

ミトコンドリアゲノムからみた渦鞭毛虫類とアピコンプレクサ類の初期進化

北田 菜穂美¹, 遠藤 浩²(¹金沢大・院自然・生物科学, ²金沢大・院自然・生命科学)

Early evolution of Apicomplexans and dinoflagellates in terms of mitochondrial genomes

Nahomi KITADA¹ and Hiroshi ENDOH²(¹Div. Biol. Sci., ²Div. Life Sci., Grad. Sch. Natural Sci. Technol., Kanazawa Univ.)

SUMMARY

Mitochondrial genomes in alveolates have evolved with drastic changes in genome organization and its contents. Ciliates have a large linear but canonical mitochondrial DNA that contains more than 50 genes. By contrast, apicomplexans have the smallest mitochondrial genomes, with only three protein-coding genes—*cox1*, *cox3* and *cob*—and fragmented rRNAs. These genes are arranged compactly on a 6 kb linear DNA molecule in *Plasmodium falciparum*. Recent mitochondrial genome analyses revealed that dinoflagellates have only three protein-coding genes and fragmented rRNAs, similar to apicomplexans, suggesting that a common ancestor of dinoflagellates and apicomplexans might have acquired a highly reduced mitochondrial genome. Herein, we propose a new scenario that rationally explains mitochondrial genome evolution in alveolates: after divergence from ciliates, a common ancestor of dinoflagellates and apicomplexans might have become parasites, during which period they adapted their mitochondrial genome to the new style, parasitism, leading to the highly reduced genome. A dinoflagellate ancestor might have recovered a free-living life style, although apicomplexans have continued a parasitic life style. This scenario implies that parasitism was a key driving force in the early evolution of dinoflagellates.

【目的】 アルベオラータのミトコンドリアゲノムは非常に変化に富んでいる。アルベオラータ内で初期に分岐した繊毛虫類は 40-47 kb の直鎖状ゲノムをもち、2 つの rRNA, 7 つの異なる tRNA, 21 のタンパクをコードする遺伝子を持つ¹⁾。さらに 22 個の特有の open reading frames が見つかり、さらに多くの遺伝子がある可能性がある。もう一方の系統はその後、渦鞭毛虫類とアピコンプレクサ類に分岐した。アピコンプレクサ類は 6 kb の直鎖状ゲノムを保持し、タンパク質をコードする遺伝子は 3 つ (*cox1*, *cob*, *cox3*) しか持っていない。これは全生物の中でも最小のゲノムサイズである。rRNA は断片化して存在し、tRNA をもたない。渦鞭毛虫類のミトコンドリアゲノムは、その複雑さに全貌が明らかになった種はまだない。これまでにアピコンプレクサ類と同様に 3 つのタンパク質をコードする遺伝子や断片化した rRNA が見つかり、派生的な種ではゲノムサイズが 20 kb 以上である可能性が示唆されている²⁾。しかしアピコンプレクサ類と大きく異なる点は複雑に再編成されている点である。遺伝子を複数コピー保持しているが、その flanking region は異なっている場合がある³⁾。さらに非コード領域には stem-loop 構造をとり得る inverted repeats が多く存在している⁴⁾。

我々はアルベオラータ内でのミトコンドリアゲノムの進化の詳細を探るため、渦鞭毛虫類で最も祖先的

であるとされるオキシリス (*Oxyrrhis marina*) のミトコンドリアゲノムの解析を試みた。そして 10 kb 以下のミニサークルからなる可能性を見出した⁵⁾。これはオキシリスのミトコンドリアゲノムは祖先的形質を保持しておらず、極めて派生的であることを示している。ここではミトコンドリア DNA の形態や保持する遺伝子、非コード領域等の特徴をもとに、アルベオラータ内における両者の初期進化について考察する。

【方法】**反復配列の同定**

REPuter program (<http://bibiserv.techfak.uni-bielefeld.de/reputer/>) を用いた。最大 3 bp の誤差を条件とした。

二次構造の予測

CentroidFold (<http://www.ncrna.org/centroidfold/>) を用いた。

【結果と考察】 オキシリスのミトコンドリアゲノムは、複数のバリエーションからなるミニサークルであり、ほとんどのミニサークルは 1 つの遺伝子をコードしている。非コード領域には反復配列、Stem-loop 構造をとりうる配列が多く存在していた。これらの反復配列を介してミニサークル間で頻りに組換えが起こり、ミニサークル間の変異を増加させたと考えられる。

これらの結果は、ミトコンドリアゲノムの縮小はア

ピコンプレクサ類と渦鞭毛虫類の共通祖先の段階で始まったということを強く示唆している。それではこのような遺伝子数の著しい減少はどのようにして起こったのであろうか。一般的に寄生適応はゲノムの縮小化を伴う。実際、アピコンプレクサはすべて絶対寄生性生物からなるグループである。一方、渦鞭毛虫類の多くは自由生活型の種である。この矛盾は、両グループの共通祖先が一時的に寄生生活をしていたと解釈することで解決できるかもしれない。寄生生活をしている間にゲノムの縮小・遺伝子数の減少・rRNAの断片化等が起こったのであろう。アピコンプレクサ類は分岐後も寄生生活を継続し、ミトコンドリアゲノムはさらに縮小した。一方、渦鞭毛虫類も分岐後しばらく寄生生活を継続したが、その後自由生活に戻ったと考えられる。渦鞭毛虫類のミトコンドリアゲノムの風変わりな特徴はこのようにして獲得されたのではないかと我々は想定している。

渦鞭毛虫類は唯一ヒストンタンパク質を欠く真核

生物である。ヒストンの喪失は、同様に寄生生活の間に起こったのかもしれない。その後渦鞭毛虫類は、ヒストンの代わりにある種のウイルスのタンパク質を流用することにより、クロマチン構造の再構築に成功した可能性が示唆されている⁶⁾。寄生生活への適応、そしてその後の自由生活への復帰というきわめて希少な出来事が契機となって、渦鞭毛虫類は独自にミトコンドリアゲノムを進化させてきたのではないだろうか。

【文献】

- 1) Waller and Jackson (2009) *BioEssays*, 31, 237-245.
- 2) Slamovits et al. (2007) *J. Mol. Biol.*, 372, 356-368.
- 3) Vaidya and Mather (2009) *Annu. Rev. Microbiol.*, 63, 249-267.
- 4) Nash et al. (2007) *Mol. Biol. Evol.*, 24, 1528-1536.
- 5) 北田 他 (2010) 原生動物学雑誌, 43, 29-30.
- 6) 福田・洲崎 (2010) 原生動物学雑誌, 43, 28-29.