

藻類学最前線



瀧下清貴：トリパノソーマ類も昔は藻類だった？

トリパノソーマ類は、鞭毛基部付近にミトコンドリアDNA顆粒であるキネトプラストと呼ばれる卵形小体を持つ寄生性真核生物である。代表的なものとして、アフリカで睡眠病を引き起こす *Trypanosoma brucei*、中南米でシャガス病を引き起こす *Trypanosoma cruzi*、熱帯・亜熱帯域でリーシュマニア症を引き起こす *Leishmania* sp. 等が知られており、世界中の人間、家畜および植物に大きな被害を与え続けている。これらの生物群はツェツェバエ等の吸血昆虫によって媒介される場合が多い。また、トリパノソーマ類は、系統進化的には、自由生活者で従属栄養性のポド類、同じく自由生活者で葉緑体を有し光合成を行うユーグレナ藻類に近縁であり、これら3つの生物群はユーグレノゾアという真核生物の中の一つの大きなグループとしてまとめられる。

Hannaert *et al.* は、2003年のアメリカ科学アカデミー紀要において、*Trypanosoma brucei* および *Leishmania mexicana* のゲノムシーケンシングの過程で、高等植物や藻類の葉緑体や細胞質に存在するタンパク質の遺伝子と相同性が認められる、いわゆる「植物様」の遺伝子が多数同定され、それらの産物の多くは、グリコソームという特殊化したペルオキシソームの中で機能しているという内容の論文を発表した⁽¹⁾。そして、Hannaert *et al.* は、その論文の中で、それらの「植物様」遺伝子は、かつてトリパノソーマ類が持っていた光合成を行う細胞内共生体（葉緑体）から獲得されたものである可能性、さらにはトリパノソーマ類が、葉緑体を有するユーグレナ藻類に近縁であることをもとに、ユーグレノゾアの共通の祖先が既に葉緑体を持っていた可能性についても言及している（図1）。以前から、いくつかの生理学的（酵素学的）研究から、トリパノソーマ類の植物的特性は示唆されてはいたものの^(2,3)、多くの遺伝子情報を用いて分子系統学的に解析した例は、それまでほとんどなかった。マラリア原虫に代表されるアピコンプレクサ類で退化葉緑体、いわゆるアピコプラストが発見され、この寄生虫類が元々は光合成生物であった可能性が示された⁽⁴⁾ 際には、様々な研究分野の人々の注目を集めたが、さらに第二の「藻類出身」寄生虫類の存在が示唆されたわけである。

ところが、その後、この説に異論を唱える論文も発表されている。Rogers and Keeling は、Hannaert *et al.* が報告した「植物様」遺伝子のうち、フルクトース-1,6-ビスリン酸アルドラーゼ（FBA）遺伝子、セドヘプツコース-1,7-ビスホスファターゼ（SBPase）遺伝子およびフルクトース-1,6-ビスホスファターゼ（FBPase）遺伝子の再解析を行った⁽⁵⁾。その際に、それぞれの遺伝子の分子系統解析に用いるタクソンサンプリングをオリジナルのものよりも多くした。その結果、トリパノソーマ類のFBA、SBPase およびFBPase 遺伝子

は、高等植物や藻類由来のものと明確な近縁性を示さなかった。特に、*Trypanosoma* のSBPase は、高等植物や藻類ではなく菌類のものと近縁であることが示された（図2）。Rogers and Keeling は、解析したトリパノソーマ類の3つ遺伝子の具体的な由来については明確な言及は避けているが、少なくともHannaert *et al.* が発表した論文の中の分子系統解析では、タクソンサンプリングが極端に少なかったために、たまたまトリパノソーマ類の遺伝子が、高等植物や藻類由来のものと近縁に見えたにすぎないことを指摘している。したがって、Rogers and Keeling はトリパノソーマ類が元々葉緑体を持っていたとする説には懐疑的である。さらにLeander は、大きな真核細胞を取り込めるように細胞骨格を進化させたユーグレナ藻類のみが葉緑体を有し、そのような細胞骨格構造を持たないユーグレナ藻類は、バクテリアのような小さな細胞のみしか取り込むことが出来ず、葉緑体も持っていない点に注目した⁽⁶⁾。つまり、Leander は、大きな細胞を取り込めるようになった、ある特定の系統のユーグレナ藻類が比較的最近になって葉緑体を獲得した可能性を示唆し、ユーグレノゾアの共通の祖先が葉緑体を獲得した（トリパノソーマ類が元々は光合成生物であった）とする考え方には、やはり否定的である。

Hannaert *et al.* によれば、トリパノソーマ類のゲノム中には、リノレン酸等の高度不飽和脂肪酸合成に関わる酵素をコードする遺伝子、タイプII脂肪酸合成に関わる酵素をコードする遺伝子、およびプロトンポンプである液胞膜ピロホスファターゼをコードする遺伝子等、上記の3酵素（FBA、SBPase、FBPase）遺伝子以外にも様々な「植物様」遺伝子が存在しているという。それらの遺伝子が、本当にトリパノソーマ類の細胞の中にかつて存在した葉緑体由来であるのか

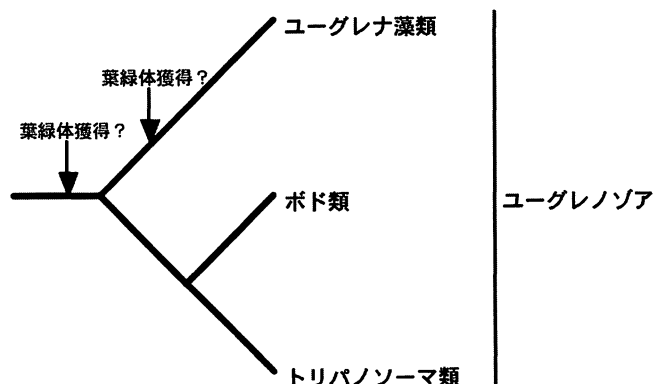


図1. 従来は、ユーグレナ藻類の系統で葉緑体の獲得が起こったと考えられてきたが、トリパノソーマ類で、多数の「植物様」遺伝子が見つかったことから、Hannaert *et al.* はユーグレノゾアの共通の祖先で葉緑体の獲得が起こった可能性を示唆した。

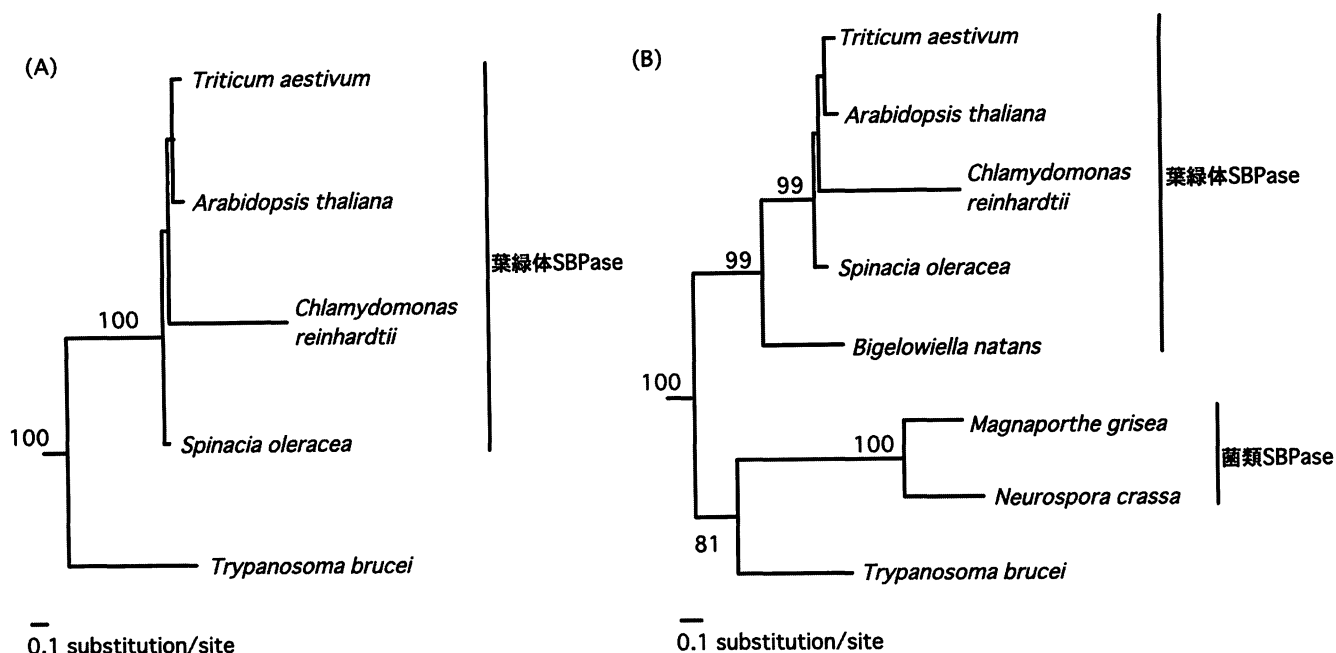


図2. セドヘプツロース-1, 7-ビスホスファターゼ (SBPase) 遺伝子の最尤系統樹。分岐点にある数字はブートストラップ値。Hannaert *et al.* は *Trypanosoma* SBPase 遺伝子が葉緑体 SBPase 遺伝子に近縁である可能性を示したが (A), Rogers and Keeling は, 新たに菌類 SBPase 遺伝子を系統解析に加えることによって, *Trypanosoma* SBPase 遺伝子と葉緑体 SBPase 遺伝子の近縁性を否定した (B)。

否かに関しては, 現段階では明確な答えは得られていない。例えば, Doolittle が提唱する 'You are what you eat' 仮説⁽⁷⁾ に基づくならば, 細胞内共生体としてではなく, 単に餌として細胞内にとり込まれた光合成生物 (単細胞性藻類) の遺伝子 (DNA 断片) が水平転移によってトリパノゾーマ類, あるいはその祖先のゲノムに組み込まれた可能性もある。あるいは, トリパノゾーマ類の祖先が, 高等植物あるいは藻類に寄生した時期があり, その際に宿主由来の遺伝子がトリパノゾーマ細胞内に入ってきた可能性も捨てることは出来ない。今後, タクソンサンプリングを増やした, さらに詳しい分子系統解析によって, トリパノゾーマ類の「植物様」遺伝子が, ある特定の光合成生物に由来していること, ユーグレナ藻類のオーソログな遺伝子と近縁であることが示されれば, 細胞内共生体, つまり葉緑体が, トリパノゾーマ類にかつて存在していた可能性が強くなるだろう。逆に, 様々な生物に由来していることが示されれば, 細胞内にとり込まれた餌等から随時獲得されたものである可能性が強くなるであろう。また, トリパノゾーマ類の場合, アピコンプレクサ類と異なり, アピコプラストに相当するようなオルガネラの存在は, 今のところ確認されておらず, 「植物様」遺伝子産物の多くが, 葉緑体とは明らかに起源の異なるグリコソームで機能しているというのも不可解であり, その代謝系進化のメカニズム解明も今後の課題である。

Cavalier-Smith は, 葉緑体の成立には, 共生体から宿主への大規模な遺伝子の水平転移, 水平転移した遺伝子の宿主での発現系の確立, さらに発現産物の葉緑体へのターゲティング等, 極めて複雑かつ多大なプロセスが必要とされ, したがって, 真核生物の進化の過程で起こった葉緑体共生の

回数是最小に見積もるべきであると主張している⁽⁸⁾。この考え方に基づくならば, 共に緑藻類を起源とするユーグレナ藻類とクロララクニオン藻類の2次共生葉緑体は, 共通の祖先を持つことになる。実際, Cavalier-Smith は, ユーグレノゾアや, クロララクニオン藻類をそのメンバーとするケルコゾアを含むカボゾアと呼ばれる大系統群を (便宜的に?) 設立し, そのカボゾアの共通祖先が緑藻類を取り込んで, 2次共生葉緑体が誕生した可能性を指摘している⁽⁸⁾。そうすると, 必然的にトリパノゾーマ類もかつては葉緑体を持った時期があるということになる。クリプト藻類, ハプト藻類, 不等毛藻類, および渦鞭毛藻類が有する, 紅藻類を起源とする2次共生葉緑体が単一の起源を持つとする説 (クロムアルベオラータ仮説) を指示するデータが, 近年, 蓄積されてきている一方⁽⁹⁻¹¹⁾, 緑藻類を起源とする2次共生葉緑体単一起源説を支持する直接的なデータは今のところ出てきていない。そういう意味でも, トリパノゾーマ類の「植物様」遺伝子の存在は興味深い。

参考文献

- (1) Hannaert, V., Saavedra, E., Duffieux, F., Szikora, J.P., Rigden, D.J., Michels, P.A. & Opperdoes, F.R. 2003. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100: 1067-1071.
- (2) Scott, D.A., de Souza, W., Benchimol, M., Zhong, L., Lu, H.G., Moreno, S.N. & Docampo, R. 1998. J. Biol. Chem. 273: 22151-22158.
- (3) Wilkinson, S.R., Obado, S.O., Mauricio, I.L. & Kelly, J.M. 2002. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99: 13453-13458.
- (4) McFadden, G.I., Reith, M.E., Munholland, J. & Lang-Unnasch, N. 1996. Nature 381: 482.

- (5) Rogers, M. & Keeling, P.J. 2004. *J. Mol. Evol.* 58: 367-375.
- (6) Leander, B.S. 2004. *Trends Microbiol.* 12: 251-258.
- (7) Doolittle, W.F. 1998. *Trends Genet.* 14: 307-311.
- (8) Cavalier-Smith, T. 2000. *Trends Plant Sci.* 5: 174-182.
- (9) Fast, N.M., Kissinger, J.C., Roos, D.S. & Keeling, P.J. 2001. *Mol. Biol. Evol.* 18: 418-426.
- (10) Yoon, H.S., Hackett, J.D., Pinto, G. & Bhattacharya, D. 2002. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 15507-15512.
- (11) Patron, N.J., Rogers, M.B. & Keeling, P.J. 2004. *Eukaryot. Cell* 3: 1169-1175.

(海洋研究開発機構)