

大規模分子系統解析による Archaeplastida 内部系統関係の再評価

磯貝 龍邑 (筑波大学 生物学類)

指導教員: 稲垣 祐司 (筑波大学 計算科学研究センター)

【背景と目的】

光合成生物と言えば目に鮮やかな陸上植物をまず思い浮かべるかもしれないが、陸上植物以上の多様性を微細藻類は持っている。近年、真核生物は約 19 つの大規模分類群に分類されているが、微細藻類は系統的に近縁ではない約 9 つの大規模分類群に分布する。興味深いことに、光合成性真核生物は系統的に多様であるが、一方そのほとんどにおいて光合成を行う細胞小器官である色素体 (葉緑体) は互いに近縁であり、真核生物の進化上でたった一度のシアノバクテリアの細胞内共生 (一次共生) で確立されたと考えられている。これら光合成性真核生物のうち、緑色植物類 (陸上植物や緑藻類等)、紅藻類、灰色藻類の主に 3 グループを含むスーパーグループ Archaeplastida は、一次共生により色素体を確立した単一の祖先生物から派生した、つまり単系統であると考えられ、光合成の進化を研究する上で特に重要なグループである。

ところで、真核生物のスーパーグループなどの主要分類群間の系統関係を解明するのに、近年では大規模分子系統解析という手法が用いられている。分子系統解析では、核酸配列やアミノ酸配列等を比較することで系統関係を推測するが、特に数百種類のタンパク質データに基づいて行うものを大規模分子系統解析と呼ぶ。大規模分子系統解析は、シーケンス技術の進歩、コンピュータの高速化、系統解析プログラム・アルゴリズムの改善に伴って、真核生物の主要系統関係や初期進化の推測に用いられるようになったのである。

それでは、Archaeplastida は大規模分子系統解析においてどのように捉えられているのだろうか。核ゲノムコードのタンパク質に基づく大規模分子系統解析では、最近まで Archaeplastida が単系統か否かという問題について一貫した結論を出せていなかったが、昨年発表された Yazaki らによる論文¹ (以下、先行研究) によりその原因が特定された。緑色植物類、紅藻類、灰色藻類の系統関係は、Archaeplastida の姉妹群となるスーパーグループ Pancryptista に属する生物種がどの程度解析に含まれるかに大きく影響を受けるということが明らかとなったのだ。

先行研究により、Archaeplastida が単系統であり、Pancryptista と姉妹群関係にあることには結論が出たと考えられる。ところが、Archaeplastida 内部の系統関係には不明点がある。まず、灰色藻類の葉緑体は、色素体の起源であるシアノバクテリアの特徴を持っており、更に色素体タンパク質に基づく分子系統解析では、灰色藻類が最初に分岐したと推測されることが多い。これらのデータは、Archaeplastida を構成する緑色植物類、紅藻類、灰色藻類のうち、灰色藻類が最も原始的であることを示唆する。一方、これまでに実施された核ゲノムコードタンパク質に基づく大規模分子系統解析のほとんどでは Archaeplastida 内部では紅藻類が最初に分岐したと推測されている。従って、Archaeplastida 最原始系統群が何かは現在も未解明のままである。また、なぜ色素体タンパク質に基づく解析結果で分岐順序が異なるのかについて十分理解されているとは言えない。

こうした背景を踏まえ、本研究では Archaeplastida の 3 つのサブグループ間の系統関係について詳細に検討することを目的とし、暫定的に 220 タンパク質配列から構成されるアライメントデータの作成と大規模分子系統解析を行なった。具体的には、分子系統解析に用いる Archaeplastida の種数を先行研究の 13 種から 45 種に増やして大規模分子系統解析を実施した。

【材料と方法】

Adl ら² の分類体系を参考に、Archaeplastida 内の各綱に属する生物種を可能な限り 1 種ずつは含むように追加種を選定し、内部系統種を 13 種から 45 種に増やした。今回新たに追加した生物種のゲノム/トランスクリプトームデータは、OneKP や Sequence Read Archive 等の公共データベースから適宜取得した。先行研究のアミノ酸配列データをクエリとして追加種のゲノム/トランスクリプトームデータに対して相同性検索 (BLAST) を行なった。クエリ配列にヒットした配列を先行研究のデータセットに追加し、予備的に単一タンパク質ごとの分子系統解析を行った。この予備的解析に基づき、アライメントから他の生物由来の混入配列やパラログ配列を検出・排除した。これまでに確認が完了した 220 の単一タンパク質アライメントを連結し、大規模分子系統解析用アライメント (140 種, 65,359 アミノ酸座位) を作成した。

今回作成した 220 タンパク質アライメントを基に最尤法による系統解析を行った。解析プログラムには IQ-TREE を使用し、アミノ酸配列の置換モデルは LG+C20+F+G を選択した。また、最尤系統樹で復元された分岐の統計的支持として、ウルトラファストブートストラップ値 (UFBP) を算出した。

【結果と考察】

その結果、先行研究と同様に Archaeplastida が単系統として復元され、その中では紅藻類が最初に分岐し、Archaeplastida と Pancryptista は姉妹群となった。なお、上記の系統関係はいずれも UFBP100% で支持された (下図参照)。

現在 Archaeplastida 内部の系統関係を詳細に検証するため、更なる解析を行っている。発表会では、現在進行中の解析からの結果も含めて Archaeplastida 内部の系統関係について議論する。

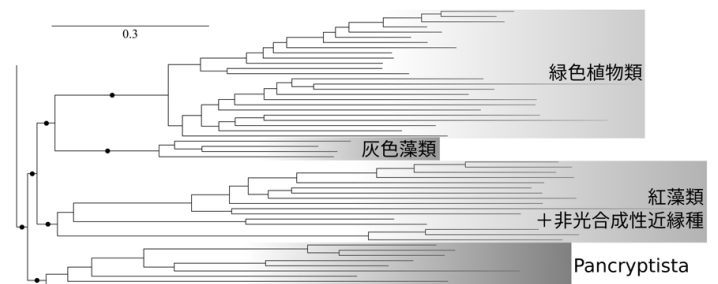


図 220 タンパク質 140 種の最尤法系統解析結果から一部抜粋 (枝上の黒丸は UFBP100% の支持を表す)

【参考文献】

1. Yazaki *et al.* 2022. *Open Biol.* 12:210376.
2. Adl *et al.* 2019. *J Eukaryot Microbiol.* 66:4-119.