

## 第 19 回 国立環境研究所琵琶湖分室セミナー

### 「淡水産渦鞭毛藻類の多様性および渦鞭毛藻類における葉緑体の進化」

日時: 2018 年 12 月 17 日(月) 15:00-16:00

セミナー講師: 堀口健雄(北海道大学大学院理学研究院生物科学部門)

【要旨】 渦鞭毛藻類は淡水から海水まで広く分布する単細胞の真核生物である。港湾や淡水のダム湖などで赤潮を形成することでも知られる。最近の分子系統データに基づく分類系によれば渦鞭毛藻類は、繊毛虫類、アピコンプレックス類（寄生性原生生物の一群）とともにアルベオラータ生物群に含まれる。

渦鞭毛藻類にはおよそ 2500 種が記載されているがそのほとんどは海産種であり、淡水種は全体の 10 数パーセント（約 350 種）に過ぎない。では日本の淡水産渦鞭毛藻類はどの程度多様なのだろうか？我々は高野義人氏（現高知大）を中心に日本産淡水渦鞭毛藻類の多様性を研究してきたがその概要を最近の分類系に沿って紹介したい。また、渦鞭毛藻類は葉緑体進化の観点から見ると、獲得・消失・入れ替えなど他の真核藻類には例を見ない多様な現象を示す。ここでは、盗葉緑体现象、三次共生による珪藻起源の葉緑体獲得とその後の入れ換え、寄生性渦鞭毛藻にみる痕跡的葉緑体、混合栄養の種などに関する研究例を紹介する。

#### 【渦鞭毛藻類とは？ ～形態および系統的位置～】

渦鞭毛藻類は単細胞の真核生物のグループでおよそ 2500 種が知られる。淡水、汽水、沿岸、外洋まで広く分布し、中には土壤中あるいは樹皮表面の地衣類の表面に生息する種まで知られている。あるものは赤潮の原因生物として知られ、またあるものは、サンゴなどの海産無脊椎動物の共生藻（褐虫藻）として知られている。生物発光するヤコウチュウなども渦鞭毛藻の仲間である。加えて、寄生性の種も存在する。

渦鞭毛藻類の形態は単細胞生物とは思えないほど多様であるが、基本形は、細胞を水平方向に取り巻く横溝とそれにほぼ直交する縦溝をもち、それぞれの溝の中に、横鞭毛、縦鞭毛をもつというものである（図 1）。渦鞭毛藻類は渦鞭毛藻核と呼ばれる特殊な核をもつなど、数多くの生物学的にもたいへん興味深い(変わった)性質をもち、このグループの生物界における系統的位置に興味をも

たれるところである。最近の分子系統学的成果によれば渦鞭毛藻類は、繊毛虫類（ゾウリムシの仲間）、アピコンプレックス類（マラリア原虫の仲間）とともに単系統群となり、この単系統群をまとめてアルベオラータ生物群（Alveolata）と称する。また、アルベオラータはストラメノパイル生物群とリザリア生物群とも近縁でこれら3群を含む系統群をそれぞれの頭文字を取って SAR 群と呼ぶこともある。

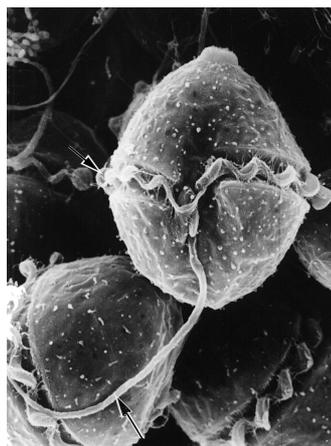


図1 典型的な渦鞭毛藻の細胞形態

#### 【淡水産渦鞭毛藻類の多様性】

2500 種程度知られる渦鞭毛藻類のほとんどは海産種で、淡水産種は十数%のみである（約 350 種）。淡水産渦鞭毛藻類のあるものは、淡水赤潮の原因種として知られている、例えば、*Peridiiopsis cunningtonii*, *Peridiniopsis elpatiewski*, *Peridinium volzii*, *Peridinium cinctum*, *Parvodinium africanum*, *Niadinium polonicum*, *Ceratium hirundinella*, *Unruhdinium penardii* などが赤潮形成種として報告されている。また、海産種では毒性をもつ種が数多く知られるが、淡水産種では *Niadinium polonicum* で報告があるのみである。なお、最近では分子データの集積とともに淡水産種の分類系の見直しも進んでおり、上述の赤潮種でも *Parvodinium africanum* と *Niadinium polonicum* はもともと *Peridinium* 属に所属していたし、*Unruhdinium penardii* は永らく *Peridiniopsis penardii* と呼ばれていた種である～属の所属換えが多く提唱されている。最近の分類系に関しては Moestrup & Calado (2018, Süßwasserflora von Mitteleuropa. Freshwaer Flra of Central Europe. Dinophyceae 560pp. Springer Spektrum, Berlin)を参照されたい。

さて、我が国の淡水産渦鞭毛藻類はどの程度多様なのだろうか？私たちはこ

の問題に、高野義人氏（現高知大）を中心として取り組んできた。形態観察と単細胞 PCR 法を組み合わせた手法を用い、少なくとも 14 属 62 種を確認した。既報告種と合わせると我が国には 90 種弱の淡水産渦鞭毛藻類が知られていることになる。我が国の淡水産渦鞭毛藻類の種数はこの数から飛躍的に増えるとは考え難いが、興味のある方は今後も研究を継続して欲しい（少なくとも隠蔽種などの多様性はまだまだ見つかると考えられる）。

#### 【渦鞭毛藻類における葉緑体の進化】

渦鞭毛藻類に見られる葉緑体は多様性を示すことが知られている（堀口健雄 2012 「葉緑体進化のダイナミズム 小さな藻類の数奇な物語」、日経サイエンス別冊 185）。大部分の種は紅藻起源の二次共生葉緑体（典型的な渦鞭毛藻の葉緑体）をもつが、あるものはその典型的な葉緑体を別の藻類の葉緑体と入れ換えた葉緑体をもつ。さらに、盗葉緑体と呼ばれる取り込んだ藻類を一時的に保持して葉緑体として利用し、やがては消化してしまうという、捕食と共生の中間段階を示す種も知られている。私たちの研究室では、盗葉緑体を示す渦鞭毛藻と、珪藻の葉緑体を取り込んだ渦鞭毛藻類に関する研究をおこなってきた。

#### <盗葉緑体の研究>

写真（図 2）をご覧ください。珍しいことに右と左の葉緑体の色が異なっている。これは実は左右に別の種類のクリプト藻を取り込んでいることによ



図 2 盗葉緑体をもつ渦鞭毛藻 *Nusuttodinium latum*

る。この葉緑体は永久的な共生葉緑体ではなく、しばらくすると消化されてしまう盗葉緑体である。私たちの研究室では、この盗葉緑体を示す渦鞭毛藻類の

うち、海産種と淡水産種で「葉緑体化」への段階で大きな違いがあることに気づいた。簡単に言えば、海産種はクリプト藻ならば何でも構わず取り込み、保持期間も比較的短く、さらに葉緑体を拡大することもしない。一方、淡水産種は決まったクリプト藻しか取り込まず、保持時間も長く、葉緑体を細胞全体に広げてあたかも自分の葉緑体のようにして使う。さらに細胞分裂に際して葉緑体の分裂が起こり、葉緑体は娘細胞に分配される（海産種では見られない）。この違いはどこから来るのか？それを明らかにすることによって、（共生段階）→（葉緑体化）には何が必要なのかのヒントが得られるかもしれない。ということで、海産種と淡水産種の比較を徹底的におこなった。その結果、淡水産種では取り込んだクリプト藻の核を最後まで残し、これが葉緑体を健全にしかも大きく拡大させることに役立っていることを示すことができた。つまり、共生段階から葉緑体成立に向かうにはまずは、共生藻の核を残すメカニズムを確立することが重要であることが示唆されたのである。詳細は、この研究を主に実施した大沼亮氏（現国立遺伝研）の総説（大沼&堀口 2016「“盗葉緑体”は共生による葉緑体各棟の前段階」遺伝 70(2) : 131-135）を参照されたい。

#### <ディノトムの研究>

ディノトムは珪藻を取り込んで葉緑体を獲得した渦鞭毛藻類のことで、現在十数種類が知られている（ディノトムは渦鞭毛藻と珪藻の単語の一部を取って作られた造語 **Dinotom = Dinoflagellate + Diatom**）。ディノトムでは、渦鞭毛藻の細胞質の中に1枚の膜で囲まれた領域があり、その中に珪藻由来の葉緑体、核、ミトコンドリアなどが存在する～つまり渦鞭毛藻の中に珪藻が入れ子になっているのである。ディノトムは非常に形態的にも生息場所でも多様な種を含むが分子系統学的研究からこれらは全て共通の祖先から進化していたことがわかっている～つまり共通祖先で珪藻との共生が生じたのである。ところが、珪藻の葉緑体由来の遺伝子を調べるとそれは必ずしも単系統にはならないことが明らかとなった。つまり、共通の祖先から進化したディノトムは途中で、珪藻の共生藻を入れ換えているということになる。この珪藻の入れ替えはこの渦鞭毛藻の系統で何回も起こっていることを私たちは明らかにした。詳細については、この研究を主に実施した山田規子氏（現コンスタンツ大学の論文 Yamada et al. 2017 *Mol. Biol. Evol.* DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msx054>）および堀口の総説（堀口健雄 2012「葉緑体進化のダイナミズム 小さな藻類の数奇な物語」、日

経サイエンス別冊 185) を参照願いたい。

#### <葉緑体を失うという進化>

このトピックに関しては、渦鞭毛藻類にしてはめずらしい多細胞体制をもつ、寄生性の渦鞭毛藻 *Haplozoon* に関する例を紹介した。ハプロズーンはタケフシゴカイの消化管に寄生する渦鞭毛藻である。渦鞭毛藻特有の渦鞭毛藻核をもつことから、典型的な普通の渦鞭毛藻から進化したことは明らかである。このグループの細胞内には痕跡的な葉緑体が残っていることを私たちは明らかにした。詳細は不明であるが、この痕跡的な葉緑体がどのような機能を残しているのかなどは興味深く、今後の研究の課題である(Wakeman et al. 2018. *Protist* 169: 333-350)。