



|                  |   |
|------------------|---|
| Title            | 紅色進化系統藻類の光捕集複合体I：構造多様化の進化メカニズム  |
| Author(s)        | 熊沢, 穰; Kumazawa, Minoru; 伊福, 健太郎 他  |
| Citation         | 低温科学, 83, 37-47   |
| Issue Date       | 2025-03-29  |
| DOI              | <a href="https://doi.org/10.14943/lowtemsci.83.37">https://doi.org/10.14943/lowtemsci.83.37</a> |
| Doc URL          | <a href="https://hdl.handle.net/2115/94821">https://hdl.handle.net/2115/94821</a>               |
| Type             | departmental bulletin paper   |
| File Information | 04_p037-047_LT83.pdf  |



# 紅色進化系統藻類の光捕集複合体 I : 構造多様化の進化メカニズム

熊沢 穰<sup>1)</sup>, 伊福 健太郎<sup>1)</sup>

2024年12月31日受付, 2025年1月6日受理

水圏の光合成の約半分を担う紅色進化系統藻類は、紅藻からクリプト藻、不等毛藻、ハプト藻へと細胞内共生を通じて色素体が伝播する過程で、光捕集システムが多様な進化を遂げた。とりわけ光化学系I (PSI) に結合する光捕集複合体 (LHCI) は、各系統で特徴的な構造を持つ。我々は、クライオ電子顕微鏡の構造解析データと分子系統解析により、同一、もしくは遺伝子重複と分化によって生じたLHC分子が複合体の新しい位置に結合する「Neolocalization」という現象を見出した。この現象は、極限環境への適応や細胞内共生を経験した藻類において顕著であり、多様な光環境への適応において重要であると考えられる。

## Light-Harvesting Complex I in Red-Lineage Algae : Evolutionary Mechanisms of Structural Diversification

Minoru Kumazawa<sup>1</sup>, Kentaro Ifuku<sup>1</sup>

Red-lineage algae, which account for about half of the oceanic photosynthesis, have undergone diverse evolutionary trajectories in their light-harvesting systems as plastids have spread from red algae through endosymbiotic events to cryptophytes, heterokonts, and haptophytes. In particular, the light-harvesting complex I (LHCI) associated with photosystem I (PSI) shows distinctive structural characteristics in each lineage. We combined the structural data from cryo-electron microscopy analyses with molecular phylogenetic analyses and revealed that neolocalization—a phenomenon in which identical or duplicated and differentiated LHC molecules bind to new positions within the complex—serves as a crucial evolutionary mechanism driving this diversification. This phenomenon is particularly pronounced in algae that have adapted to extreme environments or have undergone endosymbiotic events, suggesting its role as a key evolutionary mechanism for adaptation to diverse light environments.

キーワード: 紅色進化系統藻類, 光捕集タンパク質LHC, 複合体進化, 細胞内共生, co-option

Red-lineage algae, Light-harvesting complex (LHC), Molecular complex evolution, endosymbiosis, co-option.

### 1. はじめに

全球の一次生産の約半分を占める水圏の光合成を担う生物は、主に藻類と呼ばれる生物群である (Field et al.,

1998)。藻類は分類・系統的には多様なグループの総称であり、原核生物であるシアノバクテリアと真核生物の多様な分類群に分けられる。真核藻類は、紅藻、緑藻、灰色藻、クリプト藻、珪藻や褐藻などの不等毛藻、ハプト藻、渦鞭

連絡先

伊福 健太郎

京都大学大学院農学研究科

〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町

Tel: 075-753-6109

Email: ifuku.kentaro.2m@kyoto-u.ac.jp

1) 京都大学大学院農学研究科

Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto,

Japan

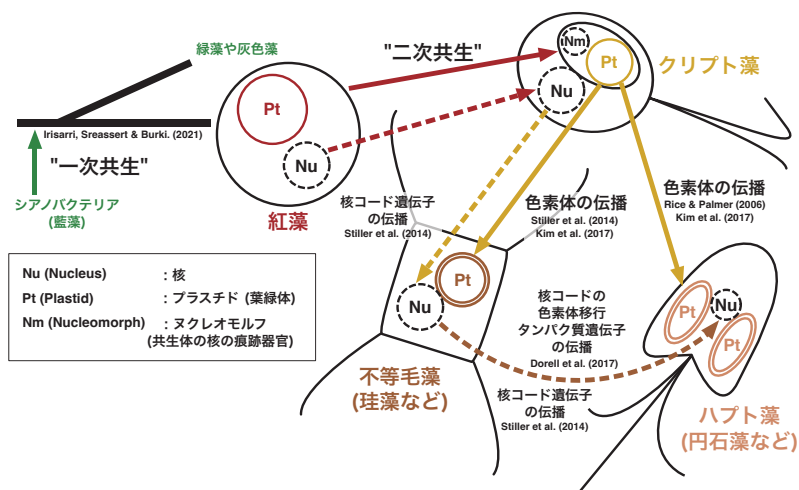


図1：主な紅色進化系統藻類の細胞内共生による色素体と核ゲノムコード遺伝子の推定伝播過程

実線の矢印は構造体としての色素体及び色素体ゲノムの伝播を表し、破線の矢印は核ゲノムコード遺伝子の伝播を表す。矢印の近くに表示した引用がそれぞれの伝播を主張及び支持する文献である。色素体を囲う膜の数は図中の一本線で実際の二重膜を表す。渦鞭毛藻およびアルベオラータのクロメラに関してはこの図には含まれない。

毛藻、クロメラなどを含んでいる。真核藻類をめぐる進化で最も興味を引き立てる点の一つがその色素体(葉緑体)の成立過程であるが、これまで謎に包まれてきた。本稿では、真核藻類、特に紅藻やクリプト藻、不等毛藻、ハプト藻などの紅色進化系統藻類において、光エネルギーを効率的に集めて光合成に利用する光化学系-光捕集色素-タンパク質複合体の進化を議論する。はじめに真核藻類の色素体の成立過程について、近年の研究を紹介する。

## 2. 紅色進化系統藻類の色素体獲得と進化シナリオの現状

真核藻類においては幾度に渡って細胞内共生イベントが起こった。これらのイベントの結果、さまざまな系統に葉緑体が伝播し、多様な光合成生物群が形成された。初めに、太古の真核生物がシアノバクテリアを取り込み、細胞内共生を通じてオルガネラ化した(一次)葉緑体を獲得した(Delwiche, 1999)。こうして成立した藻類を一次共生藻類と呼ぶ。これらの藻類は、アーケプラスチダ(Archaeplastida)と呼ばれる分類に含まれる。それらは紅藻類(Rhodophyta)、緑色植物(Viridiplantae: 緑藻類および陸上植物)、および灰色藻(Glaucophyta)を含み、紅藻が最も初期にこれらのうちから分岐したとされる(Irisarri et al., 2021)。これ以外の真核藻類は二次共生藻類と総称され、一次共生藻類がさらに他の真核生物に、二次あるいはそれ以上の多次の細胞内共生をすることで、葉緑体が伝播して生じたとされる。例えば、紅藻類に由来する葉緑体を獲得

した二次共生藻類は紅色進化系統二次共生藻類と呼ばれ、現代の海洋で優占する珪藻類やハプト藻類などの重要な海洋生物群を含む(Croce and van Amerongen, 2020; Yoon et al., 2002b)。これらの藻類は、石油の主な起源生物であるだけでなく、ドーバー海峡に見られる何kmにもわたる石灰岩の起源でもあり、太古の昔から地球環境を支えている生物である。また、次世代の生物資源として期待されるユーグレナ藻やクロララクニオン藻類は、緑藻の細胞内共生によって葉緑体を獲得したため、緑色進化系統二次共生藻類と呼ばれる。

紅色進化系統藻類の二次以上の細胞内共生の進化過程については、長年議論されており、未だ完全に統一された見解は得られていない。しかしながら、近年、核ゲノムにコードされた遺伝子(核コード遺伝子)と色素体ゲノムにコードされた遺伝子(色素体コード遺伝子)の系統解析などから、ようやくその全体像が少しずつ見えてきた(図1)(Penot et al., 2022; Sibbald and Archibald, 2020)。本稿では紙面の制約のため、渦鞭毛藻やクロメラ等については詳細を取り扱わない。

まず、紅色進化系統藻類の色素体の伝播のうち、確実にされている点は次の2点である。i) クリプト藻が有する色素体は、縮退したゲノムを有する痕跡器官(ヌクレオモルフと呼ばれる)を伴っており、これは共生体の核に由来する。ii) 色素体ゲノム遺伝子を利用した系統樹においてもクリプト藻の色素体は紅藻亜門と姉妹群を形成する(Curtis et al., 2012; Yoon et al., 2002b)。従って、クリプト藻の色素体は紅藻に直接由来したものと考えられている。

一方で、クリプト藻以外の不等毛藻やハプト藻については、その色素体の起源に関連する情報は非常に複雑である。色素体ゲノム遺伝子の分子系統樹では、紅色進化系統二次共生藻類は紅藻亜門と姉妹群の単系統を示し、そのクレード内では不等毛藻がまず分岐し、クリプト藻とハプト藻の単系統のクレードと姉妹群を形成する (Kim et al., 2017)。そして、クリプト藻とハプト藻の色素体ゲノムは、*Rpl36* と呼ばれる遺伝子が紅藻や不等毛藻と異なる起源を有することから、お互いに近縁性が示唆されている (Rice and Palmer, 2006)。これらの事実から、ハプト藻の色素体はクリプト藻の色素体に直接由来すると考えられる (Bodyl et al., 2009)。

ハプト藻の色素体の由来が色素体ゲノムから示されたのとは対照的に、不等毛藻の色素体の伝播過程は、核ゲノムにコードされたタンパク質の遺伝子から推定された。即ち、網羅的な相同性検索の結果から、大規模な核コード遺伝子の移入がクリプト藻から不等毛藻へ、不等毛藻からハプト藻へ生じたことが示されている (Stiller et al., 2014)。この結果は、色素体ゲノム遺伝子の分子系統解析において、クリプト藻/ハプト藻と不等毛藻の分岐が紅藻から分岐した後に生じたとする結果と矛盾しない (Kim et al., 2017)。さらに、核コードの遺伝子のうち、色素体に移行するタンパク質の遺伝子に着目すると、不等毛藻、特にその中でもディクチオカ藻とペラゴ藻に由来した遺伝子が多くハプト藻に存在することが判明した (Dorrell et al., 2017)。しかしながら、ハプト藻において、不等毛藻から伝播した核コード色素体移行タンパク質遺伝子がクリプト藻由来の色素体の獲得の前に存在したのか、あるいはその後獲得されたのかは不明である。また、その伝播が細胞内共生によるのか、包摂した藻類を一定期間細胞内に留めおく盗葉緑体のような現象によるのかも未解明な点である (Bodyl, 2018)。

上記のシナリオには対立する仮説も存在するが、それらは全体として整合性が取れないことからあまり支持されていない。例えば、色素体ゲノム遺伝子の分子系統樹の樹形は、非常に近縁な別の紅藻種が、それぞれ別の分類群の宿主に独立して細胞内共生し、多様な二次共生藻類を生じた可能性を否定しない。しかしながら、紅色進化系統二次共生藻類は、いずれも細胞質から複数の膜で包まれた色素体へのタンパク質の輸送に、紅藻にはなくクリプト藻に起源を持つとされる SELMA と呼ばれる共通したトランスロコン複合体を利用し、SELMA が不等毛藻やハプト藻類でも独立して誕生したとは考えにくい (Kim et al., 2017; Zimorski et al., 2014)。図1は、現時点での情報をもとに紅

色進化系統藻類の色素体と核コードで色素体に移行するタンパク質遺伝子の由来を考慮して、主な紅色進化系統藻類の細胞内共生による遺伝子の推定伝播過程を示したものである。ただし、この図で示したパターンに当てはまらない遺伝子の伝播も提案されており (Dorrell et al., 2021, 2017)、藻類の遺伝子の由来を考える際には、頻繁な水平伝播や細胞内共生を通じた伝播を念頭においた上で、個々に丁寧な分子系統解析を行うことが重要である。

### 3. 紅色進化系統藻類の光合成システムと光捕集複合体の多様性

#### 3.1 紅色進化系統藻類における光合成電子伝達系の概略

光合成では、光エネルギーがクロロフィル (Chl) やカロテノイドの光捕集色素によって吸収され、その励起エネルギーが光化学系複合体の反応中心 Chl に伝わって電荷分離を引き起こすことで、化学エネルギーが生成する。こうして得られた化学エネルギー、ここでは還元力 (電子) がチラコイド膜に存在する複合体間で伝達される。より具体的には、葉緑体のチラコイド膜には2種類の光化学系 (PS), PSII と PSI が存在し、シトクロム (Cyt)  $b_6/f$  がこれらを電気化学的に連結している。PSII と Cyt  $b_6/f$  の間は、チラコイド膜中のプラストキノンの酸化還元によって電子は受け渡される。一方、Cyt  $b_6/f$  から PSI へは、陸上植物ではチラコイド膜内腔に存在する銅イオンを補因子とするプラストシアニンによって電子は運ばれる。しかし、紅色進化系統藻類の不等毛藻である珪藻の多くの系統では、プラストシアニンを有しておらず、その代わりにヘム鉄を補因子に有する Cyt  $c_6$  を利用している (Ban et al., 2023; Groussman et al., 2015)。典型的な Cyt  $c_6$  は、シアノバクテリア、緑藻、紅藻を含む紅色進化系統藻類に保存されるが、陸上植物には存在しない (Slater et al., 2021)。PSI で生成された電子は、フェレドキシンを介して様々な生体反応に還元力を供給する。その代表的なものがカルビン・ベンソン・バッシヤム (CBB) 回路と呼ばれる炭素固定反応である。また、陸上植物や緑色進化系統藻類の多くは、還元型フェレドキシンからプラストキノンの電子を還元させる循環的電子伝達系路と呼ばれる機構を有するが、紅色進化系統藻類ではその存在は明確にされていない。

#### 3.2 紅色進化系統藻類の光捕集システム

光合成生物の多くは2種類の光化学系の周辺に光捕集色素-タンパク質複合体を有し、捕集した光エネルギーを励起エネルギー移動によって光化学系反応中心に伝達する

(Croce and van Amerongen, 2020). この光捕集複合体は光捕集アンテナとも呼ばれる。シアノバクテリアではピリン色素を結合した膜表在性の光捕集アンテナであるフィコビリソームをPSIIのストロマ側に結合しており、その詳細な立体構造も近年明らかにされた (X. Zhang et al., 2024). 真核藻類では、紅藻類は、PSIIの光捕集アンテナとしてフィコビリソームを持ち、PSIの周囲にはチラコイド膜内に平面的に配置された3回膜貫通型の光捕集色素タンパク質複合体 (Light-harvesting complex; LHC) を持っている (Marquardt and Rhiel, 1997; Pi et al., 2018; Wolfe et al., 1994; You et al., 2023). 灰色藻を除く他の真核藻類では、PSIIとPSIの両方の光捕集アンテナとしてLHCを用いているが、クリプト藻においてはLHCに加えてルーメン側にフィコビリタンパク質 (フィコビリソームではない) を有している (Rathbone et al., 2023; Spear-Bernstein and Miller, 1989). また、渦鞭毛藻は水溶性のChl *a*-ペリディニン結合タンパク質を有しており、LHCに加えてこちらも光捕集に利用している (Haidak et al., 1966; Hofmann et al., 1996).

### 3.3 光合成色素の多様性

LHCは紅藻類と緑藻類、陸上植物、紅色進化系統二次共生藻類、緑色系統二次共生藻類、および渦鞭毛藻類において光捕集アンテナとして機能しており、その結合する光捕集色素として結合するChlとカロテノイドは非常に多様である (Büchel, 2015; Koziol et al., 2007). 紅藻はChl *a*とβ-カロテンを共通して持ち、さらにLHCにはChl *a*に加え、ゼアキササンチンやルテインが結合している。ウシケノリ綱 (Bangiophyceae) と多くの真正紅藻綱 (Florideophyceae) は上記に加え、主にα-カロテンを有しており、それ以外の綱の紅藻の一部はアンテラキササンチンも有している (Takaichi et al., 2016). なお、β-カロテンはほとんどの真核藻類の光化学系の反応中心複合体 (コア) に存在するため、以降の記載ではβ-カロテンについては省略する。

紅色進化系統二次共生藻類では、クリプト藻はChl *a*に加え、Chl *c*<sub>2</sub>を有するのが特徴であり、カロテノイドは主にアロキササンチンを有している (Ingram and Hiller, 1983; Pennington et al., 1985). ほとんどの系統の不等毛藻はChl *a*に加えて、Chl *c*も有するが、どのChl *c*を有するかは分類群ごとに多様性があり、区別して調べられていない系統もある (Jinkerson et al., 2023). 不等毛藻に属する珪藻はChl *c*<sub>1</sub>と*c*<sub>2</sub>を有しており、近い系統であるディクチオカ藻やペラゴ藻はそれらに加えてChl *c*<sub>3</sub>も有している。近年、不等毛藻の中でも珪藻、ポリド藻/パルマ藻、ピングイオ藻、ディクチオカ藻やペラゴ藻が属するDiatomistaと呼ばれる分類

群でこれらのChl *c*<sub>1,2</sub>生合成酵素遺伝子が同定された (Jiang et al., 2023; Jinkerson et al., 2023). 一方で、不等毛藻のもう一つの主要な分類群の一つであるChrysisistaに属する藻類もChl *c*を有するものの、このホモログ遺伝子を有していないことから、まだ同定されていないChl *c*生合成遺伝子が存在する可能性がある。

不等毛藻が有するカロテノイドは主にフコキササンチンである。Nannochloropsisなどの真正眼点藻類は例外的にフコキササンチンを有しておらず、バウケリアキササンチン (Vaucherixanthin) やピオラキササンチンを主要なカロテノイドとして有している。ハプト藻はChl *a*に加えて、Chl *c*<sub>2,3</sub>を有し、多くの系統で19'-ヘキサノイルフコキササンチンを有している (Büchel, 2015; Jinkerson et al., 2023). また、Chl *c*<sub>2</sub>-MGDGを有することもその特徴である (Garrido et al., 2000). ハプト藻で最も初期に分岐したパプロバ亜綱に属する藻類はChl *c*<sub>1,2</sub>を持ち、19'-ヘキサノイルフコキササンチンを持たず、フコキササンチンを有していることから、ハプト藻の中にもChl *c*とカロテノイドには多様性が存在する (Kawachi et al., 2021; Zapata et al., 2000). フコキササンチンの生合成遺伝子群もまだ全てではないが同定が進んでおり、それらはChl *c*生合成遺伝子と同様に、不等毛藻のうちDiatomistaとハプト藻では保存されている一方で、不等毛藻でもChrysisistaでは保存されていないことから、異なる遺伝子産物でフコキササンチンを生合成していると考えられている (Bai et al., 2022; Cao et al., 2023). 渦鞭毛藻はChl *a*, *c*<sub>1</sub>とペリディニンを持つ種が多いが、色素体の由来が多様であるため、珪藻やハプト藻に由来する色素体を持つ種ではフコキササンチンを有する種もある (Jinkerson et al., 2023). 渦鞭毛藻の複雑な色素体の系譜については別の総説などを参照されたい (Miyagishima, 2023; Yoon et al., 2002a).

紅色進化系統二次共生藻類に特徴的なChlとカロテノイドは主にLHCに結合している。これらのLHCは結合する色素の種類を名前に取って、フコキササンチン-Chl *a/c* 結合タンパク質 (FCP) などと呼ばれることも多い (Büchel, 2015). 水圏の光環境は、水自体によって光が吸収されるだけでなく、そこに存在する微細藻類や微粒子によっても光は吸収・拡散されるため、陸上の光環境とは大きく異なる (Stomp et al., 2007). 紅色進化系統二次共生藻類のLHCはChl *a*に加えてChl *c*とカロテノイド類を結合するが、このうち、Chl *c*とカロテノイド類は青緑色の光をより吸収する特性を有しており、青緑色の光が優占する水中の光環境に適応した光捕集を行い、海洋での繁栄を支えている。

### 3.4. 紅色進化系統LHCファミリーのサブファミリー

LHCを構成する色素の多様性に加えて、LHCの配列にも多様性があり、LHCファミリー内で多数のサブファミリーを構成している。著者らは珪藻のLHCを含む網羅的な分子系統解析の結果から、LHCのサブファミリーは珪藻においては6つ (Lhcr, Lhcz, Lhcq, Lhcf, Lhcx, および CgLhcr9 ホモログ) に分類されることを明らかとした (Kumazawa et al., 2022)。また、他の不等毛藻のLHCにおいては、上記の6つのサブファミリーに加えて、Red-shifted Chromera 光捕集タンパク質 (Red-CLH) サブファミリーを加えた7つに分類されることが報告されている (Kotabová et al., 2014; Umetani et al., 2018)。また著者らは、紅藻はLhcrサブファミリーのみを有しており、クリプト藻はLhcrとLhczサブファミリーを有することも明らかとした (Kumazawa et al., 2022)。不等毛藻のLHCは、真正眼点藻類や褐藻でRed-CLHを有する他は、6つのサブファミリーからなる。ハプト藻のLHCも珪藻などと同様に6つのサブファミリーからなる。渦鞭毛藻の中でも初期のハプト藻の色素体を獲得した分類にある種 (*Heterocapsa circularisquama*) では、珪藻やハプト藻と同様の6つのサブファミリーのうちLhczサブファミリーだけ同定されなかった。ただし、1種のみの特異なトランスクリプトームから取得した遺伝子データセットを利用したため、渦鞭毛藻におけるLhcxの存在を完全には否定できない点は注意する必要がある (Shikata et al., 2019)。

### 3.5. PSI-LHCI超複合体の構造多様性

近年、クライオ電子顕微鏡による単粒子解析技術が向上したことによって、巨大な膜タンパク質複合体である光化学系とLHCの超複合体 (PS-LHC) の立体構造が次々に報告されており、紅色進化系統藻類のPSI-LHCIの立体構造は、主要な分類群からそれぞれ少なくとも1種は構造情報が存在している。以下に紅色進化系統藻類のPSI-LHCIの構造の解析例を代表的なPDBのIDとともにあげる (図2)。紅藻では、*Cyanidioschyzon merolae*; 5ZGB (Pi et al., 2018), *Cyanidium caldarium* RK-1 (NIES-2137) ; 8WEY (Kato et al., 2024a), *Porphyridium purpureum*; 7Y5E (*in situ* のトモグラフィーから単粒子を選び構成されたフィコビリソーム-PSII-PSI-LHCIの一部) (You et al., 2023) のPSI-LHCIが報告されている。クリプト藻では、*Chroomonas placoides*; 7Y7B (Zhao et al., 2023), *Rhodomonas salina*; 8WM6 (S. Zhang et al., 2024) が報告されている。不等毛藻では珪藻のみで報告されており、*Chaetoceros gracilis*; 6L4U (Nagao et al., 2020; Xu et al., 2020), 6LY5 (Xu et al., 2020), *Thalassiosira pseudonana*; 8XLS (Kato et al., 2024b),

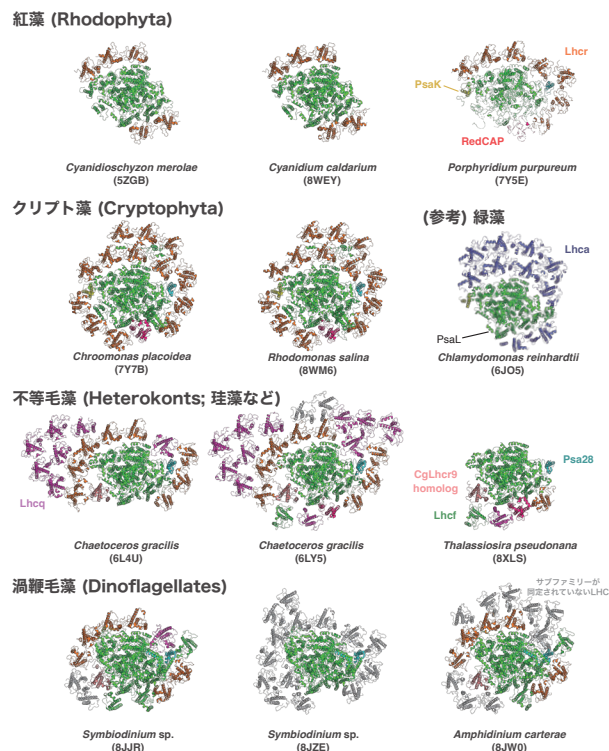


図2：紅色進化系統藻類のPSI-LHCI構造

PSI-LHCIの構造は、いずれもストロマ側の垂直方向から見下ろした状態で示した。それぞれの構造の下には由来する種と対応するPDB IDを付記した。PsaK (黄色), Psa28 (PsaRとも表記されることがある。シアン)を除き、PSIコアを緑色で表示し、RedCAPを赤色、Lhcrを橙色、Lhcqをマゼンタ、Lhcfを緑色、CgLhcr9ホモログをピンク、Lhcaを紺色、サブファミリーが同定されていないLHCを灰色で表した。ハプト藻PSI-LHCIは執筆時点でPDBのデータが公開されていなかったため、ここには含んでいない。

8ZEH (Feng et al., 2024) である。ハプト藻では *Isochrysis galbana*; 8Z11 (He et al., 2024) である。渦鞭毛藻では、*Symbiodinium* sp.; 8JJR (Zhao et al., 2024) , 8JZE (Li et al., 2024), *Amphidinium carterae*; 8JW0 (Li et al., 2024) である。これらのPSI-LHCIにおけるLHCIの分子集合様式は非常に多様である (図2)。

LHCファミリー遺伝子は全て藻類で一貫して核コードであり、光化学系タンパク質をコードする遺伝子の多くは色素体ゲノムコードである。3回膜貫通のLHCファミリーと共通の祖先に由来すると考えられる1回膜貫通タンパク質のOHP (one-helix protein) も、真核藻類の核ゲノムにコードされている。さらに、LHCやOHPを含むLHCスーパーファミリー内には、3回膜貫通型タンパク質だがLHCファミリーとは姉妹系統として進化的に別個に成立し、紅色進化系統のLHCIを構成するRedCAPも含まれ、核ゲノムにコードされている (Engelken et al., 2010; Sturm et al., 2013)。前章で

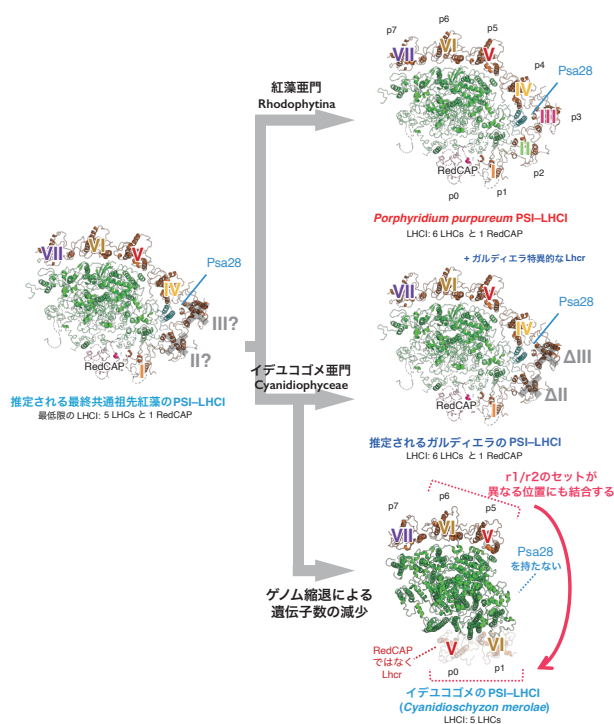


図3：紅藻PSI-LHCIの推定される進化過程

LHCIの立体構造上の位置 (p0からp7) は *P. purpureum* PSI-LHCI 構造モデルの付近に表した。推定された最終共通祖先紅藻PSI-LHCIと、ガルディエラのPSI-LHCIは、*P. purpureum*のPSI-LHCI 構造モデルに基づいて描かれている。Psa28 (別名PsaR) を除く PSIコアサブユニットは緑色で、Psa28はシアンで示している。RedCAPは赤色で、LHCI中のLhcrは橙色で示している。Lhcrグループの番号は、それぞれの推定モデル上に示している。

紹介したように、核コードで色素体に移行するタンパク質の大半は細胞内共生によって生物間で伝播されてきた。なお、盗葉緑体に代表される一時的な細胞内共生においても、同様な遺伝子の水平伝播は起こったと考えられる。LHCをコードする遺伝子も例外ではなく、なんらかの細胞内共生の過程で水平伝播し、それぞれの系統で特徴的なLHCIを形成したと考えられる。

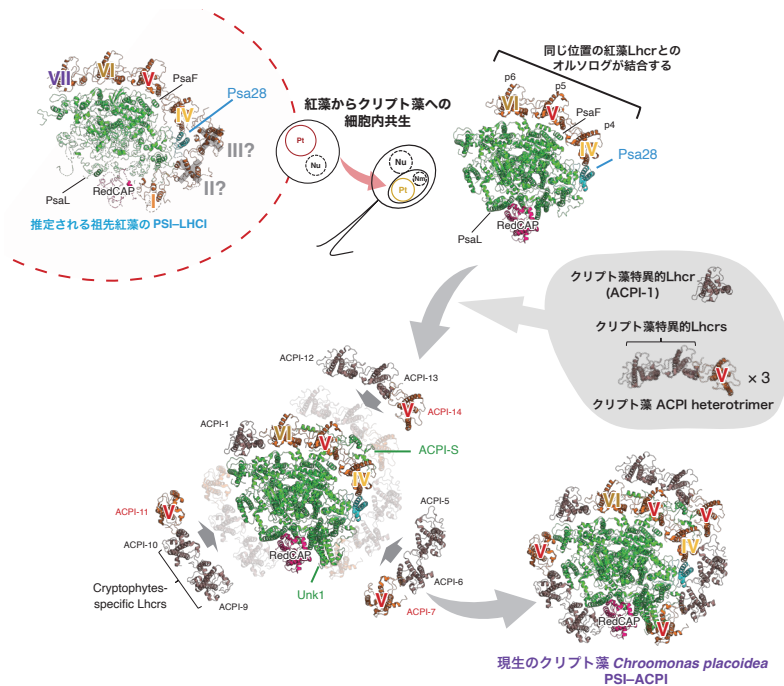
#### 4. 保存性と多様性から見る 紅色進化系統LHCIの分子進化

次に紅藻門の内部と、紅藻からクリプト藻への色素体の伝播におけるLHCIの保存性と多様性及びその進化過程の推定を、著者らの論文から紹介する (Kumazawa and Ifuku, 2024)。緑色系統藻類のLHCにおいて、分子系統解析が示すオルソログスな関係と複合体における位置構造から進化を推定する試みは2010年にすでに行われていた (Neilson and Durnford, 2010)。しかしながらその時点では、陸上植

物のPSI-LHCIの立体構造がX線結晶構造解析によってようやく明らかにされたところであり、緑色進化系統でも立体構造情報が十分ではなかった (Amunts et al., 2007)。その後、多くの種のPSI-LHCI立体構造が報告されたが、紅色進化系統のLHCIの複合体進化の推定は、立体構造上の位置のみに基づいた議論が行われており、正確な推定が行われていなかった (Bai et al., 2021; Zhao et al., 2023)。著者らは Neilson and Durnford (2010) のアプローチを参考に、紅色進化系統藻類のLHCのうち、紅藻とクリプト藻でLHCIを構成するLhcrサブファミリーの網羅的な分子系統解析を行って、オルソログスな関係を明らかにし、構造情報を考慮して、紅藻内部でのLHCIの複合体進化、及び、紅藻からクリプト藻への細胞内共生の過程でLHCIがどのように変遷したかを推定した。

#### 4.1 紅藻門のLHCIの分子系統に基づいた進化過程推定

紅藻門は二つの亜門、紅藻亜門とイデユコゴメ亜門に分かれる (Park et al., 2023)。それぞれの亜門の中でもいくつかの綱に分かれるが、可能な限りそれらを網羅するようにゲノム情報やトランスクリプトーム情報を集め、BLASTPを利用してLHCのアミノ酸配列を網羅的に取得した。そして、多重配列整列 (MSA: multiple sequence alignment) を行なったのち、分子系統推定を行ってオルソログスな関係を明らかにした。こうした網羅的な分子系統解析を行う際には、用いる配列を精査することが重要である。その結果、紅藻亜門のLhcrにおいてはグループIからグループVIIの7つのオルソログスグループが保存されていることが明らかになった。一方で、イデユコゴメ亜門においては、初期に分岐したガルディエラ目の紅藻ではグループI、IVからVIIの5グループとガルディエラ目に特異的なグループを有していた。イデユコゴメ (*Cyanidioschyzon merolae*) では、グループV、VI、VIIの3グループのみが保存されていた。これを紅藻亜門の *Porphyridium purpureum* とイデユコゴメ亜門のイデユコゴメのPSI-LHCI立体構造で比較すると図3のようになる。*P. purpureum* PSI-LHCIにおいてLHCIの位置をストロマ側から見た時に、RedCAPから反時計回りにp0からp7とすると、グループIからVIIのLhcrはそれぞれp1からp7に同定された。一方で、イデユコゴメではp5からp7は *P. purpureum* と同様にグループVからVIIのLhcrが同定されたが、p0にはRedCAPではなくグループVのLhcrが、p1にはグループIではなくグループVIのLhcrが同定された。ガルディエラ目ではRedCAPが保存されていることから、RedCAPをp0に結合する *P. purpureum* の構造がより祖先的であると考える。つまり、イデユコゴメのPSI-LHCIの



**図4：紅藻からクリプト藻への細胞内共生におけるクリプト藻PSI-LHCIの推定成立仮定**  
 クリプト藻 *Chroomonas placoides* のPSI-ACPIは1つのRedCAPと13個のLHC (ACP) を持ち、そのうち6つは紅藻のLhcrとホモログなLhcrで、7つはクリプト藻特異的なLhcrである。クリプト藻のPSI-ACPIは、色素体の由来する紅藻の推定PSI-LHCIと同様に、Psa28を含むPSIコアを保存しており、RedCAPとグループIV, V, VIのLHCがそれぞれp0, p4-p6の位置に存在している。細胞内共生イベントの過程で、クリプト藻特異的なLhcrがACPI-1に、そしてグループVのLhcrとクリプト藻特異的なLhcrを含む3セットのヘテロ三量体がPSI-LHCIの3つの異なる側面に付加されたと推定される。Psa28 (別名PsaR) を除くPSIコアサブユニットは緑色で、Psa28はシアンで示している。RedCAPは赤色で、LHCI中の紅藻にホモログの存在するLhcrは橙色で、クリプト藻特異的なLhcrは褐色で示している。Lhcrグループの番号は、それぞれの推定モデル上に示している。

構造において、p0及びp1に結合しているグループV及びVIのLhcrは二次的にその位置に結合するようになったと推定される。一方、p5からp7のLhcrは、紅藻の両重門でオルソログが結合位置を保存していたことから、祖先型PSI-LHCIにおいても同様であったと考えられる。

ここで、ガルディエラ目のPSI-LHCIの構造を推定してみる。*P. purpureum* とイデユコゴメのPSI-LHCIの間で見られたように、オルソログは基本的にはその位置を保存すると仮定すると、PSI-LHCIはp0にRedCAP, p1にグループIのLhcr, p4からp7にグループIVからVIIのLhcrがそれぞれ結合すると考えられる。ガルディエラにはガルディエラ目特異的なLhcrオルソロググループも存在することから、もう一分子のLhcrがいずれかの位置に結合すると予測される。以上から推定されるガルディエラ目のPSI-LHCIの構造は図3の通りである。さらに*P. purpureum* とガルディエラ目のPSI-LHCIの構造上の特徴から、最終共通祖先紅藻のPSI-LHCIは少なくとも、p0にRedCAP, p1にグループIのLhcr, p4からp7にグループIVからVIIのLhcrを有していたと推定された。すなわち、現在同定されている紅藻種の最終

共通祖先の段階でPSI-LHCIの構成はすでに「完成」していたことが示唆された。

#### 4.2 クリプト藻のLHCIの分子系統に基づいた進化過程推定

同様の解析を紅藻から紅色進化系統藻類に広げ、クリプト藻PSI-LHCI (LHCが結合する色素体にちなんでPSI-ACPIまたはPSI-CACIとも呼ばれる) についても検討した。クリプト藻PSI-LHCIでは、p4からp6にグループIVからVIのLhcrがそれぞれ結合しており、p0のRedCAPとともに紅藻からそのオルソログの位置を保存している。また、クリプト藻にはグループVのLhcrはホモログが他に3つ存在し、図4に示したように、分子系統樹上でクリプト藻特異的なクレードに同定された2分子のLhcrとともに、それぞれヘテロ三量体を形成していた。P7にはこのクリプト藻特異的なLhcrが結合している。これらのことから、クリプト藻は、細胞内共生の過程でLHCIのうち、RedCAP, グループIVからVIのLhcrのみを保存し、新たに遺伝子重複と分化によって獲得したクリプト藻特異的なLhcrとともに遺伝子重複したグループVのLhcrで、3コピーのヘテロ三量体を形成するこ

とで、アンテナの大きさを回復、さらに拡大させることで機能的なPSI-LHCIを成立させたと考えられる。

## 5. おわりに：複合体進化の新しい概念 “Neolocalization”

紅藻イデユコゴメでは、同じLHC分子が推定される祖先LHCIとは異なる位置にも結合する現象が見られ、細胞内共生によって紅藻から色素体を獲得したクリプト藻では遺伝子重複と分化によって獲得したLHCが別の位置に結合する現象が確認された。遺伝子重複と分化によって他の機能を獲得することをNeofunctionalization (新機能獲得) と呼び、いわゆるevo-devo (進化発生生物学) の概念の「co-option (流用)」の一種とされる。今回、LHCに関しては同一もしくは遺伝子重複と分化によって生じたLHCが、集光という機能は保存しつつ、複合体の他の位置に結合するようになったことが明らかとなった。著者らはこの現象を複合体立体構造におけるNeolocalization (新局在獲得) と名付けた。このNeolocalizationも広義にはco-optionの一種であると言えるだろう。

我々はこうしたevo-devo的な視点を構造生物学に取り入れることで、複雑な進化の過程を経ている藻類の巨大複合体分子についても、その成立過程を議論することが可能であることを提案する。紅藻イデユコゴメは極限環境生物であり、ゲノムサイズが縮小し遺伝子数が減少するゲノム縮退が生じていることが知られている (Cho et al., 2023)。また、クリプト藻の色素体は紅藻からの細胞内共生をへて色素体が成立している。こうしたゲノム縮退や細胞内共生といった現象においては、機能的な複合体を形成する遺伝子セットが不足し、Neolocalizationが促進される可能性がある。さらに別の例として、ハプト藻においては、PSIのサブユニットの多くの遺伝子は色素体ゲノムにコードされクリプト藻に由来すると考えられる一方で、LHCは核ゲノムコードであり不等毛藻に由来すると考えられる (図1)。すなわち、ハプト藻のPSI-LHCIはクリプト藻由来のPSIと不等毛藻由来のLHCIを有しており、LHCI全体でNeolocalizationが生じていると推定された (Kumazawa and Ifuku, 2024)。この予測は最近報告されたハプト藻 *Isochrysis galbana* PSI-LHCIの構造において完全に支持された (He et al., 2024)。このようにNeolocalizationは藻類PS-LHC複合体で一般的な進化駆動原理であり、この視点に立って様々なPS-LHC構造を俯瞰することで、藻類が生育する光環境に適応してきた過程の一端を解明できると考えている。

## 謝辞

本稿で紹介した研究の一部は、科研費22KJ2017, 23H0247, 24H02081の助成をうけて実施されたものです。

## 参考文献

- Amunts, A., Drory, O., Nelson, N., 2007. The structure of a plant photosystem I supercomplex at 3.4 Å resolution. *Nature* 447, 58–63.
- Bai, T., Guo, L., Xu, M., Tian, L., 2021. Structural Diversity of Photosystem I and Its Light-Harvesting System in Eukaryotic Algae and Plants. *Front Plant Sci* 12.
- Bai, Y., Cao, T., Dautermann, O., Buschbeck, P., Cantrell, M.B., Chen, Y., Lein, C.D., Shi, X., Ware, M.A., Yang, F., Zhang, H., Zhang, L., Peers, G., Li, X., Lohr, M., 2022. Green diatom mutants reveal an intricate biosynthetic pathway of fucoxanthin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119.
- Ban, H., Sato, S., Yoshikawa, S., Yamada, K., Nakamura, Y., Ichinomiya, M., Sato, N., Blanc-Mathieu, R., Endo, H., Kuwata, A., Ogata, H., 2023. Genome analysis of Parmales, the sister group of diatoms, reveals the evolutionary specialization of diatoms from phago-mixotrophs to photoautotrophs. *Commun Biol* 6.
- Bodyl, A., 2018. Did some red alga-derived plastids evolve via kleptoplastidy? A hypothesis. *Biological Reviews* 93, 201–222.
- Bodyl, A., Stiller, J.W., Mackiewicz, P., 2009. Chromalveolate plastids: direct descent or multiple endosymbioses? *Trends Ecol Evol*.
- Büchel, C., 2015. Evolution and function of light harvesting proteins. *J Plant Physiol* 172, 62–75.
- Cao, T., Bai, Y., Buschbeck, P., Tan, Q., Cantrell, M.B., Chen, Y., Jiang, Y., Liu, R.Z., Ries, N.K., Shi, X., Sun, Y., Ware, M.A., Yang, F., Zhang, H., Han, J., Zhang, L., Huang, J., Lohr, M., Peers, G., Li, X., 2023. An unexpected hydratase synthesizes the green light-absorbing pigment fucoxanthin. *Plant Cell* 35, 3053–3072.
- Cho, C.H., Park, S.I., Huang, T.-Y., Lee, Y., Ciniglia, C., Yadavalli, H.C., Yang, S.W., Bhattacharya, D., Yoon, H.S., 2023. Genome-wide signatures of adaptation to extreme environments in red algae. *Nat Commun* 14, 10.
- Croce, R., van Amerongen, H., 2020. Light harvesting

- in oxygenic photosynthesis: Structural biology meets spectroscopy. *Science* 369, eaay2058.
- Curtis, B.A., Tanifuji, G., Maruyama, S., Gile, G.H., Hopkins, J.F., Eveleigh, R.J.M., Nakayama, T., Malik, S.B., Onodera, N.T., Slamovits, C.H., Spencer, D.F., Lane, C.E., Gray, M.W., Archibald, J.M., Burki, F., Hirakawa, Y., Reyes-Prieto, A., Keeling, P.J., Fast, N.M., Green, B.R., Grisdale, C.J., Gruber, A., Kroth, P.G., Irimia, M., Arias, M.C., Ball, S.G., Kuo, A., Schmutz, J., Grimwood, J., Lindquist, E., Lucas, S., Salamov, A., Grigoriev, I. V., Rensing, S.A., Symeonidi, A., Elias, M., Herman, E.K., Klute, M.J., Dacks, J.B., Obornik, M., Kořený, L., Durnford, D.G., Neilson, J.A.D., Armbrust, E.V., Rocap, G., Aves, S.J., Liu, Y., Beiko, R.G., Coutinho, P., Henriessat, B., Hempel, F., Maier, U.G., Zauner, S., Häppner, M.P., Ishida, K.I., Shirato, S., Suzuki, S., Kim, E., Richards, T.A., Mc Rose, D., Worden, A.Z., Mock, T., Poole, A.M., Pritham, E.J., Roy, S.W., Schaack, S., Bell, C., Bharti, A.K., Crow, J.A., Kramer, R., Mc Fadden, G.I., 2012. Algal genomes reveal evolutionary mosaicism and the fate of nucleomorphs. *Nature* 492, 59–65.
- Delwiche, C.F., 1999. Tracing the Thread of Plastid Diversity through the Tapestry of Life. *Am Nat* 154, S164–S177.
- Dorrell, R.G., Gile, G., McCallum, G., Méheust, R., Baptiste, E.P., Klinger, C.M., Brillet-Guéguen, L., Freeman, K.D., Richter, D.J., Bowler, C., 2017. Chimeric origins of ochrophytes and haptophytes revealed through an ancient plastid proteome. *eLife* 6, 1–45.
- Dorrell, R.G., Villain, A., Perez-Lamarque, B., Audren de Kerdel, G., McCallum, G., Watson, A.K., Ait-Mohamed, O., Alberti, A., Corre, E., Frischkorn, K.R., Pierella Karlusich, J.J., Pelletier, E., Morlon, H., Bowler, C., Blanc, G., 2021. Phylogenomic fingerprinting of tempo and functions of horizontal gene transfer within ochrophytes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118.
- Engelken, J., Brinkmann, H., Adamska, I., 2010. Taxonomic distribution and origins of the extended LHC (light-harvesting complex) antenna protein superfamily. *BMC Evol Biol* 10, 233.
- Feng, Y., Li, Z., Yang, Y., Shen, L., Li, X., Liu, X., Zhang, X., Zhang, J., Ren, F., Wang, Y., Liu, C., Han, G., Wang, X., Kuang, T., Shen, J. R., Wang, W., 2024. Structures of PSI–FCPI from *Thalassiosira pseudonana* grown under high light provide evidence for convergent evolution and light-adaptive strategies in diatom FCPIs. *Journal of Integrative Plant Biology* 00, 1–18.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* 281, 237–240.
- Garrido, J.L., Otero, J., Maestro, M.A., Zapata, M., 2000. The main nonpolar chlorophyll *c* from *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) is a chlorophyll *c*<sub>2</sub>-monogalactosyldiacylglyceride ester: A mass spectrometry study. *J Phycol* 36, 497–505.
- Groussman, R.D., Parker, M.S., Armbrust, E.V., 2015. Diversity and evolutionary history of iron metabolism genes in diatoms. *PLoS One* 10.
- Haidak, D.J., Mathews, C.K., Sweeney, B.M., 1966. Pigment Protein Complex from *Gonyaulax*. *Science* 152, 212–213.
- He, F.-Y., Zhao, L.-S., Qu, X.-X., Li, K., Guo, J.-P., Zhao, F., Wang, N., Qin, B.-Y., Chen, X.-L., Gao, J., Liu, L.-N., Zhang, Y.-Z., 2024. Structural insights into the assembly and energy transfer of haptophyte photosystem I–light-harvesting supercomplex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 121.
- Hofmann, E., Wrench, P.M., Sharples, F.P., Hiller, R.G., Welte, W., Diederichs, K., 1996. Structural Basis of Light Harvesting by Carotenoids: Peridinin-Chlorophyll-Protein from *Amphidinium carterae*. *Science* 272, 1788–1791.
- Ingram, K., Hiller, R.G., 1983. Isolation and characterization of a major chlorophyll *a/c*<sub>2</sub> light-harvesting protein from a *Chroomonas* species (Cryptophyceae). *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 722, 310–319.
- Irisarri, I., Strassert, J.F.H., Burki, F., 2021. Phylogenomic Insights into the Origin of Primary Plastids. *Syst Biol* 71, 105–120.
- Jiang, Y., Cao, T., Yang, Y., Zhang, H., Zhang, J., Li, X., 2023. A chlorophyll *c* synthase widely co-opted by phytoplankton. *Science* 382, 92–98.
- Jinkerson, R.E., Poveda-Huertes, D., Cooney, E.C., Cho, A., Ochoa-Fernandez, R., Keeling, P.J., Xiang, T., Andersen-Ranberg, J., 2023. Biosynthesis of chlorophyll *c* in a dinoflagellate and heterologous production in planta. *Current Biology*.
- Kato, K., Hamaguchi, T., Kumazawa, M., Nakajima, Y., Ifuku, K., Hirooka, S., Hirose, Y., Miyagishima, S., Suzuki, T., Kawakami, K., Dohmae, N., Yonekura, K., Shen, J.-R., Nagao, R., 2024a. The structure of PSI-LHCI from *Cyanidium caldarium* provides evolutionary insights into conservation and diversity of red-lineage LHCs. *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences* 121.
- Kato, K., Nakajima, Y., Xing, J., Kumazawa, M., Ogawa, H., Shen, J.-R., Ifuku, K., Nagao, R., 2024b. Structural basis for molecular assembly of fucoxanthin chlorophyll *a/c*-binding proteins in a diatom photosystem I supercomplex. *eLife* 13.
- Kawachi, M., Nakayama, T., Kayama, M., Nomura, M., Miyashita, H., Bojo, O., Rhodes, L., Sym, S., Pienaar, R.N., Probert, I., Inouye, I., Kamikawa, R., 2021. Rappemonads are haptophyte phytoplankton. *Current Biology* 31, 2395-2403.e4.
- Kim, J.I., Moore, C.E., Archibald, J.M., Bhattacharya, D., Yi, G., Yoon, H.S., Shin, W., 2017. Evolutionary Dynamics of Cryptophyte Plastid Genomes. *Genome Biol Evol* 9, 1859–1872.
- Kotabová, E., Jarešová, J., Kaňa, R., Sobotka, R., Bína, D., Prášil, O., 2014. Novel type of red-shifted chlorophyll *a* antenna complex from *Chromera velia*. I. Physiological relevance and functional connection to photosystems. *Biochim Biophys Acta Bioenerg* 1837, 734–743.
- Kozioł, A.G., Borza, T., Ishida, K.I., Keeling, P., Lee, R.W., Durnford, D.G., 2007. Tracing the evolution of the light-harvesting antennae in chlorophyll *a/b*-containing organisms. *Plant Physiol* 143, 1802–1816.
- Kumazawa, M., Ifuku, K., 2024. Unraveling the evolutionary trajectory of LHCI in red-lineage algae: Conservation, diversification, and neolocalization. *iScience* 27, 110897.
- Kumazawa, M., Nishide, H., Nagao, R., Inoue-Kashino, N., Shen, J., Nakano, T., Uchiyama, I., Kashino, Y., Ifuku, K., 2022. Molecular phylogeny of fucoxanthin-chlorophyll *a/c* proteins from *Chaetoceros gracilis* and Lhcq/Lhcf diversity. *Physiol Plant* 174, e13598.
- Li, X., Li, Z., Wang, F., Zhao, S., Xu, C., Mao, Z., Duan, J., Feng, Y., Yang, Yang, Shen, L., Wang, G., Yang, Yanyan, Yu, L.J., Sang, M., Han, G., Wang, X., Kuang, T., Shen, J.R., Wang, W., 2024. Structures and organizations of PSI–AcpPCI supercomplexes from red tidal and coral symbiotic photosynthetic dinoflagellates. *Proc Natl Acad Sci U S A* 121.
- Marquardt, J., Rhiel, E., 1997. The membrane-intrinsic light-harvesting complex of the red alga *Galdieria sulphuraria* (formerly *Cyanidium caldarium*): biochemical and immunochemical characterization. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1320, 153–164.
- Miyagishima, S. ya, 2023. Taming the perils of photosynthesis by eukaryotes: constraints on endosymbiotic evolution in aquatic ecosystems. *Commun Biol*.
- Nagao, R., Kato, K., Ifuku, K., Suzuki, T., Kumazawa, M., Uchiyama, I., Kashino, Y., Dohmae, N., Akimoto, S., Shen, J.-R., Miyazaki, N., Akita, F., 2020. Structural basis for assembly and function of a diatom photosystem I-light-harvesting supercomplex. *Nat Commun* 11, 2481.
- Neilson, J.A.D., Durnford, D.G., 2010. Structural and functional diversification of the light-harvesting complexes in photosynthetic eukaryotes. *Photosynth Res*.
- Park, S. I., Cho, C. H., Ciniglia, C., Huang, T., Liu, S., Bustamante, D. E., Calderon, M. S., Mansilla, A., McDermott, T., Andersen, R. A., Yoon, H. S. 2023. Revised classification of the Cyanidiophyceae based on plastid genome data with descriptions of the Cavemnicolales ord. nov. and Galdieriales ord. nov. (Rhodophyta). *Journal of Phycology* 59(3), 444–466.
- Pennington, F.C., Haxo, F.T., Borch, G., Liaaen-Jensen, S., 1985. Carotenoids of cryptophyceae. *Biochem Syst Ecol* 13, 215–219.
- Penot, M., Dacks, J.B., Read, B., Dorrell, R.G., 2022. Genomic and meta-genomic insights into the functions, diversity and global distribution of haptophyte algae. *Applied Phycology* 3, 340–359.
- Pi, X., Tian, L., Dai, H.-E., Qin, X., Cheng, L., Kuang, T., Sui, S.-F., Shen, J.-R., 2018. Unique organization of photosystem I–light-harvesting supercomplex revealed by cryo-EM from a red alga. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 4423–4428.
- Rathbone, H.W., Laos, A.J., Michie, K.A., Iranmanesh, H., Biazik, J., Goodchild, S.C., Thordarson, P., Green, B.R., Curmi, P.M.G., 2023. Molecular dissection of the soluble photosynthetic antenna from the cryptophyte alga *Hemiselmis andersenii*. *Commun Biol* 6, 1158.
- Rice, D.W., Palmer, J.D., 2006. An exceptional horizontal gene transfer in plastids: Gene replacement by a distant bacterial paralog and evidence that haptophyte and cryptophyte plastids are sisters. *BMC Biol* 4.
- Shikata, T., Takahashi, F., Nishide, H., Shigenobu, S., Kamei, Y., Sakamoto, S., Yuasa, K., Nishiyama, Y., Yamasaki, Y., Uchiyama, I., 2019. RNA-Seq Analysis Reveals Genes Related to Photoreception, Nutrient Uptake, and Toxicity in a Noxious Red-Tide Raphidophyte *Chattonella antiqua*. *Front Microbiol* 10, 1–14.
- Sibbald, S.J., Archibald, J.M., 2020. Genomic insights into plastid evolution. *Genome Biol Evol* 12, 978–990.
- Slater, B., Kosmützy, D., Nisbet, R.E.R., Howe, C.J., 2021.

- The Evolution of the Cytochrome *c*<sub>6</sub> Family of Photosynthetic Electron Transfer Proteins. *Genome Biol Evol* 13.
- Spear-Bernstein, L., Miller, K.R., 1989. Unique location of the phycobiliprotein light-harvesting pigment in the cryptophyceae. *J Phycol* 25, 412–419.
- Stiller, J.W., Schreiber, J., Yue, J., Guo, H., Ding, Q., Huang, J., 2014. The evolution of photosynthesis in chromist algae through serial endosymbioses. *Nat Commun* 5, 1–7.
- Stomp, M., Huisman, J., Stal, L.J., Matthijs, H.C.P., 2007. Colorful niches of phototrophic microorganisms shaped by vibrations of the water molecule. *ISME Journal*.
- Sturm, S., Engelken, J., Gruber, A., Vugrinec, S., G Kroth, P., Adamska, I., Lavaud, J., 2013. A novel type of light-harvesting antenna protein of red algal origin in algae with secondary plastids. *BMC Evol Biol* 13, 159.
- Takaichi, S., Yokoyama, A., Mochimaru, M., Uchida, H., Murakami, A., 2016. Carotenogenesis diversification in phylogenetic lineages of Rhodophyta. *J Phycol* 52, 329–338.
- Umetani, I., Kunugi, M., Yokono, M., Takabayashi, A., Tanaka, A., 2018. Evidence of the supercomplex organization of photosystem II and light-harvesting complexes in *Nannochloropsis granulata*. *Photosynth Res* 136, 49–61.
- Wolfe, G.R., Cunningham, F.X., Grabowski, B., Gantt, E., 1994. Isolation and characterization of Photosystems I and II from the red alga *Porphyridium cruentum*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1188, 357–366.
- Xu, C., Pi, X., Huang, Y., Han, G., Chen, X., Qin, X., Huang, G., Zhao, S., Yang, Y., Kuang, T., Wang, W., Sui, S.-F., Shen, J.-R., 2020. Structural basis for energy transfer in a huge diatom PSI-FCPI supercomplex. *Nat Commun* 11, 5081.
- Yoon, H.S., Hackett, J.D., Bhattacharya, D., 2002a. A single origin of the peridinin- and fucoxanthin-containing plastids in dinoflagellates through tertiary endosymbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 11724–11729.
- Yoon, H.S., Hackett, J.D., Pinto, G., Bhattacharya, D., 2002b. The single, ancient origin of chromist plastids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 15507–15512.
- You, X., Zhang, Xing, Cheng, J., Xiao, Y., Ma, J., Sun, S., Zhang, Xinzhen, Wang, H.-W., Sui, S.-F., 2023. In situ structure of the red algal phycobilisome–PSII–PSI–LHC megacomplex. *Nature* 616, 199–206.
- Zapata, M., Rodríguez, F., Garrido, J., 2000. Separation of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reversed phase C8 column and pyridine-containing mobile phases. *Mar Ecol Prog Ser* 195, 29–45.
- Zhang, S., Si, L., Su, X., Zhao, X., An, X., Li, M., 2024. Growth phase-dependent reorganization of cryptophyte photosystem I antennae. *Commun Biol* 7, 560.
- Zhang, X., Xiao, Y., You, X., Sun, S., Sui, S.F., 2024. In situ structural determination of cyanobacterial phycobilisome–PSII supercomplex by STAgSPA strategy. *Nat Commun* 15.
- Zhao, L.S., Wang, N., Li, K., Li, C.Y., Guo, J.P., He, F.Y., Liu, G.M., Chen, X.L., Gao, J., Liu, L.N., Zhang, Y.Z., 2024. Architecture of symbiotic dinoflagellate photosystem I–light-harvesting supercomplex in *Symbiodinium*. *Nat Commun* 15.
- Zhao, L.-S., Wang, P., Li, K., Zhang, Q.-B., He, F.-Y., Li, C.-Y., Su, H.-N., Chen, X.-L., Liu, L.-N., Zhang, Y.-Z., 2023. Structural basis and evolution of the photosystem I–light-harvesting supercomplex of cryptophyte algae. *Plant Cell* 35, 2449–2463.
- Zimorski, V., Ku, C., Martin, W.F., Gould, S.B., 2014. Endosymbiotic theory for organelle origins. *Curr Opin Microbiol*.