



## *Microheliella maris* が繋ぐクリプチスタと一次植物の絆

矢崎 裕規<sup>1\*†</sup>・矢吹 彬憲<sup>2\*†</sup>・稲垣 祐司<sup>3</sup>

<sup>1</sup> 理化学研究所数理創造プログラム (〒 351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1)

<sup>2</sup> 海洋研究開発機構 (〒 237-0061 神奈川県横須賀市夏島町 2-15)

<sup>3</sup> 筑波大学計算科学研究センター (〒 305-8572 茨城県つくば市天王台 1-1-1)

Euki Yazaki<sup>1\*†</sup>, Akinori Yabuki<sup>2\*†</sup> and Yuji Inagaki<sup>3</sup>: Phylogenomics invokes the clade housing Cryptista, Archaeplastida, and *Microheliella maris*. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 70: 199–204, November 10, 2022

By clarifying the phylogenetic positions of “orphan” protists (unicellular micro-eukaryotes with no affinity to extant species/lineages), we may uncover the novel affiliation between two (or more) major lineages in eukaryotes. *Microheliella maris* was an orphan protist, which failed to be placed within the previously described species/lineages by pioneering phylogenetic analyses. We here reviewed Yazaki *et al.* (2022) which analyzed a 319-gene alignment and demonstrated that *M. maris* represents a basal lineage of one of the major eukaryotic lineages, Cryptista. In that study, a new clade name “Pancryptista” for Cryptista plus *M. maris* and “CAM clade” for Pancryptista plus Archaeplastida were also proposed. Further, the monophyly of Archaeplastida, which has been conceptually accepted but not supported in the previous phylogenetic analyses, was carefully tested and it was shown that the particular phylogenetic ‘signal’ in cryptophytes and goniomonads most likely hindered the stable recovery of the monophyly of Archaeplastida in previous studies.

*Key Index Words:* Cryptista, Cryptophyceae, global eukaryotic phylogeny, Goniomonadea, Phylogenetic artifacts

<sup>1</sup>RIKEN iTHEMS, Wako, Saitama 351-0198, Japan

<sup>2</sup>Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, Yokosuka, Kanagawa 236-0001, Japan

<sup>3</sup>Center for Computational Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305-8572, Japan

\* Authors for correspondence: euki87@gmail.com (Euki Yazaki), yabukia@jamstec.go.jp (Akinori Yabuki)

† EY and AY equally contributed to this work.

### はじめに

真核藻類を含む真核生物の大系統に関する理解は現在も未だ途上である。この関係性をより正確に理解することは現代生物学における重要な課題の一つである。これまでに、様々な研究者が多種多様な方法で真核生物の系統関係を解き明かすことに努力してきた。リンネによる分類学が体系立てられて以降、生物は形態によって分類され、それらの形態的な類似性から系統関係が予測されてきた。その後、ワトソンとクリックによって DNA の構造が明らかになり、サンガーによって確立された DNA 配列のシークエンス技術によって簡便に遺伝子配列情報を取得できるようになった 1980 年代からは生物間で保存的な遺伝子を用いた分子系統解析が徐々に系統関係を予測するのに用いられるようになってきた。情報の取得と比較が容易な遺伝子配列情報を用いた分子系統解析によって真核生物の系統関係に関する理解は急速に進んだ (Cavalier-Smith 1993)。そして 2000 年代に登場した大規模並列シークエンス (いわゆる次世代シークエンス; NGS) によって、容易に大量の遺伝子配列を取得できるようになると、加速度的に大規模な分子系統解析が進むようになった。それら大規模な分子系統解析は、より深い分岐の系統関係の解明に

貢献している。例えばストラメパイル、アルベオラータ、リザリアが単系統群 (SAR) を作ることやオピストコンタ、アプソゾア、プレビアータ、アモーボゾアが単系統群 (Amorphea) を作る事が明らかとなっている (Burki *et al.* 2007, Adl *et al.* 2012, 2019, Brown *et al.* 2013)。このように大量の遺伝子配列情報を簡便に取得し扱えるようになり、もう真核生物の大系統が解明されるのも時間の問題かと思われているが、いまだに系統性が未解明な系統が多数残されている。その理由の一つとして、大系統同士をより深い分岐レベルで結びつける重要な生物種が見つからないことがあげられる。深い分岐であればあるほど、その配列が分岐後に大きく変化することで系統樹上での枝長が長くなり、その確からしい位置を推定することが困難になる傾向が強い。そのため、系統関係が十分に解明できていない 2 つ (以上) の系統の間をつなぐような新たな初期分岐系統 (種) を発見し系統解析に加えることができれば、その新規系統を含んだ形でこれまで解けていなかった系統分岐関係が解明される可能性がある。一方で、これまで記載されている生物の中にも依然としてその系統的所属が明確になっていない生物種も存在する。これらの生物は孤児生物 (Orphan organisms) と呼ばれている。系統的に迷

子な孤児生物達の多くは、現代のシーケンス技術が隆盛する前の時代に、形態情報のみに基づき記載されるものの再び採集されなかったり、難培養性あるいは培養株が死滅してしまったりするなどして分子情報が整備されていない状態にある生物である。現在は上述のように大量の配列情報を簡便に取得できるようになり、多くの迷子の孤児生物たちを家族（正しい系統的位置）に帰す研究が進んでいるが、まだまだ進展の余地がある研究分野となっている。例えば2011年に存在が報告されたが実態と系統的位置が不明であった単細胞真核藻類の *rappemonads* (Kim *et al.* 2011) が、最近発表された研究によってハプト藻類の一群であることが明らかになったことがあげられる (Kawachi *et al.* 2021)。このように、現代のシーケンス技術を背景に、多くの迷子の孤児生物達をその家族のもとに帰すことができるようになった。また迷子の孤児生物たちは概して深い分岐の生物が多いので、これらは系統と

系統を結ぶ重要な生物であることが期待される。

### 迷子の *Microheliella maris*

*Microheliella maris* Cavalier-Smith & Chao もまた真核生物の大系統の中でどの系統に属するか不明な迷子の孤児生物であった (図 1A)。*M. maris* は、スペインのカタルーニャ地方 Ebro Delta で採取された底泥サンプルから確立したアメーバ *Cochliopodium* の培養株に混在していた放射状に軸足を伸ばす太陽虫様の真核生物として最初に報告されている (Cavalier-Smith & Chao 2003)。Cavalier-Smith & Chao (2003) では、*M. maris* を状態よく固定できなかつたことで電子顕微鏡を用いた形態観察は行われなかつた。さらに細胞サイズが直径 10  $\mu\text{m}$  以下と非常に小さかつたことから光学顕微鏡レベルの形態観察では有用な分類形質となる形態情報を取得するには至らず、その特徴について詳しい議論はされていない。論文

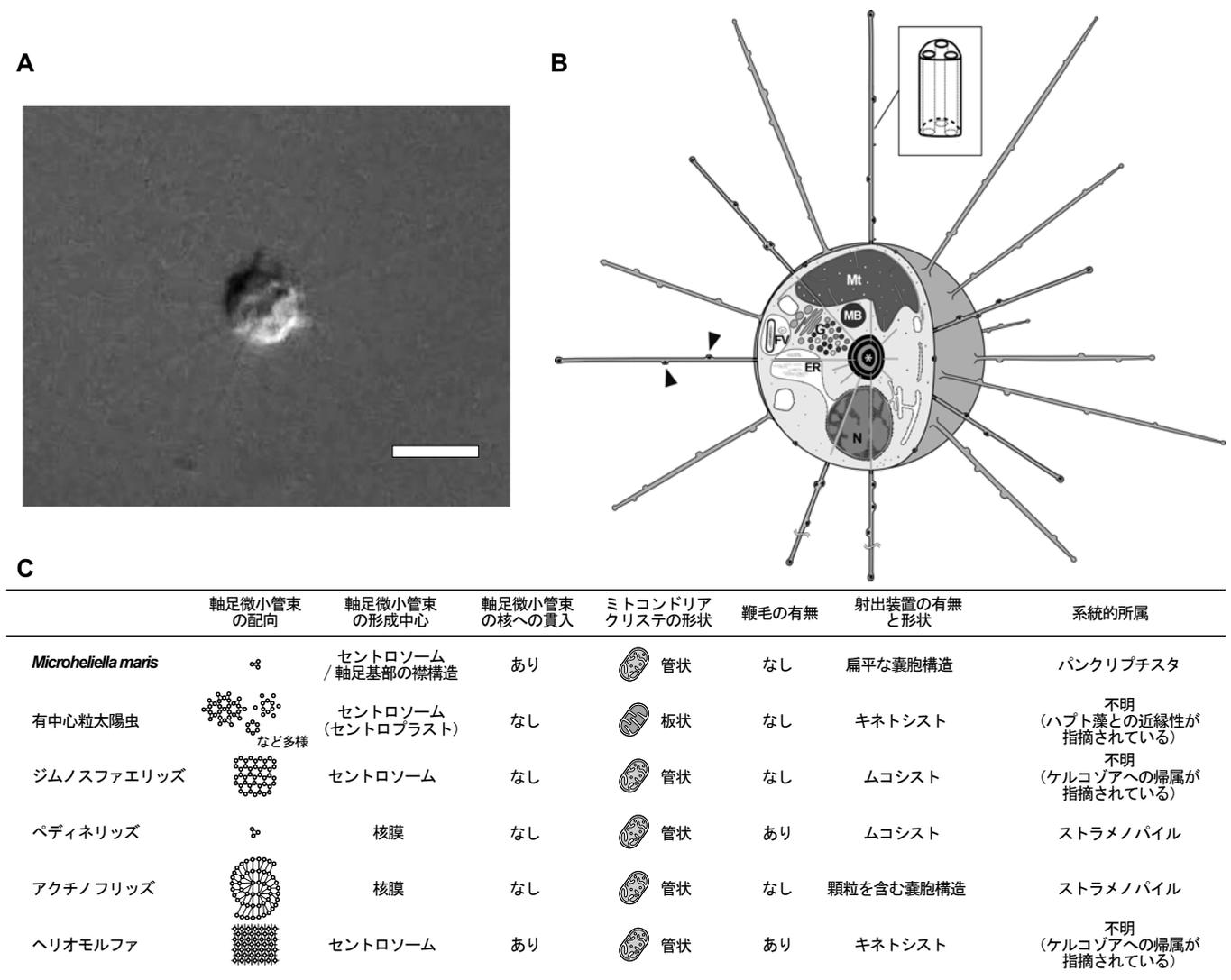


図 1. **A.** *Microheliella maris* の光学顕微鏡像。スケールバー = 5  $\mu\text{m}$ 。 **B.** *M. maris* の細胞概略図。ER, 小胞体; FV, 食胞; MB, マイクロボディ; Mt, ミトコンドリア; N, 核。細胞中心のアスタリスクはセントロソーム, 軸足上にある矢頭は射出装置をそれぞれ示す。 **C.** *M. maris* および他の太陽虫様原生動物との違いのまとめ。

中では 18S リボソーム RNA 遺伝子を用いた分子系統樹で低い統計的サポートのもと有中心粒太陽虫と単系統群を形成する生物としてその株名が記されているのみであった。その後、Yabuki *et al.* (2012) において、詳細な電子顕微鏡観察と 18S および 28S リボソーム RNA 遺伝子と HSP90 遺伝子を用いた分子系統解析が行われた。電子顕微鏡による観察から、*M. maris* の軸足は 3 本の互いに架橋された微小管によって支持され、その微小管束は細胞中心および細胞表面に位置する微小管形成中心より伸展すること、そして微小管束が細胞内で核やミトコンドリアなどのオルガネラを貫通していることなどが確認された (図 1B)。これらの特徴は既知のいずれの太陽虫様原生生物とも明確に異なっており、近縁性が示唆されていた有中心粒太陽虫とは異なる生物であることが確認された (図 1C)。一方で分子系統解析からは、現在はクリプト藻などと単系統群 (クリプチスタ) を形成することが確認されている従属栄養性鞭毛虫 *Palpitomonas bilix* Yabuki & Ishida と姉妹関係である可能性が示唆されたが、十分な統計的サポートを得られずその系統的位置を十分に解明することはできなかった。Yabuki *et al.* (2012) では、Ebro Delta から単離されたこの太陽虫様真核生物は既知のいずれの生物とも形態的に異なる新属新種 *Microheliella maris* として記載が行われたものの、系統的位置を確定するには至らなかった。そこで、この迷子の太陽虫様真核生物の系統的位置を決めるため、Cavalier-Smith *et al.* (2015) においてトランスクリプトームデータの取得とそれを基盤とした 171 タクサ、187 遺伝子を用いたアミノ酸配列連結データセットを用いた分子系統解析が行われた。しかし、この解析で *M. maris* は当時ハクロビアとして提唱されていた分類群 (Hacrobia: 有中心粒太陽虫, クリプチスタ, ハプト藻からなる分類群) の中に入ったが、これまでの分子系統解析と同様にその系統的位置は統計的に高くサポートされていなかった。ここで、*M. maris* の系統的位置を決めることができなかった理由として配列データ量とタクソンサンプリングが考えられる。Cavalier-Smith *et al.* (2015) では *M. maris* のデータカバレッジは 187 遺伝子中のおよそ 70% (123 遺伝子) であり、あまり芳しいものではなかった。これはまだ大規模シーケンシングの技術向上過渡期に取得したトランスクリプトームデータから対象の遺伝子を取得していたため、187 遺伝子すべてを網羅するには十分量のデータではなかったのだろう。タクソンサンプリングは、2015 年当時としては非常に充足しているように見えるが、後述するように *M. maris* の系統的位置を推定するためには不十分であったと窺い知れる。

### 迷子の *Microheliella maris* のお家探し again

我々は、新たに *M. maris* の RNA-seq 解析を行うことで不足していたデータ量を補うとともに、Cavalier-Smith *et al.* (2015) 以降に報告された複数の初期分岐系統を加えて系統解析を実施し、真核生物全体の系統分岐関係の理解と *M. maris* の系統的位置の把握を行った (Yazaki *et al.* 2022)。具体的には、

Illumina HiSeq 2000 を用いて再度 *M. maris* の培養株より大規模なトランスクリプトームデータ (1.6 Gb) を取得した。Cavalier-Smith *et al.* (2015) で用いられたアライメントと比較しても、我々が今回解析したアライメントはサイズ、タクソンサンプリングとも改善されている。Lax *et al.* (2018) で使用されたデータセットをベースに *M. maris* だけではなく、系統解析を行う上で重要な情報をもつと考えられる複数の新規系統 (*Palpitomonas bilix*, Yabuki *et al.* 2014; *Ancoracysta twista*, Janouškovec *et al.* 2017; *Hemimastigophora*, Lax *et al.* 2018; *Rhodolphis limneticus* and *R. marinus*, Gawryluk *et al.* 2019), より良いデータが使えるようになった *Telonema* spp. (Strasser *et al.* 2019) を取り入れた点は、解析結果に大きな影響を与えたと考えられる。最終的に *M. maris* を含み、先行研究よりもタクソンサンプリングを改善した 83 タクサ 319 遺伝子の連結配列データセットを完成させた。この 319 遺伝子のデータセットを基に行った最尤法およびベイズ法による分子系統解析では、これまで知られてきた真核生物の系統関係を良く復元することに成功し、そのなかで *M. maris* は *P. bilix* を含むクリプチスタと姉妹群となることが示された。その関係性は統計的に高くサポートされており、初報告から 19 年目にして迷子の真核生物 *M. maris* の系統的位置をクリプチスタの基部にあることを突き止めるに至った (図 2)。その一方で、*M. maris* とクリプチスタ構成生物の間に形態的な類似性や注目すべき共有形質を確認することはできず、*M. maris* はクリプチスタとの共通祖先から分岐した後に、特異な進化 (変化) を独自に進め、現在の姿となったと示唆された。この形態的な非連続性にもとづき、Yazaki *et al.* (2022) では、*M. maris* をクリプチスタには所属させず、クリプチスタを含む上位生物群パンクリプチスタ (Pancryptista) を提唱し、*M. maris* をクリプチスタの姉妹生物群としてそこに所属させるという判断を下している。さらにこの解析では、二次的に光合成能を失った *Rhodolphis* を含む一次植物が強い統計的サポートのもと単系統群を形成するとともに、同じく強い支持のもとパンクリプチスタと姉妹関係を示すことも確認された。詳細は後述するが、一次植物は形態的な特徴から単一起源を持つと考えられてきた一方で、分子系統学的にはその関係性があまり再現されず、長い間議論的となっていた。Yazaki *et al.* (2022) によってパンクリプチスタと一次植物がそれぞれ単系統であり、かつ姉妹関係にあるということが高い統計的サポートで復元された。これは、今後の真核生物の初期進化を議論する上で重要となる基盤的知見である。なお、我々は、クリプチスタと一次植物からなるメガ生物群を、クリプチスタ (Cryptista)・一次植物 (Archaeplastida)・*M. maris* のそれぞれの頭文字からとり “CAM クレード” として命名している (Yazaki *et al.* 2022) (図 2)。

### 一次植物の単系統

*M. maris* の系統的帰属を見つける旅に終止符を打った我々のこの解析は、もう一つの真核生物大系統における大問題に

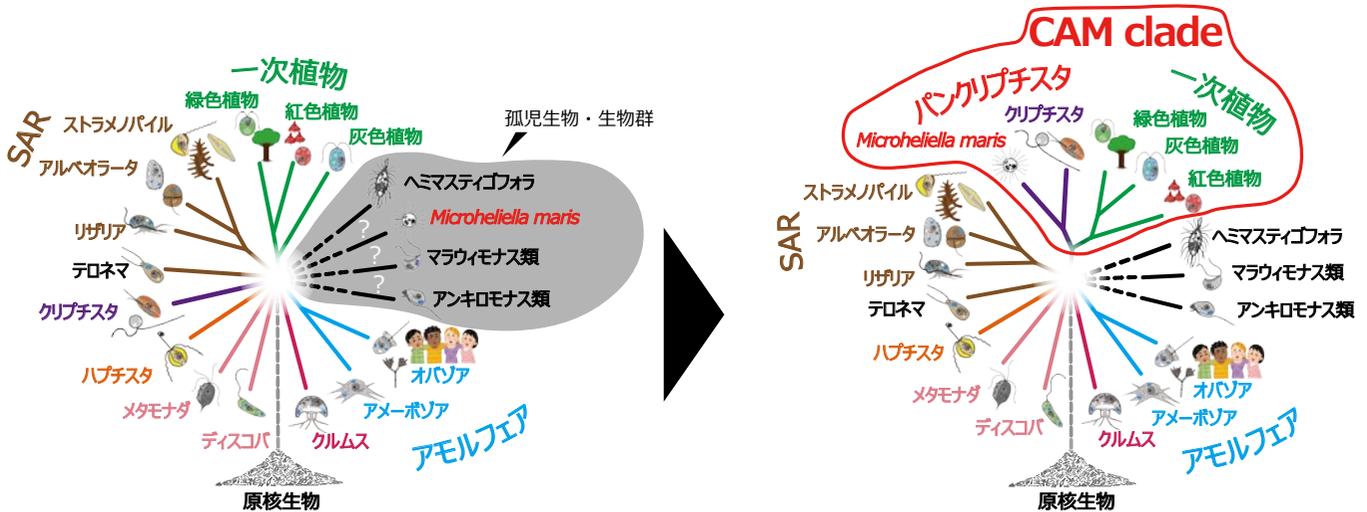


図 2. Yazaki *et al.* (2022) で新たに示された *M. maris* を含む真核生物大系統の概略。Yazaki *et al.* (2022) 以前に受け入れられていた真核生物全体の系統分岐関係 (左図) とアップデートされた系統分岐関係 (右図)。

も終止符を打つことに成功した (図 3A)。それは一次植物が単系統であるのか否かという問題である。和文誌『藻類』の読者には釈迦に説法になるが、一次植物は緑色植物、紅色植物、灰色植物の 3 系統から構成され、細胞内に細胞内共生で獲得したシアノバクテリア由来の 2 重膜の色素体を持つことで知られている。2 重膜を持つ色素体は一次植物以外にはなく、いくつかの分子系統マーカー遺伝子を用いた分子系統解析から、一次植物は単系統であると信じられてきた (Baldauf *et al.* 2000, Moreira *et al.* 2000, Mackiewicz & Gagat 2014)。一方で、複数遺伝子を用いた分子系統解析では必ずしもその単系統が再現されない、もしくは再現されたとしても統計的にはサポートされないことが報告されている (Burki *et al.* 2016, Janouškovec *et al.* 2017, Gawryluk *et al.* 2019)。一次植物を構成するメンバーは地球進化を議論する上でも重要な役割を担っており、一次植物の色素体が、いつ、どのようにして、何回、成立したのかは、極めて重要な問題である。我々は、高い統計的サポートのもと一次植物の単系統性を復元することに成功しただけでなく、今回確認された関係性が分子系統学的に妥当な解析結果であるのか、なぜこれまでの解析ではその関係性が復元されてこなかったのか、について詳しく検証し報告している (Yazaki *et al.* 2022)。我々の解析では、上述の 83 タクサ 319 遺伝子の連結配列データセットに加え、*M. maris* と *Rhodolphis* spp. の配列を抜いたデータセットを作成し、319 遺伝子配列データの解析を行った。*Rhodolphis* は Gawryluk *et al.* (2019) によって報告された従属栄養性の鞭毛虫であり、系統的には紅色植物と姉妹群を形成する初期分岐系統群である。*M. maris* および *Rhodolphis* spp. の 2 つのタクソンがそろった解析は Yazaki *et al.* (2022) が初めてであり、これら 2 つの初期分岐系統が持つ情報が単系統群としての一次植物の復元にどの程度貢献しているかを検証した。結果としては、*M. maris* と *Rhodolphis* spp. を抜いたデータセットで

は一次植物の単系統が瓦解し、*M. maris* と *Rhodolphis* spp. のどちらか片方を除いたとしても一次植物の単系統は復元されにくくなった (図 3B)。一連の解析結果から一次植物の単系統を復元するにはパンクリプチスタと紅色植物の基部系統である *M. maris* と *Rhodolphis* spp. の両者がカギとなることが実証された。次に、なぜ一次植物の単系統がこれまで復元されてこなかったのかについての検証を行った。*M. maris* と *Rhodolphis* spp. 両方の配列を除いたデータセットから、さらに含める生物を一部変更したデータセットを複数作成し、それぞれの解析から一次植物の単系統性に対する支持がどう変化するかを検証した。その結果、クリプト藻とその姉妹生物である従属栄養性鞭毛虫ゴニオモナスの両方またはいずれか一方がデータセットに含まれた解析では、それらの生物と紅色植物が姉妹群を形成しやすく、一次植物の単系統復元を阻害していることが示された (図 3C, D)。さらに、クリプト藻とゴニオモナスのいずれか一方のみを含めたデータセットからさらに進化速度が速いサイトを順に抜いて分子系統解析に供したところ、ゴニオモナスを含んだデータセットでは、進化速度が速いサイトを抜くにつれ、紅色植物とゴニオモナスの姉妹関係は解消される傾向が確認された (図 3E)。これは、進化速度が速い遺伝子同士が互いを引き合い、近縁であるかのような結果を出してしまう long branch attraction (LBA) が、紅色植物とゴニオモナスの間で起きている可能性を示唆している。一方で、クリプト藻のみを含めた解析では、進化速度が速いサイトを抜いた解析でも一貫して、クリプト藻と紅色植物の姉妹関係が支持されていた (図 3F)。上記解析結果は、クリプト藻と紅色植物の配列データに 2 つの近縁ではない系統を誤って互いを引き寄せあう「シグナル」が存在するが、その「シグナル」は LBA の原因となる「シグナル」とは異なることを示している。このような状況から、これまで *M. maris* と *Rhodolphis* spp. を含めない解析では、クリプト藻と

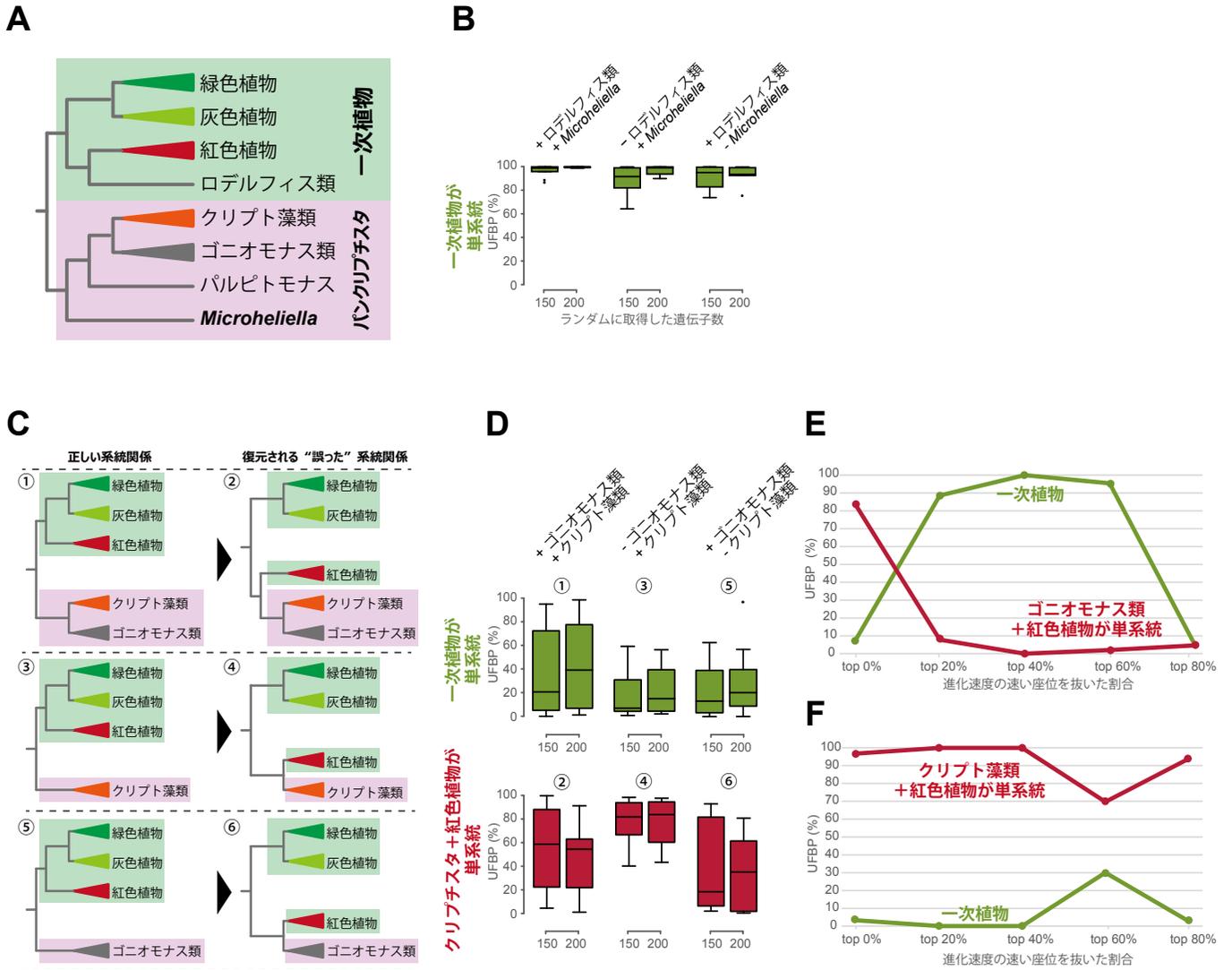


図 3. Yazaki *et al.* (2022) で行った一次植物の単系統性の検証解析. **A**. オリジナルデータセット (83 タクサ 319 遺伝子) による解析で示されたパンクリプチスタと一次植物の系統分岐関係. **B**. オリジナルデータセットから *M. maris*, *Rhodolphis* spp. のいずれか一方、および両方を抜いたデータセットによる解析で一次植物の単系統性を支持するウルトラファストブートストラップ (UFBP) 値の推移. 解析は、319 遺伝子からランダムに抽出した 150 遺伝子と 200 遺伝子からなるデータセットをそれぞれ 1000 個ずつ作成し解析した. **C**. オリジナルデータセットから *M. maris* および *Rhodolphis* spp. を除いた場合に示される「誤った」系統分岐関係 (右図) と正しいと考えられる系統分岐関係 (左図). 中段, 下段は、それぞれさらにゴニオモナス類, クリプト藻類を除いた場合に導き出される系統分岐関係. 図中の①から⑥は図 3D の①から⑥に対応する. **D**. *M. maris*, *Rhodolphis* spp. を除いたオリジナルデータセットからさらにゴニオモナス類とクリプト藻類のいずれか一方を除いた解析の中で「一次植物の単系統性」と「紅色植物とパンクリプチスタの単系統性」をそれぞれ支持する UFBP 値の推移. 解析は、319 遺伝子からランダムに抽出した 150 遺伝子と 200 遺伝子からなるデータセットをそれぞれ 1000 個ずつ作成し解析した. **E**. *M. maris*, *Rhodolphis* spp. およびクリプト藻を除いたデータセットにおいて、進化速度の速いサイトを徐々に抜いていった解析で支持されるゴニオモナス類と紅色植物の単系統性を支持する UFBP 値の推移. **F**. *M. maris*, *Rhodolphis* spp. およびゴニオモナス類を除いたデータセットにおいて、進化速度の速いサイトを徐々に抜いていった解析で支持されるクリプト藻類と紅色植物の単系統性を支持する UFBP 値の推移.

ゴニオモナスが紅色植物と誤って互いに引き寄せ合いやすくなり、一次植物の単系統が復元されにくくなっていったと考えられた。このクリプト藻とゴニオモナスが紅色植物を引き寄せる「シグナル」は、*M. maris* と *Rhodolphis* spp. が含まれるデータセットにおいても変わらず存在しているが、これら 2 つの初期分岐系統が持つより強い (おそらく真の) シグナルにより抑制され、一次植物とパンクリプチスタの単系統性が復元

されたのであろう。一連の解析結果は、分子系統解析におけるタクソンサンプリングの重要性を示す好例と言える。一方で、クリプト藻と紅色植物を誤って引き寄せ合う「シグナル」の実態については明確にすることはできていない。現在のところ我々は、問題の「シグナル」がクリプト藻が紅色植物由来の色素体を持っていることに関係すると考えている。今回解析に用いた 319 遺伝子について個別で行った系統解析で

は、クリプト藻と紅色植物間での明らかな遺伝子水平伝播は検出できなかった。ただクリプト藻遺伝子中には紅色植物を引き寄せる、単一遺伝子解析では検出できない程度の弱い「シグナル」が存在する可能性がある。一般的に色素体獲得には、細胞内共生体から宿主への遺伝子の水平転移 (Endosymbiotic gene transfer/EGT) が伴う。宿主ゲノム中に転移した共生体遺伝子と相同な宿主遺伝子があった場合、宿主遺伝子が消失することで EGT が成立したと考えられている (Huang 2013, Kamikawa *et al.* 2018)。しかし、同一ゲノム中に起源が異なる相同遺伝子が存在する場合、相同遺伝子間で組換えが起こる可能性もある。クリプト藻色素体の成立過程で、転移した紅色植物共生体の遺伝子と宿主がもつ相同遺伝子との間の遺伝子組換えにより、クリプト藻遺伝子の一部が紅色植物遺伝子と入れ替わっているかもしれない。このような「部分的遺伝子水平伝播」はクリプト藻と紅色植物間の「シグナル」の原因となりうるが、この仮説を現段階で証明するのは困難であり、今後の検証には解析方法を大幅に改善する必要がある。

## 引用文献

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E. *et al.* 2019. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 66: 4–119. doi.org/10.1111/jeu.12691
- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Lane, C. E. *et al.* 2012. The revised classification of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 59: 429–514. doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x
- Baldauf, S. L., Roger, A. J., Wenk-Siefert, I. & Doolittle, W. F. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* 290: 972–977. doi.org/10.1126/science.290.5493.972
- Brown, M. W., Sharpe, S. C., Silberman, J. D. *et al.* 2013. Phylogenomics demonstrates that breviate flagellates are related to opisthokonts and apusomonads. *Proc. Biol. Sci.* 280: 20131755. doi.org/10.1098/rspb.2013.1755
- Burki, F., Kaplan, M., Tikhonenkov, D. V. *et al.* 2016. Untangling the early diversification of eukaryotes: A phylogenomic study of the evolutionary origins of centrohelida, haptophyta and cryptista. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283: 20152802. doi.org/10.1098/rspb.2015.2802
- Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M. *et al.* 2007. Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. *PLoS One* 2: e790. doi.org/10.1371/journal.pone.0000790
- Cavalier-Smith, T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiol. Rev.* 57: 953–994. doi.org/10.1128/mmr.57.4.953-994.1993
- Cavalier-Smith, T., Chao, E. E. & Lewis, R. 2015. Multiple origins of Heliozoa from flagellate ancestors: New cryptist subphylum Corbihelia, superclass Corbistoma, and monophyly of Haptista, Cryptista, Hacrobia and Chromista. *Mol. Phylogenet. Evol.* 93: 331–362. doi.org/10.1016/j.jympev.2015.07.004
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E. E.-Y. 2003. Molecular phylogeny of centrohelid heliozoa, a novel lineage of bikont eukaryotes that arose by ciliary loss. *J. Mol. Evol.* 56: 387–396. doi.org/10.1007/S00239-002-2409-Y
- Gawryluk, R. M. R., Tikhonenkov, D. V., Hehenberger, E., Husnik, F., Mylnikov, A. P. & Keeling, P. J. 2019. Non-photosynthetic predators are sister to red algae. *Nature* 572: 240–243. doi.org/10.1038/s41586-019-1398-6
- Huang, J. 2013. Horizontal gene transfer in eukaryotes: The weak-link model. *BioEssays* 35: 868–875. doi.org/10.1002/BIES.201300007
- Janouškovec, J., Tikhonenkov, D. V., Burki, F. *et al.* 2017. A new lineage of eukaryotes illuminates early mitochondrial genome reduction. *Curr. Biol.* 27: 3717–3724. doi.org/10.1016/j.cub.2017.10.051
- Kamikawa, R., Yazaki, E., Tahara, M. *et al.* 2018. Fates of evolutionarily distinct, plastid-type glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase genes in kareniacean dinoflagellates. *J. Eukaryot. Microbiol.* 65: 669–678. doi.org/10.1111/jeu.12512
- Kawachi, M., Nakayama, T., Kayama, M. *et al.* 2021. Rappemonads are haptophyte phytoplankton. *Curr. Biol.* 31: 2395–2403. doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.012
- Kim, E., Harrison, J. W., Sudek, S. 2011. Newly identified and diverse plastid-bearing branch on the eukaryotic tree of life. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108: 1496–1500. doi.org/10.1073/pnas.1013337108
- Lax, G., Eglit, Y., Eme, L., Bertrand, E. M., Roger, A. J. & Simpson, A. G. B. 2018. Hemimastigophora is a novel supra-kingdom-level lineage of eukaryotes. *Nature* 564: 410–414. doi.org/10.1038/s41586-018-0708-8
- Mackiewicz, P. & Gagat, P. 2014. Monophyly of Archaeplastida supergroup and relationships among its lineages in the light of phylogenetic and phylogenomic studies. Are we close to a consensus? *Acta Soc. Bot. Pol.* 83: 263–280. doi.org/10.5586/ASBP.2014.044
- Moreira, D., Le Guyader, H. & Philippe, H. 2000. The origin of red algae and the evolution of chloroplasts. *Nature* 405: 69–72. doi.org/10.1038/35011054
- Strasser, J. F. H., Jamy, M., Mylnikov, A. P., Tikhonenkov, D. V. & Burki, F. 2019. New phylogenomic analysis of the enigmatic phylum Telonemia further resolves the eukaryote tree of life. *Mol. Biol. Evol.* 36: 757–765. doi.org/10.1093/molbev/msz012
- Yabuki, A., Chao, E. E., Ishida, K.-I. & Cavalier-Smith, T. 2012. *Microheliella maris* (Microhelida ord. n.), an ultrastructurally highly distinctive new axopodial protist species and genus, and the unity of phylum Heliozoa. *Protist* 163: 356–388. doi.org/10.1016/j.protis.2011.10.001
- Yabuki, A., Kamikawa, R., Ishikawa, S. A. *et al.* 2014. *Palpitomonas bilix* represents a basal cryptist lineage: Insight into the character evolution in Cryptista. *Sci. Rep.* 4: 4641. doi.org/10.1038/srep04641
- Yazaki, E., Yabuki, A., Imaizumi, A., Kume, K., Hashimoto, T. & Inagaki, Y. 2022. The closest lineage of Archaeplastida is revealed by phylogenomics analyses that include *Microheliella maris*. *Open Biol.* 12: 210376. doi.org/10.1098/RSOB.210376

(2022年9月28日受付, 2022年10月7日受理)

通信担当編集委員: 仲田 崇志