

光合成リザリア生物について ～クロララクニオン植物を中心に～

大田 修平

フランス・ロスコフ生物学研究所¹⁾

Photosynthetic Rhizarians

Keywords: Chlorarachniophytes; endosymbiosis; *Paulinella*; Rhizaria.

Shuheï Ota

Station Biologique de Roscoff

Place Georges Place Georges Tessier, 29682 Roscoff, France

1. リザリア

リザリアは Cavalier-Smith (2002) が提唱した原生生物の一群であり、有孔虫類、放散虫類、ケルコゾア類を含む真核生物の一系統群を形成している (図 1)。リザリアの単系統性は、近年の複数遺伝子による分子系統解析によっても支持されているが (たとえば, Burki et al. 2007, 2008, 2009, Hackett et al. 2007), その細胞形態は非常に多様である。リザリアの多くは仮足 (擬足) が根のように分枝するアメーバ状を呈するものが多く、この特徴がリザリアという名前の語源 (ギリシア語: *rhizo*=根) となっている。

最近 Cavalier-Smith (2009) は分子系統データに、細胞体制、運動様式、生活様式、適応帯等のデータを考慮し、真核生物の系統進化を論じた。本講演では、Cavalier-Smith (2009) に基づき、リザリアの系統的位置を簡単に紹介したい。Cavalier-Smith の系統仮説に基づく、真核生物はユニコントとバイコントの二大グループに分けられる。²⁾ ユニコントは動物、菌類、アメーボゾアの各群からなり、バイコントは狭義の植物 (一次植物=緑色植物+紅色植物+灰色植物)、クロムアルベオラータ (=クロミスタ+アルベオラータ)、リザリア、エクスカベート、アプソゾアの各群から構成されている。Cavalier-Smith (2003) は、狭義の植物およびクロムアルベオラータをコルティカータとしてまとめており、Cavalier-Smith (2009) では、リザリアをコルティカータの姉妹群として扱っている。³⁾ 最近報告された多遺伝子による大規模分子系統解析においても、コルティカータ+リザリアの単系統性は統計的に強く支持されている (Burki et al. 2007, 2008)。ただし、Burki et al. (2007, 2008) では、クロムアルベオラ

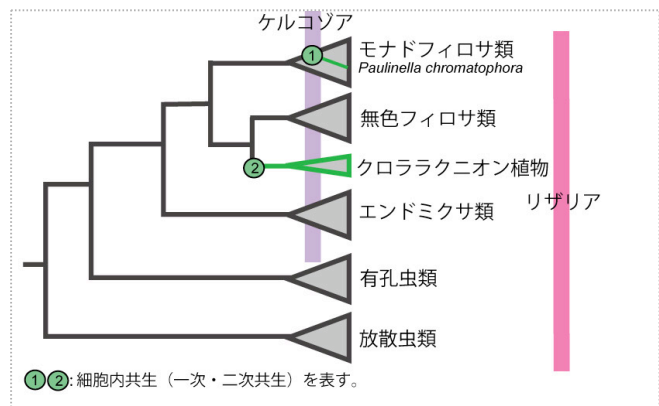


図 1 リザリア生物の系統関係。Bass et al. (2005) を参考に作図。簡略化のため、Proteomyxidea, Metopion 等の系統群は省略した。

ータは単系統とならず、ストラメノパイル+アルベオラータ+リザリア群とクリプト植物+ハプト植物群に分離している。⁴⁾ 以上、簡単にリザリアの系統的位罫について触れたが、ここで重要なことは、リザリアはバイコンタの初期に分岐した界レベルに匹敵する系統群と言える点である。

2. リザリア内で見られる光合成生物

2-1. 共生体とオルガネラの間

一次植物(狭義の植物)の葉緑体がシアノバクテリアの細胞内共生を起源とするオルガネラであることは広く知られている(一次共生と呼ぶ)。一方、真核生物全体を見ると、二次(あるいは三次)共生由来の葉緑体を持つグループも多数知られている。またそれぞれの葉緑体では、宿主と共生体の統合の程度(遺傳的な統合、細胞周期の統合、代謝的な統合)も様々である。共生体と葉緑体との線引き、すなわち共生体から葉緑体に至るどの進化段階以上を「オルガネラ」として呼べばいいのかは難しい議論である。Keeling & Archibald (2008) は、共生体の遺傳子が核へ移行し、共生体へタンパク質が輸送されている状態をオルガネラの共通見解としているが、彼らはまたその線引きは完全には明確にならないだろうとも述べている。本講演では簡単に、宿主の細胞周期と同調的に分裂する段階以上を葉緑体(オルガネラ)として考える。このような葉緑体を持つリザリア生物には、*Paulinella chromatophora* とクロラクニオン植物が存在する。有孔虫・放散虫は、捕食によって共生体(渦鞭毛藻等)を保持しているグループが存在するが、それらの共生体は単独でも生存可能であるため、ここでは議論から除外する。

2-2. *Paulinella chromatophora*

Paulinella chromatophora はケルコゾアのウロコカムリ目に分類される原生生物で、淡水域から汽水域に棲息する。細胞は倒卵形で長径 30-40 μm 、珪酸質の外殻を持つ。外殻には開口部が存在し、そこから糸状仮足を伸長さセアメーバ運動を行う。*P. chromatophora* は、細胞内に chromatophore (以下、有色体) と呼ばれる共生体を持つ。有色体は形態的にシアノバクテリアの特徴を多く残しており、系統的にも *Synechococcus/Prochlorococcus* クレードに位置することが知られている (Marin et al. 2005)。*P. chromatophora* は、100 年以上前 (1895 年) に記載された生物であるが、近年この生物の培養株が確立されたことにより、*P. chromatophora* の研究が飛躍的に進歩した。最近 Nakayama & Ishida (2009) は光合成関連遺傳子のひとつ *psaE* が *P. chromatophora* の宿主核にコードされていることを報告した。*psaE* 遺傳子は有色体にはコードされておらず、このことは *psaE* 遺傳子が共生体から宿主核へ転移したことを示している。この研究は一次植物とパラレルなオルガネラの獲得過程で、シアノバクテリア共生体(有色体)と宿主の遺傳子レベルの統合を示した最初の報告である。このことはつまり *P. chromatophora* が、一次共生は過去にただ一回起きたとする定説の例外となる可能性を示している。ただし、色素胞と宿主の共生の程度はまだ初期段階であると考えられており、このため、*P. chromatophora* の有色体は、オルガネラの初期進化のモデルとして非常に興味深い(最近の総説として Keeling 2010)。

2-3. クロララクニオン植物

クロララクニオン植物もケルコゾアに属するが、*P. chromatophora* とは異なる系統的位置にある (Bass et al. 2005)。また、それぞれの葉緑体（色素体）の起源も全く異なる。即ち *P. chromatophora* では、葉緑体はシアノバクテリア（原核生物）起源であるが、クロララクニオン植物の場合は、ケルコゾア生物が緑藻を細胞内に共生させた結果オルガネラ化したものである。（詳しくは Takahashi et al. 2007）。

ここでクロララクニオン植物の分類の変遷を簡単に紹介したい。最初に発見された *Chlorarachnion reptans* は、1930年 Geitler によって黄緑藻綱の藻として記載された。その約50年後、Hibberd & Norris は *C. reptans* の培養株の確立に成功した。彼らは確立された培養株を用いて再検討を行い、従来の藻類グループとは異なる特徴を見出した (Hibberd & Norris 1984)。その特徴とは、1) 葉緑体はクロロフィル *a+b* を持つこと、2) 葉緑体は4重膜で囲まれていること、3) 葉緑体周縁区画にヌクレオモルフ（共生体の痕跡核）を持つこと、4) 眼点を持たないこと、5) デンプンを欠くことである。このような形質の組み合わせを持つ生物群は当時知られていなかったため、Hibberd & Norris は新たな植物門としてクロララクニオン植物門を設立した (Hibberd & Norris 1984)。2009年現在、本植物には7属12種が知られており、すべて海産種のみである。クロララクニオン植物の属は、1) ピレノイド微細構造、2) ヌクレオモルフの位置、3) 栄養細胞のタイプ（アメーバ状、球状、あるいは遊泳性）で決められる。この形質で定義される属は、分子系統と矛盾しない (Ota et al. 2009; ただし *Lotharella* 属のみ多系統)。

本植物の栄養細胞は糸状仮足を持つアメーバ状を呈するものが多いが、細胞壁を持つ球状の種、あるいは1本鞭毛を持った遊泳性の種も知られている。アメーバ状を呈する種は、混合栄養（光合成+捕食）を行うが、より植物的な不動の球状細胞への進化の方向性を示す系統群や、外洋の表層水環境への適応を示すと思われるプランクトン性の系統群などが知られている。このように、クロララクニオン植物は様々な栄養様式を持ち、沿岸域から外洋域までハビタットも多岐に渡っているため、生活環が非常に多様化しているのが特徴である。

クロララクニオン植物は葉緑体周縁区画（葉緑体包膜の2枚目と3枚目の間の区画）にヌクレオモルフと呼ばれる核に似た構造を持つが、これが実際に共生藻の痕跡核であると証明したのは、McFadden et al. (1994) である。ヌクレオモルフは形態的に核に似ているが、ゲノムサイズが極端に縮小している。例えば、全ヌクレオモルフゲノムが解読された *Bigelowiella natans* の場合、そのゲノムサイズは373 kbpまで縮小している (Gilson et al. 2006)。つまり、ヌクレオモルフの遺伝子は大部分が宿主側の核に移されたか、あるいは消失したと考えられている。しかし、そのゲノムは完全には消えておらず染色体が残されている。このため、本植物の葉緑体は完全にオルガネラ化する一つ手前の段階であり、葉緑体にはまだ真核的な性質が残されていると思われる（詳しくは Archibald 2007）。

3. 終わりに

3-1. 光合成リザリア生物による植物化の理解

リザリア生物群はほとんどが従属栄養生物で構成されており、光合成生物としては、わず

かに *P. chromatophora* とクロララクニオン植物の2グループが知られるのみである。しかし上述のように、両生物群は葉緑体獲得過程の途中段階にあるため、葉緑体の獲得機構、進化を理解する上で注目されている。今後、*P. chromatophora* では、ゲノム、細胞生物学的アプローチにより、葉緑体獲得機構やその進化的研究が展開されていくと思われる。特に *P. chromatophora* は一次植物とはパラレルな進化経路によってシアノバクテリアをオルガネラとして獲得しており、したがって葉緑体タンパク質輸送機構の研究は、オルガネラの初期進化を理解する上で最も興味深いテーマの一つである。一方クロララクニオン植物は、葉緑体にヌクレオモルフが付随している点で興味深い。同様な生物群としては、クリプト植物が知られている。最近、両植物群においてヌクレオモルフのゲノムサイズを比較する研究がなされており、分類群ごとにゲノムサイズが多様であることが明らかにされた (Tanifuji et al. 2006, Silva et al. 2007)。これらの研究は、共生藻核のゲノムの縮小機構を探る基礎研究として重要であり、今後さらにヌクレオモルフのゲノムがどのように再編成されたかといった興味深い研究に発展するだろう。またクロララクニオン植物の一種 *Lotharella amoebiformis* では、すでに遺伝子導入系が確立されており (Hirakawa et al. 2008)、本植物における葉緑体タンパク質輸送機構も徐々に明らかにされつつある。⁵⁾ 一方、ヌクレオモルフの分裂様式など細胞生物学的観点からクロララクニオン植物やクリプト植物を研究することも必要であると考えている。これはヌクレオモルフを含む葉緑体がどの程度「真核生物的性質」を残しているのかといった興味深い研究テーマの出発点となり、共生体のオルガネラ化の機構を理解することにつながると思っている。

3-2. クロムアルベオラータ仮説とリザリア

クロムアルベオラータ仮説 (Cavalier-Smith 1999) とは、紅藻由来 (クロロフィル *a+c* タイプ) の色素体を持つ二次植物 (渦鞭毛植物, 不等毛植物, クリプト植物, ハプト植物) を含むクロミスタとアルベオラータが単系統群であるとする仮説である。クロムアルベオラータの単系統性問題は現在でも多数の議論が交わされており、葉緑体の進化的研究において重要な作業仮説となっている (最近の総説としては Archibald 2009, Keeling 2009, 2010)。リザリアには紅藻由来の色素体を持つグループは発見されておらず、長らくリザリアはクロムアルベオラータ議論の蚊帳の外にあった。しかし、近年の大規模な分子系統解析研究は、クロムアルベオラータ (ストラメノパイル+アルベオラータ) とリザリアが単系統であることを示した (Burki et al. 2007, 2008, 2009, Hackett et al. 2007)。このことは、これからのクロムアルベオラータの研究 (紅藻起源の色素体の進化研究) において、リザリア生物も視野に入れて議論していく必要があることを示唆している。

引用文献

- 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.
- Bass, D., Moreira D., López-García P., Polet S., Chao, E.E., von der Heyden, S., Pawlowski, J. &

- Cavalier-Smith, T. 2005. Polyubiquitin Insertions and the Phylogeny of Cercozoa and Rhizaria. *Protist* 156: 149-161.
- Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M., Skjaeveland, A., Nikolaev, S.I., Jakobsen, K.S. & Pawlowski, J. 2007. Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. *PLoS ONE* 2:e790.
- Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K. & Pawlowski, J. 2008. Phylogenomics reveals a new ‘megagroup’ including most photosynthetic eukaryotes. *Biol. Lett.* 4: 366-369.
- Burki, F. et al. 2009. Large-scale phylogenomic analyses reveal that two enigmatic protist lineages, telonemia and centroheliozoa, are related to photosynthetic chromalveolates, *Genome. Biol. Evol.* 2009: 231-238.
- 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. Eukaryot. Microbiol.* 46: 347-366.
- Cavalier-Smith, T. 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52: 297-354.
- Cavalier-Smith, T. 2003. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *Eur. J. Protistol.* 39: 338-348.
- Cavalier-Smith, T. 2009. Megaphylogeny, cell body plans, adaptive zones: causes and timing of eukaryote basal radiations. *J. Eukaryot. Microbiol.* 56: 26-33.
- Cavalier-Smith, T. 2010. Kingdoms Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biol. Lett.* 6: 342-345.
- Geitler, L. 1930. Ein grünes Filarplasmodium und andere neue Protisten. *Arc. Protistenkd.* 69: 615-636.
- Gilson, P.R., Su, V., Slamovits, C.H., Reith, M.E., Keeling, P.J. & McFadden, G.I. 2006. Complete nucleotide sequence of the chlorarachniophyte nucleomorph: nature’s smallest nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 9566-9571.
- 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.
- Hibberd, D.J. & Norris, R.E. 1984. Cytology and ultrastructure of Chlorarachnion reptans (Chlorarachniophyta divisio nova, Chlorarachniophyceae classis nova). *J. Phycol.* 20: 310-330.
- Hirakawa, Y., Kofuji, R. & Ishida, K. 2008. Transient transformation of a chlorarachniophyte alga, *Lotharella amoebiformis* (chlorarachniophyceae), with *uidA* and *egfp* reporter. *J. Phycol.* 44: 814-820.
- Keeling, P.J. 2009. Chromalveolates and the Evolution of Plastids by Secondary Endosymbiosis. *J. Eukaryot. Microbiol.* 56: 1-8.
- Keeling, P.J. 2010. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365: 729-748.
- Keeling, P.J. & Archibald, J.M. 2008. Organelle Evolution: what's in a name? *Curr. Biol.* 18:

R345-347.

- Marin, B., Nowack, E.C. & Melkonian, M. 2005. A plastid in the making: evidence for a second primary endosymbiosis. *Protist* 156: 425-432.
- McFadden, G.I., Gilson, P.R., Hofmann, C.J., Adcock, G.J. & Maier, U.G. 1994. Evidence that an amoeba acquired a chloroplast by retaining part of an engulfed eukaryotic alga. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 3690-3694.
- Nakayama, T. & Ishida, K. 2009. Another acquisition of a primary photosynthetic organelle is underway in *Paulinella chromatophora*. *Curr. Biol.* 19: R284-R285.
- Ota, S., Daniel, V., Le Gall, F., Yabuki, A. & Ishida, K. 2009. *Partenskyella glossopodia* gen. et sp. nov., the first report of a chlorarachniophyte that lacks a pyrenoid. *Protist* 160: 137-150.
- Silver, T.D., Koike, S., Yabuki, A., Kofuj, R., Archibald, J.M. & Ishida, K. 2007. Phylogeny and nucleomorph karyotype diversity of chlorarachniophyte algae. *J. Eukaryot. Microbiol.* 54: 403-410.
- Takahashi, F., Okabe, Y., Nakada, T., Sekimoto, H., Ito, M., Kataoka, H. & Nozaki, H. 2007. Origins of the secondary plastids of Euglenophyta and Chlorarachniophyta as revealed by an analysis of the plastid-targeting, nuclear-encoded gene *psbO*. *J. Phycol.* 43: 1302-1309.
- Tanifuji, G., Erata, M., Ishida, K., Onodera, N. & Hara, Y. 2006. Diversity of secondary endosymbiont-derived actin-coding genes in cryptomonads and their evolutionary implications. *J. Pl. Res.* 119: 205-215.

著者注

- ¹⁾ 現所属 : Department of Biology, University of Oslo, P.O. Box 1066 Blindern, NO-0316, Oslo, Norway
- ²⁾ Cavalier-Smith が用いるユニコント, バイコントは階級を持ったグループ名 (分類群) ではない。(ユニコントが単系統であるとする, Cavalier-Smith (2010) のプロトゾア界は明らかに側系統群となることに注意。) 詳しくは, Cavalier-Smith (2010) 参照。
- ³⁾ 最近, Cavalier-Smith (2010) はこれまでの分類体系を一部更新した。Cavalier-Smith (2010) の体系に基づくと, ストラメノパイル+アルベオラータ+リザリアからなるグループを Harosa 亜界としてまとめ, これをクロミスタ界に含めている。つまりこの体系では, リザリアはクロミスタ界のグループとして扱われている。
- ⁴⁾ 最近報告された Burki et al. (2009) の分子系統解析では, クリプト植物, ハプト植物, 有中心粒太陽虫類およびテロネマ類から成るグループの単系統性が中程度に支持されることが示された (ブートストラップ値=70%, 事後確率=0.88)。彼らはこれを「CCTH クレード」と呼んでいる。さらに, Burki et al. (2009) の系統解析では, CCTH クレードと, ストラメノパイル+アルベオラータ+リザリア群 (SAR クレード=Harosa) が高い統計的支持で単系統となることが示された。詳しくは, Burki et al. (2009) 参照。
- ⁵⁾ 最近, クロララクニオン植物に関する葉緑体タンパク質輸送機構の研究論文が報告された。
Hirakawa, Y., Nagamune, K. & Ishida, K. 2009. Protein targeting into secondary plastids of chlorarachniophytes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 12820-12825.
Hirakawa, Y., Gile, G.H., Ota, S., Keeling, P.J. & Ishida, K. 2010. Characterization of periplastidal compartment targeting signals in chlorarachniophytes. *Mol. Biol. Evol.* 27: 1538-1545.
Hirakawa Y. & Ishida K. 2010. Internal plastid-targeting signal found in a RubisCO small subunit protein of a chlorarachniophyte alga. *Plant J.* (in press).