

藻類学最前線



矢吹彬憲・松本拓也：クリプト藻類・ハプト藻類間の姉妹群関係とクロムアルベオラータ仮説

クロムアルベオラータ仮説では、①クロロフィル c タイプ葉緑体を持つ光合成真核生物群は単系統であり、②その共通祖先に、光合成真核生物（紅藻類）が一回細胞内共生することにより現存のクロロフィル c タイプ葉緑体が誕生した、と考えられている。この仮説が正しいか否かについては、現在活発な議論が行われているが、最近連結遺伝子データ解析からクロムアルベオラータ仮説に関連する新しい知見が得られた。本稿では、その知見の解説と、そこから浮きぼりとなったクロムアルベオラータ仮説の問題点等を議論する。

クロムアルベオラータ仮説(Cavalier-Smith 1999, 2002)は、Cavalier-Smithが提唱したクロミスタ仮説から端を発している。Cavalier-Smithは、細胞内共生した光合成真核生物がオルガネラ（葉緑体）化するには宿主・共生細胞ともに細胞構造・ゲノム構造の劇的な変化が伴うため、進化上頻繁に起こるイベントではないと考えた。従って、不等毛藻類、クリプト藻類、ハプト藻類は共通して紅藻類を起源とするクロロフィル c タイプ葉緑体をもつことから、これら3生物群は単系統であり、その共通祖先で細胞内共生した紅藻類の葉緑体化が一度起こったと主張した。その後、同じくクロロフィル c タイプ葉緑体を持つ渦鞭毛藻類をふくむアルベオラータ類、不等毛藻類、クリプト藻類、ハプト藻類の単系統性を主張するクロムアルベオラータ仮説へと至っている。実際、葉緑体遺伝子による系統解析では、クロムアルベオラータ生物群のクロロフィル c タイプ葉緑体は単系統となる（例えば Sanchez-Puerta *et al.* 2007）。なお、クロムアルベオラータ生物群には、繊毛虫類（アルベオラータ類）や卵菌類（不等毛藻類）などの葉緑体を持たない生物が含まれるが、これらの生物は2次的に葉緑体を喪失したと解釈されている。

葉緑体遺伝子の系統解析結果以外に、クロムアルベオラータ仮説を（間接的にではあるが）強く支持する分子データも存在する（Fast *et al.* 2001, Patron *et al.* 2004, Harper & Keeling 2003, Petersen *et al.* 2006）。その中でも、クロムアルベオラータ仮説を最も強力に支持すると考えられているのは glycerolaldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) 遺伝子データである（Fast *et al.* 2001, Harper & Keeling 2003）。一般に光合成真核生物には細胞質型と葉緑体型 GAPDH 遺伝子が存在する。一次植物（緑藻類や紅藻類）の葉緑体型 GAPDH (GapA/B) は明らかにシアノバクテリア起源であり、従って系統解析では細胞質型 GAPDH (GapC) とは近縁にならない。しかし、紅藻由来クロロフィル c タイプ葉緑体をもつ不等毛藻類、クリプト藻類、ハプト藻類、渦鞭毛藻類（およびアピコンプレクサ類トキソプラズマ）の葉緑体型 GAPDH はシアノバクテリアのものとは近縁ではなく、

GapC と近縁になる。そして、これらの“葉緑体型 GapC”遺伝子は強い単系統性を示す。この系統解析結果は、クロロフィル c タイプ葉緑体をもつ生物群は単系統群であり、それらの光合成性祖先細胞の核ゲノム中で GapC 遺伝子が重複した後、その1コピーが葉緑体型へと分化したと解釈できる。

このように葉緑体型 GAPDH に関する分子データ、葉緑体遺伝子による分子系統解析ではクロムアルベオラータ仮説が支持されるが、保存性の高い核コード遺伝子による系統解析では、クロムアルベオラータ生物群宿主細胞の単系統性は支持されていない（例えば Harper *et al.* 2004）。クロムアルベオラータ仮説の検証をふくめ、真核生物の大グループ間の系統関係を解明するためには、単一遺伝子配列だけを解析するのではなく、複数遺伝子の情報を連結・統合した大規模系統解析が有効である。現在多様な真核生物のゲノムプロジェクトや EST プロジェクトからの大量遺伝子配列が入手可能となり、巨大連結データを用いた大規模な真核生物系統解析が報告され始めている。

Patron *et al.* (2007) は、クロムアルベオラータの全4サブグループを含む主要な真核生物間の系統関係を明らかにすることを目的として、最大102個の核コード遺伝子データを連結・統合し、最尤法により解析した。その結果、クロムアルベオラータのサブグループのうちクリプト藻類とハプト藻類が強い支持のもと単系統群を形成することが明らかになった（図1）。原論文では、連結データを concatenate (linked) モデルと separate (unlinked) モデルで解析しているが、クリプト藻類とハプト藻類の単系統性は一貫して強く支持されている。連結データ解析における2つのモデルについては、藻類前号に掲載された総説（坂口 2007, 稲垣 2007）を参照してほしい。他のクロムアルベオラータのサブグループである不等毛藻類とアルベオラータ類は、これまでの系統解析結果と同様に単系統となったが、解析に含まれる4つのクロムアルベオラータサブグループの単系統クレードが、最尤系統樹中に復元されることはなかった。しかし、Patron *et al.* (2007) の解析結果はクロムアルベオラータ仮説を有意に否定するものでもなく、その仮説の是非については今後の慎重な検証が必要である。興味深いことに、Hackett *et al.* (2007) による16個の核コード遺伝子データの連結解析でもクリプト藻類とハプト藻類の単系統性が報告されている。彼らの連結データはリザリア（クロララクニオン藻類と有孔虫類）を含んでいるが、驚くべき事にクロムアルベオラータの4つのサブグループの単系統クレード内にリザリアが含まれた。この解析結果をもとに、Hackett らはリザリア+クロムアルベオラータ中での葉緑体進化を議論しており、光合成真核生物の進化はこれ

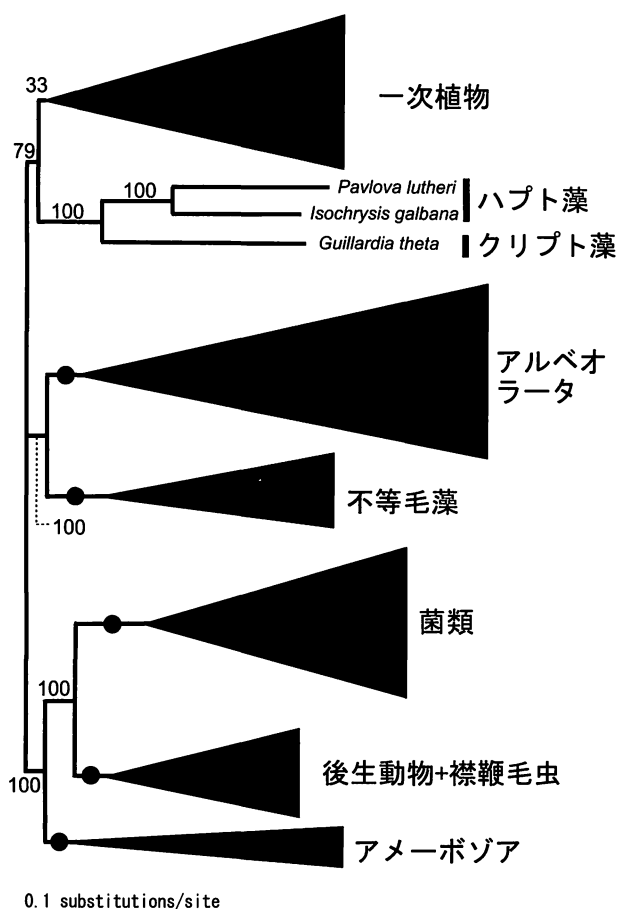


図1 102 遺伝子 (16,459 アミノ酸残基) の連結解析により復元された、クロムアルベオラータ全 4 サブグループを含む主要な真核生物 34 taxon の系統関係。ハプト藻類・クリプト藻類はブートストラップ値 100% で単系統群を形成。黒丸は、ブートストラップ値 95% 以上で支持された部分を示している。(Patron *et al.* 2007 をもとに作図)

までに推測されてきたものよりも複雑である可能性を示唆している。我々は、Hackett *et al.* (2007) で示唆されたクロムアルベオラータとリザリアとの系統関係が真実であるか否かを、今後別のデータセットを解析することにより検証すべきであると考えている。しかし、独立した 2 つの連結データ解析のいずれもクリプト藻類とハプト藻類の姉妹群関係を復元したことは注目に値する。クロムアルベオラータ仮説が正しいか否かは现阶段では不明であるが、少なくともクリプト藻類とハプト藻類が姉妹関係にある可能性は高い。

新たに推定されたクリプト藻類とハプト藻類間の姉妹群関係は、2 生物群の細胞進化に関しても興味深い知見をもたらした。クリプト藻類は、他のクロムアルベオラータのサブグループと比べ独自の形態的特徴を持っている。例えば、クリプト藻類は、細胞内共生により取り込んだ紅藻類の核の名残であるヌクレオモルフを保持している。また、クリプト藻類の葉緑体は、藍藻類、紅藻類、灰色藻類に見られる葉緑体タンパク質であるフィコビリントタンパク質を持っている。これらは葉緑体の原始的特徴であると考えられるため、クリプト藻類は

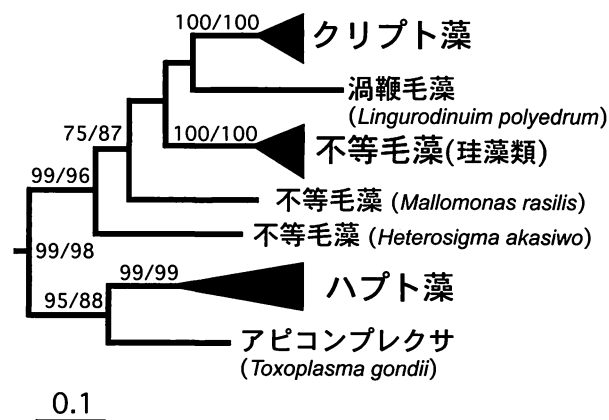


図2 葉緑体型 GapC 遺伝子に基づく系統関係。葉緑体型 GapC 遺伝子クレード内でクリプト藻類とハプト藻類は近縁性を示さない。また渦鞭毛藻類—トキソプラズマ間の姉妹群関係も復元されない。(Harper & Keeling 2003 をもとに作図)

クロムアルベオラータのメンバーの中で初期に分岐したサブグループであり、細胞内共生した光合成真核生物の特徴を色濃く残していると考えられてきた。しかし、クリプト藻類とハプト藻類とが真の姉妹群を形成するならば、ヌクレオモルフとフィコビリントタンパク質の消失は、クリプト藻類・ハプト藻類分岐後にハプト藻類に至る進化の過程で 1 回、アルベオラータ類・不等毛藻類に至る進化の過程で (最低) 1 回、合計 2 回以上起こったことになる。つまりクロムアルベオラータ仮説が正しいとしても、その葉緑体進化はこれまで考えられてきたものよりも複雑であると考えられる。

核コード遺伝子連結解析から推定されたクリプト藻類とハプト藻類の姉妹群関係と、葉緑体型 GapC 遺伝子からのクロムアルベオラータの系統関係を比較すると奇妙なことに気づく (図 2)。まず、葉緑体型 GapC 遺伝子の系統解析では、クリプト藻類とハプト藻類間の姉妹群関係は復元されない (図 2)。また、トキソプラズマ (アピコンプレクサ類) と渦鞭毛藻類との姉妹群関係も、葉緑体型 GapC 遺伝子に基づく解析では支持されない (図 2)。このような、核コード遺伝子連結解析から推定される系統関係と葉緑体型 GapC 遺伝子による系統関係の大きな食い違いをどのように解釈するかは、クロムアルベオラータ仮説の検証にきわめて重要な意味を持つ。クリプト藻類あるいはハプト藻類の葉緑体型 GapC 遺伝子は、種間を越えた遺伝子の水平移動により二次的に獲得されたため、核コード遺伝子連結系統樹と食い違っている可能性がある。これまでに細胞質型 GAPDH 遺伝子の水平移動は多数報告されており (例えば Stechmann *et al.* 2006)、葉緑体型 GAPDH 遺伝子の水平移動が存在しても意外ではない。クロムアルベオラータ生物群における葉緑体型 GapC 遺伝子が進化の過程で、遺伝子の水平移動の影響を完全に免れているかどうかは明確な答えはなく、今後の慎重な研究が必要である。

近年新たにクリプト藻類との近縁性を示す (あるいは示す

可能性のある) 新奇真核生物群, 即ちピコビリ藻類やカタブレファリス類等が報告されている。ピコビリ藻類はクリプト藻同様にフィコピリンタンパク質とヌクレオモルフ含む葉緑体を持ち, リボソーム RNA 遺伝子による系統解析ではサポートは低いもののクリプト藻類と近縁になる (Not *et al.* 2007)。また捕食性真核生物カタブレファリス類は, リボソーム RNA 遺伝子による解析によってクリプト藻類との姉妹群関係が支持されている (Okamoto & Inouye 2005)。今後, ①これらの2生物群は真にクリプト藻類と近縁なのか, ②ヌクレオモルフをふくむと考えられるピコビリ藻類の葉緑体はクリプト藻類の葉緑体と相同のものなのか, ③カタブレファリス類に葉緑体の痕跡は存在しないのか, などの検討が必要である。これまで知られているクロムアルベオラータ生物に加え, ピコビリ藻類・カタブレファリス類に関する知見の蓄積は, 今後のクロムアルベオラータ仮説の検証だけでなく, 真核生物全体の進化を解明するために不可欠であると考えられる。

引用文献

- Cavalier-Smith, T. 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: Euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryotic family tree. *J. Eukaryot. Microbiol.* 46: 347–366.
- Cavalier-Smith, T. 2002. Chloroplast evolution: secondary symbiogenesis and multiple losses. *Curr. Biol.* 12: R62–64.
- Fast, N. M., Kissinger, J. C., Roos, D. S. & 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.
- Hackett, J. D., Yoon, H. S., Li, S., Reyes-Prieto, A., Rummele, S. E. & Bhattacharya, D. 2007. Phylogenomic analysis supports the monophyly of cryptophytes and haptophytes and the association of rhizaria with chromalveolates. *Mol. Biol. Evol.* 24: 1702–1713.
- Harper, J. T. & Keeling, P. J. 2003. Nucleus-encoded, plastid-targeted glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) indicates a single origin for chromalveolate plastids. *Mol. Biol. Evol.* 20: 1730–1735.
- Harper, J. T., Waanders, E. & Keeling, P. J. 2004. On the monophyly of chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 55: 487–496.
- 稲垣祐司 2007. ロングブランチの誘惑—分子系統解析のダークサイド. *藻類* 55: 111–116.
- Not, F., Valentin, K., Romari, K., Lovejoy, C., Massana, R., Töbe, K., Vulot, D. & Medlin, L. K. 2007. Picobiliphytes: a marine picoplanktonic algal group with unknown affinities to other eukaryotes. *Science* 315: 253–255.
- Okamoto, N. & Inouye, I. 2005. The katablepharids are a distant sister group of the Cryptophyta: A proposal for Katablepharidophyta divisio nova/Kathablepharida phylum novum based on SSU rDNA and beta-tubulin phylogeny. *Protist* 156: 163–179.
- Patron, N. J., Rogers, M. B. & Keeling, P. J. 2004. Gene replacement of fructose-1,6-bisphosphate aldolase supports the hypothesis of a single photosynthetic ancestor of chromalveolates. *Eukaryot. Cell* 3: 1169–1175.
- Patron, N. J., Inagaki, Y. & Keeling, P. J. 2007. Multiple gene phylogenies support the monophyly of cryptomonad and haptophyte host lineages. *Curr. Biol.* 17: 887–891.
- Petersen, J., Teich, R., Cerff, R. 2006. A "green" phosphoribulokinase in complex algae with red plastids: evidence for a single secondary endosymbiosis leading to haptophytes, cryptophytes, heterokonts, and dinoflagellates. *J. Mol. Evol.* 62: 143–157.
- 坂口美亜子 2007. 複数遺伝子を用いた連結分子系統解析—有孔虫及び有中心粒太陽虫を例として. *藻類* 55: 117–120.
- Sanchez-Puerta, M. V., Bachvaroff, T. R. & Delwiche, C. F. 2007. Sorting wheat from chaff in multi-gene analyses of chlorophyll c-containing plastids. *Mol. Phylogenet. Evol.* 44: 885–897.
- Stechmann, A., Baumgartner, M., Silberman, J. D. & Roger, A. J. 2006. The glycolytic pathway of *Trimastix pyriformis* is an evolutionary mosaic. *BMC Evol. Biol.* 6: 101.