程や葉緑体の系統進化の解明を試みている⁽⁶⁾。さらに2004年には、紅藻 *Cyanidioschyzon merolae*の核ゲノムが決定された。これによって初めて一つの藻類の持つ核、ミトコンドリア、葉緑体のすべてのゲノム配列情報が明らかになった⁽⁷⁾。

今後、様々な藻類で全ゲノム解読が進めば、現在の多様な藻類の進化やそのメカニズムを解明する大きな手がかりとなることが期待される。そして、ゲノム情報から得られる大量のデータに溺れずに活用するには、形態学や分類学、生理学、生態学といった知識や手法がこれまで以上に必要になることだろう。

参考文献

- (1) Delwiche, C.F. & Palmer, J.D. 1997. Plastid origin and secondary symbiosis. p.53-86. In: Bhattacharya, D. (ed.) *Origins of the Algae and Their Plastids*. Springer-Verlog, Wien.
- (2) Kaneko, T. et al. 1996. *DNA Res.* 3: 109-136.
- (3) Rippka, R., Deruelles, J., Waterbury, J.B., Herdman, M. & Stanier, R.Y. 1979. *J. Gen. Microbiol.* 111: 1-61.
- (4) Castenholz, R.W. 2001. Phylum BX. Cyanobacteria. p. 474-487. In: Boone, D.R. & Castenholz, R.W. (eds.) *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, Vol.1 (2nd ed.)*. Springer-Verlag, New York.
- (5) Sato, N. 2002. *Genome Inform.* 13: 173-182.
- (6) Martin, W. et al. 2002. *Proc. Natl. Acad. USA* 99: 12246-12251.
- (7) Matsuzaki, M. et al. 2004. *Nature* 428: 653-657.

(独立行政法人海洋研究開発機構 地球内部変動研究センター)