

藻類学最前線

渦鞭毛藻類と葉緑体～ *Nusuttodinium* の目指すもの

高野義人

これまで約2,000種が知られている渦鞭毛藻類は、半数が葉緑体を持ち、残り半数は葉緑体を持たない。いろいろな渦鞭毛藻類の写真を並べてみると、その基本となる共通の構造を持った上での形態の多様さに魅せられる。それと同時に色に注目すると、葉緑体の有無によって大きく二分できるが、その栄養獲得様式と生活様式は非常に多様である。1) 自前の葉緑体を持ち自由生活する独立栄養性 (*Peridinium* など), 2) 自前の葉緑体を持つが捕食もするもの (*Cochlodinium* など), 3) 自前の葉緑体を持ち、珊瑚やシャコ貝などに共生しているもの (褐虫藻; *Symbiodinium*), 4) 他の生物を捕食する従属栄養性 (*Proto-peridinium*), 5) 他の藻類を捕食する、もしくは、他の藻類を捕食し利用している繊毛虫をさらに捕食しその葉緑体を一時的に利用するクレプトクロプラストを行うもの (*Dinophysis* など), 6) 緑藻類の一種を細胞内共生体として持つもの (green *Noctiluca*), 7) 藍藻類を細胞外共生体として持つもの (*Ornithocercus* など), 8) 他の生物ましてや渦鞭毛藻類にも寄生するもの (*Amoebophrya* など), が知られている。クレプトクロプラスト (kleptochloroplast: klepto = 盗む) とは、他の生物の葉緑体を奪い取って自分のものとして使われている葉緑体のことであり、渦鞭毛藻類でもいくつかの系統に見られる。クレプトクロプラストを行う渦鞭毛藻類の多様性については山口ら (2008) を参照して頂きたい。本稿では、特に筆者が興味を持って取り組んできた無殻渦鞭毛藻類におけるクレプトクロプラストについて、Takano *et al.* (2014) の議論を基に言及したい。

渦鞭毛藻類葉緑体とその進化

渦鞭毛藻類に広く見られる葉緑体は、茶色を呈し、3重の包膜に囲まれ、3重チラコイドラメラを持ち、クロロフィル a + c とペリディニン (peridinin) という他の藻類には見られない主要光合成補助色素を持つ (以下、ペリディニン葉緑体と呼ぶ)。ペリディニン葉緑体の起源は分子系統解析の結果から紅藻類に由来することが明らかとなっている。葉緑体遺伝子は、プラスミド様のミニサークル上に存在しており、1つのミニサークルに1つまたは2～3の遺伝子がコードされている (Zhang *et al.* 1999, Hiller 2001 など)。このようにペリディニン葉緑体ゲノムは非常に縮退しており、他の光合成生物の葉緑体が60～250の遺伝子を持っているのに対して、わずか14の遺伝子が葉緑体にミニサークル状で存在している (Zhang *et al.* 2002)。そして、多くの遺伝子が葉緑体から核へと移行していることが示されてい

る (Bachvaroff *et al.* 2004 など)。葉緑体のミニサークル遺伝子の転写産物の3'末端には poly-U が付加され (Wang & Morse 2006)、炭酸固定酵素ルビスコは、プロテオバクテリアからの水平伝播によって獲得したもので、その遺伝子は核にコードされている (Morse *et al.* 1995 など)。このように、渦鞭毛藻類の多くが持つペリディニン葉緑体は極めて珍しい特徴を有している。系統樹からの議論では、少なくとも祖先的な渦鞭毛藻類ではすでにペリディニン葉緑体を有しており、ペリディニン葉緑体を持たない種では二次的にペリディニン葉緑体を失ったと考えられている (Saldarriaga *et al.* 2001)。

渦鞭毛藻類はマラリア原虫などを含むアピコンプレクサ類、光合成性であるクロメラ類、そして貝類寄生性のパーキンサス類と特に近縁であることが知られている。クロメラ類 *Chromera velia* の葉緑体は、ペリディニン葉緑体と同様紅藻類由来である。また *Chromera* 葉緑体ゲノム上の遺伝子転写産物の3'末端には poly-U が付加され、渦鞭毛藻類と同じ起源を持つ核コード“非葉緑体型”ルビスコを有している (Janouskovec *et al.* 2010)。非光合成性であるマラリア原虫 *Plasmodium* には、アピコプラストと呼ばれる紅藻類由来の退化した非光合成性葉緑体が存在し、また特に渦鞭毛藻類に近縁なパーキンサス類 *Perkinsus* からは4重包膜や3重包膜を持つ構造物や葉緑体関連の生合成経路も見つかっているため、痕跡的な葉緑体の存在が示唆されている (Teles-Grilo *et al.* 2007, Fernández Robledo *et al.* 2011)。同様に、初期に分岐した非光合成性渦鞭毛藻類 *Oxyrrhis marina* からも葉緑体関連遺伝子が報告されている (Slamovits & Keeling 2008)。最もシンプルに考えれば、渦鞭毛藻類のペリディニン葉緑体は、渦鞭毛藻類、アピコンプレクサ類、クロメラ類、パーキンサス類の共通祖先から受け継いだものであると考えられる (Janouskovec *et al.* 2010)。しかし、Petersen *et al.* (2014) は、渦鞭毛藻類とクロメラ類の葉緑体は上述のように共通点も見られるが、葉緑体関連の酵素や輸送装置の遺伝子配列による解析では直接的な繋がりは見られないので、共通起源の可能性を残しつつも、渦鞭毛藻類とクロメラ類の持つ葉緑体は別起源であり、「この2つの共通祖先において一度葉緑体の獲得があり、その後渦鞭毛藻類の祖先で葉緑体の置き換えが起こった」、もしくは「渦鞭毛藻類が光合成性アピコンプレクサ類を取り込み葉緑体とした」と提唱している。このように渦鞭毛藻のペリディニン葉緑体の進化については、未だ謎が多い。分岐が早く、光合成性葉緑体を持つ渦鞭毛藻類として、

Spatulodinium が知られている (Gómez *et al.* 2010)。現時点では *Spatulodinium* の葉緑体構造や関連遺伝子などは詳細に調べられていないが、このような初期に分岐した光合成性渦鞭毛藻類の葉緑体が有する特徴の解明が、渦鞭毛藻類葉緑体の起源解明の一助となり得るかもしれない。

また、渦鞭毛藻のいくつかの系統では元々有していたペリディニン葉緑体を別の藻類の葉緑体と置換し、色素組成が全く異なる葉緑体を持つ例が知られている。これまでに、珪藻由来の葉緑体を持つ種 (*Kryptoperidinium*, *Durinskia* など)、ハプト藻類由来の葉緑体を持つ種 (*Karenia*, *Karlodinium*, *Takayama*)、緑藻由来の葉緑体を持つ種 (*Lepidodinium*)、が知られている。本稿の主題であるクレプトクロロプラストは、葉緑体置換の途中段階とも考えられている (Hackett *et al.* 2004)。

クレプトクロロプラストを持つ渦鞭毛藻類 *Nusuttodinium*

クレプトクロロプラストを持つ無殻渦鞭毛藻類は、*Amphidinium latum*, *A. poeciloroum*, *Gymnodinium acidotum*, *G. aeruginosum*, *G. myriopyrenoides*, *G. eucyaneum*, *G. gracilentum* が知られていた。上述7種のすべてがクリプト藻類を取り込むが、取り込むクリプト藻類の種類によって、青緑色、茶色、黄緑色、赤色と様々な色の葉緑体を持つ。その一方で、青緑色の葉緑体を持つ

Amphidinium amphidinioides は、TEM 観察 (Wilcox & Wedemayer 1985, *Amphidinium wigrense* として) によって、その葉緑体は3重包膜と2重のチラコイドであり、葉緑体以外の構造物は見つからないことから、クリプト藻類を起源とする恒久的な葉緑体をもつと見なされていた。私が *A. amphidinioides* に最初に出会ったのは北海道大学の学生の時で、北海道の厚岸町にあるトコタン沼から青緑色の本種を1個体だけ見つけ、遺伝子配列を得ていた。その結果、本種は上述のクレプトクロロプラストを持つ無殻渦鞭毛藻類と近縁であることが明らかとなり、本種を持つ葉緑体はクレプトクロロプラストの後の葉緑体獲得の完成型なのか、それとも本種を持つ葉緑体もクレプトクロロプラストなのか、という2つの可能性が考えられた。その後、札幌市にある旧道庁の池においてサンプリングを行った際に、黄色の葉緑体を持つ本種と思われる個体を2つ見つけ、その内の1個体から遺伝子配列を得た。次に本種に巡り逢えたのはデンマーク滞在中であった。9月の終わり頃、研究室へ向かおうとアパートから一歩出た時に、ふと、すぐに研究室に行くのではなく、すぐ目の前の公園の池を一回りして水を採ってから行くかと思いついた。と言うのも、程よく冷えた空気の天気の良い日だったので、歩いて5分の研究室に直接行ってしまうのは勿体ないと思ったからである。のどかな公園にある3つの池で水を採って、期待しつつもあまり期待しないように

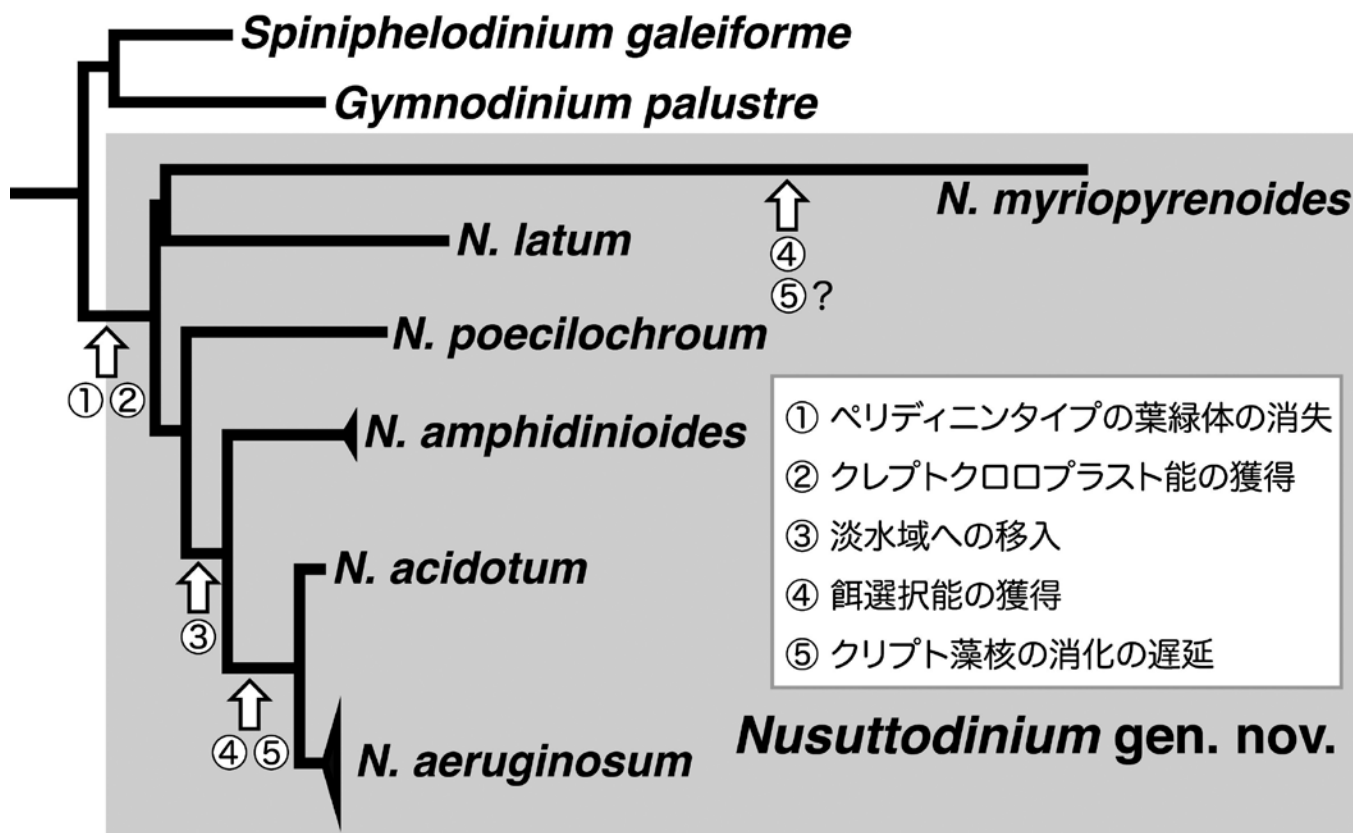


図 1. *Nusuttodinium* とその近縁種の系統関係と進化的イベント。Takano *et al.* (2014) を基に作図。

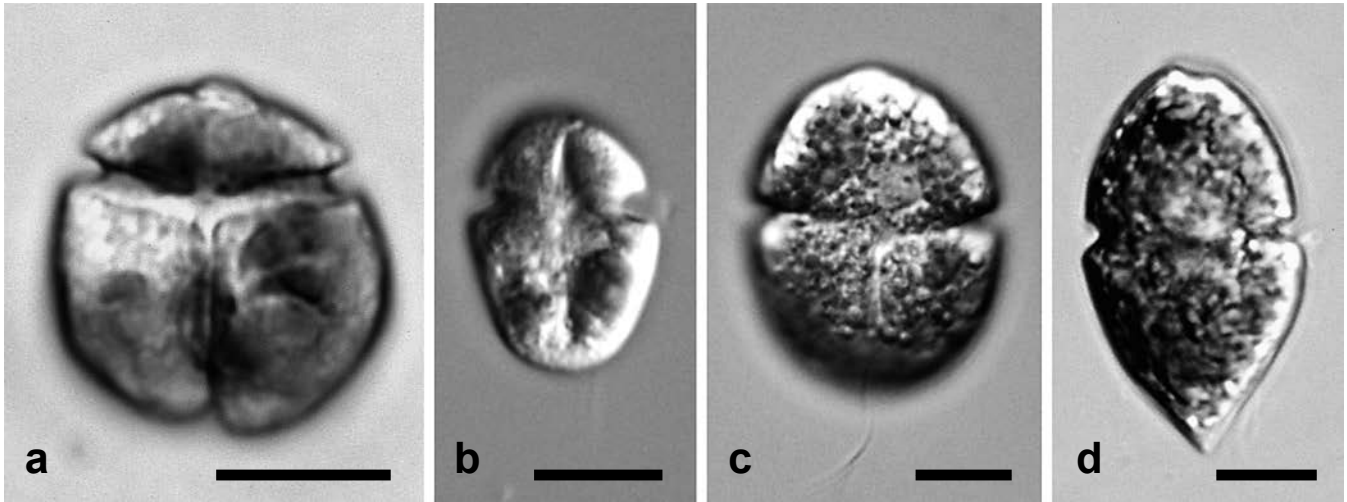


図2. a: *Nusstodinium latum*, b: *N. amphidinioides*, c: *N. aeruginosum*, d: *N. acidotum*. scale bars = 10 μ m

しながら、足早に研究室に行き、さっそく顕微鏡で覗いてみると、青緑色の *A. amphidinioides* と *G. aeruginosum* が大量にいたのでビックリしたのを覚えている。このサンプルから *A. amphidinioides* がクリプト藻類を捕食している写真と、単離細胞から葉緑体をもたない無色の状態の写真を撮ることができた。さらに、それらから得た遺伝子配列は旧道庁の黄色のものと同じため、日本とデンマークのサンプルは同種であり、色の違いは取り込んだクリプト藻類の種類によるものであることが考えられた。つまり、本種が持つ葉緑体はクレプトクロロプラストであることが明らかになったのである。

今回、クレプトクロロプラストを持つ無殻渦鞭毛藻類6種 (*A. latum*, *A. poecilochroum*, *A. amphidinioides*, *G. acidotum*, *G. aeruginosum*, *G. myriopyrenoides*) のサンプルを得ることができ、それらの形態情報と SSU rDNA 配列と LSU rDNA 部分配列を揃えることが出来た。また、これらと近縁となる *G. palustre* は、支笏湖にて1個体だけ見つけた細胞から遺伝子配列を決定した。系統解析の結果、SSU・LSU 共にクレプトクロロプラストを持つ無殻渦鞭毛藻類6種は *Gymnodinium sensu Hansen et Moestrup* (Daugbjerg *et al.* 2000) 内で単系統群となり、*G. palustre*/*Spiniphelodinium galeiforme* と姉妹群となった(図1)。これら6種の単系統性が示されたことから、クレプトクロロプラストを持つことなどを特徴とする新属 *Nusstodinium* を提唱した (Takano *et al.* 2014)。*G. palustre* と *S. galeiforme* は共に茶褐色の葉緑体を持ち、*S. galeiforme* の葉緑体は色素分析の結果からペリディニンタイプであることが分かっている (Noriko Yamada, pers. comm. 2013)。つまり、*Nusstodinium* では、共通祖先において元来持っていた葉緑体を放棄した後に、クレプトクロロプラストを行う能力の獲得が起こったと考えられる。形態的特徴について言えば、*Gymnodinium* の再定義に用い

られた nuclear chambers (核膜中に見られる小胞) は他の渦鞭毛藻類には見られない形質であり、特徴的なものであるが、*Nusstodinium* には見られない。また、鮮明な SEM 像が得られなかった *N. poecilochroum* 以外の全ての種では、反時計回りの (いわゆる *Gymnodinium* タイプの) の apical groove (上錐溝; 細胞頂端部に見られる浅い溝) を持っていることが確認された。主に apical groove の形態で定義される *Gymnodinium sensu Hansen et Moestrup* (Daugbjerg *et al.* 2000) は、分子系統解析においては単系統になるが、apical groove 以外の特徴は多様であり、現在、さまざまな特徴により多くの属に細分されている。Takano *et al.* (2014) では、クリプト藻類からのクレプトクロロプラストを持つこと、nuclear chambers を持たないこと、*Gymnodinium* タイプの apical groove を持つこと、を *Nusstodinium* の定義とし、他の属と区別した。

クレプトクロロプラストの取り扱い方

この *Nusstodinium* に見られるクレプトクロロプラストは、TEM で観察されており、それぞれの種においての特徴が報告されているが、クレプトクロロプラストのどの段階での観察なのかは区別されていなかった。Onuma & Horiguchi (2013) では、*N. poecilochroum* と *N. aeruginosum* (図2c) を用いて、クリプト藻類を捕食した直後からのクレプトクロロプラストの経時変化について、1細胞ずつを光学顕微鏡と TEM を用いて詳細に観察しているので以下に紹介したい。

捕食直後の TEM 観察では、両種ともにクリプト藻類の細胞外被と鞭毛は観察されず、渦鞭毛藻類とクリプト藻類とは一枚の膜で隔たれている。クリプト藻類の細胞膜は細胞外被とピッタリくっついていて、この一枚の膜は、渦鞭毛藻類由来であると考えられる。*N. poecilochroum* では、消化小胞の形成は捕食後20分以内には始まり、ミトコンドリア

などが小胞に含まれ、1時間後には20分時の消化小胞に含まれていたものは見当たらず、その他の細胞内小器官の一部が消化小胞に含まれていた。核膜は早ければ3時間後には不明瞭になり、6時間後には核はなくなっていた。一方で、ヌクレオモルフは少なくとも12時間後までは保持されていた。葉緑体は、3~4時間後に細長く、浅く分葉化したが、それ以降にもそれ以上に分葉化することなく、また、葉緑体の体積が増えることもなかった。

N. poecilochroum と異なり、*N. aeruginosum* では消化小胞の形成はすぐには始まらず、12時間後に細胞内小器官の一部を含む消化小胞が観察され、24時間後にはそれは無くなっていた。観察を行った24時間後までは、渦鞭毛藻類とクリプト藻類を隔てる一枚の膜の中に、クリプト藻類の2枚の葉緑体ERと2枚の葉緑体膜が保持された状態の葉緑体と、さらに核とヌクレオモルフとミトコンドリアも含まれていた。葉緑体は、12時間後からは大きくなるものが観察された。72時間後にはさらに大きくなり、元のサイズの10倍以上にまでなり、細胞全体に広がった。

葉緑体の拡大や分葉化が見られることから、*N. aeruginosum* は *N. poecilochroum* よりも真の葉緑体獲得に向けてより進んだ段階であると言える。この2種間で観察されたクレプトクロロプラストの取り扱いにおいて大きく異なる点は、クリプト藻類の核の保持期間であるので、その核がクレプトクロロプラストの維持に機能している可能性が考えられる。クレプトクロロプラストの活性と複製のために共生体の核が機能していることは織毛虫 *Mesodinium rubrum* で示されており、取り込まれたクリプト藻類の核には転写活性があり、その核の消失はクレプトクロロプラストの数と活性の減少を招く (Johnson *et al.* 2006)。Johnson *et al.* (2006) は、取り込まれた後も利用されている核のことを 'karyoklepty' と呼んだ。つまり、葉緑体泥棒のみならず「核泥棒 (karydi; 核, kleftis; 泥棒)」である。*Nusuttodinium* では、karyoklepty の例は報告されていないが、Onuma & Horiguchi (2013) において *N. aeruginosum* で見られたクレプトクロロプラストの扱いは karyoklepty である可能性が大いに考えられ、今後、それを直接的に証明する必要がある。*N. aeruginosum* ではクリプト藻類の核もヌクレオモルフも残っていない個体も観察されている (Schnepf *et al.* 1989)。クレプトクロロプラストを維持するためには、共生体の核を維持し、より長く機能させることが重要であり、クレプトクロロプラストを真の葉緑体とするための次の一步であるように思われる (Onuma & Horiguchi 2013)。

Nusuttodinium とそのクレプトクロロプラストの特徴についてまとめる。餌選択については、広い種と限定的な種が見られる。海産種である *N. latum* (図 2a) と *N. poecilochroum* は、さまざまな色のクリプト藻類を捕食することができる (Larsen 1988, Horiguchi &

Pienaar 1992)、一方で、*N. myriopyrenoides* の捕食は *Chroomonas/Hemiselmis* に対し特異性が見られ、さらに葉緑体の拡大が見られるので、海産の他の2種よりも真の葉緑体獲得への進んだ仕組みを持っているかもしれない (Yamaguchi *et al.* 2011)。すでに述べたように、筆者自身により *N. amphidinioides* (図 2b) において青緑色と黄色の葉緑体が観察されている。しかし、これまでは青緑色の葉緑体しか報告されておらず、この黄色の葉緑体は筆者らの報告が初めてなので、*N. amphidinioides* では青緑色の葉緑体をより好むようになっているのかもしれない。*N. acidotum* (図 2d) と *N. aeruginosum* では青緑色の葉緑体の報告のみであり、また、*Chroomonas* spp. のみを選択的に捕食するという報告がある (Fields & Rhodes 1991)。そして、*N. poecilochroum* では葉緑体の顕著な拡大は見られず、*N. aeruginosum* では葉緑体の拡大が確認されている (Onuma & Horiguchi 2013)。これらの情報と今回得られた系統関係から *Nusuttodinium* の系統進化を最節約的に議論すると以下のようなになる (図 1)。SSU と LSU 共に属内の系統関係の解像度は高くないが、いずれの解析においても海産種の分岐が早い。よって、クレプトクロロプラストを行う能力は、おそらく海産底棲性渦鞭毛藻類の時代に獲得されたのであろう。本クレード内におけるクレプトクロロプラストの初期段階では、多様なクリプト藻類を捕食し、捕食後直ちに核は消化し、葉緑体を利用するものであった。後に海水域生息種と淡水域生息種への分化が起こったが、面白いことに海産種・淡水産種共に青緑色のクリプト藻類を選択的に捕食するようになった。それと同時に、核の消化の遅延が可能になり、葉緑体を拡大し、より長く利用できるようになったと考えられる。

種々のクリプト藻類を取り込む *N. poecilochroum* や *N. latum* よりも、青緑色のクリプト藻類しか取り込まない一途な *N. aeruginosum* や *N. myriopyrenoides* の方が、特定のクリプト藻類の種とより特別な関係を築き上げ、葉緑体獲得へより進んだ段階にいと解釈できる。*Nusuttodinium* は、元来持っていたペリディンタイプ葉緑体を棄て、新たな葉緑体の元としてクリプト藻類に狙いを定め、さらに狙いを青緑色の葉緑体に絞り、それを我が物としようとする企んでいるようだ。今後、海産種・淡水産種共にさらに次の一步を踏み出した「恒久的な青緑色葉緑体を持つ *Nusuttodinium*」が発見できるかも知れない。そう思うと、サンプリングに行くのもより一層楽しみになる。

引用文献

- Bachvaroff, T. R., Concepcion, G. T., Rogers, C. R., Herman, E. M. & Delwiche, C. F. 2004. Dinoflagellate expressed sequence tag data indicate massive transfer of chloroplast genes to the nuclear genome. *Protist* 155: 65-78.
- Daugbjerg, N., Hansen, G., Larsen, J. & Moestrup, Ø. 2000. Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three

- new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia* 39: 302-317.
- Fernández Robledo, J. A., Caler, E., Matsuzaki, M., Keeling, P. J., Shanmugam, D., Roos, D. S. & Vasta, G. R. 2011. The search for the missing link: a relic plastid in Perkinsus? *Int. J. Parasitol.* 41: 1217-1229.
- Fields, S. D. & Rhodes, R. G. 1991. Ingestion and retention of *Chroomonas* spp. (Cryptophyceae) by *Gymnodinium acidotum*. *J. Phycol.* 27:525-529.
- Gómez, F., Moreira, D. & López-García, P. 2010. Molecular phylogeny of noctiluroid dinoflagellates (Noctilucales, Dinophyta). *Protist* 161: 466-478.
- Hackett, J. D., Anderson, D. M., Erdner, D. L. & Bhattacharya, D. 2004. Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment. *Am. J. Bot.* 91: 1523-1534.
- Hiller, R. G. 2001. 'Empty' minicircles and petB/atpA and psbD/psbE (cytb559 alpha) genes in tandem in *Amphidinium carterae* plastid DNA. *FEBS Lett.* 505: 449-452.
- Horiguchi, T. & Pienaar, R. N. 1992. *Amphidinium latum* Lebour (Dinophyceae) a sand-dwelling dinoflagellate feeding on cryptomonads. *Jpn. J. Phycol.* 40: 353-363.
- Janouskovec, J., Horák, A., Oborník, M., Lukes, J. & Keeling, P. J. 2010. A common red algal origin of the apicomplexan, dinoflagellate, and heterokont plastids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 10949-10954.
- Johnson, M. D., Tengs, T., Oldach, D. W. & Stoecker, D. K. 2006. Sequestration, performance, and functional control of cryptophyte plastids in the ciliate *Myrionecta rubra* (Ciliophora). *J. Phycol.* 42: 1235-1246.
- Larsen, J. 1988. An ultrastructural study of *Amphidinium poecilochroum* (Dinophyceae) a phagotrophic dinoflagellate feeding on small species of cryptophytes. *Phycologia* 27: 366-377.
- Morse, D., Salois, P., Markovic, P. & Hastings, J. W. 1995. A nuclear-encoded form II RuBisCO in dinoflagellates. *Science* 268: 1622-1624.
- Onuma, R. & Horiguchi, T. 2013. Morphological transition in kleptochloroplasts after ingestion in the dinoflagellates *Amphidinium poecilochroum* and *Gymnodinium aeruginosum* (Dinophyceae). *Protist* 164: 622-642.
- Petersen, J., Ludewig, A. K., Michael, V., Bunk, B., Jarek, M., Baurain, D. & Brinkmann, H. 2014. *Chromera velia*, endosymbioses and the rhodoplex hypothesis-plastid evolution in cryptophytes, alveolates, stramenopiles, and haptophytes (CASH lineages). *Genome Biol. Evol.* 6: 666-684.
- Saldarriaga, J. F., Taylor, F. J. R., Keeling, P. J. & Cavalier-Smith, T. 2001. Dinoflagellate nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple chloroplast losses and replacements. *J. Mol. Evol.* 53: 204-213.
- Schnepf, E., Winter, S. & Mollenhauauer, D. 1989. *Gymnodinium aeruginosum* (Dinophyta): a blue-green dinoflagellate with a vestigial anucleate cryptophycean endosymbiont. *Plant Syst. Evol.* 164: 75-91.
- Slamovits, C. H. & Keeling, P. J. 2008. Plastid-derived genes in the nonphotosynthetic alveolate *Oxyrrhis marina*. *Mol. Biol. Evol.* 25: 1297-1306.
- Takano, Y., Yamaguchi, H., Inouye, I., Moestrup, Ø. & Horiguchi, T. 2014. Phylogeny of five species of *Nusuttodinium* gen. nov. (Dinophyceae), a genus of unarmoured kleptoplastidic dinoflagellates. *Protist.* 165: 759-778.
- Teles-Grilo, M. L., Tato-Costa, J., Duarte, S. M., Maia, A., Casal, G. & Azevedo, C. 2007. Is there a plastid in *Perkinsus atlanticus* (Phylum Perkinsozoa)? *Eur. J. Protistol.* 43: 163-167.
- Wang, Y. & Morse, D. 2006. Rampant polyuridylylation of plastid gene transcripts in the dinoflagellate *Lingulodinium*. *Nucleic Acids Res.* 34: 613-619.
- Wilcox, L. & Wedemayer, G. J. 1985. Dinoflagellate with blue-green chloroplasts derived from an endosymbiotic eukaryote. *Science* 227: 192-194.
- 山口晴代・中山剛・井上勲 2008. クレプトクロロプラストを持つ原生生物, 特に渦鞭毛藻類について. *Jpn. J. Protozool.* 41: 9-13.
- Yamaguchi, H., Nakayama, T., Kai, A. & Inouye, I. 2011. Taxonomy and phylogeny of a new kleptoplastidic dinoflagellate, *Gymnodinium myriopyrenoides* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), and its cryptophyte symbiont. *Protist* 162: 650-667.
- Zhang, Z., Cavalier-Smith, T. & Green, B. R. 2002. Evolution of dinoflagellate unigenic minicircles and the partially concerted divergence of their putative replicon origins. *Mol. Biol. Evol.* 19: 489-500.
- Zhang, Z., Green, B. R. & Cavalier-Smith, T. 1999. Single gene circles in dinoflagellate chloroplast genomes. *Nature* 400: 155-159.

(水産総合研究センター 中央水産研究所)