

# 光合成能喪失に伴う藻類ゲノムの進化

神川 龍馬

京都大学 大学院農学研究科  
〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町

## Algal genome evolution after loss of photosynthesis: as a case study of *Nitzschia putrida*

Ryoma Kamikawa

Graduate School of Agriculture, Kyoto University  
Kitasirakawa Oiwake cho, Sakyo ku, Kyoto, Kyoto 606-8502, Japan

Keywords: diatom, gene duplication, osmotroph, plastid, photoreceptors

DOI: 10.24480/bsj-review.15b5.00263

### 1. はじめに

#### 1-1. 真核藻類の多様性と光合成能獲得進化

水圏, 特に海洋における純一次生産量は炭素量換算でおよそ 48.5 Pg/年であり, 56.4 Pg/年である陸上の純一次生産量に匹敵する (Field et al. 1998)。陸上の主要一次生産者は陸上植物であるが, 水圏での主要一次生産者は微細藻類である。微細藻類はシアノバクテリアや光合成性真核生物からなり, 特に光合成性真核生物の光合成能の獲得進化は多様である。

緑藻類, 紅藻類, 灰色藻類は陸上植物と単系統群を形成する光合成性真核生物であり, これらをまとめたグループをアーケプラスチダと呼ぶ。真核生物における最初の光合成能の獲得はアーケプラスチダの共通祖先で生じたと考えられている。従属栄養性であったアーケプラスチダの共通祖先と, すでに誕生していた光合成性原核生物であるシアノバクテリアの一種との間の細胞内共生とその後の絶対共生関係の確立やオルガネラ化を経て光合成用のオルガネラである色素体が誕生したと考えられている。この共生現象を一次共生と呼ぶ。ただし, どのような機構でそのシアノバクテリアが真核細胞内に侵入したのかは不明である (Miyagishima 2023)。

その後, 紅藻類や緑藻類の細胞が従属栄養性真核生物との間に細胞内共生関係を確立した。この共生現象を二次共生と呼ぶ。二次共生によって誕生したのがクリプト藻類 (クリプチスタ) とクロララクニオン藻類 (リザリア, SAR), ユーグレナ藻類 (ディスコバ) とされている。クリプト藻類は紅藻細胞との二次共生, 後者 2 系統はそれぞれ異なる緑藻細胞との二次共生に由来する色素体を有する。その他の光合成性真核生物系統に, ハプト藻類 (ハプチスタ), 不等毛藻類 (ストラメノパイル, SAR), 渦鞭毛藻類 (アルベオラータ, SAR), コルポデラ類 (アルベオラータ, SAR) が知られ, これらは紅藻由来色素体を有する。過去には「紅藻由来色素体を有する系統は単系統であり, その共通祖先で紅藻細胞との二次共生により光合成能を獲得した」とするクロムアルベオラータ仮説 (Cavalier-Smith 2002) が主流であ

った (神川 2023)。しかし、現在は「それぞれ離れた系統であり、独立した色素体獲得進化を経て光合成能を獲得した」とする説が大勢を占めている (神川 2023)。なお、これらの紅藻由来色素体が二次共生由来であるのか、それともクリプト藻など二次共生由来色素体を有する細胞との三次共生由来や四次共生由来であるのか不明である (Kamikawa 2021)。

### 1-2. 光合成能喪失藻類の生態学的多様性

上述のように多様な真核生物系統で光合成能の獲得進化が生じてきた。その一方で光合成能喪失進化もほぼ全ての光合成性系統で起きている (Hadariová et al. 2018)。ハプト藻類および灰色藻類、クロララクニオン藻類のみ、光合成能を喪失する進化を生じた種が知られていない。ここで言う光合成能の喪失とは、文字通り光合成という性質の喪失であって、色素体の喪失を意味しない。むしろそのような例は少なく、現在知られている真核生物の多様性の中で、色素体喪失進化の可能性が議論されているのはわずか4例である (後述)。

このような非光合成性種は光合成による独立栄養性ではなく、外部の炭素源やエネルギー源に依存する種へと進化を遂げている。ただし、光合成能喪失後の生態は、系統ごとに異なる。ヒトに感染する寄生能を有する代表例はアピコンプレクサ類 *Plasmodium falciparum* である (Kamikawa 2021)。同様に寄生性なのは光合成性陸上植物の根に寄生するハマウツボ科植物 *Orobancha minor* や紅藻類に寄生する紅藻 *Choreocolax polysiphoniae* などが知られる (Hadariová et al. 2018)。非光合成性緑藻類の一種 *Helicosporidium* sp. は昆虫の腸内に寄生し、非光合成性渦鞭毛藻類 *Hematodinium* sp. は甲殻類に寄生する種である (Kamikawa 2021)。一方で、不等毛藻類の一つである黄金色藻類 (例: *Spumella* 属) やディクチオカ藻類 (例: *Pteridomonas* 属) の非光合成性種は原核生物を捕食する捕食性種として知られる (Dorrell et al. 2019; Kayama et al. 2020b)。また光合成能喪失緑藻類 NrCl902 株や光合成能喪失クリプト藻類、光合成能喪失珪藻類種は吸収栄養性である (Kamikawa et al. 2015a; Kayama et al. 2020a; Tanifuji et al. 2020)。これらは水圏に溶存している物質から炭素源やエネルギー源を得ている。本稿では、多細胞性の陸上植物や紅藻は除き、単細胞の真核微生物に着目して紹介する。

### 1-3. 非光合成性珪藻類 *Nitzschia putrida*

不等毛藻類に属する系統の一つである珪藻類はガラス (シリカ) を主成分とした細胞壁を有する単細胞の光合成性真核生物グループである。10万種以上存在し、その純一次生産量は地球全体の約20%を占めると言われている (Nelson et al. 1995; Field et al. 1998; Falkowski et al. 1998)。色素体は4重包膜で、最外膜は小胞体と融合している。チラコイドは3重で、主要な光合成色素はクロロフィル *a*、クロロフィル *c*、そしてフコキサンチンである (神川 2023)。光合成性珪藻の一部には、ロドプシンを介した、光合成とは異なる光利用能も存在する (Yoshizawa et al. 2023)。

*Nitzschia putrida* は、1854年に *Synedra putrida* として記載され、1900年に Benecke が *Nitzschia* 属に移した無色の珪藻であり (Benecke 1900)、上述3色素を欠く。非光合成性珪藻は *N. putrida* を始めとしてこれまでに10種が記載され、そのうち6種が *Nitzschia* 属、1種が *Hantzschia* 属、4種が *Tursicola* 属である (Benecke 1900; Li and Volcani 1987; Frankovich et

al. 2018)。これらに加えて未記載 *Nitzschia* 属単離培養株や、属が未同定の培養株が存在する (Kamikawa et al. 2015a, Mayama and Kamikawa 未発表)。非光合成性珪藻種の少なくとも一部では4重包膜を有する色素体が未だ保持されていることが電子顕微鏡観察から明らかになっている (Kamikawa et al. 2015a)。本色素体の名残には、縮退したチラコイド様構造が観察されている。また珪藻において複数の属内に非光合成性種が存在することから、光合成能の喪失進化は独立して複数回生じてきたと考えられる (Kamikawa et al. 2015a; Frankovich et al. 2018)。ただし、28S rRNA 遺伝子分子系統樹において、*Nitzschia* 属内における非光合成性種が多系統なのか単系統なのか、その系統関係はまだ結論が出ておらず、解析に用いるタクソサンプリングによっても得られる結果に影響がある (Kamikawa et al. 2015a; Onyshchenko et al. 2018)。そのため *Nitzschia* 属内で光合成能の喪失が1度だけ生じたのか複数回生じたのか議論の最中である。

日本において、*N. putrida* を始めとする *Nitzschia* 属非光合成性種の多くは沖縄県マングローブ林河口域の落ち葉から単離され、その増殖特性が調査されてきた (Kamikawa et al. 2015a; Ishii and Kamikawa 2017)。上述種は5°Cから35°Cまで増殖可能であり、0.5%から>10%までの海水塩濃度下でも増殖可能である。これは潮汐や蒸発、淡水河川の流入によって激変する環境で生息しているのに適していると考えられる (Ishii and Kamikawa 2017)。このように温度や塩濃度などの環境変動に適応できる *N. putrida* は吸収栄養を行う従属栄養性で光合成能を喪失している。そのため栄養塩が豊富な培養液中や寒天培地上で無菌培養が容易であるため多様な研究に適している。

#### 1-4. 光合成能喪失=ゲノム縮退?

これまでに詳細なゲノム解析に供された光合成能喪失真核微生物の多くは寄生性である。例えばヒトに感染し年間数億人が罹患し、数百万人が命の危機にさらされているマラリア原虫 *P. falciparum* は23 Mbpのゲノムを有し (Gardner et al. 2002)、一方でマラリア原虫に比較的近縁な光合成性種であるコルポデラ類 *Chromera velia* は193.6 Mbpのゲノムをもつ (Woo et al. 2015)。*C. velia* の系統と分岐した後に *P. falciparum* の祖先が3800以上もの相同遺伝子を喪失したことが示唆されていることから明らかにゲノム縮退が生じてきたはずである (Woo et al. 2015)。しかし、この非光合成性・寄生性真核微生物におけるゲノム縮退が光合成能喪失そのものによって引き起こされたのか、それとも寄生性という生存戦略による選択圧なのかは不明であった。

そこで寄生性ではない *N. putrida* のゲノム解析を行うことで、光合成能の喪失は寄生性種同様にゲノム縮退に影響を与えているのか、そして *N. putrida* の光合成能喪失に伴う生態学的役割の変化 (独立栄養から吸収栄養による従属栄養性) をサポートするゲノム進化は生じているのかについて調べることにした。

## 2. *N. putrida* ゲノムとコードされた機能

### 2-1. ゲノム構造

光合成性珪藻は2倍体ゲノムを有し、一部の種はヘテロ接合度が高い (Mock et al. 2017)。そのようなゲノムのアセンブルは困難な場合が多く、適切なアセンブルツールの選別と1倍体分ゲノムの適切な抽出が必要不可欠である (Mochizuki et al. 2023)。そこで Illumina HiSeqX のショートリードを用い *N. putrida* 核ゲノムにおける倍数性を確認した結果、本種の核ゲノムは二倍体ゲノムであり、またその一部がヘテロなアレルを有していることが推定された (Kamikawa et al. 2022)。そのため、本種の PacBio RSII データを二倍体ゲノムのアセンブルに用いられるツールである Falcon および Falcon\_unzip ver. 0.5 に供しアセンブルを行い、その後ショートリードデータを使った Pilon (ver. 1.2.2) による補正を行った。その結果、オルガネラゲノムを除くと、1倍体分の核ゲノムサイズが約 35 Mb のドラフトゲノムが構築された (Kamikawa et al. 2022)。

次にトランスクリプトームデータと Braker2 (version 2.0.3) を用いた遺伝子予測を行った結果、1倍体分の核ゲノム中にタンパク質をコードする 15003 遺伝子が予測された (Kamikawa et al. 2022)。例えば光合成性珪藻 *Phaeodactylum tricornutum* は 27 Mbp の核ゲノム中に 10402 遺伝子を有し (Bowler et al. 2008)、同 *Thalassiosira pseudonana* は 32 Mbp 核ゲノム中に 11776 遺伝子を有する (Armbrust et al. 2004)。自由生活性従属栄養性の珪藻核ゲノムサイズや遺伝子数は、光合成性珪藻のそれと比較しても特段縮退しているように見られなかった。そのため、寄生性非光合成性種の核ゲノム縮退は光合成能喪失がトリガーとなるのではなく寄生性などの他の性質に起因すると考えられる (Kamikawa et al. 2022)。

## 2-2. 非光合成性種にはなぜ色素体ゲノムが検出されるのか

珪藻類光合成性種におけるミトコンドリアゲノムは 35 kb 程度の環状または線状 DNA であり、色素体ゲノムは 120 kb 程度の環状 DNA である。特に色素体ゲノムには rRNA 遺伝子オペロンを含む領域が逆位反復配列として 2 コピー存在する四分割構造である。ミトコンドリアにコードされているタンパク質は電子伝達系複合体 I, 複合体 III, 複合体 IV, 複合体 V, 翻訳, タンパク質輸送に関わる 35 種類である。色素体ゲノムでは、光化学系 I 及び II, シトクロム b6/f 複合体, ATP 合成酵素複合体, クロロフィル合成酵素, 二酸化炭素固定, 翻訳・転写, タンパク質輸送, 鉄硫黄クラスター合成, 分子シャペロン, タンパク質分解, チアミン合成, 保存された未知機能 (Ycf) に関わる 120 種類あまりのタンパク質がコードされている (Ruck et al. 2014)。

*N. putrida* を始めとする非光合成性種においては、ミトコンドリアゲノムの構造、サイズ、遺伝子数が光合成性種のそれと同様であり、縮退進化は生じていない (Kamikawa et al. 2018)。一方で、非光合成種色素体ゲノムにおいては光化学系やシトクロム複合体, ATP 合成酵素複合体, クロロフィル合成酵素, 二酸化炭素固定, チアミン合成, 保存された未知機能 (Ycf) を中心とした機能を司る遺伝子が喪失している (Kamikawa et al. 2015b; Kamikawa et al. 2018)。光合成や色素合成, 二酸化炭素固定に関わる遺伝子が喪失していることは、非光合成性という性質と極めてよく一致している。一方で、チアミン合成のような代謝に関わる遺伝子の喪失も同時に生じており、これは色素体の代謝機能縮退を示唆する (Kamikawa et al. 2018)。

同様の色素体ゲノム縮退は珪藻以外の系統における非光合成性種でも（程度こそ違い）生じてきた。クリプト藻類の非光合成性種では非光合成性珪藻種と同様に ATP 複合体酵素遺伝子に加え、二酸化炭素固定に関わる遺伝子であるリブローズ 1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ（ルビスコ）大サブユニット、小サブユニット、ルビスコ活性化酵素が光合成能を喪失しているにもかかわらず保持されている（Tanifuji et al. 2020）。

アピコプラストゲノムは 36 kb 程度の環状 DNA であり、rRNA 遺伝子オペロンの逆位反復配列構造を有し、転写・翻訳に関わる遺伝子以外は鉄硫黄クラスター合成酵素 SufB のみがアピコプラストゲノムにコードされている。同様に黄金色藻色素体ゲノムにコードされているのは鉄硫黄クラスター合成（SufB、SufC）、そして電子伝達（フェレドキシン PetF）が転写・翻訳以外の機能である（Dorrell et al. 2019）。ディクチオカ藻綱非光合成性種 *Pteridomonas* 属の色素体ゲノムには上記の縮退色素体ゲノムが有する SufB などの代謝に関わる遺伝子は検出されず、転写・翻訳に関与するタンパク質遺伝子と rRNA 遺伝子、そして tRNA 遺伝子のみが存在した。おそらく *trnE* 遺伝子の転写産物から合成される tRNA-Glu がヘム合成の初期基質として用いられるため、*trnE* 遺伝子を保持する本色素体ゲノムが喪失していないと考えられる（Kayama et al. 2020b）。

上述したように色素体ゲノムは様々な非光合成性種に存在し、生存に必須な機能をコードしている。そしておそらくであるが、その生存に必須な機能を司る遺伝子の存在が色素体ゲノムの喪失・保持を決定する要因となっていると考えられる。ただし、二次的な光合成能を喪失した非光合成性植物であるラフレシアや非光合成性緑藻 *Polytomella* 属種、非光合成性黄金色藻 *Paraphysomonas* sp. などでは色素体はあるものの色素体ゲノムは検出できず、おそらく喪失したと考えられる（Molina et al. 2014; Smith and Lee 2014; Dorrell et al. 2019）。上述のように、少なくとも色素体ゲノムにコードされた tRNA-Glu は緑藻色素体でのヘム合成に必須である。そのため、色素体ゲノムの喪失には少なくともヘム合成をサポートする代替機構が必要であると考えられる（Smith and Lee 2014）。

### 2-3. *N. putrida*におけるオルガネラ機能進化

光合成性色素体は光エネルギー伝達による ATP 合成や還元力生成、カルビンベンソン回路による二酸化炭素固定に加え多岐に渡る合成系の機能する場であり、それゆえ多くの光合成性種の独立栄養性を司っている。カルビンベンソン回路とその派生経路によって合成された種々の糖リン酸が基質となる。陸上植物や緑藻類では欠くものの、珪藻などでは色素体内でも解糖系が機能し、カルビンベンソン回路で合成された 3-ホスホグリセリン酸からホスホエノールピルビン酸やピルビン酸、アセチル CoA が産生される。ピルビン酸やアセチル CoA は分枝鎖アミノ酸合成や脂肪酸合成、脂質合成、イソプレノイド合成の基質となり、ホスホエノールピルビン酸はエリスロース 4-リン酸とともに芳香族アミノ酸の基質となる。同様に、色素体で合成されたアミノ酸や糖リン酸を基質としてヘム、クロロフィルやカロテノイドといった光合成色素、チアミン（ビタミン B1）、リボフラビン（ビタミン B2）が合成される。

では光合成能を喪失した珪藻 *N. putrida* ではどうだろう？ *N. putrida* の色素体機能を推定するため、核コードタンパク質セットから色素体局在タンパク質を抽出した。四重包膜を有する色素体内に細胞質で翻訳されたタンパク質が輸送されるには、N 末端にシグナルペプチドとトランジットペプチド様領域、そして特定のアミノ酸モチーフが必要である。*N. putrida* からは、そのような特徴をもつタンパク質は 600 程度検出され、これは同じ手法で推定した光合成性種珪藻の核コード色素体タンパク質数の約半分である。特に光合成性種に共通したオーソログのうち、200 を超えるオーソロググループが *N. putrida* から検出されなかった。このことは *N. putrida* の非光合成性という性質に伴う色素体機能の縮退が生じていることを示唆している。しかし、上述したような代表的な合成経路のうち、該当する代謝反応を担う色素体局在タンパク質がゲノムから検出されなかったのはイソプレノイド合成、光合成色素合成、チアミン合成のみである。その他の色素体代謝機能であるアミノ酸合成経路やヘム合成、脂肪酸合成、脂質合成は色素体内で生じていると考えられる。カルビン回路に関わる遺伝子においても、ルビスコおよびホスホリブプロキナーゼのみを欠いており、その他の遺伝子はすべてゲノム中に保存されていた。特に、色素体でのみ合成される脂質（スルホキノボシルジアシルグリセロールなど）がガスクロマトグラフィー分析で細胞抽出液から検出されていることから、少なくとも色素体脂質合成ならびに関連経路は機能していると考えられる (Kamikawa et al. 2020)。

*N. putrida* では二酸化炭素固定が行われなため、色素体内における代謝機能の炭素源は細胞質から輸送される必要がある。*N. putrida* では糖リン酸輸送体 (Triose Phosphate Transporter; TPT) が 4 遺伝子検出されており、そのうちの 1 つは最外膜、1 つは外側から 2 枚目の膜、そして残り 2 つは最内膜に局在する TPT をコードすることがヘテロな形質転換系を用いた実験から示唆されている (Moog et al. 2020)。そしてこれらの糖リン酸輸送体はホスホエノールピルビン酸、ジヒドロキシアセトンリン酸、ホスホグリセリン酸といった複数の糖リン酸を輸送可能であることが生化学的実験から示されている (Moog et al. 2020)。これらの基質が細胞質から非光合成性色素体へと輸送され、上述した様々な代謝経路に寄与している可能性が考えられる。

カルビンベンソン回路ではルビスコが主要酵素として二酸化炭素固定を行うが、ルビスコは二酸化炭素とリブローズ 1,5-ビスリン酸を基質として 2 分子の 3-ホスホグリセリン酸を合成する一方で、酸素とリブローズ 1,5-ビスリン酸を基質として反応が生じた場合は 3-ホスホグリセリン酸と 2-ホスホグリコール酸を生じる。2-ホスホグリコール酸はペルオキシソームやミトコンドリアの代謝経路を介して TCA 回路などでエネルギー源として回収される。上述のように *N. putrida* はルビスコをもたず色素体での二酸化炭素固定能を欠き 2-ホスホグリコール酸は色素体では合成されない。加えて、色素体やペルオキシソームにおける 2-ホスホグリコール酸を中心とした代謝に関わる遺伝子も検出されなかった (Kamikawa et al. 2022)。すなわち、非光合成性色素体とペルオキシソームの間の代謝レベルの相互作用は喪失していると考えられる。一方で、TCA 回路で基質となるリンゴ酸を介したペルオキシソームとミトコンドリア間の、そしてオルニチンやグルタミンなどのアミノ酸輸送を通じた非光合成性色

素体とミトコンドリア間の代謝レベルの相互作用は維持されていると考えられる

(Kamikawa et al. 2022)。

水圏に溶存する炭素源には十分量の色素体代謝産物が含まれていないことは想像に難くなく、仮に存在したとしても原核生物と競合するため色素体代謝経路の多くや色素体そのものの喪失を可能にするほどの量を吸収栄養によって確保することは困難であろう (Kamikawa et al. 2017)。一方で、寄生性種は少なくとも一部の代謝産物を宿主に依存している。そして依存している代謝産物は、寄生生物の系統および宿主の代謝機能によっても異なるはずである。例えば、もしも糖だけが宿主から得られるのであれば、寄生性種はそれを基質として自らアミノ酸や脂肪酸、脂質などを細胞内で合成しなければ寄生性種であっても生存はできない。すなわち、生存し、増殖する過程で色素体代謝関連遺伝子に変異を蓄積し、最終的に色素体関連遺伝子が偽遺伝子化または欠失した子孫を残すという進化の「きっかけ」は生じない。この場合、色素体内で機能するこれらの合成経路を喪失するような変異は次世代に遺伝することはないため色素体機能縮退進化も生じないだろう。別の言葉を使うのであれば、色素体で合成される生存に必須な代謝産物がすべて捕食や寄生宿主から得られるとしたら、上記のような機能的な制約が外れるため、色素体の代謝経路および色素体そのものがなくなる進化が生じることもあるということになる。そのような可能性のある例としてヒト腸管寄生性アピコンプレクサ類 *Cryptosporidium* 属、捕食性ピコゾア類 *Picomonas* 属や甲殻類寄生性渦鞭毛藻 *Hematodinium* 属、捕食性ストラメノパイル類 *Actinophrys sol* が知られている

(Azuma et al. 2022)。吸収栄養性ではそのような例が未だ知られていないことは注目に値する。色素体の機能進化とは、その色素体を有する生物がどのような生態を有し、どのような産物を外部から獲得する能力を有するかによって影響を受けることが示唆される

(Kamikawa et al. 2017; Kamikawa et al. 2019; Kamikawa et al. 2022)。

#### 2-4. *N. putrida*における光受容による転写制御

光は光合成によって ATP や還元力といった形でエネルギー保存に利用されるのみではなく、細胞周期や日周性などの制御にも利用される。光合成性珪藻の細胞周期制御に機能するタンパク質として例えば BUB1/MAD3, Cdc20, CYCB1, CYCH1, dsCYC2, PCNA が同定されている。(理想的な条件下で同調されていれば) これらのタンパク質が機能する結果、光合成性珪藻では明暗周期に応じて細胞分裂のタイミングが制御され一日の中の限定された時間帯で細胞数が増加する。しかし *N. putrida* 増殖実験の結果、細胞数は1日を通じて増殖を続け、日周性が存在するようには考えられなかった (Kamikawa et al. 2022)。この細胞増殖のタイミングに日周性が見られないという現象は、珪藻の日周性制御におけるマスター因子である bHLH-1a (RITMO1) が従属栄養性珪藻には存在しないという探索結果からもさらに支持された (Kamikawa et al. 2022)。RITMO1 に加え、青色光受容体である転写因子 Aureochrome 1a および 1b を始めとした光受容ドメインをもつタンパク質のほとんどを *N. putrida* は欠くことがゲノム中の遺伝子探索から明らかとなった。一方で、少なくとも代表的な細胞周期制御タンパク質に加え、Aureochrome 1c や bHLH-1b, Cryptochrome-DASH/CPF2 といった光受容タンパク質のごく一部は未だ *N. putrida* ゲノム中にコードされており、ここ

から細胞周期や増殖制御以外の機能に光を利用している可能性が示唆された (Kamikawa et al. 2022)。

そこで 12 時間明期, 12 時間暗期の条件下で *N. putrida* 細胞を培養し, 4 時間ごとに RNAseq を行うことで光によって遺伝子発現が制御されているかどうか検証した (Kamikawa et al. 2022)。その結果, ハプロイドゲノム中の 15000 あまりのタンパク質コード遺伝子のうち, 64 遺伝子が明期で, 93 遺伝子が暗期から明期に切り替わるタイミングで, 187 遺伝子は暗期で特に強く発現していた。特に明期に強く発現する遺伝子群には炭素源の取り込みと代謝に関わるものがより多く含まれていた。これらの遺伝子群の発現制御は明期で活発になる他の光合成性種による一次生産産物を利用するための適応かもしれない。時系列遺伝子発現比較から, *N. putrida* は光合成能を失い, 細胞分裂制御も光とは独立したものになっている一方で, 核ゲノムコードタンパク質の 2.3% というごくわずかな遺伝子発現制御には光や明暗シグナルを利用していることが示唆された。別の言葉で言えば, ほとんどの遺伝子発現制御は光から独立しており, 別の環境刺激によって生じている可能性がある。この点において, 光や低分子を感知する Per-Arnt-Sim (PAS) ドメインを有する basic leucine zipper 転写因子 (bZIP-PAS) が, *N. putrida* ゲノム内で遺伝子重複を起こし, 光合成性近縁種の 10 倍程度コピー数が増加していることは注目に値する (Kamikawa et al. 2022)。同様に, シグナルトランスダクションに関わる因子, 環境ストレスを感知する因子, 基質を取り込むトランスポーター, 細胞外で高分子炭水化物を分解する酵素も遺伝子数が増加している (Kamikawa et al. 2022)。

本研究により, 光合成能喪失によるゲノム進化への影響は寄生性による影響と比較すると限定的であり, ゲノム縮退などには結びつかないことが示唆された。一方で, 光合成能喪失は, 光合成能喪失によるオルガネラ機能および機能ネットワーク, 細胞周期や増殖制御, 遺伝子発現制御のリモデリングを引き起こす。すなわち, 光合成能の喪失とは, 色素体での ATP および還元力産生への光利用が制限されることに止まらない。ただし上述した光合成能喪失による影響は, 非光合成性珪藻 *N. putrida* という 1 種の吸収栄養性種から得られた示唆であり, 同様の吸収栄養性珪藻他種においてどのようなゲノム進化や細胞機能のリモデリングが生じているのか, などまだまだ興味も問いも尽きない。そしてそれゆえ, 終わりのない光合成能喪失研究の旅路は続いていく。

## 謝辞

ここで紹介した研究は非常に多くの方々を支えられて行ってきたものであり, 関係者の皆様に深く感謝いたします。同時に, スペースの関係上それぞれの方々をここに挙げることは叶わないため謹んでお詫び申し上げます。また, シンポジウム“次世代シーケンサーがスポットライトを当てた「なまら」面白い生き物たち”を企画し, 執筆の機会をくださった東京大学の松永幸大先生と北海道大学の高林厚史先生に感謝申し上げます。本研究及び関連研究は, 以下の研究費またはその一部を用いて行われました: 公益財団法人発酵研究所一般研究助成 (G-2014-1-036), 科学研究費助成事業・若手 A (15H05606), 昭和聖徳祈念財団学術



研究助成, 第6回(2019年度) ヤンマー資源循環支援機構 助成(KI019045), 科学研究費助成事業・基盤研究B(代表: 19H03274)。

## 引用文献

- Armbrust EV, Berges JA, Bowler C, Green BR, Martinez D, Putnam NH, Zhou S, Allen AE, Apt KE, Bechner M et al. (2004) The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism. *Science* 306: 79–86. doi: 10.1126/science.1101156
- Azuma T, Pánek T, Tice AK, Kayama M, Kobayashi M, Miyashita H, Suzaki T, Yabuki A, Brown MW, Kamikawa R. (2022) An enigmatic stramenopile sheds light on early evolution in Ochrophyta plastid organellogenesis. *Mol Biol Evol* 39: msac065. doi: 10.1093/molbev/msac065
- Benecke W. (1900) Über farblose Diatomeen der Kieler Förhde. *Jahrb wiss Bot* 35: 535-572.
- Bowler C, Allen AE, Badger JH, Grimwood J, Jabbari K, Kuo A, Maheswari U, Martens C, Maumus F, Otillar RP et al. (2008) The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature* 456: 239–244. doi: 10.1038/nature07410
- Cavalier-Smith T. (2002) Genomic reduction and evolution of novel membranes and protein-targeting machinery in eukaryote-eukaryote chimaeras (meta-algae). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 358: 109–134. doi: 10.1098/rstb.2002.1194.
- Dorrell R, Azuma T, Nomura M, Audren de Kerdel G, Paoli L, Yang S, Bowler C, Ishii K, Miyashita H, Gile GH et al. (2019) Principles of plastid reductive evolution illuminated by nonphotosynthetic chrysophytes. *Proc Natl Acad Sci USA* 116: 6914–6923. doi: 10.1073/pnas.1819976116
- Falkowski PG, Barber RT, Smetacek V (1998) Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* 281: 200–207. doi: 10.1126/science.281.5374.200
- Field B, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P. (1998) Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237-240. doi: 10.1126/science.281.5374.237
- Frankovich TA, Ashworth MP, Sullivan MJ, Theriot EC, and Stacy NI. (2018) Epizoic and apochlorotic *Tursiocola* species (Bacillariophyta) from the skin of Florida Manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *Protist* 169: 539–569. doi: 10.1016/j.protis.2018.04.002
- Gardner MJ, Hall N, Fung E, White O, Berriman M, Hyman RW, Carlton JM, Pain A, Nelson KE, Bowman S. et al. (2002) Genome sequence of the human malaria parasite *Plasmodium falciparum*. *Nature* 419: 498–511. doi: 10.1038/nature01097
- Ishii K, Kamikawa R. (2017) Growth characterization of non-photosynthetic diatoms, *Nitzschia* spp., inhabiting estuarine mangrove forests of Ishigaki Island, Japan. *Plankton Benthos Res* 12: 164–170. doi: 10.3800/pbr.12.164
- Kamikawa R, Yubuki N, Yoshida M, Taira M, Nakamura N, Ishida K, Leander BS, Miyashita H, Hashimoto T, Mayama S et al. (2015a) Multiple losses of photosynthesis in *Nitzschia* (Bacillariophyceae). *Phycol Res* 63: 19–28. doi: 10.1111/pre.12072
- Kamikawa R, Tanifuji G, Ishikawa SA, Ishii K, Matsuno Y, Onodera NT, Ishida K, Hashimoto T, Miyashita H, Mayama S, et al. (2015b) Proposal of twin arginine translocator system-mediated

- constraint against loss of ATP synthase genes from nonphotosynthetic plastid genomes. *Mol Biol Evol* 32: 2598–2604. doi: 10.1093/molbev/msv134
- Kamikawa R, Moog D, Zauner S, Tanifuji G, Ishida K, Miyashita H, Mayama S, Hashimoto T, Maier UG, Archibald JM et al. (2017) A non-photosynthetic diatom reveals early steps of reductive evolution in plastids. *Mol Biol Evol* 34: 2355–2366. doi: 10.1093/molbev/msx172
- Kamikawa R, Azuma T, Ishii K, Matsuno Y, Miyashita H. (2018) Diversity of organellar genomes in non-photosynthetic diatoms. *Protist* 169: 351–361. doi: 10.1016/j.protis.2018.04.009
- Kamikawa R. (2021) No photosynthesis, no life? Plastid evolution in non-photosynthetic algae. *J Jpn Soc Photosynth Res* 31: 37–49.
- Kamikawa R, Mochizuki T, Sakamoto M, Tanizawa Y, Nakayama T, Onuma R, Cenci U, Moog D, Speak S, Sarkozi K et al. (2022) Genome evolution of a nonparasitic secondary heterotroph, the diatom *Nitzschia putrida*. *Sci Adv* 8: abi5075. doi: 10.1126/sciadv.abi5075
- 神川龍馬 (2022) 真核生物の多様性 系統ゲノミクス, ミトコンドリア, 色素体から. *化学と生物* 60: 393–401
- 神川龍馬 (2023) 葉緑体. 矢崎 裕規・新倉 保・猪飼 桂・矢吹 彬憲・永宗 喜三郎・松崎 素道・白鳥 峻志・島野 智之・小林 富美恵 (編) 原生生物学事典. 230–235. 朝倉書店. 東京.
- Kayama M, Chen JF, Nakada T, Nishimura Y, Shikanai T, Azuma T, Miyashita H, Takaichi S, Kashiyama Y, Kamikawa R. (2020) A non-photosynthetic green alga illuminates the reductive evolution of plastid electron transport systems. *BMC Biol* 18: 126. doi: 10.1186/s12915-020-00853-w
- Kayama M, Maciszewski K, Yabuki A, Miyashita H, Karnkowska A, Kamikawa R. (2020) Highly Reduced plastid genomes of the non-photosynthetic dictyochophyceans *Pteridomonas* spp. (Ochrophyta, SAR) are retained for tRNA-Glu-based organellar heme biosynthesis. *Frontiers Plant Sci* 11: 602455. doi: 10.3389/fpls.2020.602455
- Li CW, Volcani BE. (1987) Four new apochlorotic diatoms. *Br. Phycol. J.* 22: 375–382.
- Miyagishima S. (2023) Taming the perils of photosynthesis by eukaryotes: constraints on endosymbiotic evolution in aquatic ecosystems. *Commun Biol* 6:1150. doi: 10.1038/s42003-023-05544-0
- Mochizuki T, Sakamoto M, Tanizawa Y, Nakayama T, Tanifuji G, Kamikawa R, Nakamura Y. (2023) A practical assembly guideline for genomes with various levels of heterozygosity. *Brief Bioinform* 24: bbad337. doi: 10.1093/bib/bbad337
- Mock T, Otilar RP, Strauss J, McMullan M, Paaanen P, Schmutz J, Salamov A, Sanges R, Toseland A, Ward BJ et al. (2017) Evolutionary genomics of the cold-adapted diatom *Fragilariopsis cylindrus*. *Nature* 541: 536–540. doi: 10.1038/nature20803
- Molina J, Hazzouri KM, Nickrent D, Geisler M, Meyer RS, Pentony MM, Flowers JM, Pelsler P, Barcelona J, Inovejas SA et al. (2014) Possible loss of the chloroplast genome in the parasitic flowering plant *Rafflesia lagascae* (Rafflesiaceae). *Mol Biol Evol* 31: 793–803. doi: 10.1093/molbev/msu051

- Moog D, Nozawa A, Tozawa Y, Kamikawa R. (2020) Substrate specificity of plastid phosphate transporters in a non-photosynthetic diatom and its implication in evolution of red alga-derived complex plastids. *Sci Rep* 10: 1167. doi: 10.1038/s41598-020-58082-8
- Nelson DM, Treguer P, Brzezinski MA, Leynaert A, Queguiner B. (1995) Production and dissolution of biogenic silica in the ocean—Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochem Cycles* 9: 359–372. doi: 10.1029/95GB01070
- Onyshchenko A, Ruck EC, Nakov T, Alverson AJ. (2018) A single loss of photosynthesis in the diatom order Bacillariales (Bacillariophyta). *Am J Bot* 106: 560–572. doi: 10.1002/ajb2.1267
- Ruck EC, Nakov T, Jansen RK, Theriot EC, Alverson AJ. (2014) Serial gene losses and foreign DNA underlie size and sequence variation in the plastid genomes of diatoms. *Genome Biol Evol* 6: 644–654. doi: 10.1093/gbe/evu039
- Smith DR, Lee RW. (2014) A plastid without a genome: evidence from the nonphotosynthetic green algal genus *Polytomella*. *Plant Physiol* 164: 1812–1819. doi: 10.1104/pp.113.233718
- Tanifuji G, Kamikawa R, Moore CE, Mills T, Onodera NT, Kashiya Y, Archibald JM, Inagaki Y, Hashimoto T. (2020) Comparative Plastid genomics of *Cryptomonas* species reveals fine-scale genomic responses to loss of photosynthesis. *Genome Biol Evol* 12: 3926–3937. doi: 10.1093/gbe/evaa001
- Woo YH, Ansari H, Otto TD, Klinger CM, Kolisko M, Michalek J, Saxena A, Shanmugam D, Tayyrov A, Veluchamy A et al. (2015) Chromerid genomes reveal the evolutionary path from photosynthetic algae to obligate intracellular parasites. *eLife* 4: e06974. doi: 10.7554/eLife.06974
- Yoshizawa S, Azuma T, Kojima K, Inomura K, Hasegawa M, Nishimura Y, Kikuchi M, Armin G, Tsukamoto Y, Miyashita H et al. (2023) Light-driven proton pumps as a potential regulator for carbon fixation in marine diatoms. *Microbes Environ* 38: ME23015. doi: 10.1264/jsme2.ME23015