

クロミスタ＝黄色い植物とその仲間たち

上井 進也

新潟大学理学部自然環境科学科

〒950-2181 新潟市西区五十嵐2の町 8050

Chromista, a group of algae with yellow plastids

Key words: Chromista; Cryptophyta; Haptophyta; phylogeny; stramenopile.

Shinya Uwai

Department of Environmental Science, Faculty of Science, Niigata University

Ikarashi 2, Nishiku, Niigata 950-2181, Japan

光合成生物は、陸上植物のような緑色のものばかりではない。コンブやワカメなどの褐藻がその代表例で、緑というよりは黄色がかった体色をもつ (図1)。このような光合成生物は、光合成色素としてクロロフィル *a* とクロロフィル *c* をもっており、「クロミスタ」と呼ばれている。本稿では、クロミスタとよばれる生物群について、その特徴や多様性、進化について解説する。

1. 「クロミスタ」とは

クロミスタには、すでに挙げた褐藻を含む不等毛植物のほかに、ハプト藻類 (ハプト植物) やクリプト藻類 (クリプト植物) と呼ばれるグループが含まれる。

不等毛植物には、褐藻のほかに、珪藻類をはじめとする多くの微細藻類が含まれ、天然記念物としてしられるヒカリモ (黄金色藻類) や、赤潮の原因藻となる *Chattonella antiqua* (ラフィド藻類) など

が挙げられる。不等毛植物の多くは、光合成色素として、クロロフィル *a/c* 以外にもフコキサンチンをもち、葉緑体 (色素体) は褐色を呈する (図1)。もっとも、なかには真眼点藻綱のようにクロロフィル *c* もフコキサンチンももたないグループが存在するなど、色素組成や細胞構造に大きな多様性がみられ、不等毛植物は現在 15 以上の綱にわけられている (Andersen 2004)。不等毛植物には、遊泳細胞が2本の不等長の鞭毛 (図2) をもち、そのうちの片方 (前鞭毛) に3部管状マスコゴネマとよばれる管状小毛が付随する、という基本構造が存在する。面白いことに、水カ

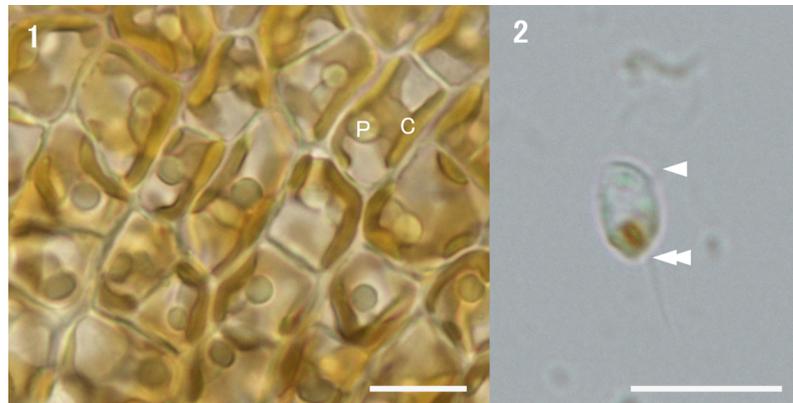


図1, 2 不等毛植物の葉緑体と遊走細胞. 1, セイヨウハバノリ (褐藻, シオミドロ目) の表面観。葉緑体 (C) に付随している球状の構造は、ピレノイド (P)。2, セイヨウハバノリの遊走子。前鞭毛 (矢頭) と後鞭毛 (2重の矢頭) の2本の鞭毛が確認できる。スケールはいずれも 10 μm 。

ビ（卵菌類）やラビリンツラのような菌類的な性質をもつ生物や、ビコソエカのようなバクテリアなどを捕食している、葉緑体をもたない従属栄養性の生物群の遊走細胞にも、同様の基本構造が知られている。卵菌やラビリンツラ、ビコソエカなどの生物群は、不等毛植物と一緒にストラメノパイルというグループとしてまとめられている。分子系統学的解析からもストラメノパイルの単系統性は支持されており、葉緑体をもたない「無色」のグループは、ストラメノパイルの根元で分岐することが知られている（例えば Riisberg et al. 2009）。

ハプト藻類は、ほとんどが海産、遊泳性で、光合成能をもつ単細胞種である。ハプト藻は、多くの点でストラメノパイルと細胞の基本構造を共有しているが、2本の鞭毛に加え、ハプトネマとよばれる「第3の鞭毛」をもち、また2本の鞭毛のいずれもがマスコゴネマを持たないという点で大きく異なっている（井上 2007）。ハプトネマは、いわゆる鞭毛とは構造が異なり、9+2構造を持たず、内部には6-7本の単体の微小管が円形あるいはC字型に並んでいる、糸状の付属物で、ハプト藻にのみ知られている構造である。ハプトネマの発達の程度は様々だが、よく発達したものは基物への付着や餌の捕食に使われることが知られている（Kawachi et al. 1991, 井上 2007）。ハプト藻のもう一つの特徴は、円石（コッコリス）である。円石とは直径1-15 μm ほどの炭酸カルシウムの円盤で、ハプト藻の仲間（円石藻）が形成する細胞外被である。化石記録としては白亜紀のものがよく知られるが、現代でも *Emiliania huxleyi* のような円石藻が活発に活動しており、しばしば大規模なブルームとなることが知られている。このため、円石藻は、炭素循環やジメチルスルフィドの生産を通じて地球環境に大きな影響を与えている可能性がある（佐藤・白岩 2005, 井上 2007）。

3つめのグループであるクリプト藻は、左右非対称な特徴的な細胞をもつ、単細胞遊泳性の種からなるグループであるが、その体色は黄色いとは限らない。クリプト藻の多くが光合成能力をもつが、光合成色素としてクロロフィル a/c だけではなく、紅藻やラン藻にみられるフィコビリントタンパク質（フィコエリスリンあるいはフィコシアニンのいずれか片方）も持っているため、種によって赤から青緑、青、褐色と、様々な体色を呈する（Cerino & Zingone 2007）。葉緑体は2重チラコイドをもつという点で不等毛植物やハプト藻（いずれも3重チラコイド）と異なるが、さらにチラコイド内部にフィコビルリンをもつという点で、特徴的である。さらにクリプト藻の細胞には、ヌクレオモルフと呼ばれるユニークな小胞が存在している。ヌクレオモルフは、葉緑体包膜と periplast membrane（葉緑体 ER 内膜；後述）の間の葉緑体周辺区画とよばれる部分に存在し、核膜のような構造や、3本の染色体からなる内容物から葉緑体として取り込まれた真核生物の核の残さであり、二次共生（後述）の証拠と認識されている（Archibald 2007）。

2. クロミスタの葉緑体の起源

このように、一口にクロミスタといっても、細胞構造や色素をみると非常に多様な生物の集まりであることがわかる。クロミスタというグループは、もともとは1980年代に、葉緑体が4重膜に囲まれていること、2本の鞭毛を持っており、そのうちの少なくとも1本が管状小毛をもつこと、を特徴としてまとめられたグループである（Cavalier-Smith 2004）。葉緑体4重膜のうち、最外膜は表面にリボソームをつけて、核膜と連続しており、粗面小胞体（rough ER）として機能している（内側の periplastid membrane とあわせて葉緑体 ER と呼ぶこともある）。緑色植物や紅藻など

では葉緑体は2重膜である。クロミスタにみられる4重の葉緑体包膜は、ラン藻を取り込んで葉緑体を獲得した緑色植物や紅藻などの一次共生生物を、さらに別の真核生物（クロミスタの祖先生物）がとりこんで葉緑体とした、という「二次細胞内共生」によって説明される。細胞内共生という複雑な現象が頻繁におこるはずもなく、クロロフィル *alc* をもつ二次共生生物の成立は1回きりというのが、「クロミスタ仮説」の主張である (Cavalier-Smith 2004)。

実際に、分子系統解析においては、クロミスタの「葉緑体」は単系統群としてまとめ、紅藻のクレードに含まれるため、葉緑体の起源となった共生生物は紅藻であると認識されている (Takishita & Uchida 1999, Zhang et al. 1999, Yoon et al. 2002, Li et al. 2005, Sanchez-Puerta et al. 2007)。またそれ以外にも、葉緑体ではたらく GAPDH (Glyceraldehyde-3-Phosphate Dehydrogenase) や FBA (Fructose-1,6-Bisphosphate Aldolase) という酵素について、クロミスタの3グループで共通性がみられるという報告がなされている。GAPDH タンパク質には、細胞質で働くタイプと葉緑体で働くタイプがあり、いずれのタイプの遺伝子も核ゲノムにコードされている。紅藻や緑色植物では、葉緑体ではたらく GAPDH 遺伝子はラン藻由来のものであるが、クロミスタの葉緑体では、ラン藻由来の遺伝子ではなく、細胞質で機能するタイプの GAPDH 遺伝子の重複により生じたと考えられる遺伝子が使われている (Harper & Keeling 2003)。FBA には、class I と class II という2つのタイプが存在し、紅藻や緑色植物の葉緑体では class I が使われているのに対し、クロミスタの葉緑体では class II が使われていることが報告されている (Patron et al. 2004)。また PRK (Phosphoribulokinase) という酵素についても、クロミスタが紅藻ではなく緑色植物に近縁であったり、緑色葉緑体の系統であるミドリムシが同じクレードに含まれるなど、疑問に感じる点もあるが、やはりクロミスタ3グループの PRK が互いに近縁であることが示されている (Petersen et al. 2006)。これらの事実は、クロミスタの葉緑体が、全て紅藻起源であるというだけではなく、紅藻葉緑体の系統のなかでも非常に類縁性が高いものであることを示している (図3, 右側の系統樹)。正確には、ストラメノパイル・ハプト藻・クリプト藻に加え、渦鞭毛藻類などからなるアルベオラータ (高野の項を参照) の葉緑体もクロミスタと同様の特徴を持っており (表1), 紅藻起源の葉緑体をもつ二次共生生物群は「クロムアルベオラータ」としてまとめられている (Cavalier-Smith 2004, 井上 2007, Keeling 2009)。

表1 クロムアルベオラータおよび紅藻の葉緑体にみられる分子的形質の比較

	ハプト藻	クリプト藻	不等毛植物	アルベオラータ	紅藻	文献
GAPDH	細胞質型	細胞質型	細胞質型	細胞質型	ラン藻型	Harper & Keeling (2003)
FBA	Class II	Class II	Class II	Class II	Class I	Patron et al. (2004)
<i>rpl36</i>	c-type	c-type	p-type	p-type	p-type	Rice & Palmer (2006)

3. クロミスタは単系統群か？

葉緑体に関する形質では近縁性を示すクロミスタ (+アルベオラータ) であるが、核ゲノムではどうなるのか？最近になって大量のシーケンスデータにもとづき、真核生物全体の系統が論じられるようになり、まだまだ異論も多いものの、真核生物全体を6-8個程度のスーパーグループにわける考え方が、広く紹介されている (Simpson & Patterson 2006, 井上 2007, Baldauf 2008, Lane

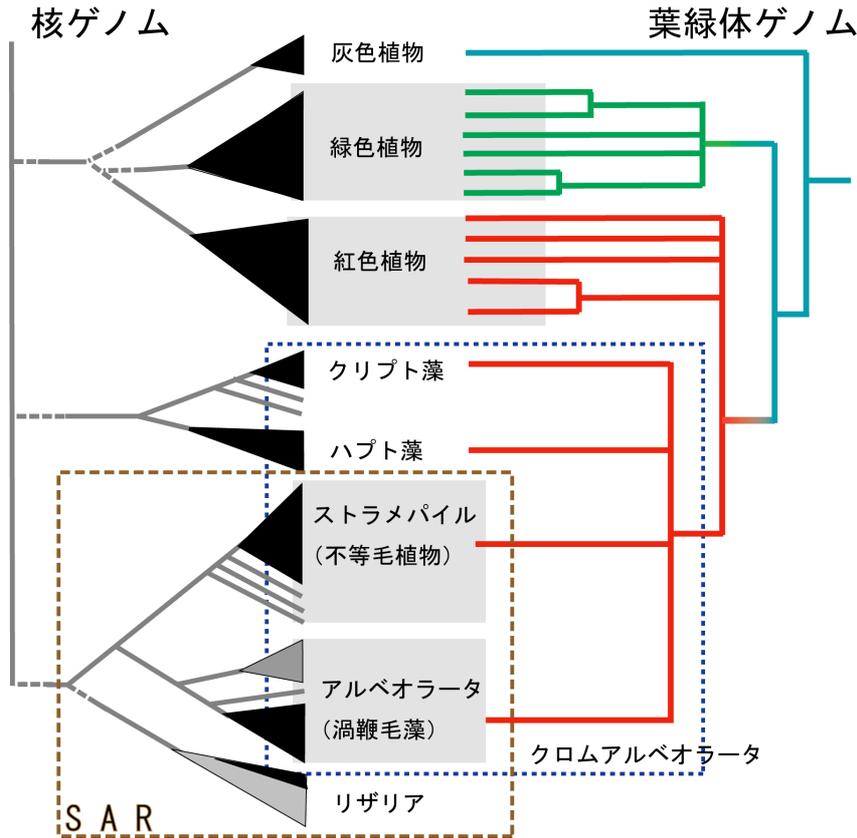


図3 クロミスタおよびアルベオラータ、リザリアの系統関係。核ゲノム（左）と葉緑体ゲノム（右）のそれぞれにもとづく系統関係の対比を示す。Sanchez-Puerta et al. (2007) などをもとに作図。核ゲノムにもとづく系統樹の点線の部分は系統関係が曖昧なことを示し、黒でしめされたクレードは光合成生物群、灰色のクレードは非光合成生物群を表す。クロムアルベオラータの葉緑体は、紅藻の中の1系統に由来する。リザリアの葉緑体（緑色植物由来）の系統については省略した。

& Archibald 2009)。クロムアルベオラータは、このようなスーパーグループの一つとして名前が挙げられることもあるが、実は核ゲノムにもとづく系統解析では、ストラメノパイル（+アルベオラータ）と、ハプト藻、クリプト藻の間の単系統性を、積極的に指示するような結果は得られていない (Harper et al. 2005)。それどころか、最近ではストラメノパイル+アルベオラータはリザリア（リザリアについては太田の項を参照）という別のスーパーグループと近縁であるという結果が報告され、SAR（あるいはRAS）というグループ名でまとめられることがある (Burki et al. 2007, Hackett et al. 2007, Baldauf 2008, Hampl et al. 2009, Reeb et al. 2009 ; 図3, 左側の系統樹)。一方でハプト藻とクリプト藻の近縁性を示す系統解析の結果も報告されている (上記他, Patron et al. 2007)。また, Rice & Palmer (2006) によると, ハプト藻とクリプト藻の葉緑体 *rpl36* (ribosomal Protein L36) 遺伝子は, c-type とよばれるバクテリアに見られる遺伝子に置き換わっているという。紅藻や珪藻（緑藻や灰色藻の葉緑体, ラン藻でも）では, p-type とよばれる, c-type とは挿入欠失パターンで区別できる別のタイプが見られるため, ハプト藻・クリプト藻にみられる c-type は, 両グループの近縁性を示していると, Rice & Palmer (2006) は主張している。ハプト藻・クリプト藻の単系統性については, このような証拠がもっと蓄積されてくる必要があると考えられるが, クロミスタあるいはクロムアルベオラータが単系統群であると考えるのは, 現時点ではかなり難しいといえる。

4. 二次共生はどのタイミングで、何回起こったのか

ストラメノパイルとハプト藻・クリプト藻が単系統でないとする、これらのグループの葉緑体獲得はどの時点で、何回起きたのであろうか？クロミスタ仮説、あるいはその改訂版ともいえ

るクロムアルベオラータ仮説では、共通祖先で1度だけ二次共生による葉緑体の獲得が起こったと考える (Cavalier-Smith 2004)。一方で、ストラメノパイルとハプト藻・クリプト藻が単系統群でないならば、それぞれの系統群で二次共生が起こったはずであるから、複数回の二次共生を想定することが必要になる。複数回の二次共生を仮定すると、逆に葉緑体にみられる近縁性が説明できなくなるという問題が生じる。二次共生で葉緑体を獲得したハプト藻をアルベオラータ・ストラメノパイルの祖先が三次共生により葉緑体としたと考える仮説も提出される (Sanchez-Puerta & Delwiche 2008, Archibald 2009) など、二次共生の回数だけをみても、結論がでるまでにしばらく時間がかかりそうな気配である。

葉緑体獲得のタイミングについては、卵菌の全ゲノム解読において、葉緑体由来の遺伝子がみつかるという、興味深い結果が報告されている (Tyler et al. 2006)。いうまでもなく卵菌は現在では葉緑体をもたないが、陸上植物の病原生物である卵菌の一種 *Phytophthora sojae* と *P. ramourum* のゲノムを解析した結果、855 個もの、ラン藻あるいは紅藻由来の遺伝子が存在することが明らかになった。このデータは、かつては卵菌も葉緑体を持っていた可能性を示すものである。同様のデータはアルベオラータの仲間である繊毛虫でも報告されている (Reyes-Prieto et al. 2008)。現在は葉緑体を持たない近縁群がかつて葉緑体をもっていたかどうかは、葉緑体獲得のタイミングを推定する上で重要なポイントである。

いずれにせよ葉緑体獲得の歴史については今後のさらなる研究を待たなくてはならない。以前とは比べものにならないくらい解像度があがったとはいえ、核ゲノムにもとづく系統解析においては、スーパーグループの間の系統関係をより正確に推定することが必要である。また系統解析だけではなく、現在は「無色」のグループのゲノム解析を進め、「葉緑体の痕跡」を探ることが今後二次共生生物の進化を探る上で重要な情報になると予想される。

引用文献

- Andersen, R.A. 2004. Biology and systematics of heterokont and haptophyte algae. *Am. J. Bot.* 91: 1508-1522.
- Archibald, J.M. 2007. Nucleomorph genomes: structure, function, origin and evolution. *Bioessays* 29: 392-402.
- Archibald, J.M. 2009. The puzzle of plastid evolution. *Curr. Biol.* 19: R81-R88.
- Baldauf, S.L. 2008. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryote. *J. Syst. Evol.* 46: 263-273.
- Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M., Skjæveland, Å., Nikolaev S.I., Jakbson, K.S. & Pawlowski J. 2007. Phylogenetic reshuffles the eukaryotic supergroup. *PlosONE* 2: e790.
- Cavalier-Smith, T. 2004. Chromalveolate diversity and cell megaevolution: interplay of membranes, genomes and cytoskeleton. In: Hirt, R.P. & Horner D.S. (eds.) *Organelles, Genomes and Eukaryote Phylogeny, An Evolutionary Synthesis in The Age of Genomics*. pp. 75-108. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.
- Cerino, F. & Zingone, A. 2007. Decrypting cryptomonads: a challenge for molecular taxonomy. In: Brodie, J. & Lewis, J. (eds.) *Unravelling The Algae, The Past, Present, and Future of Algal Systematics*. Pp. 197-214. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.

- 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.
- Hampl, V., Hug, L., Leigh, J.W., Dacks J.B., Lang, B.F., Simpson, A.G.B. & Roger, A.J. 2009. Phylogenomic analyses support the monophyly of excavata and resolve relationships among eukaryotic “supergroups”. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 3859-3864.
- Harper, J.T. & Keeling, P.J. 2003. Nuclear-encoded, plastid-targeted glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) indicates a single origin for chromalveolate plastids. *Mol. Biol. Evol.* 20: 1730-1735.
- Harper, J.T., Wanders, E. & Keeling, P.J. 2005. On the monophyly of the chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. *Int. J. Sys. Evol. Microbiol.* 55:487–496.
- 井上勲 2007. 藻類 30 億年の自然史-藻類から見る生物進化・地球・環境-. 東海大学出版会. 神奈川県.
- Kawachi, M., Inoue, I., Maeda, O. & Chihara, M. 1991. The haptonema as a food-capturing device: observations on *Chrysochromulina hirta* (Prymnesiophyceae). *Phycologia* 30: 563-573.
- Keeling, P.J. 2009. Chromalveolates and the evolution of plastids by secondary endosymbiosis. *J. Eukaryot. Microbiol.* 56: 1-8.
- Lane, C.E. & Archibald, J.M. 2008. The eukaryotic tree of life: the endosymbiosis takes its TOL. *Trends Ecol. Evol.* 23: 268-275.
- Li, S., Nosenko, T., Hackett, J.D. & Bhattacharya, D. 2006. Phylogenomic analysis identifies red algal genes of endosymbiotic origin in the chromalveolates. *Mol. Biol. Evol.* 23: 663-674.
- 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. *Eukaryotic Cell* 3: 1169-1175.
- Patron, N.J., Inagaki, Y. & Keeling P.J. 2007. Multiple gene phylogenies support the monophyly of the cryptomonad and haptophyte host lineages. *Curr. Biol.* 17: 887-891.
- Reeb, V.C., Peglar, M.T., Yoon, H.S., Bai, J.R., Wu, M., Shiu, P., Grafenberg, J.L., Reyes-Prieto, A., Rümmele, S.E., Gross, J. & Bhattacharya, D. 2009. Interrelationships of chromalveolates within a broadly sampled tree of photosynthetic protists. *Mol. Phyl. Evol.* 53: 202-211.
- Petersen, J., Teich, R., Brinkmann, H. & 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.
- Reyes-Prieto, A., Moustafa, A. & Bhattacharya, D. 2008. Multiple genes of apparent algal origin suggest ciliate may once have been photosynthetic. *Curr. Biol.* 18: 956-962.
- Rice, D.W. & Palmer, J.D. 2006. An exceptional horizontal gene transfer in plastids: gene replacement by a distant bacterial paralog and evidence that haptophyte and cryptophyte plastids are sisters. *BMC Biol.* 4: 31.
- Riisberg, I., Orr, R.J.S., Kluge, R., Shalchian-Tabrizi, K., Bowers, H.A., Patil, V., Edvarsen, B. & Jakobsen

- K.S. 2009. Seven gene phylogeny of heterokonts. *Protist* 160: 191-204.
- 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. Phyl. Evol.* 44: 885-897.
- Sanchez-Puerta, M.V. & Delwiche, C.F. 2008. Minireview: a hypothesis for plastid evolution in chromalveolates. *J. Phycol.* 44: 1097-1107.
- 佐藤真奈美・白岩義博 2005. 円石藻におけるココリス形成と光合成. 竹井祥郎 (編) 海洋生命系のダイナミクス第2巻 海洋生物の機能-生命は海にどう適応しているか-. pp 374-392. 東海大学出版会. 神奈川.
- Simpson, A.G.B. & Patterson, D.J. 2006. Current perspective on high-level grouping of protists. In: Katz, L.A. & Bhattacharya, D. (eds.) *Genomics and Evolution of Microbial Eukaryotes*. pp. 7-30. Oxford University Press, New York.
- Takishita, K. & Uchida, A. 1999. Molecular cloning and nucleotide sequence analysis of *psbA* from the dinoflagellate: origin of the dinoflagellate plastid. *Phycol. Res.* 47: 207-216.
- Tyler, B.M., Tripathy, S., Zhang, X., Dehal, P., Jiang, R.H., Aerts, A., Arredondo, F.D., Baxter, L., Bensasson, D., Beynon, J.L., Chapman, J., Damasceno, C.M., Dorrance, A.E., Dou, D., Dickerman, A.W., Dubchak, I.L., Garbelotto, M., Gijzen, M., Gordon, S.G., Govers, F., Grunwald, N.J., Huang, W., Ivors, K.L., Jones, R.W., Kamoun, S., Krampis, K., Lamour, K.H., Lee, M.K., McDonald, W.H., Medina, M., Meijer, H.J., Nordberg, E.K., Maclean, D.J., Ospina-Giraldo, M.D., Morris, P.F., Phuntumart, V., Putnam, N.H., Rash, S., Rose, J.K., Sakihama, Y., Salamov, A.A., Savidor, A., Scheuring, C.F., Smith, B.M., Sobral, B.W., Terry, A., Torto-Alalibo, T.A., Win, J., Xu, Z., Zhang, H., Grigoriev, I.V., Rokhsar, D.S. & Boore, J.L. 2006. *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis. *Science* 313: 1261-1266.
- Yoon, H.S., Hackett, J.D., Pinto, G. & Bhattacharya, D. 2002. The single, ancient origin of chromist plastids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 99: 15507-15512.
- Zhang, Z. Green B.R. & Cavalier-Smith T. 1999. Single gene circle in dinoflagellate chloroplast genome. *Nature* 400: 155-159.