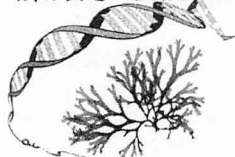


藻類学最前線



谷藤吾朗：珪藻類はかつてプラシノ藻類由来の色素体を持っていたのか？

シアノバクテリアを従属栄養性真核生物が取り込むことにより、さらにその1次共生生物（紅藻類，緑藻類）を別の従属栄養性真核生物が2次的，3次的に取り込むことによって色素体が獲得されたということは周知の通りである（Archibald 2009a）。現存の色素体ゲノムには，その起源生物であるシアノバクテリアゲノムに存在する遺伝子の1～3%度しか維持されておらず，残りは消失したか，endosymbiotic gene transfer (EGT) によって核ゲノムに移動したと考えられている（Martin & Herrmann 1998, Martin *et al.* 2002）。珪藻類の色素体の起源は紅藻類であるため，珪藻類の核ゲノムにはEGTによってもたらされた紅藻類由来遺伝子が豊富に保存されていることが予想されていた。しかし最近，珪藻類の核ゲノムには紅藻類より緑色植物に由来する遺伝子の方が圧倒的に多く存在するという報告がされた（Moustafa *et al.* 2009）。著者らは，これらの緑色植物由来遺伝子は，珪藻類が紅藻類由来色素体を獲得する以前にプラシノ藻類に由来する色素体を有していた名残ではないかと論じている。本稿ではこの興味深い報告について紹介したい。

Moustafa *et al.* (2009) は，すでに核ゲノムの解読が終了している珪藻類 *Phaeodactylum tricornutum* と *Thalassiosira pseudonana* の2種について，それぞれ2,423個と2,533個の光合成生物（紅藻類あるいは緑色植物）に由来すると思われる遺伝子を特定し，個々の遺伝子について分子系統解析を行い，その起源を推定した。その結果，驚くことに両種共に1,700個（70%）以上が色素体の起源である紅藻類ではなく，緑色植物に近縁であることが示された（図1）。これは珪藻類の全タンパク質遺伝子の実に16%にも上る割合である。系統解析の結果では，緑色植物由来と思われる約1,700個の遺伝子の内 *Phaeodactylum* で637個（36%），*Thalassiosira* で716個（41%）がプラシノ藻類に近縁であることが強く示された。もし緑色植物由来遺伝子が，細胞内共生が関与しないhorizontal gene transfer (HGT) によってもたらされたものなら，それらは複数の起源をもつはずである。しかし，緑色植物由来遺伝子の多くが特定の藻類（プラシノ藻類）に近縁であったことから，珪藻類はかつて紅藻類を取り込む以前にプラシノ藻類を細胞内共生させていた時期があり，これらの遺伝子はその時に珪藻類の核ゲノムに取り込まれたものではないかと著者らは推測している。

次に著者らは，緑色植物由来遺伝子が珪藻類の核ゲノムに取り込まれたタイミングについて考察している。紅藻類をその色素体の起源とする生物群にはストラメノパイル類，アルベオラータ類，ハプト藻類，クリプト藻類がある。これらの

生物群の共通祖先において1度だけ紅藻類の2次共生が起こり，葉緑体が獲得されたとするクロムアルベオラータ仮説が提唱されている（Cavalier-Smith 1999）。そこで著者らはこの仮説に注目し，他のクロムアルベオラータに属する原生生物のゲノムおよびESTデータを用い，それらに珪藻類から発見された緑色植物由来遺伝子（プラシノ藻類以外も含めて）が存在するかどうかを調べた。その結果，珪藻類の核ゲノムにコードされている約1,700個の緑色植物由来遺伝子のうち約1,500個（85%）の遺伝子を他のストラメノパイル類も共有していた。アルベオラータ類においては，アピコンプレクサ類で54–63個，渦鞭毛藻類で約150個，非光合成生物である繊毛虫類で約60個が見出された。さらに400個以上もの緑色植物由来遺伝子がハプト藻類である *Emiliania huxleyi* のゲノムから発見され，クリプト藻類では比較的小規模な

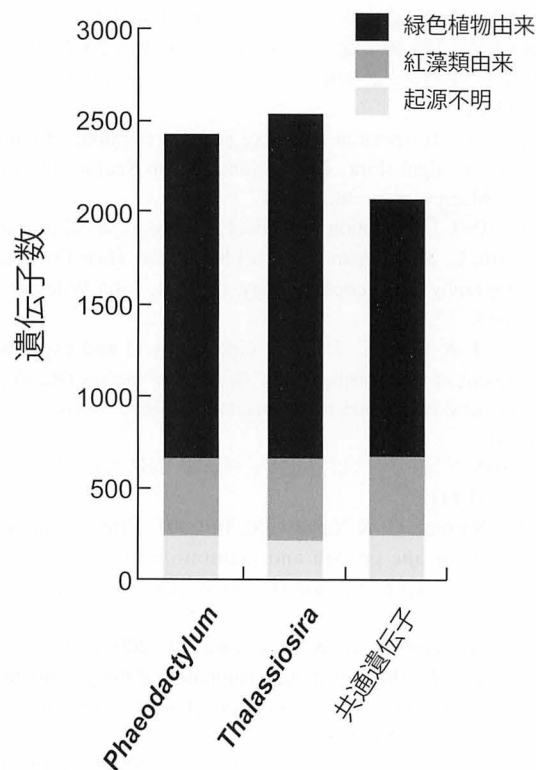


図1 珪藻類の核ゲノム中に存在する光合成生物由来遺伝子のうち，緑色植物あるいは紅藻類に由来する遺伝子，および起源不明な（緑色植物か紅藻類のどちらかに由来するが，そのどちらかが明確でない）遺伝子の数。グラフの縦軸の数字はそれぞれの由来遺伝子の実際の数を表す。“共通遺伝子”とは両方の珪藻種に共通して保存されている緑色植物由来遺伝子，紅藻類由来遺伝子，および珪藻両種に存在するが起源不明な遺伝子の数を示す。（Moustafa *et al.* 2009 を改変）

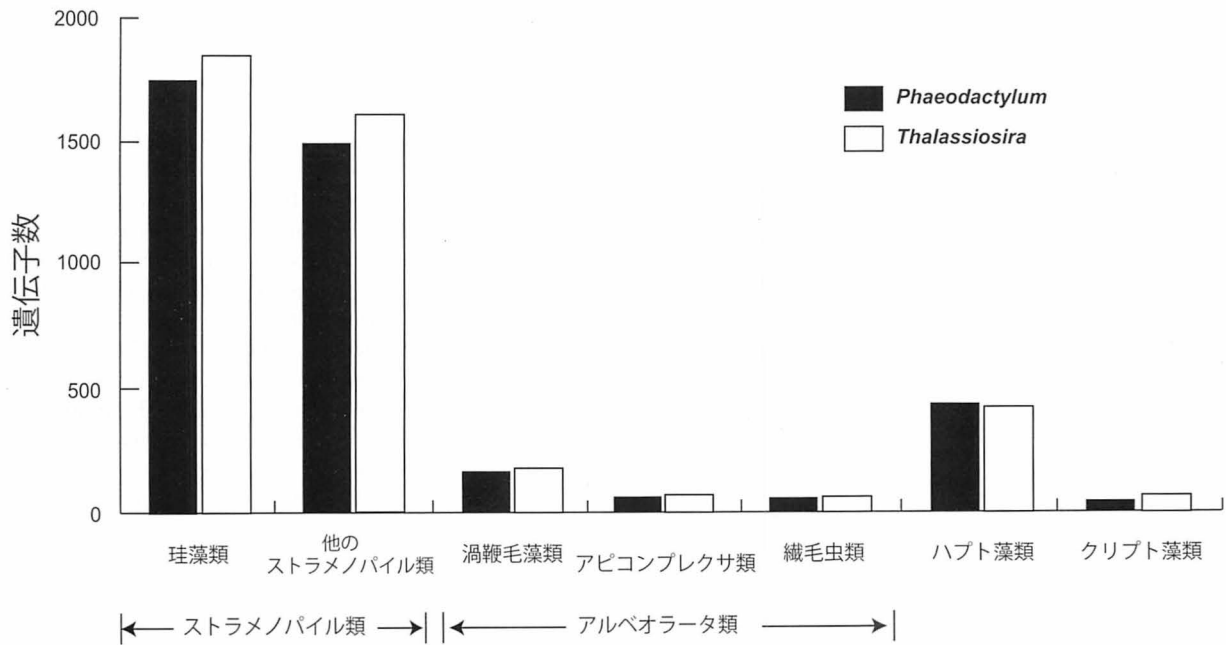


図2 珪藻類における緑色植物由来遺伝子のうち、他のクロムアルベオラータ生物群にも共通してコードされている遺伝子数。(Moustafa *et al.* 2009 を改変)

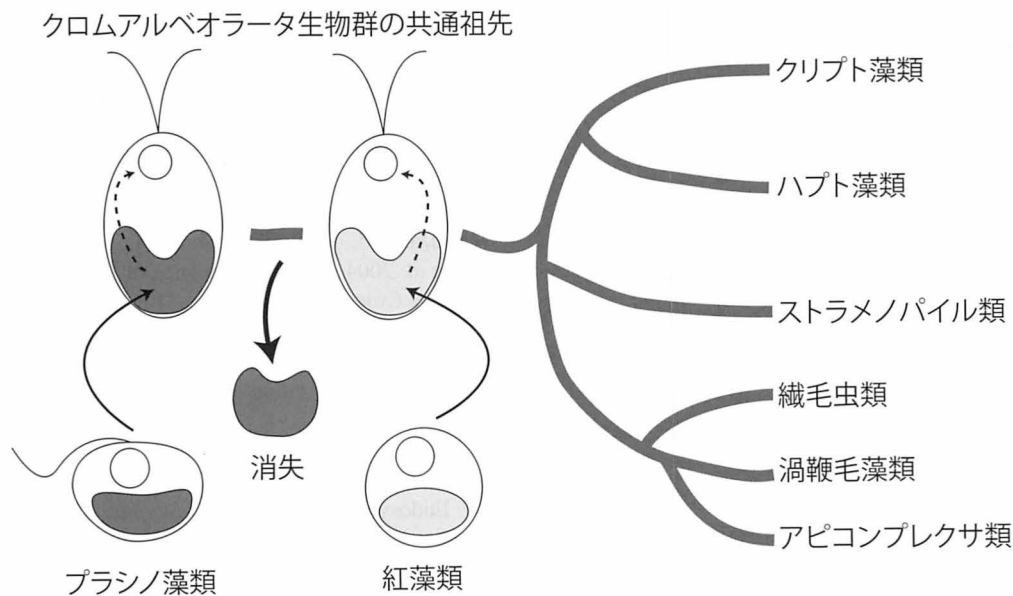


図3 著者らが想定しているクロムアルベオラータ生物群の進化シナリオの模式図。

EST データであるにも関わらず、約 60 個程度の緑色植物由来遺伝子が見つかった (図2)。以上のように、珪藻類がコードしている緑色植物由来遺伝子が他のクロムアルベオラータの種にも共有されており、さらに前述のようにそれら緑色植物由来遺伝子の多くがプラシノ藻類起源である可能性が高いことから、著者らは 1) クロムアルベオラータ生物群の共通祖先でプラシノ藻類の細胞内共生が起こり、多数のプラシノ藻類由来遺伝子が宿主核へ移行した。2) プラシノ藻類に由

来する色素体が消失し、その後色素体が紅藻類由来のものに入れ替わった。3) 色素体置換後も、宿主核に移行したプラシノ藻類由来遺伝子は維持された、という大変興味深いシナリオを描いた (図3)。

しかしながら同誌に掲載された News and Views では、いくつかの問題点が指摘されている (Dagan & Martin 2009)。特に解析に用いられた紅藻類の中で全ゲノム解析が終了しているのは *Cyanidioscyzoon merolae* 1 種のみであ

り、このことは著者らの解析に深刻なバイアスをもたらしている可能性があるとしている。なぜなら、*Phaeodactylum* と *Thalassiosira* はそれぞれ 10,402 個と 11,776 個のタンパク質遺伝子をコードしているが (Armbrust *et al.* 2004, Bowler *et al.* 2008), *Cyanidioscyzon* はその約半数の 5,331 個の遺伝子しかコードしていない (Matsuzaki *et al.* 2004)。一方解析に用いられた緑色植物ゲノムは複数種であり、さらにブラシノ藻類 *Micromonas* では約 10,000 個 (Worden *et al.* 2009), 緑藻類 *Chlamydomonas* では 15,143 個 (Merchant *et al.* 2007), 高等植物では 25,000~30,000 個 (Matsumoto *et al.* 2005, Kaul *et al.* 2000) と、*Cyanidioscyzon* よりも多くのタンパク質遺伝子をコードしている。結果として、著者らの用いたデータ中には、ゲノム情報と EST データをあわせて 193,394 個の緑色植物遺伝子が含まれる一方、紅藻類遺伝子は 11,356 個しか含まれていない。つまり、解析に用いられたデータ中に含まれる紅藻類と緑色植物の遺伝子の数とバラエティーには大きな隔たりがあったため、相対的に珪藻類の核ゲノム中に緑色植物由来の遺伝子が多く存在するように見えた可能性がある。したがって、より多くの紅藻類のゲノム情報を用いた再解析が今後必須であろう。

さらに著者らは、珪藻類から見つかった緑色植物由来遺伝子の多くが、他のクロムアルベオラータの種にも存在していることから、ブラシノ藻類の細胞内共生はクロムアルベオラータの共通祖先で起こったと主張しているが、その点に関しては未だ議論の余地が残されているように思われる。なぜなら、クロムアルベオラータに属する生物群 (ストラメノパイル類, アルベオラータ類, ハプト藻類, クリプト藻類) 間で見いだされた緑色植物由来遺伝子の数には大きなばらつきがあり (図 2), またそもそもクロムアルベオラータ仮説は未だ定説には至ってはいないため (Archibald 2009b, Keeling 2009), クロムアルベオラータ生物群が実は単系統ではなく、それぞれの生物群が独立に緑色植物由来の遺伝子を獲得した可能性も否定出来ないように思われる。

いずれにしても、宿主の核ゲノムにコードされるタンパク質遺伝子の中で、“現存の”色素体に由来するものよりも、それ以外の光合成生物に由来するもののほうが圧倒的に多かったという事実は注目に値する。細胞内共生の関与する進化は現在我々が認識している以上に複雑なものかもしれない。

引用文献

- Archibald, J. M. 2009a. The origin and spread of eukaryotic photosynthesis: evolving views in light of genomics. *Bot. Marina*. 52: 95-103.
- Archibald, J. M. 2009b. The Puzzle of Plastid Evolution. *Curr. Biol*. 19: R81-R88.
- Armbrust, E. V., Berges, J. A., Bowler, C., Green, B. R., Martinez, D., *et al.* 2004. The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: Ecology, evolution, and metabolism. *Science*. 306:79-86.
- Bowler, C., Allen, A. E., Badger, J. H., Grimwood, J., Jabbari, K., *et al.* 2008. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature*. 456: 239-244.
- Cavalier-Smith, T. 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: Euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *J. Eukaryotic Microbiol.* 46: 347-366.
- Dagan, T. & Martin, W. 2009. Seeing Green and Red in Diatom Genomes. *Science*. 324: 1651-1652.
- Kaul, S., Koo, H. L., Jenkins, J., Rizzo, M., Rooney, T., *et al.* 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*. 408:796-815.
- Keeling, P. J. 2009. Chromalveolates and the Evolution of Plastids by Secondary Endosymbiosis. *J. Eukaryotic Microbiol.* 56: 1-8.
- Martin, W. & Herrmann, R. G. 1998. Gene transfer from organelles to the nucleus: How much, what happens, and why? *Plant Physiol.* 118: 9-17.
- Martin, W., Rujan, T., Richly, E., Hansen, A., Cornelsen, S., *et al.* 2002. Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 99: 12246-12251.
- Matsumoto, T., Wu, J. Z., Kanamori, H., Katayose, Y., Fujisawa, M., *et al.* 2005. The map-based sequence of the rice genome. *Nature*. 436: 793-800.
- Matsuzaki, M., Misumi, O., Shin-I, T., Maruyama, S., Takahara, M., *et al.* 2004. Genome sequence of the ultrasmall unicellular red alga *Cyanidioscyzon merolae* 10D. *Nature*. 428: 653-657.
- Merchant, S. S., Prochnik, S. E., Vallon, O., Harris, E. H., Karpowicz, S. J., *et al.* 2007. The *Chlamydomonas* genome reveals the evolution of key animal and plant functions. *Science*. 318: 245-251.
- Moustafa, A., Beszteri, B., Maier, U. G., Bowler, C., Valentin, K. & Bhattacharya, D. 2009. Genomic Footprints of a Cryptic Plastid Endosymbiosis in Diatoms. *Science*. 324: 1724-1726.
- Worden, A. Z., Lee, J. H., Mock, T., Rouze, P., Simmons, M. P., *et al.* 2009. Green evolution and dynamic adaptations revealed by genomes of the marine picoeukaryotes *Micromonas*. *Science*. 324: 268-272

(ダルハウジー大学)