

# アルベオラータ生物群：多様性と系統

堀口健雄

(北大・院理)

キーワード：アルベオラータ・渦鞭毛藻類・寄生性・系統

## アルベオラータ生物群とは

アルベオラータ (Alveolata) は真核生物の一大系統群で、すべて単細胞性の原生生物から構成される。具体的には、繊毛虫類、アピコンプレックス類、渦鞭毛藻類およびそれらに近縁ないくつかのマイナーなグループ (パーキンソゾアなど) から構成される。繊毛虫類は、ゾウリムシやテトラヒメナに代表される生物群で、細胞表面に繊毛をもち、大核・小核の2つのタイプの核を有することで特徴づけられる。多くは捕食性で、水中、底泥中、土壌中など幅広いニッチに分布する。原生生物の中では非常に繁栄したグループのひとつである。一方、アピコンプレックス類は寄生性であり、寄主はさまざまな後生動物である。ヒトや動物の重要な病原体となるものも知られ、マラリア原虫は特に有名である。細胞前端に宿主細胞への侵入に関わる apical complex と呼ばれる複合的な構造体をもつ。また、渦鞭毛藻類は、縦溝と横溝中にそれぞれ縦鞭毛、横鞭毛をもつという特徴的な形態でまとめられるグループで、典型的な渦鞭毛藻類は渦鞭毛藻核という特殊な核を有する。藻類の仲間として扱われ、水圏における一次生産者としての役割も果たすが、葉緑体を持つ渦鞭毛藻類は全体の半分程度に過ぎない。淡水から海水まで広く分布し、赤潮の原因種としても知られる。

このように形態も生活様式も全く異なる3群であるが、分子系統学的な結果からこれら3群が共通祖先から進化した単系統群であることは明確である。数少ない共有する形態形質として細胞膜直下の袋状の構造の存在があり (alveolus)、アルベオラータという名もこの構造に由来する。繊毛虫類もアピコンプレックス類も渦鞭毛藻類もそれぞれ単細胞生物ながら、形態や生活様式において驚くべき多様性を示す。さらに、本群には渦鞭毛藻類の渦鞭毛藻核など生物学的にも興味深い現象も多々見られる。本講演では、アルベオラータの多様性と各群の系統関係を概観し、本群における葉緑体の進化、さらには最近明らかになりつつ環境クローン配列と渦鞭毛藻類との関係について紹介する。

## アルベオラータと葉緑体

葉緑体の起源は、真核生物進化においても興味深い問題のひとつである。アルベオラータにおいてもその葉緑体の起源と進化は興味深くかつ未だに不明の点もある。渦鞭毛藻類の葉緑体は3重包膜に囲まれ、ERとの連結は無く、主要なキサントフィルは渦鞭毛藻のみで知られるペリディニンで、葉緑体ゲノムはミニサークルと呼ばれる1 gene—1 circle の体制を示すなど他の生物に見られない種々の特徴を示す。この特殊な渦鞭毛藻類の葉緑体は、紅藻に由来する二次共生葉緑体であると考えられている。渦鞭毛藻類には葉緑体をもたない種が様々な系統に存在するが、これらは二次的に葉緑体を持ったものらしい。このような典型的な渦鞭毛藻の葉緑体に加えて、ハプト藻、珪藻、緑藻を起源とする葉緑体をもつものも知られている。さらに他の藻類 (主にクリプト藻) を取り込んで光合成をおこなわせ、やがて消化して再び新しい藻を取り込むという「盗葉緑体現象 (クレプトクロロプラスト現象)」を示すものもある。しかもこれらの特殊な葉緑体・盗葉緑体をもつ種はすべて、元々は典型的な渦鞭毛藻型の葉緑体

を所持していた種である (葉緑体の入れ換え!)。渦鞭毛藻の葉緑体進化は誠にダイナミックである。一方、アピコンプレックス類の多くの種が痕跡的な葉緑体 (アピコプラスト) を持つことも、良く知られている。小さな袋状の構造中に縮小された葉緑体ゲノムをもつ。光合成の機能はもたないが、脂質代謝などに関わっているらしい。渦鞭毛藻類とアピコンプレックス類が近縁であることを考えると、これらの葉緑体は共通の祖先で獲得されたと考えられ、しかも最近発見された光合成性の微小藻類 *Chromera velia* は系統的にはアピコンプレックス類に近縁で、しかもその葉緑体遺伝子の解析は渦鞭毛藻との近縁性を示しており、両者の葉緑体の共通起源説を支持するように見える。一方、アピコンプレックスの葉緑体は緑藻起源であるという報告もあり、最終的な結論は得られていない。さらに紅藻起源の葉緑体をもつ生物群はアルベオラータを含めすべて単系統であり、葉緑体の獲得はそれらの共通の祖先で1回だけ生じたという仮説も提出されている (クロムアルベオラータ仮説) が、この仮説についても確定的な結論は得られていないのが現状である。

## アルベオラータと寄生性 ~ 海洋は寄生性アルベオラータで満ちあふれている! ?

培養によらない生物多様性解析法の1つとして環境クローン配列による方法がある。興味深いことに海洋におけるこれらの環境クローン配列のかなりのものがアルベオラータの系統に位置づけられる。環境クローン配列の初期の研究において、アルベオラータに属し、かつ環境クローン配列のみで構成される Marine Alveolate Group I (MAG I) および MAG II と名付けられた系統が発見された。さらに、これら MAG の系統に属する配列をもつ生物は海洋中の幅広い環境に普遍的に存在することが明らかとなっている。最近の大規模な環境クローン配列解析によると、多くのアルベオラータの環境クローン配列は上述の MAG を含む大きな系統群を形成し、これらは一般的な渦鞭毛藻と姉妹群の関係になるらしい。環境クローン配列の問題は配列の由来する生物種が特定できない点である。一方、生物種を特定した上での塩基配列解析によって、いわゆる寄生性の渦鞭毛藻類 (従来のシンディニウム目) として知られていた生物の多く (*Duboscquella*, *Ichthyodinium*, *Amoebophrya*, *Hematodinium*, *Syndinium* など) が、MAG に属する生物であることがわかってきた。アルベオラータに属する環境クローン配列とそれらに近縁性を示す生物が実は全て寄生性であったことを考えると、これらの環境クローン配列も寄生性の渦鞭毛藻類に由来する可能性は高い。環境クローン配列の多くがピコプランクトンサイズのフラクションから得られていることを考えると、これらが寄生性渦鞭毛藻類の遊走細胞 (胞子) である可能性が高い。そして、そのような配列が海洋の広い範囲でコンスタントに検出されるということは、海洋は寄生性渦鞭毛藻類の胞子で満ちあふれていることを示唆する。アルベオラータの系統を考える上でも海洋の生態系のシステムを考える上でもこの寄生性の渦鞭毛藻類のさらなる研究が重要性を帯びてくる。