

アルベオラータに見られる多様な生き方～特に渦鞭毛藻類について～

高野 義人

長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センター

〒852-8521 長崎県長崎市文教町 1-14

Diversity of life strategies in Alveolata, especially in dinoflagellate

Key words: Alveolata; Apicomplexa; ciliate; dinoflagellate; diversity.

Yoshihito Takano

Institute for East China Sea Research, Nagasaki University

Bunkyo 1-14, Nagasaki, Nagasaki 852-8521, Japan

1. アルベオラータとは？

繊毛虫，アピコンプレクサ，渦鞭毛藻類の3つの大きな生物群にいくつかの小さな生物群を加えた単細胞性原生生物の一大系統群が“アルベオラータ生物群 (Alveolata)”と称されている。これまで，これらの近縁性はリボゾーム RNA 遺伝子や複数のタンパク質の遺伝子を連結して用いた系統解析によって明らかとされている (Gajadhar et al. 1991, Wolters 1991, Fast et al. 2002, Harper et al. 2005)。そして，共通の形態学的特徴として，原形質膜を裏打ちする扁平な袋状の膜構造物（繊毛虫では cortical alveolus，アピコンプレクサでは inner membrane complex，渦鞭毛藻類では amphiesma vesicle と呼ばれる）を持つ。アルベオラータ (Alveolata) は，この特徴に由来する名である (Cavalier-Smith 1998)。

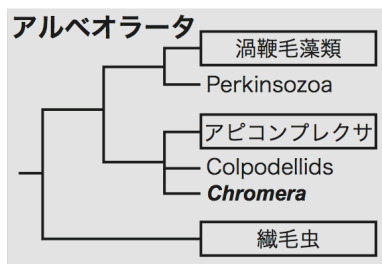


図1 アルベオラータ内の系統関係 (Moore et al. 2008 改変)

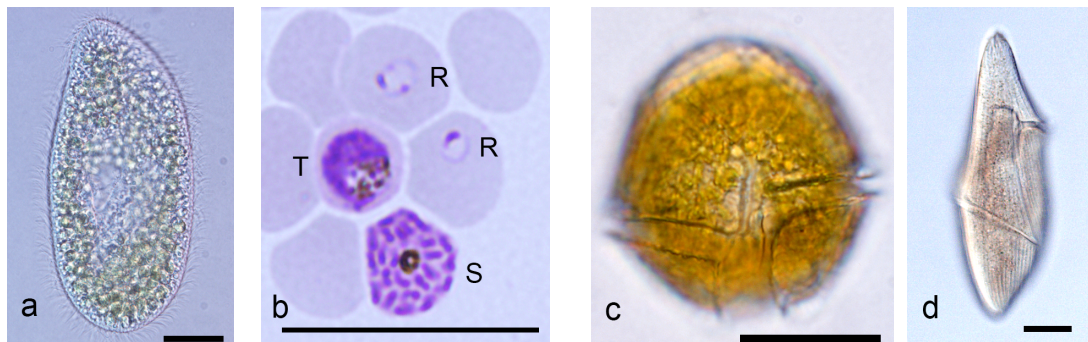


図2 アルベオラータ生物群に含まれる主な3つの生き物たち（スケールバーは20 μm ）。 a. 繊毛虫；ミドリゾウリムシ (*Paramecium bursaria*)。 b. アピコンプレクサ；ヒト赤血球中の熱帯熱マ

ラリア原虫 (*Plasmodium falciparum*) ギムザ染色処理像, R ; リング型 (ring-stage), T ; トロホゾイト (trophozoite), S ; シゾント (schizont)。サンプル提供: 長崎大学, 坂口美亜子特任助教。 c-d. 渦鞭毛藻類; c. 独立栄養性種 *Peridinium willei* d. 従属栄養性種 *Gyrodinium spirale*

1-1. 繊毛虫

繊毛虫は、細胞表面に多数の繊毛を持ち、大核と小核を持つ2核性で特徴づけられる。その形態は多種多様で約 8,000 種が記載されている非常に大きなグループであり、身近な池や田んぼといった淡水中から海水中、さらには土壌中などありとあらゆるところに棲息し、水圏生態系・土壌生態系において捕食者として非常に重要な役割を担っている。“ゾウリムシ” (*Paramecium caudatum*) と言えば、理科の教科書で必ず目にする最も知名度の高い繊毛虫である。そのほとんどが完全な従属栄養性であるが、中には捕食した緑藻類のクロレラ (*Chlorella*) を細胞内共生体として取り込んでいるミドリゾウリムシ (*Paramecium bursaria*; 図 2a) や、クリプト藻類などの他の藻類を捕食しその葉緑体を一時的に利用するクレプトクロロプラスト (kleptochloroplast; 詳細は、山口晴代ら 2008 を参照) を行う種も知られている。また、主にブタやサル、ヒトの大腸に寄生し激しい下痢を引き起こすバランチジウム症の原因となる *Balantidium coli* はヒトに寄生する唯一の種として知られている。

1-2. アピコンプレクサ

アピコンプレクサ (Apicomplexa; 孢子虫類) は、無脊椎動物、脊椎動物の細胞内絶対寄生性であり、*Plasmodium* によるマラリアや *Toxoplasma* によるトキソプラズマ症といった人類や家畜に対する重大な病原性を示すものも知られている。その生活史は複雑で、例えば、熱帯熱マラリア原虫である *Plasmodium falciparum* では、ヒトにおいて無性生殖を、蚊 (ハマダラカ) において有性生殖を行いその間さまざまな形態を持つ。蚊の吸血によってヒトの体内に入り血流に乗って肝臓に移行し、肝細胞内で数千個のメロゾイトに増殖する。その後血流に放出され赤血球に侵入し、リング型 (図 2b-R)、トロホゾイト (図 2b-T)、シゾント (図 2b-S) を経て 10~30 個の成熟メロゾイトが寄生赤血球を破壊し血流中に放出され (図 2c)、再び新たな赤血球に侵入する。赤血球に侵入してから放出まで約 48 時間である (田辺ら 2000)。

面白いことに、この絶対寄生性のアピコンプレクサが痕跡的な葉緑体 (apicomplexan plastid を省略して“apicoplast; アピコプラスト”と呼ばれる) を持っている (Köhler et al. 1997)。このアピコプラストは、光合成能を失っているが、独自の環状 DNA を持ち、脂肪酸などの生合成反応の場として機能しており生存に必須であることが分かっている。このアピコプラストの起源を調べる研究は数多く行われているが、遺伝子解析からは紅藻由来であること、また、その形態が4重包膜であることから二次共生によって獲得されたこと以外の情報は得られていない。毎年およそ3~5億人が感染し、年間100万人以上の命を奪っているマラリア原虫が、このような細胞内小器官を持ちヒトとは異なる原核生物型の生合成反応系を持つことから、このアピコプラストをターゲットとしたヒトへの副作用のない抗マラリア薬の開発が進められている (Waller & McFadden 2005.)。

1-3. 渦鞭毛藻類

渦鞭毛藻類の基本形態は、細胞を水平方向に走る横溝とそれに直行する縦溝を持ち、それぞれ

に特徴の異なる2本の鞭毛を持ち、くるくると渦を巻くように遊泳する。渦鞭毛藻類の典型的な葉緑体は、3重の包膜を持ち、クロロフィルa+cとペリディニンという他の藻類には見られない光合成補助色素を持ち茶色を呈する。また、他の植物の葉緑体ゲノムでは環状DNA上に複数の遺伝子が並ぶのに対し、渦鞭毛藻類の葉緑体遺伝子は、基本的に一つの遺伝子は一つの小さなサークル（ミニサークル）を作って存在している (Zhang et al. 1999)。このように非常に特異的な渦鞭毛藻類の葉緑体ではあるが、分子系統解析の結果から紅藻類の二次共生に由来することが明らかとなっている (Zhang et al. 1999, Ishida & Green 2002)。渦鞭毛藻類は、その名の通り葉緑体を持つ“藻類”として扱われているが、実際にはこれまで約2,000種が知られている中で、その約半数しか葉緑体を持たず (図2c)、残りは葉緑体を持たない (図2d)。この葉緑体を持たない種は、二次的に典型的な葉緑体を消失したと考えられる (Saldarriaga et al. 2001)。

渦鞭毛藻類は、淡水域から海水域まで広く分布し、生産者、また消費者として水圏生態系において重要な役割を担っている。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) 葉緑体を持ち自由生活する独立栄養性 (autotroph)、2) 葉緑体を持つが捕食もするもの (mixotroph)、3) 珊瑚やクラゲなどに共生しているもの (褐虫藻とも呼ばれる; symbiotic)、4) 他の生物を捕食する従属栄養性 (heterotroph)、5) 他の藻類を捕食し、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、6) 緑藻類の一種を細胞内共生体として持つもの、7) 藍藻類を細胞外共生体として持つもの、8) 他の生物ましてや渦鞭毛藻類にも寄生するもの (parasitic) が知られている。

さらに面白いことに、他の藻類では分類群ごとに同じタイプの葉緑体を共有しているが、渦鞭毛藻類には典型的な葉緑体ではない3つのタイプが知られている。1) *Lepidodinium* の葉緑体は、緑藻類の一種のプラシノ藻類に由来する。2) *Karenia*, *Karlodinium* や *Takayama* の葉緑体は、ハプト藻類に由来する。3) *Durinskia* や *Kryptoperidinium* などの葉緑体は、珪藻類に由来する。いずれの場合においても、典型的な葉緑体、つまり二次共生による紅藻由来の葉緑体を消失し、新たな葉緑体に置き換えたと考えられる。1) については、再び二次共生によって葉緑体を獲得していることから、連続的二次共生 (serial secondary endosymbiosis) と呼ばれ、2) と3) については二次共生による葉緑体を持つ藻類を取り込んでいるので、三次共生 (tertiary endosymbiosis) と呼ばれている。このように、渦鞭毛藻類は他の生物と仲良く、さらには支配し利用するのに長けている生物である。

アルベオラータ～繊毛虫、アピコンプレкса、渦鞭毛藻類～は共通祖先を持ち、その出発点は同じであるが、一見似ても似つかないさまざまな“かたち”に進化し、さまざまな“生きる術”を編み出した生き物たちである。

2. アルベオラータの葉緑体の起源～*Chromera velia* の発見による新たな一歩～

渦鞭毛藻類とアピコンプレксаの葉緑体は、共に二次共生の紅藻由来であることは分かっているが、互いの関連性については不明であった。しかし、2008年に単離された珊瑚に共生する新たな生物がその答えを与えてくれた。*Chromera velia* と名付けられたこの生物は、アルベオラータたる基本構造 (alveolus など) を持ち、光合成能を有する葉緑体を持つ共生性の藻類である。その核

と葉緑体の遺伝子を解析したところ、*C. velia* はアピコンプレクサと近縁であり、その葉緑体はアピコプラストと近縁であり、さらには渦鞭毛藻類の典型的な葉緑体とも近縁であることが示され、アピコプラストと渦鞭毛藻類の葉緑体が単一起源であることが初めて示された (Moore et al. 2008)。アルベオラータの葉緑体の起源について渦鞭毛藻類からアピコンプレクサまで辿ることができた。それでは、繊毛虫についてはどうなのであろうか？これまで、繊毛虫に葉緑体の痕跡的な器官は見つかっていない。ところが、Reyes-Prieto et al. (2008) はゲノム遺伝子解析を行い、繊毛虫も葉緑体遺伝子を持つことを報告した。遺伝子の水平移動の可能性もあるため、さらなる研究が必要とされるが、もし、繊毛虫からも紅藻由来の葉緑体の痕跡が見つかれば、二次共生による紅藻由来の葉緑体を持つ生物群（クリプト藻類、ハプト藻類、ストラメノパイル類、アピコンプレクサ、渦鞭毛藻類）すべては単系統であり、その葉緑体の取り込みはたった一度であったとするクロムアルベオラータ生物群仮説 (Chromalveolate hypothesis) を支持するさらなる一歩となる。

引用文献

- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.
- Fast, N.M., Xue, L., Bingham, S. and Keeling, P.J. 2002. Re-examining Alveolate Evolution Using Multiple Protein Molecular Phylogenies. *J. Eukaryot. Microbiol.* 49: 33-37.
- Gajadhar, A.A., Marquardt, W.C., Hall, R., Gunderson, J., Carmona, E.V.A. and Sogin, M.L. 1991. Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata* and *Cryptosporidium parvum* reveal evolutionary relationships among apicomplexans, dinoflagellates and ciliates. *Mol. Biochem. Parasit.* 45: 147-154.
- Harper, J.T., Waanders, E. and Keeling, P.J., 2005. On the monophyly of chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 55: 487-496.
- Ishida, K. and Green, B.R. 2002. Second- and third-hand chloroplasts in dinoflagellates: Phylogeny of oxygen-evolving enhancer 1 (PsbO) protein reveals replacement of a nuclear-encoded plastid gene by that of a haptophyte tertiary endosymbiont. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 9294-9299.
- Köhler, S., Delwiche, C.F., Denny, P.W., Tilney, L.G., Webster, P., Wilson, R.J.M., Palmer, J.D. and Roos, D.S. 1997. A plastid of probable green algal origin in apicomplexan parasites. *Science* 275: 1485-1488.
- Moore, R.B., Obornik, M., Janouskovec, J., Chrudimsky, T., Vancova, M., Green, D.H., Wright, S.W., Davies, N.W., Bolch, C.J., Heimann, K., Slapeta, J., Hoegh-Guldberg, O., Logsdon, J.M. and Carter, D.A. 2008. A photosynthetic alveolate closely related to apicomplexan parasites. *Nature* 451: 959-963.
- Reyes-Prieto, A., Moustafa, A. and Bhattacharya, D. 2008. Multiple genes of apparent algal origin suggest ciliates may once have been photosynthetic. *Curr. Biol.* 18: 956-962.
- Saldarriaga, J.F., Taylor, F.J.R., Keeling, P.J. and Cavalier-Smith, T. 2001. Dinoflagellate nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple plastid losses and replacements. *J. Mol. Evol.* 53: 204-213.
- 田辺和祐・小島莊明・脇誠治・北瀬 2000. 「マラリア学ラボマニュアル」菜根出版. 東京.
- Waller, R.F. and McFadden, G.I. 2005. The apicoplast: a review of the derived plastid of apicomplexan parasites. *Curr. Issues Mol. Biol.* 7: 57-80.

Wolters, J. 1991. The troublesome parasites: molecular and morphological evidence that Apicomplexa belong to the dinoflagellate- ciliate clade. *Biosystems* 25: 75–84.

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.

Zhang, Z., Green, B.R. and Cavalier-Smith, T. 1999. Single gene circles in dinoflagellate chloroplast genomes. *Nature* 400: 155-159.