
Mini Review

クレプトクロロプラストを持つ原生生物、特に渦鞭毛藻について

山口晴代*・中山 剛・井上 勲

筑波大学大学院生命環境科学研究科

〒305-8572 茨城県つくば市天王台1-1-1

Protists harbouring kleptochloroplast in particular reference to the dinoflagellates

Haruyo YAMAGUCHI*, Takeshi NAKAYAMA and Isao INOUYE

Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, Ibaraki 305-8572, Japan

SUMMARY

It is known that dinoflagellates acquired a plastid from a red alga via secondary endosymbiosis. However, several dinoflagellates should have abandoned their original plastid and acquired again plastids from different sources. Engulfing free-living algae, some dinoflagellates use them as a temporary plastid. This phenomenon is considered to be an on-going process of plastid acquisition, and this temporary plastid is called "kleptochloroplast". In a probably monophyletic groups of unarmoured dinoflagellates, various stages of endosymbiosis, namely, reduction of endosymbiont's organelles except plastid, are present, which would be good research targets for understanding evolutionary process of plastid acquisition. Besides dinoflagellates, kleptochloroplasts are distributed in a wide range of protists. In this mini review, we introduce diversity of kleptochloroplasts in protists in particular reference to the dinoflagellates.

はじめに

渦鞭毛藻はアピコンプレクサ、繊毛虫と共にアルベオラータ生物群に属する単細胞性の原生生物であり、赤潮や貝毒生成を通して我々の生活にも深く関

係している。渦鞭毛藻の多くは、紅藻との2次共生 (secondary endosymbiosis) に由来する赤茶色を呈したペリディニン型葉緑体を持っているが、少数の渦鞭毛藻ではそれとは起源の異なる葉緑体を持つことが知られている。例えば *Kryptoperidinium* は珪藻を、*Karlodinium* はハプト藻をそれぞれ起源とする葉緑体を持っている (Chesnick et al., 1997; Hansen et al., 2000; Horiguchi, 2006)。これらの珪藻やハプト藻を取り込んだ渦鞭毛藻は、すでにペリディニン型葉緑体を獲得している系統群に含まれることから、ペリディニン型葉緑体を捨て、新たな葉緑体を獲得した

*Corresponding author

Tel/Fax: +81-29-853-4533

E-mail: y.hry67@mail2.accsnet.ne.jp

(Received: 31 January 2008)

どのクリプト藻も取り込む

Chroomonas属のみを取り込む

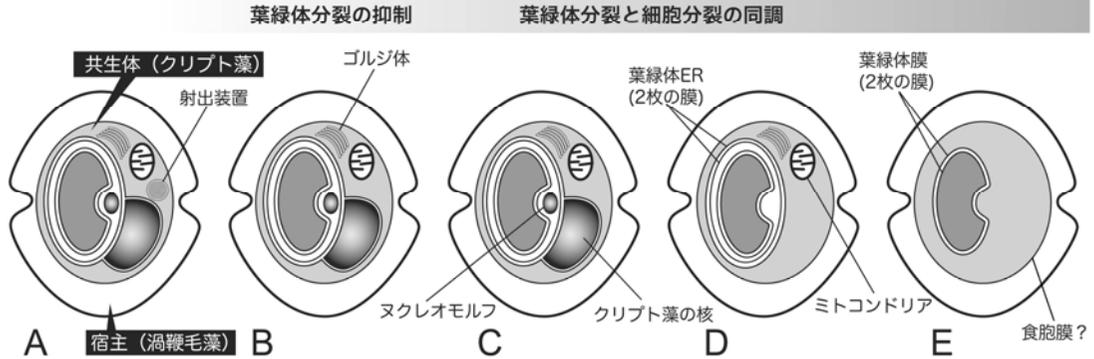


図1. クレプトクロロプラストを持つ無殻渦鞭毛藻5種の模式図

A: *Amphidinium poecilochroum*. B: *Amphidinium latum*. C: *Gymnodinium acidotum*. D: *Gymnodinium aeruginosum*. E: *Amphidinium wigrense*. クレプトクロロプラストとする種の特異性やそのオルガネラの残存程度によって、便宜的に5種を並べた。これらは、単系統群であることが示唆されるが、5種の中での系統関係はよくわかっていない。渦鞭毛藻の細胞内のオルガネラは省略。*G. acidotum*では観察された細胞のうち、43-67%がクリプト藻の核を失っている(Farmer and Roberts, 1990; Fields and Rhodes, 1991)。

と示唆される(Saldarriaga et al., 2001)。このように、渦鞭毛藻は独立に様々な藻類を取り込んで葉緑体としており、新たな葉緑体を獲得しやすい生物群だといえるのかもしれない。

さらに渦鞭毛藻では、葉緑体獲得の中間段階にあると思われる事例も知られている。ある種の渦鞭毛藻では、葉緑体の獲得・保持・消失を数日あるいは数十日という間隔で繰り返している。これは、取り込んだ葉緑体を恒久的に保持しておくことができないために、新たな葉緑体を定期的に取り込む必要があるからである。このように取り込まれて一時的に利用される葉緑体のことをクレプトクロロプラスト(kleptochloroplast; kleptoはギリシア語で盗むの意)と呼ぶ(Schnepf, 1992)。この言葉はもともとある種のウミウシ類がもつ“kleptoplast”に由来する(Waugh and Clark, 1986)。このウミウシ類はフシナシミドロ(黄緑色藻)やイワツタ(アオサ藻)を摂食してその葉緑体だけを保持し、光合成産物を利用する。もちろんウミウシは世代を超えて葉緑体を保持することはできないが、9ヶ月の間(ほとんど一生を)光と二酸化炭素を与えるだけで生存可能であることが知られている(Rumpho et al., 2000; Green et al., 2000; 石田2001)。

このような葉緑体成立の中間段階ともいえるクレプトクロロプラストは、細胞内共生による葉緑体成立のメカニズムや進化過程を理解するための格好の研究対象になり得ると思われる。本稿では、渦鞭毛藻を中心に、原生生物にみられるさまざまなクレプトクロロプラストについて紹介したい。

無殻渦鞭毛藻のクレプトクロロプラスト

無殻渦鞭毛藻のうち、ギムノディニウム目に属する *Amphidinium poecilochroum*, *A. latum*, *A. wigrense*, *Gymnodinium acidotum*, *G. aeruginosum* はクリプト藻をクレプトクロロプラストとして利用することが知られている(Wilcox and Wedemayer, 1984, 1985; Larsen,

1988; Schnepf, 1989; Horiguchi and Pienar, 1992)。そのため、これらの渦鞭毛藻の細胞内には典型的な渦鞭毛藻が持つ赤茶色の葉緑体ではなく、クリプト藻の葉緑体の色である赤色(e. g. *Geminigera*, *Rhodomonas*, *Teleaulax* 由来)または青緑色(e. g. *Chroomonas*由来)のクレプトクロロプラストが存在する。これらの無殻渦鞭毛藻はクレプトクロロプラストとする種の特異性やそのオルガネラの残存程度に多様性があることがわかっている(図1)。また、*A. wigrense*葉緑体以外のクリプト藻のオルガネラも保持しているという点で後述する *Dinophysis* のクレプトクロロプラストとは異なっている。ただ、*A. wigrense* に関しては、Wilcox and Wedemayer (1985)が“青緑色の葉緑体”と述べており、完全に葉緑体化している可能性もあるが、現在まで詳細な観察は行われていない。

これらの渦鞭毛藻に共通することは、クレプトクロロプラストが渦鞭毛藻由来と思われる膜に包まれていることである。また、取り込まれたクリプト藻のペリプラスト、鞭毛装置はどの種でも見つからない。これは、*A. poecilochroum*で観察されているミゾサイトーシス(myzocytosis)という捕食様式によって葉緑体を獲得するからだと考えられている(Larsen, 1988)。ミゾサイトーシスは、鞭毛の付け根から伸び

るペダングルと呼ばれるストロー状の構造をエサの細胞に突き刺して、細胞の中身だけを吸いとるといふものである (*G. acodontum*でもペダングルの存在が確認されている; Farmer and Roberts, 1990)。

これらの5種のうち、*A. poecilochroum*を除く4種の渦鞭毛藻(宿主)に関して、分子系統解析が行われており、これらがギムノディニウム目内で単系統群を形成することがわかっている(高野、堀口, 2005)。*A. poecilochroum*に関しても、筆者の予備的な解析から、これらの渦鞭毛藻と近縁であることが示唆されている。このことは、これら5種の共通祖先でクリプト藻をクレプトクロロプラストにする性質が獲得されたことを強く示唆している。このような一つの系統群において、エサから葉緑体に至る進化のさまざまな段階(取り込む種の特異性やオルガネラの残存程度)が見られるということであり、これらを比較することによって葉緑体成立の謎に迫ることができると期待される。

*Dinophysis*と*Myrionecta*のクレプトクロロプラスト

渦鞭毛藻の*Dinophysis*は海洋に広く分布し、貝毒の原因藻として甚大な漁業被害を出すことが知られている。*Dinophysis*のいくつかの種は赤褐色の葉緑体をもっている(図2A)。微細構造や光合成色素組成から、この葉緑体はクリプト藻起源であると考えられているが、2枚の膜だけで囲まれている点で極めて特異である(Larsen, 1992)。近年の葉緑体遺伝子による分子系統解析から、この葉緑体がクリプト藻の*Geminigera/Teleaulax*に由来するクレプトクロロプラストであることが示唆されるようになったが、つい最近になってこのクレプトクロロプラストは極めて複雑な起源をもつことが明らかにされつつある。*Dinophysis*の培養はこれまで不可能であったが、*D. acuminata*を繊毛虫*Myrionecta rubra*(= *Mesodinium rubrum*) (リトスタマ綱)と混合することによって培養が可能になったのである(Park et al., 2006)。

Myrionecta rubra(図2B)は、赤褐色の葉緑体を多数もっており、基本的に光独立栄養を営んでいる。この葉緑体はクリプト藻の*Geminigera/Teleaulax*に由来する(Gustafson et al., 2000)。*M. rubra*はクリプト藻をごく少数取り込むが、繊毛虫内で葉緑体が増加して細胞表層の大部分を占めるようになる(ただしこの葉緑体はクレプトクロロプラストではなく常在する葉緑体とする意見もある; Hansen and Fenchel, 2006)。葉緑体に加えてミトコンドリアなどを含むクリプト藻起源の細胞質は1枚の膜で囲まれ、それらが複数セット存在するが、それにつながるクリプト藻の核は1個だけ存在する(Hansen and Fenchel, 2006)。オルガネラの残存状況は前記の無殻渦鞭毛藻の例と似ているが、取り込んだクリプト藻のコントロールがより進んだ状態にあるように思われる。*Dinophysis*はミゾサイトーシスによって*M. rubra*を補

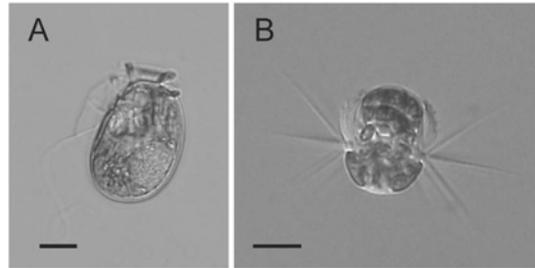


図2. クレプトクロロプラストを持つ渦鞭毛藻 *Dinophysis acuminata* (A)と繊毛虫 *Myrionecta rubra* (B)。スケールバーは10 μ m。

食し、葉緑体を獲得する。つまり、*M. rubra*がクリプト藻から“盗んだ”葉緑体を再度“盗んで”いるのである。クリプト藻の葉緑体は*M. rubra*を經由して*Dinophysis*に移動するという、極めて特異なクレプトクロロプラストの事例である。

*Dinophysis mitra*では、ハプト藻起源の黄色いクレプトクロロプラストが報告されている(Koike et al., 2005)。この例でもハプト藻の葉緑体のみが残存しており、その葉緑体膜の数は2枚(ときに3または4枚)である。クレプトクロロプラスト成立過程についてはわかっていない。

*Pfiesteria*のクレプトクロロプラスト

*Pfiesteria*はヒトに作用する揮発性の神経毒を産生すると言われ、かつてはセンセーショナルに取り上げられた有殻渦鞭毛藻であるが、*Pfiesteria*の毒性や生活環など様々な論争があり、詳細はよくわかっていない。*Pfiesteria piscicida*は魚の血球などを餌にするときもあるが、クリプト藻由来のクレプトクロロプラストを持つことも知られている(Lewitus et al., 1999)。このクレプトクロロプラストでは、デンプンの集積や放射性同位元素でラベルした二酸化炭素の取り込みが確認され、少なくとも1週間はクレプトクロロプラストがアクティブな状態にあることがわかっている。細胞内にはクリプト藻の葉緑体は残存しているものの、核などは残っていない。また、少なくとも*Rhodomonas*をクレプトクロロプラストとして利用することができる。

その他の原生生物にみられるクレプトクロロプラスト

渦鞭毛藻以外の原生生物にみられるクレプトクロロプラストを紹介しておこう。海洋のプランクトンとして普遍的な繊毛虫である*Strombidium*や*Tontonia*

(旋毛綱)は*Myrionecta*とは異なるタイプのクレプトクロロプラストを持っている (Laval-Peuto, 1992)。ふつうこれらの繊毛虫は、渦鞭毛藻やハプト藻、珪藻、クリプト藻、ブラシノ藻などさまざまな起源の葉緑体を保持している。これらの葉緑体は3枚の膜(葉緑体膜+宿主起源の膜?)で囲まれており、葉緑体以外の藻類のオルガネラは残っていない。取り込まれた当初、藻類は細胞中央部にあるが、葉緑体のみが選別されて細胞表層に分布するようである。また、クレプトクロロプラストとする藻類にはそれほど特異性はないとされている。同様なタイプのクレプトクロロプラストは、底生性の有孔虫 (e.g. *Elphidium*) や有中心粒太陽虫 (e.g. *Acanthocystis*) から知られている (Laval-Peuto, 1992)。また最近見つかった*Hatena*という鞭毛虫(カタブレファリス類)もブラシノ藻起源のクレプトクロロプラストをもっている (Okamoto and Inouye, 2005)。この生物でも、無殻渦鞭毛藻や*Myrionecta*の例と同様に核やミトコンドリアなどのブラシノ藻起源のオルガネラが1枚の膜で囲まれた形で残存している。*Hatena*では細胞分裂の際に片方の細胞のみがクレプトクロロプラストを受け継ぐことが知られており、クレプトクロロプラストの維持を考える際に興味深い存在である。また、クレプトクロロプラストをもたない細胞は補食装置が発達することが示されており、形態変化を伴う栄養様式の変換という興味深い現象が見られる。

おわりに

これらクレプトクロロプラストをもった原生生物は、葉緑体の成立を探る上での格好の研究材料となると期待される。しかしこれら生物の培養は非常に困難であり、なかなか研究が進まないというのが現状である。この問題の解決のためには、*Dinophysis acuminata*で成功したようなクレプトクロロプラストの起源になった藻類(エサ)を特定し、渦鞭毛藻との2員培養系(あるいは3員培養系)を確立することが重要だと考えられる。これをクリアできれば、葉緑体獲得に関わる分子レベルの研究が可能になり、宿主が共生体の何を認識して取り込むのか、葉緑体の保持・消化はどのようなシステムで行われるのか等、クレプトクロロプラスト研究が飛躍的に進むと考えられる。

引用文献

- Chesnick, J. M., Kooistra, W. H. C. F., Wellbrock, U. and Medlin, L. K. (1997) Ribosomal RNA analysis indicates a benthic pennate diatom ancestry for the endosymbionts of the dinoflagellates *Peridinium foliaceum* and *Peridinium balticum* (Pyrrhophyta). *J. Eukaryot. Microbiol.* 44: 314-320.
- Farmer, M. A. and Roberts, K. R. (1990) Organelle loss in the endosymbiont of *Gymnodinium acidotum* (Dinophyceae). *Protoplasma* 153: 178-185.
- Fields, S. D. and Rhodes, R. G. (1991) Ingestion and retention of *Chroomonas* spp. (Cryptophyceae) by *Gymnodinium acidotum* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 27: 525-529.
- Green, B. J., Li, W.-Y., Manhart, J. R., Fox, T. C., Summer, E. J., Kennedy, R. A., Pierce, S. K., and Rumpho, M. E. (2000) Mollusc-algal chloroplast endosymbiosis. Photosynthesis, thylakoid protein maintenance, and chloroplast gene expression continue for many months in the absence of the algal nucleus. *Plant Physiol.* 124: 331-342.
- Gustafson, D. E. Jr, Stoecker, D. K., Johnson, M. D., Van Heukelem W. F. and Sneider, K. (2001) Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*. *Nature* 405: 1049-1052.
- Hansen, G., Daugbjerg, N., and Henriksen, P. (2000) Comparative study of *Gymnodinium mikimotoi* and *Gymnodinium aureolum*, comb. nov. (= *Gyrodinium aureolum*) based on morphology, pigment composition, and molecular data. *J. Phycol.* 36: 394-410.
- Hansen, P. J. and Fenchel, T. (2006) The bloom-forming ciliate *Mesodinium rubrum* harbours a single permanent endosymbiont. *Mar. Biol. Res.* 2: 169-177.
- Horiguchi, T. (2006) Algae and their chloroplasts with particular reference to the dinoflagellates. *Paleontol. Res.* 10: 299-309.
- Horiguchi, T. and Pienaar, R. N. (1992) *Amphidinium latum* Lebour (Dinophyceae), a sand-dwelling dinoflagellate feeding on cryptomonads. *Jap. J. Phycol.* 40: 353-363.
- 石田健一郎 (2001) 一生使える使い捨て葉緑体 — ウミウシのクレプトクロロプラスト — 藻類 49: 14-15.
- Koike, K., Sekiguchi, H., Kobiyama, A., Takishita, K., Kawachi, M., Koike, K. and Ogata, T. (2005) A novel type of kleptoplastidy in *Dinophysis* (Dinophyceae): Presence of Haptophyte-type plastid in *Dinophysis mitra*. *Protist* 156: 225-237.
- Larsen, J. (1988) An ultrastructural study of *Amphidinium poecilochroum* (Dinophyceae), a phagotrophic dinoflagellate on feeding on small species of cryptophytes. *Phycologia* 27: 366-377.
- Larsen, J. (1992) Endocytobiotic consortia with dinoflagellate hosts. In *Algae and Symbiosis*. Reisser, W. (ed.) Biopress Limited, Bristol. pp. 427-442.
- Laval-Peuto, M. (1992) Plastidic protozoa. In *Algae and Symbiosis*. Reisser, W. (ed.) Biopress Limited, Bristol. pp. 471-499.
- Lewitus, A. J., Glasgow, H. B. Jr. and Burkholder, J. M. (1999) Kleptoplastidy in the toxic dinoflagellate *Pfiesteria piscicida* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 35: 303-312.
- Okamoto, N. and Inouye, I. (2005) A secondary symbiosis in progress? *Science* 310: 287.
- Park, M. G., Kim, S., Kim, H. S., Myung, G., Kang, Y. G. and Yih, W. (2006) First successful culture of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *Aquat. Microb. Ecol.* 45: 101-106.
- Rumpho, M. E., Summer, E. J. and Manhart, J. R. (2000)

- Solar-powered sea slugs. Mollusc/algal chloroplast symbiosis. *Plant Physiol.* 123, 29-38.
- Saldarriaga, J. F., Taylor, F. J. R., Keeling, P. J. and Cavalier-Smith, T. (2001) Dinoflagellate nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple plastid losses and replacements. *J. Mol. Evol.* 53: 204-213.
- Schnepf, E. (1992) From parasitism to symbiosis: the dinoflagellate example. In *Algae and Symbiosis*. Reisser, W. (ed.) Biopress Limited, Bristol. pp. 699-710.
- Schnepf, E., Winter, S. and Mollenhauer, D. (1989) *Gymnodinium aeruginosum* (Dinophyta): a blue-green dinoflagellate with a vestigial, anucleate, cryptophyte endosymbiont. *Pl. Syst. Evol.* 164, 75-91.
- 高野義人, 堀口健雄. (2005) クレプトクロロプラストを持つ無殻渦鞭毛藻類の系統分類学的研究 第29回日本藻類学会 (要旨), 京都, 27-30. March, 2005, p. 110.
- Waugh, G. R. and Clark, K. B. (1986) Seasonal and geographic variation in chlorophyll level of *Elysia tuca* (Ascoglossa: Opisthobranchia). *Mar. Biol.* 92: 483-487.
- Wilcox, L. W. and Wedemayer, G. J. (1984) *Gymnodinium acidotum* Nygaard (Pyrrophyta), a dinoflagellate with an endosymbiotic cryptomonad. *J. Phycol.* 20: 236-243.
- Wilcox, L. W. and Wedemayer, G. J. (1985) Dinoflagellate with blue-green chloroplasts derived from an endosymbiotic eukaryote. *Science* 227: 192-194.