

藻類学最前線



神川龍馬：アピコンプレクサ類のアピコプラストと 渦鞭毛藻類の色素体のミッシングリング — 色を纏った寄生虫の親戚 —

アピコンプレクサ類は主に偏性寄生性の単細胞生物から構成される生物群であり、人間や家畜等に重大な健康被害をもたらすものも多く含まれる。多くのアピコンプレクサ類はアピコプラストと呼ばれる光合成機能を喪失した痕跡的色素体を有しており、それらは人間あるいは家畜に影響のない新規治療薬のターゲットとして注目を集めている。その一方で、アピコプラストの進化的起源についても多くの関心が寄せられてきた。これまでアピコンプレクサ類に最も近縁とされてきた葉緑体を持つ光合成生物は渦鞭毛藻類である。渦鞭毛藻類の色素体はクロロフィル *a* および *c* を有し、その起源は2次共生した紅藻であると考えられている。また、渦鞭毛藻類の進化の過程で初期に分岐した二枚貝寄生性単細胞生物 *Perkinsus marinus* (パーキンサス) や従属栄養性単細胞生物 *Oxyrrhis marina* (オキシリス) からは色素体の痕跡やその関連遺伝子が報告されており (Slamovitz & Keeling 2008, Matsuzaki *et al.* 2008), 少なくとも渦鞭毛藻類の共通祖先が色素体を有する光合成生物であった可能性は非常に高い。しかし *Cryptosporidium* (クリプトスポリジウム) や *Gregarina* (グレガリナ) といったアピコンプレクサ類の一部の系統では色素体の痕跡が発見されていない。アピコプラストゲノムは光合成関連遺伝子を欠いており、さらにアピコプラストと渦鞭毛藻類の葉緑体に由来する遺伝子は共に非常に速い進化速度を有するために、両オルガネラの進化的な関係を明確に示すことは困難であった。特にアピコプラストの起源に関しては緑藻説と紅藻説で意見が分かれており、論争が未だに続いている (稲垣 2004)。

そのような背景の中、Moore *et al.* (2008) は大きさ 5–9.5 μm の光合成性真核微生物をキクメイシ科サンゴから単離・株化することに成功した。その生物は、黄褐色の色素体を有しており、自由生活性または共生性であった。細胞表層下における特徴的な微細構造および管状クリステを持つミトコンドリアの特徴などからアルベオラータの一種であると考えられた。さらに本生物は、細胞分裂に伴い光合成性色素体が娘細胞に受け継がれることからアピコンプレクサ類や繊毛虫類とは異なっており、細胞表層直下にある構造、泡室 (cortical alveoli) の形状も渦鞭毛藻類のものとは異なっていた。そのため Moore *et al.* (2008) はアルベオラータに属する新門クロメラ門を設立し、新属新種 *Chromera velia* (クロメラ) として記載した。クロメラの色素体は4重膜で包まれており、緑藻由来の色素体には含まれないイソフコキサンチンの異性体を補助色素として有していたことから、その起源は紅藻由来の2次共生藻であると考えられた。

核コード LSU および SSU rRNA 遺伝子による系統解析お

よび樹形テストの結果、クロメラは確かに繊毛虫類、アピコンプレクサ類および渦鞭毛藻類から構成されるアルベオラータ系統群内から分岐した。非常に興味深いことに、クロメラは光合成性の渦鞭毛藻類ではなくアピコンプレクサ類により近縁であることが示唆された (図1A および B)。さらに、色素体コード SSU rRNA 遺伝子を用いた系統解析によって、アピコプラストとクロメラ色素体の単系統性が強く支持された (図1C)。そして、光化学系 II を構成する D1 タンパク質 (PsbA) のアミノ酸配列を用いた系統解析から、(ペリディニンを主要カロテノイドとして有する) 渦鞭毛藻類の葉緑体とクロメラの葉緑体の単系統性が示唆された (図1D)。これらの系統解析の結果を踏まえると、アピコプラストと渦鞭毛藻類の葉緑体は共通祖先を持ち、その起源は紅藻であると考えるのが妥当であろう。

アピコプラストと渦鞭毛藻色素体を結ぶミッシングリングが発見されたことで、クロメラ/アピコンプレクサ/渦鞭毛藻 (C/A/D) における色素体の進化について言及できるようになった。Moore *et al.* (2008) は、渦鞭毛藻類とクロメラの色素体の構造および遺伝子配列の特徴を比較し、(1) 渦鞭毛藻類から分岐した C/A 共通祖先において、色素体遺伝子上のコードン TGA がトリプトファンを指定するシステムを獲得し、そしてクロロフィル *c* を喪失したこと、(2) C/A/D グループの共通祖先の色素体は、4枚の包膜と3枚以上に重なったチラコイドラメラを持っていたこと、(3) アピコンプレクサ類の進化の過程において、コルボデラの根元とコクシディニウム/クリプトスポリジウム/グレガリナの根元で2回独立して光合成機能を喪失した可能性を提案している (図2)。ただし、(3) に関しては、アピコンプレクサの初期進化が完全に明らかにされていないので今後慎重に議論する必要があるだろう。

「紅藻由来の2次共生色素体を有する生物 (クリプト藻類、ハプト藻類、不等毛藻類、渦鞭毛藻類) は単系統であり、その共通祖先で紅藻の2次共生イベントは1回のみ起こった」とするクロムアルベオラータ仮説 (Cavalier-Smith 1999, 2002) が近年受け入れられつつある。その一方、クロムアルベオラータを構成する各藻類の系統において初期に分岐したと考えられる生物には色素体が存在する証拠がないこと、さらにはこれらの藻類間では色素体へのタンパク質輸送機構が異なることなどから異論もある (Bodół & Moszczyński 2006)。このクロムアルベオラータ仮説を強力に支持する分子データの一つがグリセルアルデヒド3リン酸脱水素酵素 (GAPDH) の系統樹である (Harper & Keeling 2003)。クロムアルベオラータを構成するメンバーの色素体 GAPDH 遺伝子は細胞質 GAPDH 遺伝子が重複して生じたと考えられてお

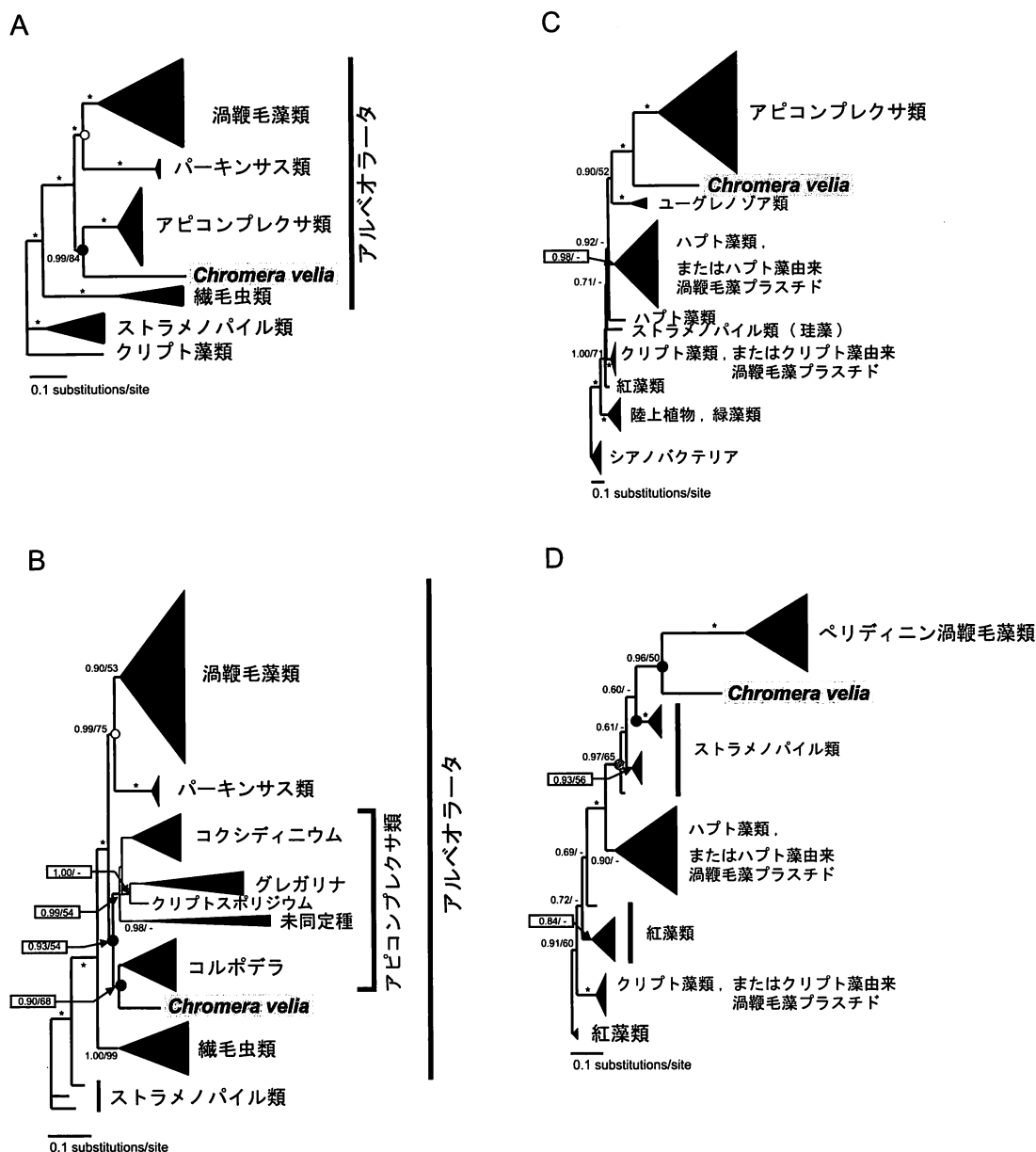


図1 核遺伝子および色素体遺伝子に基づく系統関係。A. 核 LSU rRNA 遺伝子(2,740 bp)によるベイズ法に基づく系統樹。B. 核 SSU rRNA 遺伝子 (1,285 bp) によるベイズ法に基づく系統樹。C. 色素体 SSU rRNA 遺伝子 (811 bp) によるベイズ法に基づく系統樹。D. PsbA タンパク質 (319 アミノ残基) によるベイズ法に基づく系統樹。各ノードの数値はベイズ法による事後確率 (左) および最尤法によるブートストラップ (右) を示す。星印はベイズ法による事後確率 0.99 以上かつ最尤法によるブートストラップ 90% 以上で支持された枝を示す。クロメラの位置に関して AU 検定, ノンパラメトリックブートストラップ法, ブートストラップ法, ベイズ法, KH 検定, SH 検定, WKH 検定, WSH 検定を行い, すべての樹形テスト ($p=0.05$) で棄却された位置を白丸で, すべての樹形テスト ($p=0.05$) で棄却されなかった位置を黒丸で, いずれかの樹形テストで棄却されなかった位置を灰色の円で示した。Moore *et al.* (2008) をもとに作図。

り, それらは GAPDH 系統樹において単系統を形成する。すなわちクロムアルベオラータの共通祖先で細胞質 GAPDH 遺伝子の重複と色素体標的化が起きたと解釈出来る。しかし色素体 GAPDH におけるクロムアルベオラータ生物間の関係はホストの系統関係を再現していない。色素体 GAPDH クレード内では, クリプト藻類とハプト藻類の姉妹群関係 (Patron *et al.* 2007), アピコンプレクサ類 (トキソプラズマ) と渦鞭毛藻類の近縁性ともに復元されていない (矢吹・松本 2007)。

そのかわりトキソプラズマは渦鞭毛藻類ではなくハプト藻類と単系統となっていた (Harper & Keeling 2003)。そのため, クロムアルベオラータ由来の色素体 GAPDH の進化には遺伝子の水平伝播というイベントが関与している可能性もある (Takishita *et al.* 2008)。アピコンプレクサ類と姉妹関係にあるクロメラの色素体 GAPDH が渦鞭毛藻類と単系統となるのか, それともトキソプラズマとともにハプト藻類と単系統となるのかを調べることで, トキソプラズマとハプト藻類の色素

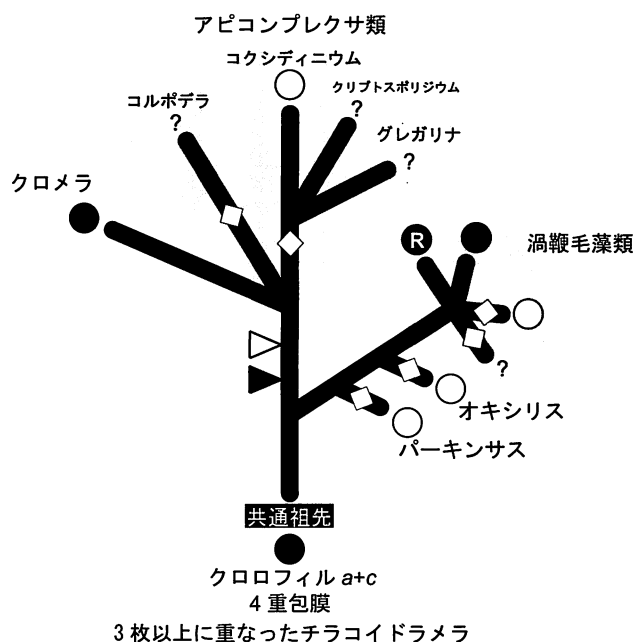


図2 クロメラ、アピコンプレクサ類、渦鞭毛藻類における色素体の進化。黒丸は光合成機能を有した色素体を、Rは3次共生を通じた色素体の交換を示す。白丸は光合成機能を失った色素体の痕跡、または色素体遺伝子の証拠を示す。？は色素体の痕跡や色素体遺伝子の証拠がないことを示す。ひし形、白矢頭、黒矢頭は光合成機能の喪失、クロロフィルcの喪失、TGA-Trpの獲得をそれぞれ示す。Moore *et al.* (2008) のデータに Slamovitz & Keeling (in press) のデータを加えて改定。

体 GAPDH の近縁性が遺伝子の水平伝播に起因するか否かについて明確な答えを見出せる可能性がある。さらにその結果として、GAPDH 系統樹が本当にクロムアルベオラータ仮説を強く支持するかどうか再検討を迫られるかもしれない。

アピコンプレクサ類では複数種においてゲノム解読がすでに終了しており、寄生性であるためかそのゲノム構造はかなり特殊であることが分かっている。自由生活性(または共生性)から寄生性への生存戦略の変化によって、どのようにゲノムが進化したかを推定する上で、クロメラのゲノム構造に関心がもたれる。

また、アルベオラータ内におけるミトコンドリアゲノム進化はかなり複雑であると考えられている。絨毛虫類のミトコンドリアゲノムの大きさは40 kb以上であるが、その一方アピコンプレクサ類では6-7 kbと縮小している。渦鞭毛藻類では23kb前後であろうと推定されているが、相同組み換えにより様々なゲノムが存在するため詳細はわかっていない。そのためアルベオラータ内のこれら3つのグループ間におけるミトコンドリア遺伝子の組成もかなり異なるが、最も興味深い

のはrRNA 遺伝子の構造である。絨毛虫類のrRNAは2断片に分割され、アピコンプレクサ類と渦鞭毛藻類のrRNAは100 bp程度に細かく分断されている(例えば Kamikawa *et al.* 2007)。そのほか、アピコプラストゲノムは35 kbの環状DNAであるのに対し、(ペリディニンを補助酵素として持つ)渦鞭毛藻類の色素体ゲノムは2-3 kbの環状DNAと極めて特殊な構造を有している(Zhang *et al.* 1999)。アルベオラータにおけるオルガネラゲノムの進化研究においてもクロメラのミトコンドリアおよび色素体ゲノムの情報は極めて重要である。今後のクロメラにおける研究展開が楽しみである。

引用文献

- Bodyl, A. & Moszczyński, K. 2006. Did the peridinin plastid evolve through tertiary endosymbiosis? A hypothesis. *Eur. J. Phycol.* 41: 435-448.
- 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.
- 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.
- 稲垣祐司 2004. アピコンプレクサの退化葉緑体は緑藻起源か? *藻類* 52: 165-168.
- Kamikawa, R., Inagaki, Y. & Sako, Y. 2007. Fragmentation of mitochondrial rRNA in the dinoflagellate *Alexandrium catenella* and the evolution of rRNA structure in alveolate mitochondria. *Protist* 158: 239-245.
- Matsumaki, M., Kuroiwa, H., Kuroiwa, T., Kita, K. & Nozaki, H. 2008. A cryptic algal group unveiled: A plastid biosynthesis pathway in the oyster parasite *Perkinsus marinus*. *Mol. Biol. Evol.*
- Moore, R. B., Obornik, M., Janouškovec, J., Chrudimsky, T., Vancová, M., Green, D. H., Wright S. W., Davies, N. W., Bolch, C. J. S., Heimann, K., Šlapeta, J., Hoegh-Guldberg, O., Logston Jr, J. M. & Carter, D. A. 2008. A photosynthetic alveolate closely related to apicomplexan parasites. *Nature* 451: 959-963.
- 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.
- Slamovitz, C. H. & Keeling, P. J. 2008. Plastid-derived genes in the non-photosynthetic alveolate *Oxyrrhis marina*. *Mol. Biol. Evol.*
- Takishita, K., Kawachi, M., Noël, M. H., Matsumoto, T., Kakizoe, N., Watanabe, M. M., Inouye, I., Ishida, K., Hashimoto, T. & Inagaki, Y. 2008. Origins of plastids and glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase genes in the green-colored dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum*. *Gene* 410: 26-36.
- 矢吹彬憲, 松本拓也 2007. クリプト藻類・ハプト藻類間の姉妹関係とクロムアルベオラータ仮説. *藻類* 55: 192-194.
- Zhang, Z., Green, B. R. & Cavalier-Smith, T. 1999. Single gene circles in dinoflagellates chloroplast genomes. *Nature* 400: 155-159.