

次世代シーケンス×藻類学＝次世代藻類学

中山卓郎

東北大学生命科学研究科

〒980-8578 仙台市青葉区荒巻字青葉 6-3

Takuro Nakayama

Next generation phycology

Keywords: algae, genome, photosynthesis, plastid, transcriptome

Graduate School of Life Sciences, Tohoku University,

6-3 Aza-Aoba, Aramaki, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8578, Japan

DOI: 10.24480/bsj-review.8c1.00120

1. 藻類とその多様性

「植物」という言葉には様々な定義があり、この言葉を使う人または状況によってその意味は大きく変わりうる。世間一般で使われる植物という言葉は根・茎・葉をもつ、いわゆる維管束植物を指すように思う。あるいはそこにコケ植物を合わせた陸上植物が当てはまるかもしれない。一方で、一般に受け入れられる「植物の働き」とは、酸素を放出して二酸化炭素を消費するという光合成の働きのイメージではないだろうか。この働きはすなわち酸素発生型光合成であり、この「植物の働き」を担う生物が「植物」であるとするなら、「植物」には陸上植物以外にも多種多様な生物が含まれることとなる。我々はこの広い意味での植物の中の、陸上植物以外の生物のことをひっくるめて藻類と呼んでいる。

酸素発生型光合成生物から陸上植物を除いたもの、という定義からもわかる通り藻類は雑多な生物の集まりである。雑多と一言で表せば非常に簡単であるが、藻類の雑多さは中途半端なものではない。現在の知見では真核生物の系統は8つ程度の大きなグループに分けられる (Burki et al. 2016)。陸上植物が、一つの大グループの中のサブグループのさらに内部の系統であると考えられているのに対して、藻類は上記の8つの大グループのうち、5つにまたがって存在している。さらに、酸素発生型光合成生物という枠組みで考えれば、真正細菌ドメインであるシアノバクテリア (藍藻) も藻類に含まれる。藻類はこの系統的多様性に加え、生態的、形態的、生理的にも非常に多様である。クラミドモナスやシゾンのような単細胞性のものからコンブやワカメの様な多細胞性のものもあれば、細胞内の構造や代謝なども陸上植物や動物とかけ離れた特徴を持つものも珍しくない。藻類の多くは水中に生息し、かつその多くが単細胞レベルの微細な生物であるため、普段目にすることは多くないかもしれない。しかし、藻類は陸上植物出現以前、地球の大気を現在のような好氣的環境に作り変えた立役者

T. Nakayama-1

であり (井上 2007), 現在の地球においても陸上の植物に匹敵する一次生産量を担うとされる (Field et al. 1998)。地球全体の「植物」の働きや進化を考えるうえで, 藻類も陸上植物と同様に重要な生物群であると言えるだろう。

多様性と言うキーワードは藻類という生物群の大きな魅力であり, それぞれの藻類のユニークさに魅せられて藻類研究を行っている人も少なくないと察する。その一方で, ユニークな生物はしばしば研究材料としては扱いにくい面を持ち合わせる。藻類の系統的多様性を鑑みれば必然かも知れないが, 動物や陸上植物の実験系で確立された技術も藻類では適用できないことは少なくない。また, いずれかの藻類で確立された実験手法であっても, 他の系統の藻類にも通用するとは限らない。そもそも培養すら困難で, DNA の抽出もままならない種も多く存在する。生物の研究を開拓に例えるとすれば, 藻類という研究対象はさながら広大無辺な未踏の大地である。

2. 藻類学と次世代シーケンシング

昨今のゲノム生物学を推し進めた大きな要素の一つが, 次世代シーケンシング技術の台頭であるのは間違いないであろう。従来のサンガー法によるシーケンサーと比較して 100 万倍以上のスピードで塩基配列決定が行えるようになった今, ゲノムレベルの塩基配列解読も身近なものである。ジェームズ・ワトソン博士の個人ゲノム DNA が, 次世代シーケンサーにより従来の 3000 分の 1 の費用で解読され (Wheeler et al. 2008), 一躍次世代シーケンサーが注目を浴びたのが 2007 年。それから 10 年経った今, 次世代シーケンシングは, もはやサンガー法シーケンシングとは異なる「従来型」シーケンシングとして定着した感がある。

藻類研究においても近年次世代シーケンシングは盛んに取り入れられ, 大規模塩基配列データを基盤とした研究が大きく盛り上がりを見せている。単細胞の藻類のゲノムと聞くと, シンプルなゲノムを想像する人が多いかもしれないが, 必ずしもそうではない。シロイヌナズナの核ゲノムにコードされる遺伝子はおよそ 27,000 (The Arabidopsis Information Resource, TAIR) であるのに対し, 灰色藻: 27,921 (Price et al. 2012), クリプト藻: 24,840 (Curtis et al. 2012), クロララクニオン藻: 21,708 (Curtis et al. 2012), ハプト藻: 30,569 (Read et al. 2013) のように単細胞性藻類であっても, 陸上植物に匹敵する遺伝子数を有するものも多い。さらには, ゲノムサイズも多様であり, シズンやオストレオコッカスの 20 Mbp 以下のものから (Matsuzaki et al. 2004; Palenik et al. 2007), 赤潮を形成することで有名な渦鞭毛藻類は, 最大で 180 Gbp にも達する巨大なゲノムを持つことが知られている (Wisecaver and Hackett 2011)。ゲノム解読に加え, トランスクリプトーム解析も盛んに進められており, Marine Microbial Eukaryote Transcriptome Sequencing Project (MMETSP) では 650 を超える海産単細胞藻類のトランスクリプトームデータが公開されている (Keeling et al. 2014)。また本総説集にも出てくるが, 近年の次世代シーケンシングの技術向上やコスト削減により, 複数の近縁種間でのゲノム配列比較解析, 同一種内での異なる生殖ステージや異なる細胞周期での発現遺伝子比較解析が行われるようになったのに加え, 培養困難な藻類

においても核酸増幅技術の発展などにより、ごく少量の DNA や RNA からゲノム/トランスクリプトーム解析を行なうことも可能となってきた。

3. シンポジウム：次世代シーケンス×藻類学＝次世代藻類学

2016年9月、台風一過の沖縄で行われた日本植物学会第80回大会シンポジウムの場において、藻類学分野の第一線で活躍される若手研究者をお招きし、それぞれの研究における最新の知見をお話頂いた。本総説集は当該シンポジウムの内容を再編成したものである。シンポジウムのキーワードは藻類学と次世代シーケンシング。敢えて研究テーマにはこだわらず多種多様な藻類研究の話題を集めることで、次世代シーケンシングというファインダーから次世代の藻類学を覗き見ることを試みた。シンポジウムの狙い上、総花的な話題の組み合わせとなったが、「次世代藻類学」の幅の広さを感じられるものであったと考える。結果、シンポジウムには大勢の方にお越しいただき、盛況のうちに幕を閉じることができた。本総説集の読者の方々にも、次世代シーケンスという新たな道具を携え、藻類学の地平を開拓する若手研究者の取り組みを知って頂ければ幸いである。

4. 謝辞

本稿の作成にあたっては、平川泰久博士（筑波大学生命環境科学研究科）に多大なご協力を頂きました。またオーガナイザーの一人として、日本植物学会第80回大会シンポジウム「次世代シーケンス×藻類学＝次世代藻類学」に足をお運び頂いた全ての皆様にこの場をお借りして御礼申し上げます。

参考文献

- Burki, F., Kaplan, M., Tikhonenkov, D.V., Zlatogursky, V., Minh, B.Q., Radaykina, L.V., Smirnov, A., Mylnikov, A.P., & Keeling, P.J. 2016. Untangling the early diversification of eukaryotes: a phylogenomic study of the evolutionary origins of Centrohelida, Haptophyta and Cryptista. *Proc. R. Soc. B.* 283: 20152802.
- Curtis, B.A., Tanifuji, G., Burki, F., Gruber, A., Irimia, M., Maruyama, S., Arias, M.C., Ball, S.G., Gile, G.H., Hirakawa, Y., Hopkins, J.F., Kuo, A., Rensing, S.A., Schmutz, J., Symeonidi, A., Elias, M., Eveleigh, R.J., Herman, E.K., Klute, M.J., Nakayama, T., Oborník, M., Reyes-Prieto, A., Armbrust, E.V., Aves, S.J., Beiko, R.G., Coutinho, P., Dacks, J.B., Durnford, D.G., Fast, N.M., Green, B.R., Grisdale, C.J., Hempel, F., Henrissat, B., Höppner, M.P., Ishida, K., Kim, E., Kořený, L., Kroth, P.G., Liu, Y., Malik, S.B., Maier, U.G., McRose, D., Mock, T., Neilson, J.A., Onodera, N.T., Poole, A.M., Pritham, E.J., Richards, T.A., Rocap, G., Roy, S.W., Sarai, C., Schaack, S., Shirato, S., Slamovits, C.H., Spencer, D.F., Suzuki, S., Worden, A.Z., Zauner, S., Barry, K., Bell, C., Bharti, A.K., Crow, J.A., Grimwood, J., Kramer, R., Lindquist, E., Lucas, S., Salamov, A., McFadden, G.I., Lane, C.E., Keeling, P.J., Gray, M.W., Grigoriev, I.V., & Archibald, J.M. 2012. Algal genomes reveal evolutionary mosaicism and the fate of nucleomorphs. *Nature* 492: 59–65.

- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., & Falkowski, P. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237–240.
- 井上勲 2007. 藻類 30 億年の自然史—藻類からみる生物進化・地球・環境—. 東海大学出版会. 神奈川.
- Keeling, P.J., Burki, F., Wilcox, H.M., Allam, B., Allen, E.E., Amaral-Zettler, L.A., Armbrust, E.V., Archibald, J.M., Bharti, A.K., Bell, C.J., Beszteri, B., Bidle, K.D., Cameron, C.T., Campbell, L., Caron, D.A., Cattolico, R.A., Collier, J.L., Coyne, K., Davy, S.K., Deschamps, P., Dyrman, S.T., Edvardsen, B., Gates, R.D., Gobler, C.J., Greenwood, S.J., Guida, S.M., Jacobi, J.L., Jakobsen, K.S., James, E.R., Jenkins, B., John, U., Johnson, M.D., Juhl, A.R., Kamp, A., Katz, L.A., Kiene, R., Kudryavtsev, A., Leander, B.S., Lin, S., Lovejoy, C., Lynn, D., Marchetti, A., McManus, G., Nedelcu, A.M., Menden-Deuer, S., Miceli, C., Mock, T., Montresor, M., Moran, M.A., Murray, S., Nadathur, G., Nagai, S., Ngam, P.B., Palenik, B., Pawlowski, J., Petroni, G., Piganeau, G., Posewitz, M.C., Rengefors, K., Romano, G., Rumpho, M.E., Ryneerson, T., Schilling, K.B., Schroeder, D.C., Simpson, A.G., Slamovits, C.H., Smith, D.R., Smith, G.J., Smith, S.R., Sosik, H.M., Stief, P., Theriot, E., Twary, S.N., Umale, P.E., Vaultot, D., Wawrik, B., Wheeler, G.L., Wilson, W.H., Xu, Y., Zingone, A., & Worden, A.Z. 2014. The Marine Microbial Eukaryote Transcriptome Sequencing Project (MMETSP): illuminating the functional diversity of eukaryotic life in the oceans through transcriptome sequencing. *PLoS Biol.* 12: e1001889.
- Matsuzaki, M., Misumi, O., Shin-I, T., Maruyama, S., Takahara M., Miyagishima, S., Mori, T., Nishida, K., Yagisawa, F., Nishida, K., Yoshida, Y., Nishimura, Y., Nakao, S., Kobayashi, T., Momoyama, Y., Higashiyama, T., Minoda, A., Sano, M., Nomoto, H., Oishi, K., Hayashi, H., Ohta, F., Nishizaka, S., Haga, S., Miura, S., Morishita, T., Kabeya, Y., Terasawa, K., Suzuki, Y., Ishii, Y., Asakawa, S., Takano, H., Ohta, N., Kuroiwa, H., Tanaka, K., Shimizu, N., Sugano, S., Sato, N., Nozaki, H., Ogasawara, N., Kohara, Y., & Kuroiwa, T. 2004. Genome sequence of the ultrasmall unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D. *Nature* 428:653–657.
- Palenik, B., Grimwood, J., Aerts, A., Rouzé, P., Salamov, A., Putnam, N., Dupont, C., Jorgensen, R., Derelle, E., Rombauts, S., Zhou, K., Otilar, R., Merchant, S.S., Podell, S., Gaasterland, T., Napoli, C., Gendler, K., Manuell, A., Tai, V., Vallon, O., Piganeau, G., Jancek, S., Heijde, M., Jabbari, K., Bowler, C., Lohr, M., Robbens, S., Werner, G., Dubchak, I., Pazour, G.J., Ren, Q., Paulsen, I., Delwiche, C., Schmutz, J., Rokhsar, D., Van de Peer, Y., Moreau, H., & Grigoriev, IV. 2007. The tiny eukaryote *Ostreococcus* provides genomic insights into the paradox of plankton speciation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 104:7705–7710.
- Price, D.C., Chan, C.X., Yoon, H.S., Yang, E.C., Qiu, H., Weber, A.P., Schwacke, R., Gross, J., Blouin, N.A., Lane, C., Reyes-Prieto, A., Durnford, D.G., Neilson, J.A., Lang, B.F., Burger, G., Steiner, J.M., Löffelhardt, W., Meuser, J.E., Posewitz, M.C., Ball, S., Arias, M.C., Henrissat, B., Coutinho, P.M., Rensing, S.A., Symeonidi, A., Doddapaneni, H., Green, B.R., Rajah, V.D., Boore, J., & Bhattacharya, D. 2012. *Cyanophora paradoxa* genome elucidates origin of photosynthesis in algae and plants. *Science* 335: 843–847.

- Read, B.A., Kegel, J., Klute, M.J., Kuo, A., Lefebvre, S.C., Maumus, F., Mayer, C., Miller, J., Monier, A., Salamov, A., Young, J., Aguilar, M., Claverie, J.M., Frickenhaus, S., Gonzalez, K., Herman, E.K., Lin, Y.C., Napier, J., Ogata, H., Sarno, A.F., Shmutz, J., Schroeder, D., de Vargas, C., Verret, F., von Dassow, P., Valentin, K., Van de Peer, Y., Wheeler, G., *Emiliana huxleyi* Annotation Consortium, Dacks, J.B., Delwiche, C.F., Dyhrman, S.T., Glöckner, G., John, U., Richards, T., Worden, A.Z., Zhang, X., & Grigoriev, IV. 2013. Pan genome of the phytoplankton *Emiliana* underpins its global distribution. *Nature* 499: 209–213.
- Wheeler, D.A., Srinivasan, M., Egholm, M., Shen, Y., Chen, L., McGuire, A., He, W., Chen, Y.J., Makhijani, V., Roth, G.T., Gomes, X., Tartaro, K., Niazi, F., Turcotte, C.L., Irzyk, G.P., Lupski, J.R., Chinault, C., Song, X.Z., Liu, Y., Yuan, Y., Nazareth, L., Qin, X., Muzny, D.M., Margulies, M., Weinstock, G.M., Gibbs, R.A., & Rothberg, J.M. 2008. The complete genome of an individual by massively parallel DNA sequencing. *Nature* 452: 872–876.
- Wisecaver, J.H. & Hackett, J.D. (2011) Dinoflagellate genome evolution. *Annu. Rev. Microbiol.* 65: 369–387.