

共生性渦鞭毛藻 *Symbiodinium* と寄生性アピコンプレクサのゲノム進化

将口栄一

沖縄科学技術大学院大学・マリンゲノミックスユニット

〒904-0495 沖縄県国頭郡恩納村字谷茶 1919-1

Eiichi Shoguchi

Genome evolutions in symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium* and parasitic apicomplexans

Key words: alveolates, Apicomplexa, comparative genomics, gene duplication, *Symbiodinium*

Marine Genomics Unit, Okinawa Institute of Science and Technology

1919-1 Tancha, Onna-son, Okinawa, 904-0495 Japan

DOI: 10.24480/bsj-review.8c4.00123

1. はじめに

アルベオラータという真核生物の大きなグループには、渦鞭毛藻類、アピコンプレクサ類、纖毛虫類が主要グループとして含まれる。渦鞭毛藻類には、およそ 2,500 種が知られており、共生や寄生といった様々な生活様式が観察される (Horiguchi 2015)。その約半数は葉緑体（光合成能力）を持っている。一方で、知られているアピコンプレクサは細胞内絶対寄生性であり、纖毛虫はその多くが従属栄養性である (高野義人 2010)。本総説では、次世代シーケンサーの登場後に初めて全ゲノム解析が行われた、共生性渦鞭毛藻 *Symbiodinium* のゲノム解読について紹介する。またアピコンプレクサ類の姉妹群クロメラ類のゲノムとの比較により見えてきた、寄生性アピコンプレクサのゲノム進化の概要を説明する。マラリア原虫を含むアピコンプレクサゲノムでは、多くの遺伝子ロスがおこっており、遺伝子重複などによる遺伝子の獲得は少ない。それでは、サンゴ内胚葉細胞内に共生する *Symbiodinium* のゲノムではどのようなことが起こってきたのであろうか？

2. *Symbiodinium* とはどんな生き物か？

渦鞭毛藻の *Symbiodinium* 属 (*Symbion* 共に生きる + *dinos* ぐるぐる回す)

(Freudenthal et al. 1962) は海水域に生息し、葉緑体を持っている (図 1)。共生性である *Symbiodinium* は、様々な動物から見つかってきており (Pochon et al. 2014, 図 2), サンゴの共生藻として最近よく研究されてきている (Yamashita & Koike 2015)。

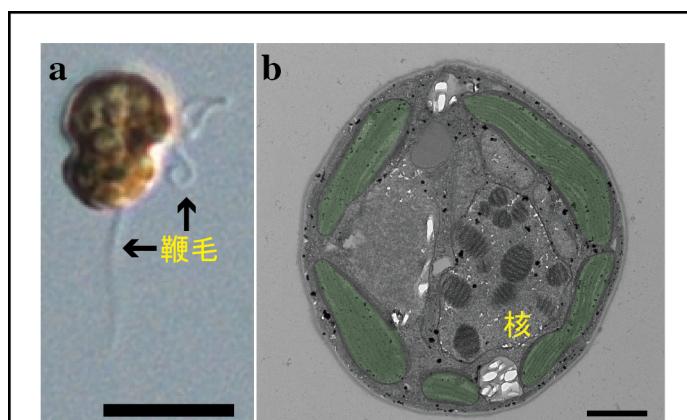


図 1. 共生性渦鞭毛藻 *Symbiodinium*。a. 遊走細胞 (スケールバーは 10 μm)。b. *Symbiodinium* の電顕写真 (スケールバーは 1 μm)。緑に色付けしている部分は葉緑体を示す。

例えば最近になって、バクテリアなどを捕食する種を含んでおり混合栄養性であることかが確認されている (Jeong et al. 2014)。さらにバクテリアと培養すると石灰化するという報告などもなされてきているが (Frommlet et al. 2015), 有性生殖の観察は報告されていない (Thornhill et al. 2017)。*Symbiodinium* 属は、現生の渦鞭毛藻の中では進化的には、比較的最近に分岐したグループである (Janouškovec et al. 2017)。以前は 1 種類と考えられていたが (Kevin et al. 1969), 分子系統学的解析により主要クレード A から I (図 2) に分類されている (Pochon & Gates 2010)。しかしながら、そのクレード内の多様性については議論が続いている (Yamashita & Koike 2015)。この *Symbiodinium* のゲノムは、渦鞭毛藻の中では比較的小さな核ゲノムを持つことが報告されている (LaJeunesse et al. 2005)。その中でも特に小さなクレード B の *Symbiodinium minutum* (LaJeunesse et al. 2012) のゲノムが、最初に解読された。

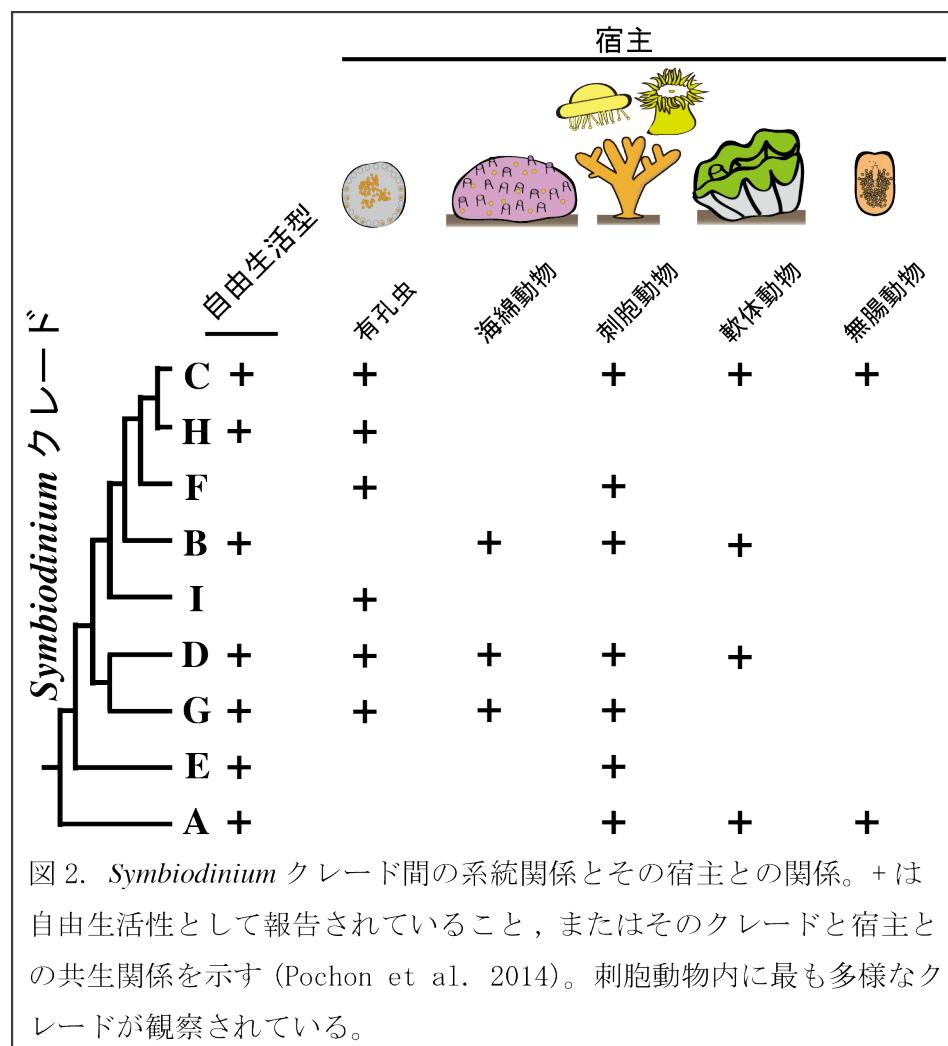


図 2. *Symbiodinium* クレード間の系統関係とその宿主との関係。+は自由生活性として報告されていること、またはそのクレードと宿主との共生関係を示す (Pochon et al. 2014)。刺胞動物内に最も多様なクレードが観察されている。

3. クレード B の *Symbiodinium minutum* のゲノム

渦鞭毛藻の核ゲノムが他の真核生物ゲノムにみられないユニークな核ゲノム構造をもつことは、以前から報告されていた (Dodge, 1965; Lin, 2011; Wisecaver and Hackett 2011)。しかしながら、ゲノムサイズがその姉妹群として知られていたアピコンプレクサなどに比べ非常に大きい (1.5-250 Gbp) ということなどもあり、ショットガンシークエンシング法によるゲノム解読は、他のアルベオラータに比べ遅れていた (Eisen et al. 2006; Gardner et al. 2002)。2013 年に我々のグループは次世代シークエンサーと *S. minutum* (分株: NIES-3808) を用いて、渦鞭毛藻類で最初の核ゲノム概要配列を決定した (表 1; Shoguchi et al. 2013)。多くの予想外の結果の中の一つは、隣接し合う遺伝子が同じ向きに並んでいるというものであった (図 3, Koyanagi et al. 2013)。また、イントロンリッチな遺伝子が非常に多い上、半分以上のスプライスサイトがいわゆる GT-AG ルールに

従わぬないこと、核タンパクの遺伝子ファミリーでは原核生物と真核生物の両方のタイプのものがコードされ、それらの遺伝子数は増加していることが明らかになった (Shoguchi et al. 2013)。このようなユニークなゲノム構造が渦鞭毛藻の進化過程においてどのタイミングで獲得されたのかを調べていくことは、真核生物の核ゲノム進化を考える上で重要であるように思われる。

表1 涡鞭毛藻類、クロメラ類、アピコンプレクサ類の核ゲノムの概要

	決定した ゲノムの 総塩基数 (Mb)	GC 含量	タンパ ク質を コード する遺 伝子数	遺伝子あたり の平均イント ロン数 (イン トロンレス%)	イントロ ンの 5'部	遺伝子 間領域	隣接遺 伝子の 性
渦鞭毛藻類							
<i>S. kawagutii</i>	935	44	36,850	3 (36)	GT/GC	17,888	あり
<i>S. minutum</i>	616	44	41,925	19 (5)	GT/GC/GA	2,064	あり
<i>S. microadriaticum</i>	808	51	49,109	21 (2)	GC/GT/GA	3,633	あり
クロメラ類							
<i>Chromera velia</i>	194	49	26,112	2 (24)	n/a	989	n/a
<i>Vitrella brassicaformis</i>	73	58	22,817	6 (5)	n/a	92	n/a
アピコンプレクサ類							
<i>Plasmodium falciparum</i>	23	19	5,268	2 (46)	GT	1694	なし

Aranda et al. (2016), Gardner et al. (2002), Lin et al. (2015), Shoguchi et al. (2013), Woo et al. (2015)を引用。

また渦鞭毛藻では葉緑体ゲノムの構造も風変わりである。*S. minutum* の葉緑体は、14 タイプのミニサークル DNA (1.8-3.3 kbp) を持つており、それぞれに1つの遺伝子がコードされている。その転写産物は9 タイプの RNA 編集を受けることにより、機能を持つタンパク質へと翻訳されている (Mungpakdee et al. 2014)。その他の葉緑体タンパク質はすべて核にコードされており、その中で最も数の増えている光受容タンパク質の遺伝子は145 個あり、クレード B の *Symbiodinium* の系統で多様化してきている (Maruyama et al. 2015)。これらのこととは、*Symbiodinium* の葉緑体は最も多様化しているオルガネラの一つで、その発現調節は環境適応に特に重要なのは？ということを想像させる (Xiang et al. 2015)。

一方でミトコンドリアのゲノムは、コードされている遺伝子とい

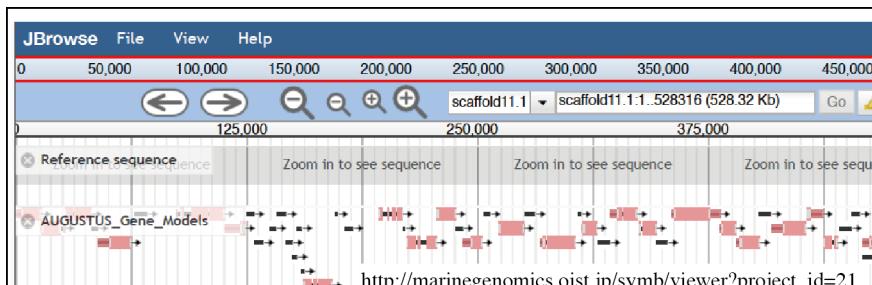


図3. *S. minutum* のゲノムブラウザのスクリーンショット。矢印は scaffold11 上の遺伝子の向きを示す。この領域ではすべての遺伝子が片方の DNA 鎖上にだけコードされていることが分かる。

う点においてマラリア原虫 *Plasmodium falciparum* と *S. minutum*との間で保存されている。その中には機能未知の small RNA 遺伝子が含まれる (Shoguchi et al. 2015)。我々のグループでは、*Symbiodinium* の宿主の一つであるサンゴ *Acropora digitifera* のゲノムを解読しており (Shinzato et al. 2011), ゲノム情報を基盤として、渦鞭毛藻とサンゴの共生関係を明らかにする研究を進めている (Shinzato et al. 2014)。

4. *Symbiodinium* ゲノムの多様性

クレード B の *S. minutum* のゲノムに続いて、クレード F の *S. kawagutii* のゲノムが解読され (表 1; Lin et al. 2015), *S. minutum* にはみられなかった *S. kawagutii* ゲノムの特徴がいくつか報告されている。例えば *S. kawagutii* ゲノムでは、逆転写酵素の遺伝子の数が最も増大し、インtron のない遺伝子の割合が比較的多い (表 1)。このことは、遺伝子の獲得のかなりの部分が、mRNA から逆転写酵素によってつくられた cDNA がゲノム内に新たに組み込まれることにより起こっていることを示唆させる (Slamovits and Keeling, 2008)。また Lin ら (2015) は、*S. kawagutii* の microRNA (miRNA) の存在について詳しく調べており、miRNA による調節を受けていそうな遺伝子群に着目している。サンゴ遺伝子との配列比較により、*Symbiodinium* の miRNA がサンゴ *A. digitifera* のトランスポーター遺伝子などの発現調節に関わる可能性を述べている (Lin et al. 2015)。今後、*Symbiodinium* の miRNA がサンゴ細胞内にどのように輸送されているのか、またはその反対方向への輸送もあるのかを調べていく必要があると思われる。 続いて 2016 年には、初期に分岐したと考えられるクレード A の *S. microadriaticum* ゲノムが解読された (Aranda et al. 2016)。クレード A は他のクレードからみると原始的グループと考えられ、他とはおよそ 5000 万年前に分岐したと推定されている (Pochon et al. 2006)。このゲノム及びクレード B と F のゲノムを含め、他の真核生物ゲノムとの比較がなされている。その比較解析の中でも、*Symbiodinium* ゲノムの特徴の一つは遺伝子重複であるということが強調される。さらに Aranda ら (2016) は、種特異的に多様化した *Symbiodinium* のトランスポーター遺伝子群こそが、宿主との共生関係には重要なのではないかということを示唆させる結果を報告している。重複した遺伝子が多いという結果と共に、隣あう遺伝子が同じ向きに並んでいるという特徴は、3 種の *Symbiodinium* ゲノムにおいて確認される。ではさらに巨大なゲノムをもつ自由生活性の渦鞭毛藻では、この特徴はどの程度みられるのであるか? このゲノム構造と生活様式にはどのような関係があるのだろうか? 新規のゲノム配列情報の蓄積により渦鞭毛藻ゲノムの多様性と進化の詳細がますます明らかになってくるだろう (Janouškovec et al. 2017)。

5. 寄生性アピコンプレクサのゲノムの進化

渦鞭毛藻類の主要な姉妹群であるアピコンプレクサは、寄生性であり光合成能力を持っていない。5000 種以上が知られ、100 万種以上いると推測されている (Adl et al. 2007; Pawłowski et al. 2012)。このアピコンプレクサに近縁なグループで光合成能力を持つクロメラ類 2 種のゲノムが解読された (Woo et al. 2015)。このクロメラ類のゲノムをアウトグループ (祖先型) として比較解析を行うことにより、アピコンプレクサの共通祖先は、非常に多くの遺伝子 (およそ 3800) を損失したという可能性が示唆されている。それらは光合成やステロール合成系といった代謝系のロスに始

まり、アピコンプレクサでは自由生活に必要な代謝系の酵素遺伝子や細胞内膜輸送系の遺伝子をそれぞれの系統で失っている。しかしながら、一部のタンパク質の遺伝子の数は、ある進化のタイミングごとに増えたようである。Woo ら (2015) は、RNA 結合タンパク質(寄生能力を獲得する前のステージ 1)、細胞骨格系タンパク質(クロメラ類と分岐後の寄生能力を獲得する間のステージ 2)、細胞外タンパク質と *ApiAP2* 転写因子(寄生能力を獲得した後のステージ 3) の順に多様化が起こった可能性を示している(図 4)。

特に細胞骨格系の鞭毛タンパク質遺伝子の進化が、細胞内に入っていく能力を獲得するまでのキーポイントだったのではないかと推測している。

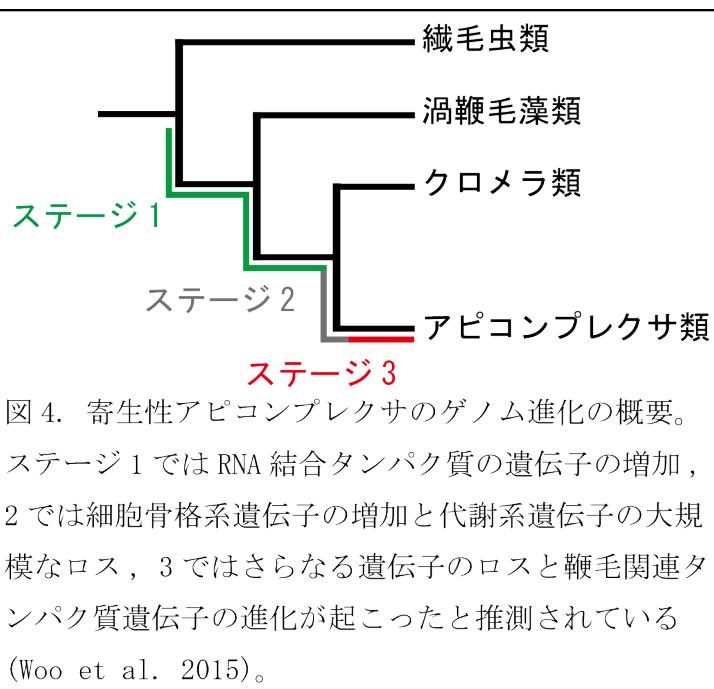


図 4. 寄生性アピコンプレクサのゲノム進化の概要。

ステージ 1 では RNA 結合タンパク質の遺伝子の増加、2 では細胞骨格系遺伝子の増加と代謝系遺伝子の大規模なロス、3 ではさらなる遺伝子のロスと鞭毛関連タンパク質遺伝子の進化が起こったと推測されている(Woo et al. 2015)。

6. おわりに

比較ゲノム解析により、寄生性アピコンプレクサ類が動物細胞に寄生する能力を獲得する進化過程では、光合成能力や代謝系遺伝子群の大規模なロスに続き、寄生能力を獲得するタイミングにおける鞭毛構造関連遺伝子の進化が鍵となったのではないかと議論される。ゲノムサイズの縮小も起こってきたようである。一方で *Symbiodinium* 属のゲノムでは遺伝子ファミリーのロスよりも、むしろ遺伝子重複が頻繁に起こっているようで、ゲノムサイズはまだかなり大きい。重複した遺伝子が多いことと生活様式にはどんな関係があるのだろうか? 解読されてきた *Symbiodinium* は比較的培養しやすい種であるが、培養の難しい種のゲノムは果たしてどうなっているのであろうか? 有性生殖に関わる可能性のある遺伝子群が *Symbiodinium* ゲノムにコードされていることは報告されているが、有性生殖時には真核生物らしい染色体構造を持つのであろうかなど、興味は尽きない。渦鞭毛藻はゲノム進化だけでなく細胞生物学的にも謎の多い生き物であり、アピコンプレクサのようにゲノムからのアプローチと組み合わせることが、その謎に迫る過程で、よい回り道となるように思えるのである。

謝辞

渦鞭毛藻ゲノムの研究を行う上で、マリングノミックスユニットの佐藤矩行教授をはじめスタッフの皆様にお礼申し上げます。この執筆の機会を与えて下さった、平川泰久先生及びオーガナイザーの皆様に感謝申し上げます。

引用文献

Adl, S.M., Leander, B.S., Simpson, A.G., Archibald, J.M., Anderson, O.R., Bass, D., Bowser, S.S.,

- Brugerolle, G., Farmer, M.A., Karpov, S., Kolisko, M., Lane, C.E., Lodge, D.J., Mann, D.G., Meisterfeld, R., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S.E., Smirnov, A.V., & Spiegel, F. 2007. Diversity, nomenclature, and taxonomy of protists. *Syst. Biol.* 56: 684-689.
- Aranda, M., Li, Y., Liew, Y.J., Baumgarten, S., Simakov, O., Wilson MC, Piel, J., Ashoor, H., Bougouffa, S., Bajic, V.B., Ryu, T., Ravasi, T., Bayer, T., Micklem, G., Kim, H., Bhak, J., LaJeunesse, T.C., & Voolstra, CR. 2016. Genomes of coral dinoflagellate symbionts highlight evolutionary adaptations conducive to a symbiotic lifestyle. *Sci. Rep.* 6: 39734.
- Dodge, J.D. 1965. Chromosome structure in the dinoflagellates and the problem of the mesocaryotic cell. *Excerpta Med. Int. Congr. Ser.* 91: 339-345.
- Eisen, J.A., Coyne, R.S., Wu, M., Wu, D., Thiagarajan, M., Wortman, J.R., Badger, J.H., Ren, Q., Amedeo, P., Jones, K.M., Tallon, L.J., Delcher, A.L., Salzberg, S.L., Silva, J.C., Haas, B.J., Majoros, W.H., Farzad, M., Carlton, J.M., Smith, R.K.Jr., Garg, J., Pearlman, R.E., Karrer, K.M., Sun, L., Manning, G., Elde, N.C., Turkewitz, A.P., Asai, D.J., Wilkes, D.E., Wang, Y., Cai, H., Collins, K., Stewart, B.A., Lee, S.R., Wilamowska, K., Weinberg, Z., Ruzzo, W.L., Wloga, D., Gaertig, J., Frankel, J., Tsao, C.C., Gorovsky, M.A., Keeling, P.J., Waller, R.F., Patron, N.J., Cherry, J.M., Stover, N.A., Krieger, C.J., del Toro, C., Ryder, H.F., Williamson, S.C., Barbeau, R.A., Hamilton, E.P., & Orias, E. 2006. Macronuclear genome sequence of the ciliate *Tetrahymena thermophila*, a model eukaryote. *PLoS Biol.* 4: e286.
- Freudenthal, H.D. 1962. *Symbiodinium* gen. nov. and *Symbiodinium microadriaticum* sp. nov., a Zooxanthella : Taxonomy, life cycle, and morphology. *J. Protozool.* 9: 45-52.
- Frommlet, J.C., Sousa, M.L., Alves, A., Vieira, S.I., Suggett, D.J., & Serodio, J. 2015. Coral symbiotic algae calcify ex hospite in partnership with bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 112: 6158-6163.
- Gardner, M.J., Hall, N., Fung, E., White, O., Berriman, M., Hyman, R.W., Carlton, J.M., Pain, A., Nelson, K.E., Bowman, S., Paulsen, I.T., James, K., Eisen, J.A., Rutherford, K., Salzberg, S.L., Craig, A., Kyes, S., Chan, M.S., Nene, V., Shallom, S.J., Suh, B., Peterson, J., Angiuoli, S., Pertea, M., Allen, J., Selengut, J., Haft, D., Mather, M.W., Vaidya, A.B., Martin, D.M., Fairlamb, A.H., Fraunholz, M.J., Roos, D.S., Ralph, S.A., McFadden, G.I., Cummings, L.M., Subramanian, G.M., Mungall, C., Venter, J.C., Carucci, D.J., Hoffman, S.L., Newbold, C., Davis, R.W., Fraser, C.M., & Barrell, B. 2002. Genome sequence of the human malaria parasite *Plasmodium falciparum*. *Nature* 419: 498-511.
- Horiguchi, T. 2015. Diversity and phylogeny of marine parasitic dinoflagellates. In: Ohtsuka, S., Suzuki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N., & Not, F. (eds.) Marine Protists. pp. 397-419. Springer, Japan.
- Janouškovec, J., Gavelis, G.S., Burki, F., Dinh, D., Bachvaroff, T.R., Gornik, S.G., Bright, K.J., Imanian, B., Strom, S.L., Delwiche, C.F., Waller, R.F., Fensome, R.A., Leander, B.S., Rohwer, F.L., & Saldarriaga, J.F. 2017. Major transitions in dinoflagellate evolution unveiled by phylogenomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 114: E171-E180.
- Jeong, H.J., Lee, S.Y., Kang, N.S., Yoo, Y.D., Lim, A.S., Lee, M.J., Kim, H.S., Yih, W., Yamashita, H., & LaJeunesse, T.C. 2014. Genetics and morphology characterize the dinoflagellate *Symbiodinium voratum*, n. sp., (Dinophyceae) as the sole representative of *Symbiodinium* clade E. *J. Eukaryot. Microbiol.* 61: 75-94.

- Kevin, M.J., Hall, W.T., McLaughlin, J.J.A., & Zahl, P. A. 1969. *Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal, a revised taxonomic description, ultrastructure. *J. Phycol.* 5: 341-350.
- Koyanagi, R., Takeuchi, T., Hisata, K., Gyoja, F., Shoguchi, E., Satoh, N., & Kawashima, T. 2013. MarinegenomicsDB: an integrated genome viewer for community-based annotation of genomes. *Zoolog. Sci.* 30: 797-800.
- Lajeunesse, T.C., Parkinson, J.E., & Reimer, J.D. 2012. A genetics-based description of *Symbiodinium minutum* sp. nov. and *S. psygmaeum* sp. nov. (Dinophyceae), two dinoflagellates symbiotic with cnidaria. *J. Phycol.* 48: 1380-1391.
- Lajeunesse, T.C., Lambert, G., Andersen, R.A., Coffroth, M.A., & Galbraith, D.W. 2005. *Symbiodinium* (Pyrrhophyta) genome sizes (DNA content) are smallest among dinoflagellates. *J. Phycol.* 41: 880-886.
- Lin, S. 2011. Genomic understanding of dinoflagellates. *Res. Microbiol.* 162: 551-569.
- Lin, S., Cheng, S., Song, B., Zhong, X., Lin, X., Li, W., Li, L., Zhang, Y., Zhang, H., Ji, Z., Cai, M., Zhuang, Y., Shi, X., Lin, L., Wang, L., Wang, Z., Liu, X., Yu, S., Zeng, P., Hao, H., Zou, Q., Chen, C., Li, Y., Wang, Y., Xu, C., Meng, S., Xu, X., Wang, J., Yang, H., Campbell, D.A., Sturm, N.R., Dagenais-Bellefeuille, S., & Morse, D. 2015. The *Symbiodinium kawagutii* genome illuminates dinoflagellate gene expression and coral symbiosis. *Science* 350: 691-694.
- Maruyama, S., Shoguchi, E., Satoh, N., & Minagawa, J. 2015. Diversification of the light-harvesting complex gene family via intra- and intergenic duplications in the coral symbiotic alga *Symbiodinium*. *PLoS One* 10: e0119406.
- Mungpakdee, S., Shinzato, C., Takeuchi, T., Kawashima, T., Koyanagi, R., Hisata, K., Tanaka, M., Goto, H., Fujie, M., Lin, S., Satoh, N., & Shoguchi, E. 2014. Massive gene transfer and extensive RNA editing of a symbiotic dinoflagellate plastid genome. *Genome Biol. Evol.* 6: 1408-1422.
- Pawlowski, J., Audic, S., Adl, S., Bass, D., Belbahri, L., Berney, C., Bowser, S.S., Cepicka, I., Decelle, J., Dunthorn, M., Fiore-Donno, A.M., Gile, G.H., Holzmann, M., Jahn, R., Jirků, M., Keeling, P.J., Kostka, M., Kudryavtsev, A., Lara, E., Lukeš, J., Mann, D.G., Mitchell, E.A., Nitsche, F., Romeralo, M., Saunders, G.W., Simpson, A.G., Smirnov, A.V., Spouge, J.L., Stern, R.F., Stoeck, T., Zimmermann, J., Schindel, D., & de Vargas, C. 2012. CBOL protist working group: barcoding eukaryotic richness beyond the animal, plant, and fungal kingdoms. *PLoS Biol.* 10: e1001419.
- Pochon, X., & Gates, R.D. 2010. A new *Symbiodinium* clade (Dinophyceae) from soritid foraminifera in Hawai'i. *Mol. Phylogenet. Evol.* 56: 492-497.
- Pochon, X., Montoya-Burgos, J.I., Stadelmann, B., & Pawlowski, J. 2006. Molecular phylogeny, evolutionary rates, and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 38: 20-30.
- Pochon, X., Putnam, H.M., & Gates, R.D. 2014. Multi-gene analysis of *Symbiodinium* dinoflagellates: a perspective on rarity, symbiosis, and evolution. *PeerJ* 2: e394.
- Shinzato, C., Mungpakdee, S., Satoh, N., & Shoguchi, E. 2014. A genomic approach to coral-dinoflagellate symbiosis: studies of *Acropora digitifera* and *Symbiodinium minutum*. *Front Microbiol.* 5: 336.
- Shinzato, C., Shoguchi, E., Kawashima, T., Hamada, M., Hisata, K., Tanaka, M., Fujie, M., Fujiwara, M.,

- Koyanagi, R., Ikuta, T., Fujiyama, A., Miller, D.J., & Satoh, N. 2011. Using the *Acropora digitifera* genome to understand coral responses to environmental change. *Nature* 476: 320-323.
- Shoguchi, E., Shinzato, C., Hisata, K., Satoh, N., & Mungpakdee, S. 2015. The large mitochondrial genome of *Symbiodinium minutum* reveals conserved noncoding sequences between dinoflagellates and apicomplexans. *Genome Biol. Evol.* 7: 2237-2244.
- Shoguchi, E., Shinzato, C., Kawashima, T., Gyoja, F., Mungpakdee, S., Koyanagi, R., Takeuchi, T., Hisata, K., Tanaka, M., Fujiwara, M., Hamada, M., Seidi, A., Fujie, M., Usami, T., Goto, H., Yamasaki, S., Arakaki, N., Suzuki, Y., Sugano, S., Toyoda, A., Kuroki, Y., Fujiyama, A., Medina, M., Coffroth, M.A., Bhattacharya, D., & Satoh, N. 2013. Draft assembly of the *Symbiodinium minutum* nuclear genome reveals dinoflagellate gene structure. *Curr. Biol.* 23: 1399-1408.
- Slamovits, C.H., & Keeling, P.J. 2008. Widespread recycling of processed cDNAs in dinoflagellates. *Curr. Biol.* 18: R550-552.
- 高野義人 2010. 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~. 植物科学の最前線 第1巻 pp. 11-15.
- Thornhill, D.J., Howells, E.J., Wham, D.C., Steury, T.D., & Santos, S.R. 2017. Population genetics of reef coral endosymbionts (*Symbiodinium*, Dinophyceae). *Mol. Ecol.* : doi: 10.1111/mec.14055.
- Wisecaver, J.H., & Hackett, J.D. 2011. Dinoflagellate genome evolution. *Annu. Rev. Microbiol.* 65: 369-387.
- Woo, Y.H., Ansari, H., Otto, T.D., Klinger, C.M., Kolisko, M., Michalek, J., Saxena, A., Shanmugam, D., Tayyrov, A., Veluchamy, A., Ali, S., Bernal, A., del Campo, J., Cihlář, J., Flegontov, P., Gornik, S.G., Hajdušková, E., Horák, A., Janouškovec, J., Katris, N.J., Mast, F.D., Miranda-Saavedra, D., Mourier, T., Naeem, R., Nair, M., Panigrahi, A.K., Rawlings, N.D., Padron-Regalado, E., Ramaprasad, A., Samad, N., Tomčala, A., Wilkes, J., Neafsey, D.E., Doerig, C., Bowler, C., Keeling, P.J., Roos, D.S., Dacks, J.B., Templeton, T.J., Waller, R.F., Lukeš, J., Oborník, M., & Pain, A. 2015. Chromerid genomes reveal the evolutionary path from photosynthetic algae to obligate intracellular parasites. *Elife* 4: e06974.
- Xiang, T., Nelson, W., Rodriguez, J., Tolleter, D., & Grossman, A.R. 2015. *Symbiodinium* transcriptome and global responses of cells to immediate changes in light intensity when grown under autotrophic or mixotrophic conditions. *Plant J.* 82: 67-80.
- Yamashita, H., & Koike, K. 2015. Biology of symbiotic dinoflagellates. In: Ohtsuka, S., Suzuki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N., & Not, F. (eds.) *Marine Protists*. pp. 421-439. Springer, Japan.