

生命の初期進化

山岸明彦
東京薬科大学
生命科学部

Are we alone in the universe?

生命は、宇宙で我々だけか？

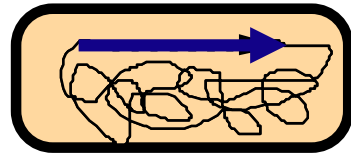
アストロバイオロジー

- 天文学
- 惑星科学、地球物理学
- 地球化学、化学進化
- 地学的証拠
- 生化学的研究
- 熱水地帯の微生物生態
- 遺伝子の証拠、分子進化学
- 宇宙での微生物探査
- 知的生命体探査

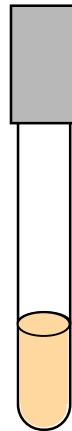
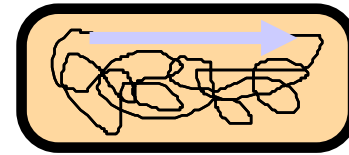
耐熱化酵素遺伝子の選択法

非耐熱酵素遺伝子

耐熱化酵素遺伝子

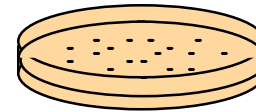
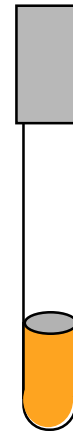


好熱菌

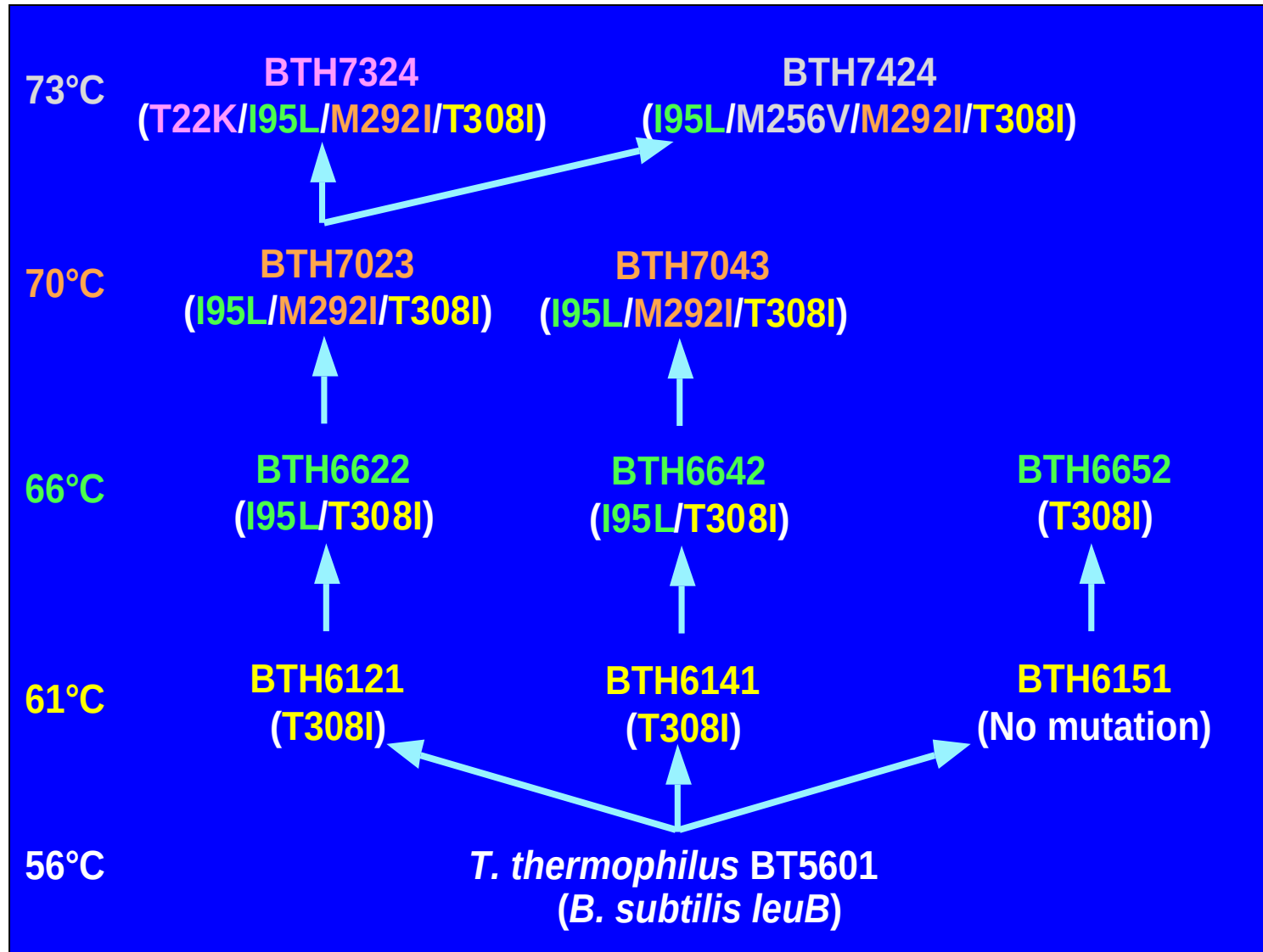


変異導入

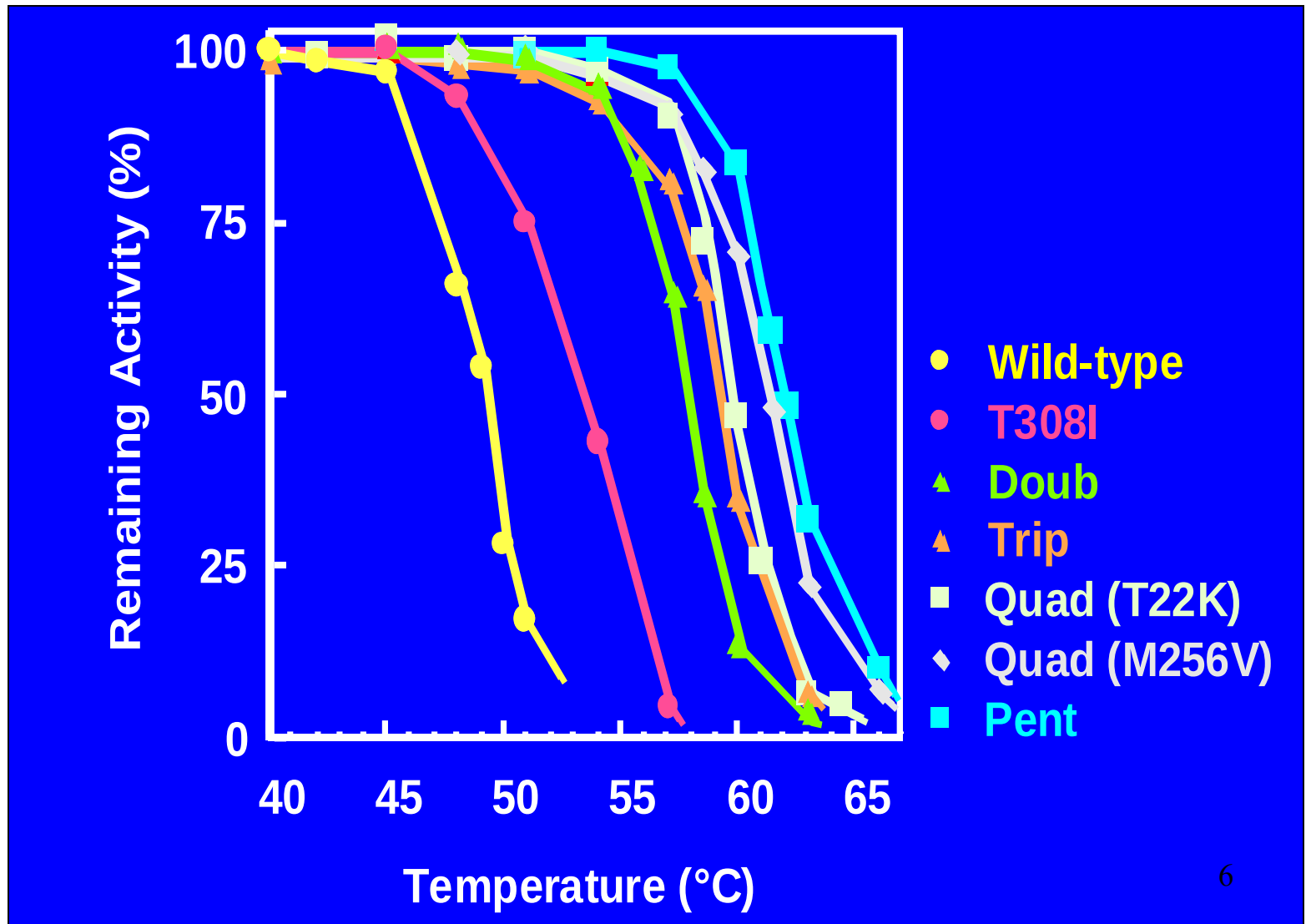
高温で培養



枯草菌IPMDHの進化的耐熱化



枯草菌IPMDHの耐熱性の上昇



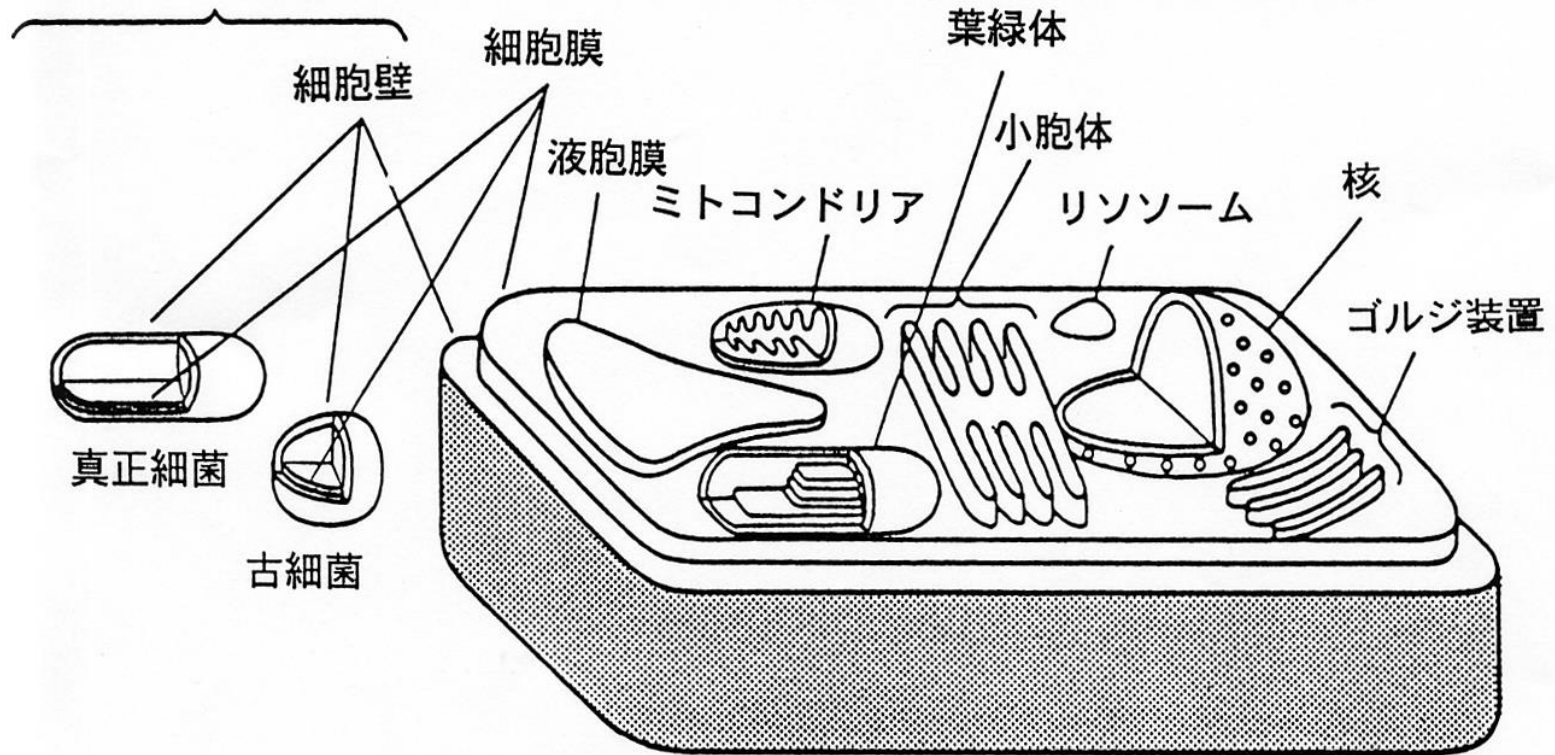
真核生物の起源

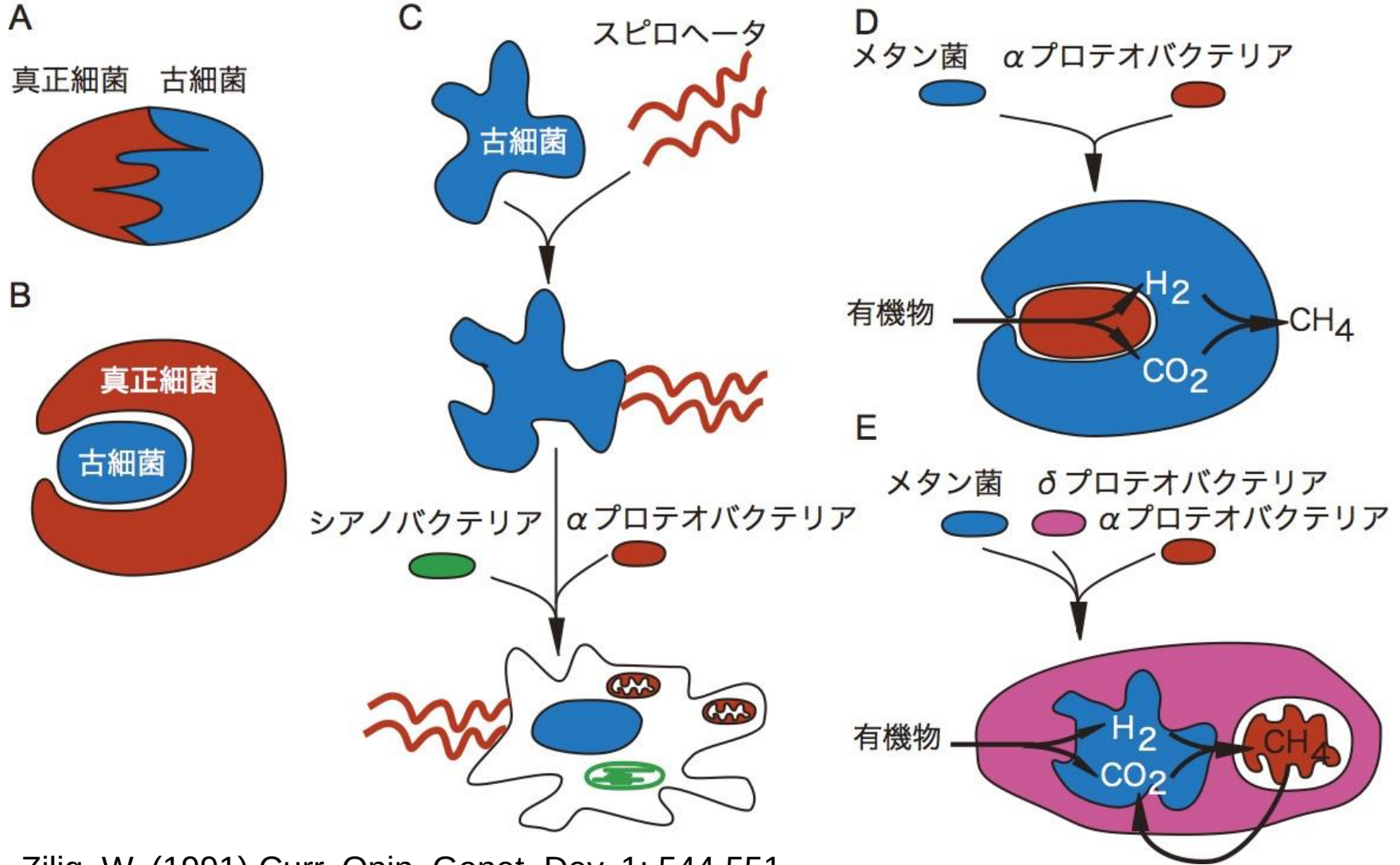
東京薬科大学 生命科学部

山岸 明彦

原核生物細胞

真核生物細胞（植物細胞）





A. Zilig, W. (1991) Curr. Opin. Genet. Dev. 1: 544-551

B. Lake, J. A. and Rivera, M. C. (1994) Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 91: 2880-2881

C. Margulis, L. : Symbiosis in cell evolution, 2nd ed. Freeman and Company, New York, (1993)

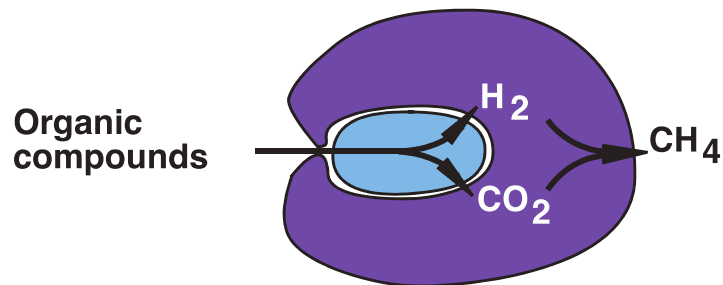
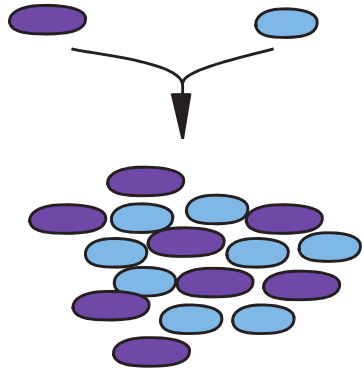
D. Gupta, R. and Golding, G. B. (1996) Trends Biochem. Sci. 21: 166-171

E. Martin, W. and Muller, M. (1998) Nature 392: 37-41

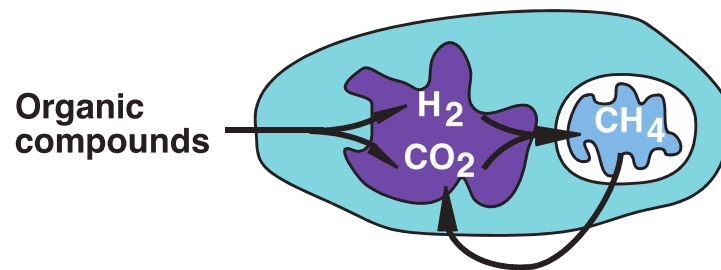
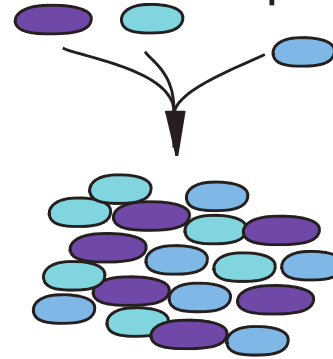
From Lopez-Garcia, P. and Moreira, D. (1999) Trends Biochem. Sci. 24: 88-93

D

Methane-producing
archaea Alpha-
proteobacteria

**E**

Methane-producing
archaea Deltaproteobacteria Alpha-
proteobacteria



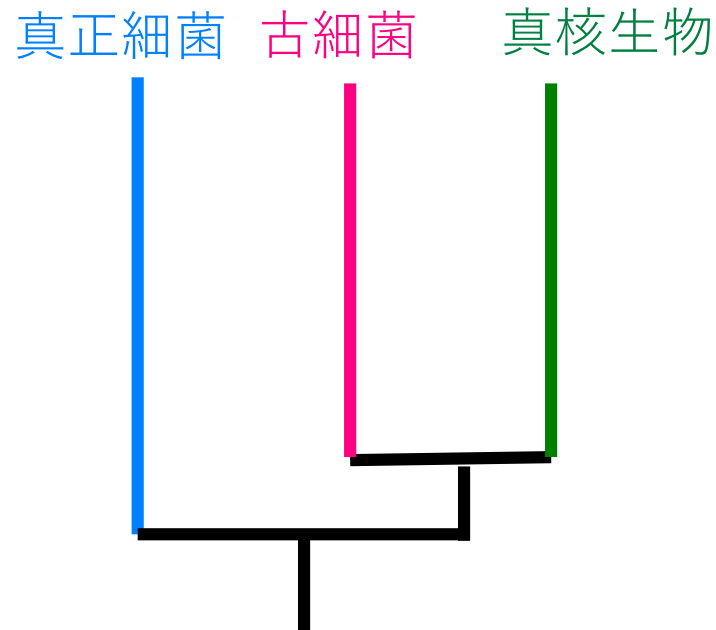
Yokobori, S. 2019

真核生物の系統学的な位置

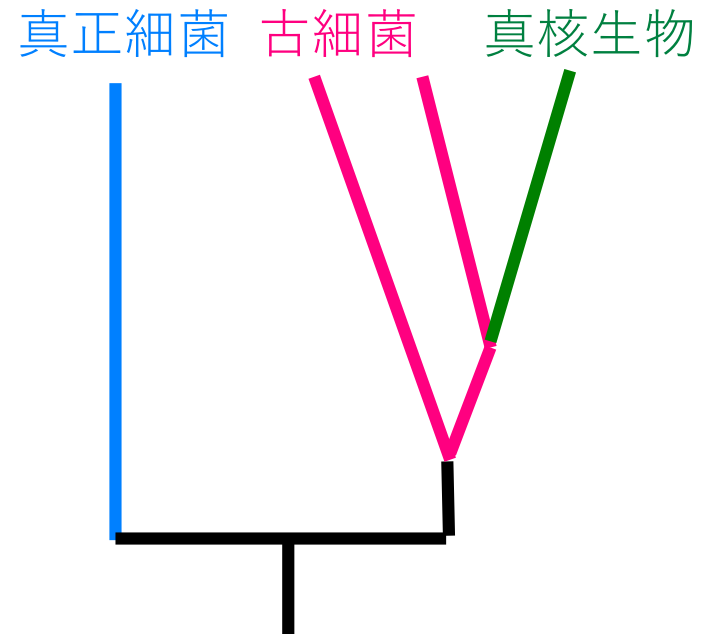
真核生物の起源

系統関係についての議論

3 ドメイン説



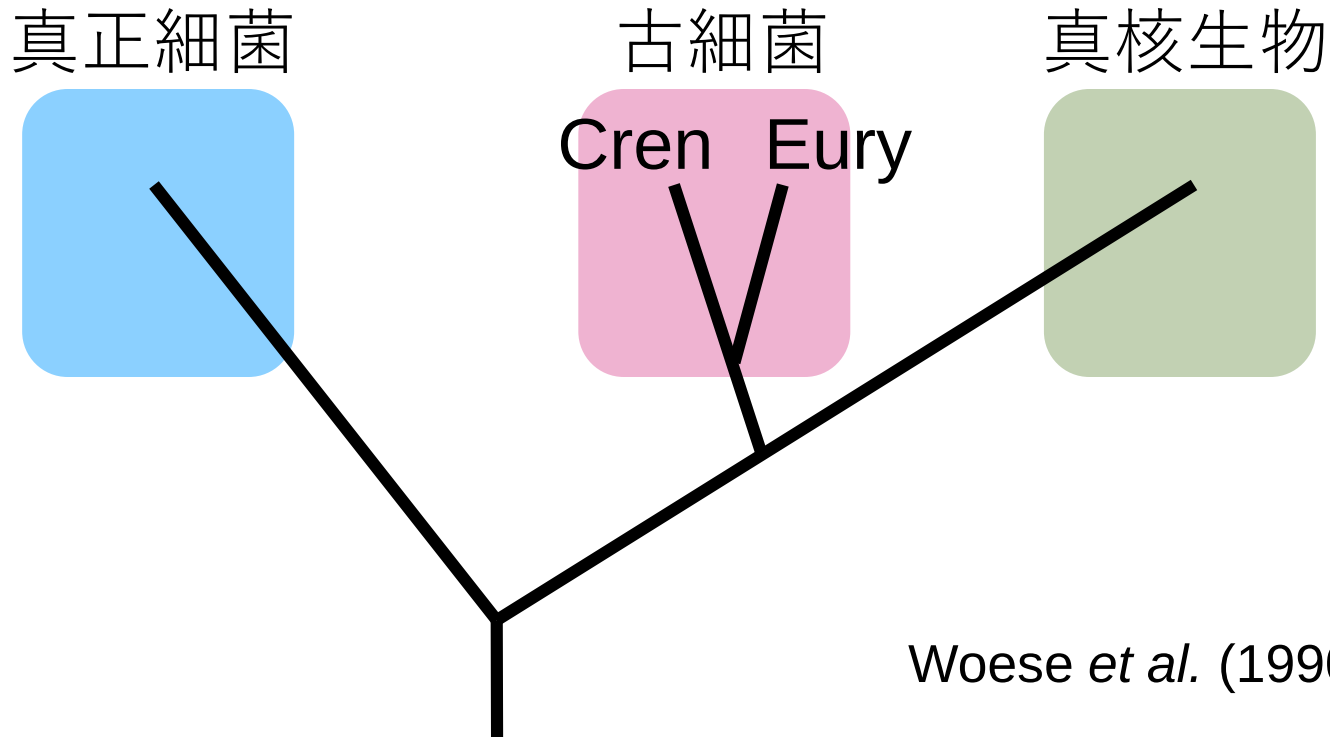
2 分岐説



系統樹作成法や着目する遺伝子が異なることによって得られる系統樹が異なる

Woeseによる系統解析

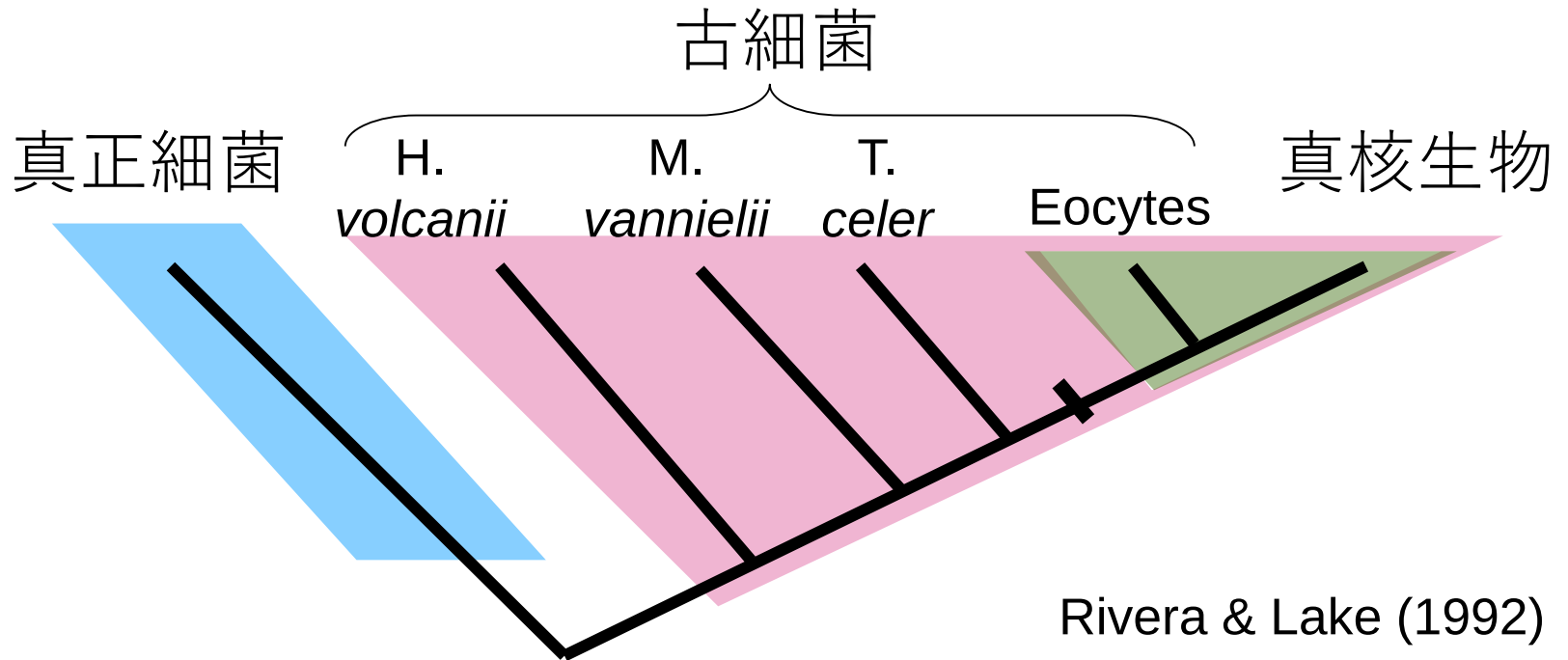
16S/18S rRNAに基づく



真正細菌、古細菌、真核生物はそれぞれ単系統となり、3ドメイン説が示された。

Lakeの系統樹

伸長因子のインデル（配列中の挿入や欠失）に基づく

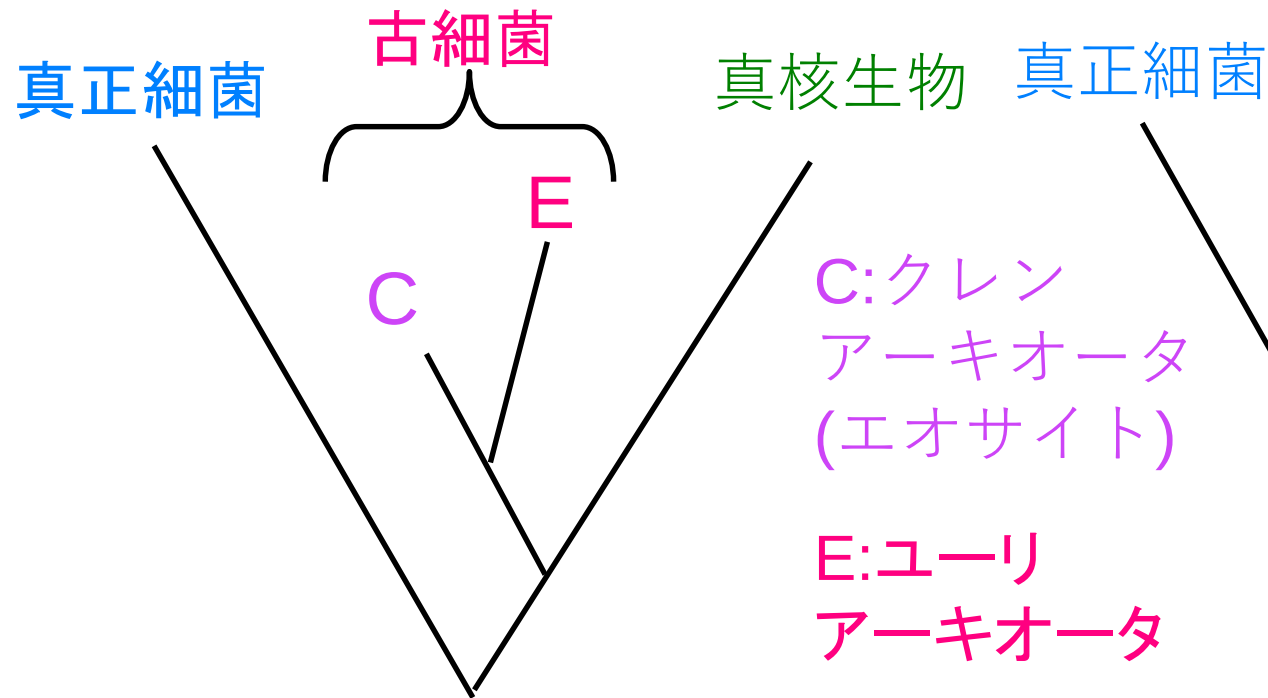


真核生物は古細菌の内群となり、その姉妹群は古細菌のエオサイト（Crenarchaeota）となった。

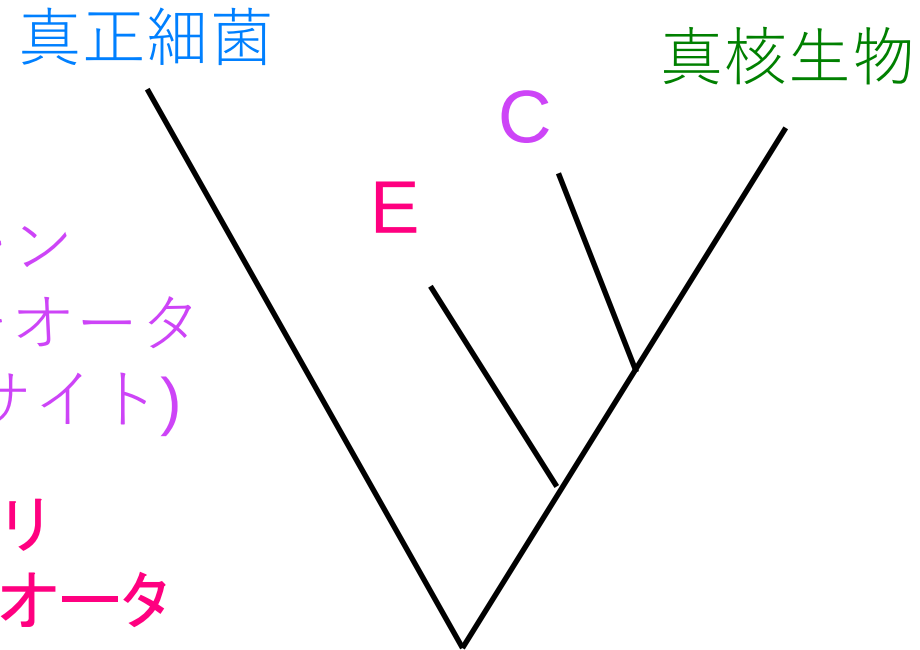
2 分岐だと近い種類はなんにも問題になる

Woeseの系統樹
(Woese et al. 1990)

Lakeの系統樹
(Rivera & Lake 1992)



3 ドメイン説

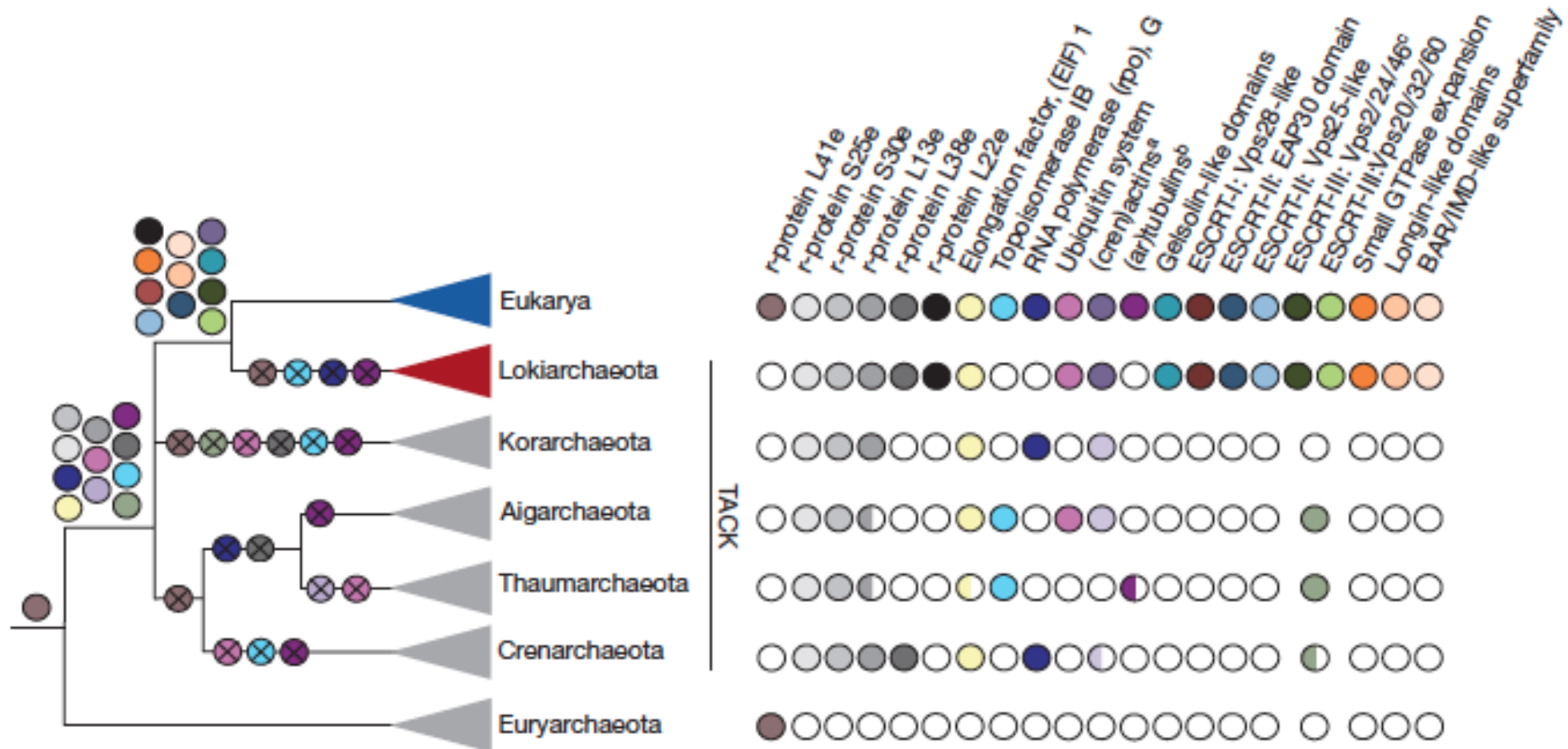


2 分岐説

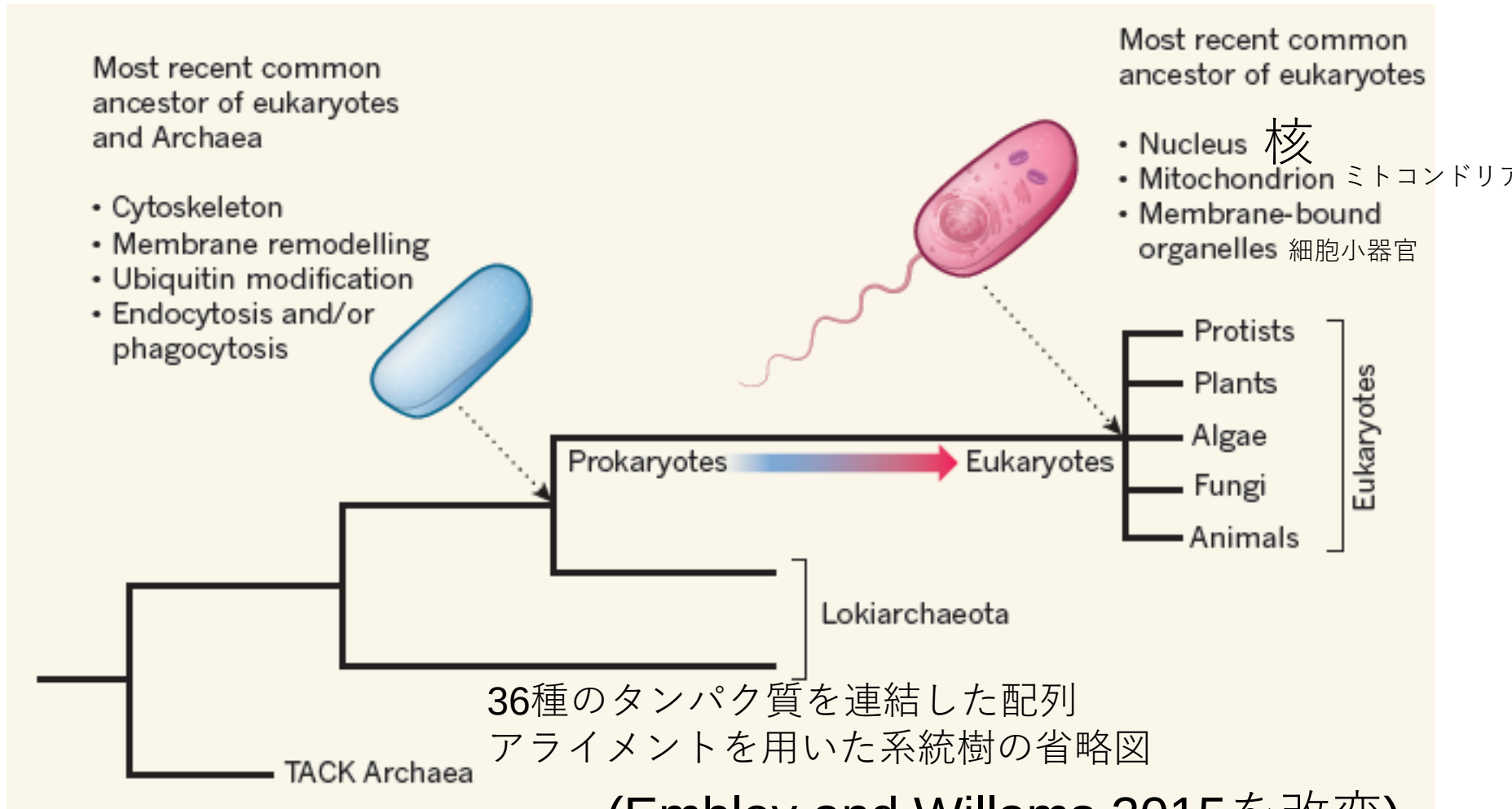
古細菌 Archaea

TACKスーパーファイルム	ユーリアーキオータ	DPANNスーパーファイルム
クレンアーキオータ	アーケオグロビ	ディアフェロトリテス
タウムアーキオータ	ハロバクテリア	パーヴアーキオータ
コルアーキオータ	メタノバクテリア	ミクルアーキオータ
アイグアーキオータ	メタノコッキ	アエニグムアーキオータ
ゲオアーキオータ	メタノミクロビア	ナノハロアーキオータ
バスィアーキオータ	メタノパイリ	ナノアーキオータ
ロキアーキオータ	サーモコッキ	ウーズアーキオータ
	サーモプラズマータ	ペースアーキオータ

ロキアーキオータは真核生物特有の遺伝子を多く持っている (Spang et al. 2015)



ロキアーキオータ(Lokiarchaeota)は 真核生物に最も近縁な原核生物である (Spang et al. 2015)



(Embley and Willams 2015を改変)

ゲノム配列解析で支持された進化 モデルと真核生物の近縁種

著者と出版年	遺伝子の数	モデル	真核生物近縁種
Ciccarelli et al. (2006)	31	三分岐	
Pisani et al. (2007)	No data	二分岐	Thermoplasma
Yutin et al. (2008)	136	三分岐	
Cox et al. (2008)	45	二分岐	Crenarchaeota 門
Foster et al. (2009)	41	二分岐	Cren. & Taum.
Kelly et al. (2011)	320	二分岐	Taumarchaeota 門
Guy and Ettema(2011)	26	二分岐	TACK 上門
Williams et al.(2012)	29	二分岐	TACK 上門
Rinke et al. (2013)	38	三分岐	
Williams et al.(2014)	29	二分岐	TACK 上門
Embley and Willams(2015)	36	二分岐	Lokiarchaeota 門

TACK上門 はThaumarchaeota門, Aigarchaeota門,
Crenarchaeota門, Korarchaeota門

全生物に保存されている遺伝子を連結した配列アライメントを用いた分子系統解析の問題点

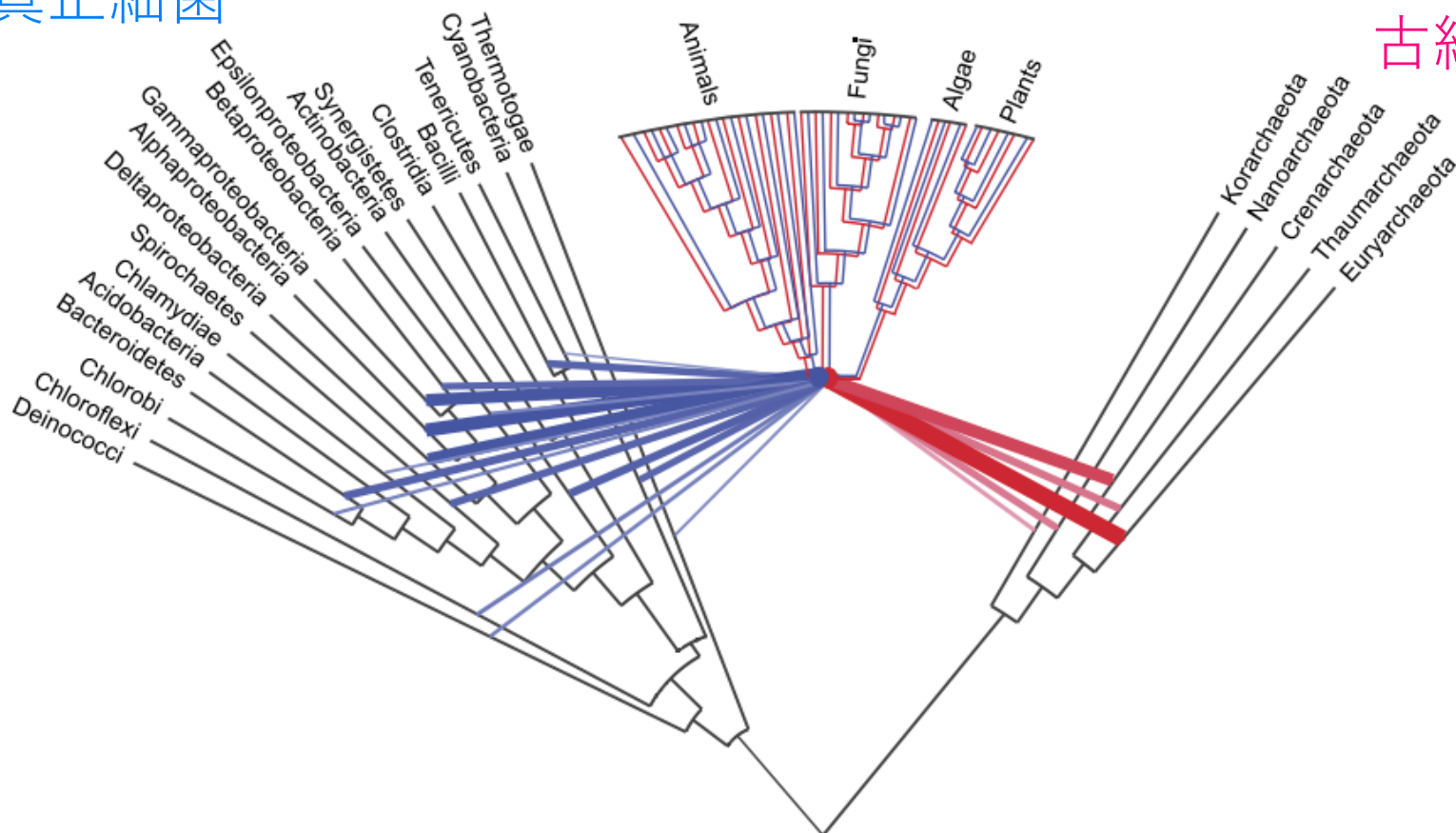
- 遺伝子水平伝播があった場合、異なる系統樹を混合してしまう
- 個々の遺伝子の評価が必要である

571遺伝子それぞれの最尤系統樹によって構築された 水平伝播のネットワーク (Thiergart et al. 2012)

真正細菌

真核生物

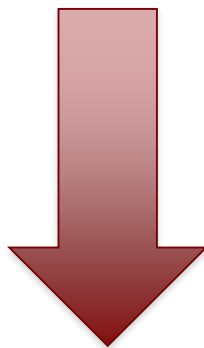
古細菌



アミノアシルtRNA合成酵素を用いた全生物の分子系統解析

ゲノムを用いた系統解析の問題点

- ・ 配列アライメントの正確さ
- ・ 遺伝子間での進化の道筋の違い
- ・ 遺伝子水平伝播



個々の遺伝子ごとにアライメントを吟味した上で
系統樹を作り、それを比較することで統合的に生
物の進化を結論付けることが必要である

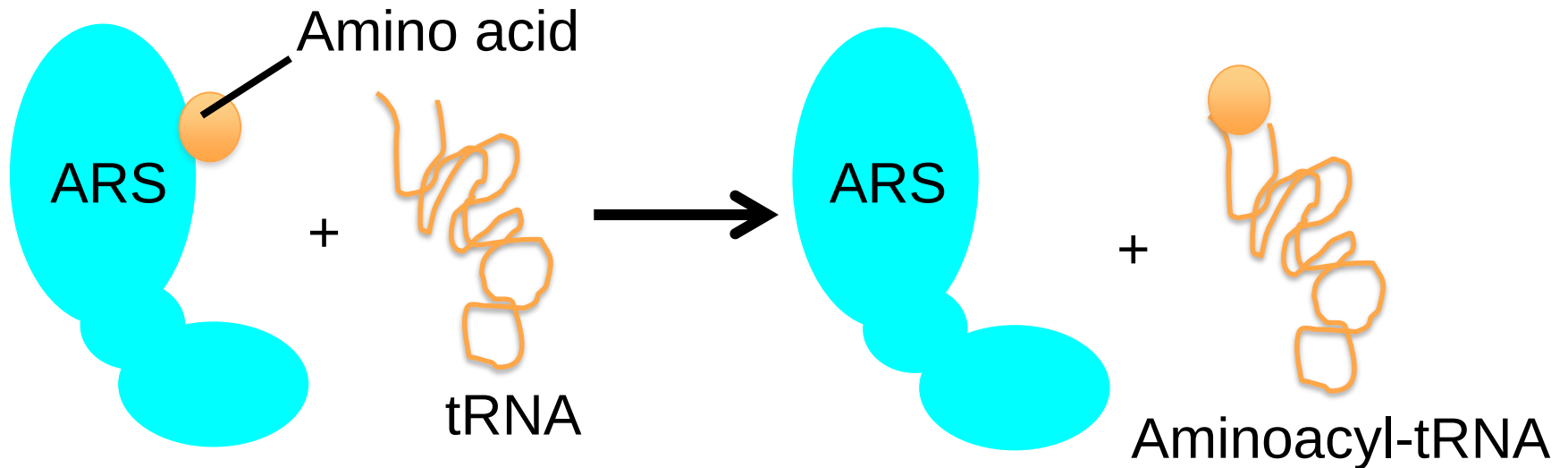
アミノアシルtRNA合成酵素 (ARS)

- 翻訳に関わるため生物にとって重要である
 - 全生物が持っている酵素であることが期待されることから分子系統解析に適している
- 全生物の系統関係を議論できる。

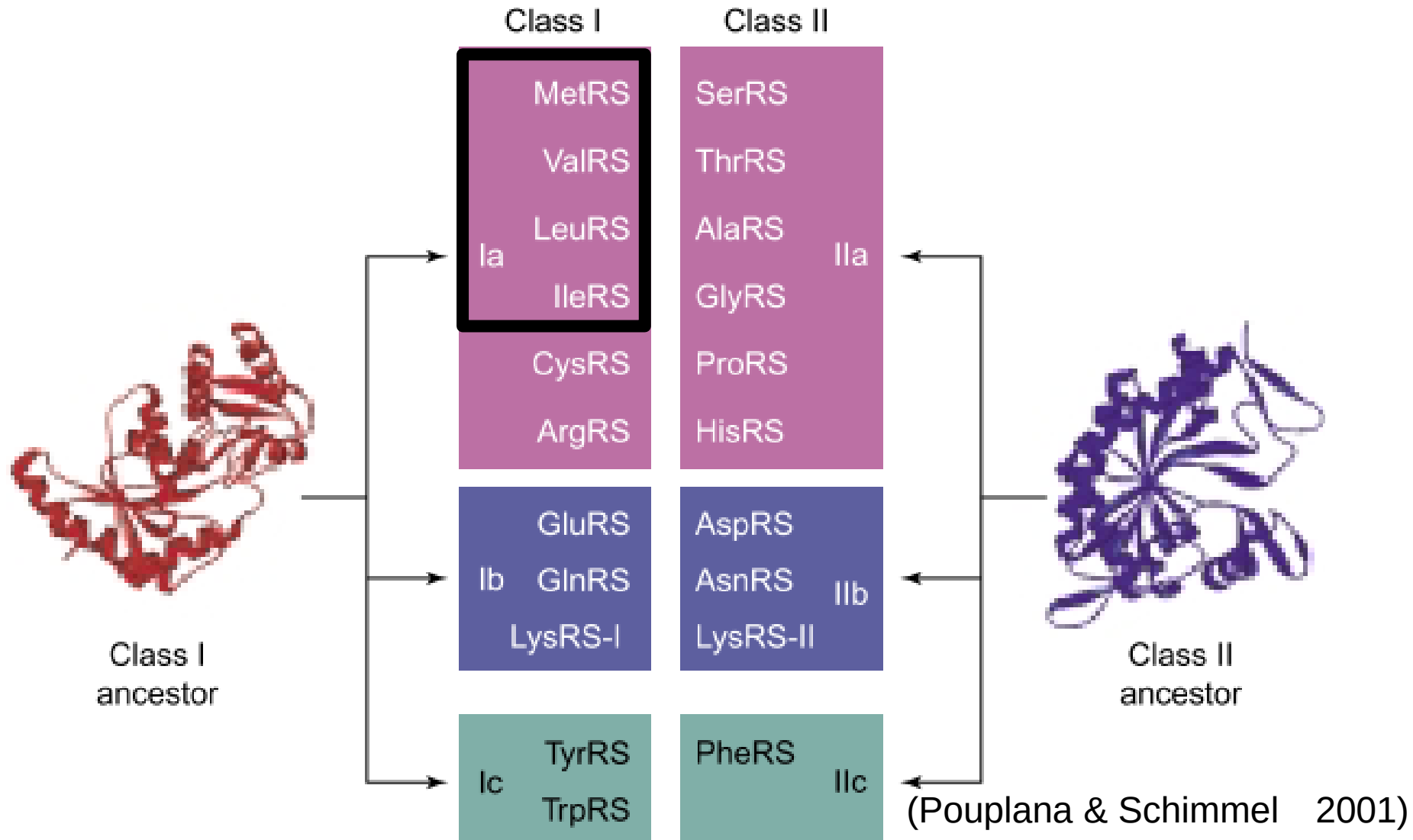
標準遺伝暗号表

UUU	Phe	UCU	Ser	UAU	Tyr	UGU	Cys
UUC		UCC		UAC		UGC	
UUA	Leu	UCA		UAA	STOP	UGA	STOP
UUG		UCG		UAG		UGG	Trp
CUU		CCU	Pro	CAU	His	CGU	Arg
CUC		CCC		CAC		CGC	
CUA		CCA		CAA	Gln	CGA	
CUG		CCG		CAG		CGG	
AUU	Ile	ACU	Thr	AAU	Asn	AGU	Ser
AUC		ACC		AAC		AGC	
AUA		ACA		AAA	Lys	AGA	Arg
AUG	Met	ACG		AAG		AGG	
GUU	Val	GCU	Ala	GAU	Asp	GGU	Gly
GUC		GCC		GAC		GGC	
GUA		GCA		GAA	Glu	GGA	
GUG		GCG		GAG		GGG	

Aminoacyl-tRNA synthetase (ARS)

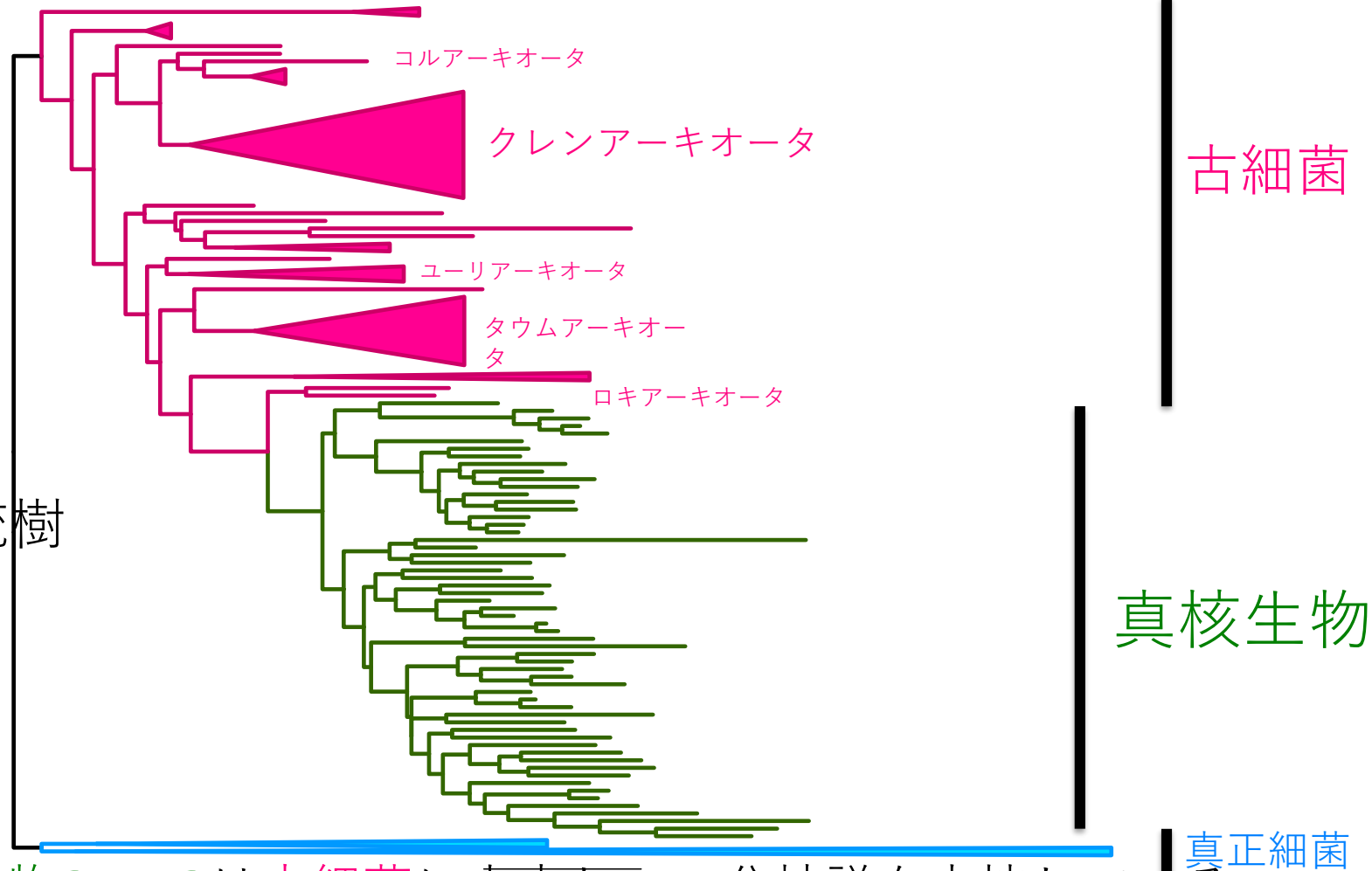


アミノアシルtRNA合成酵素(ARS)



真核生物が単系統の場合

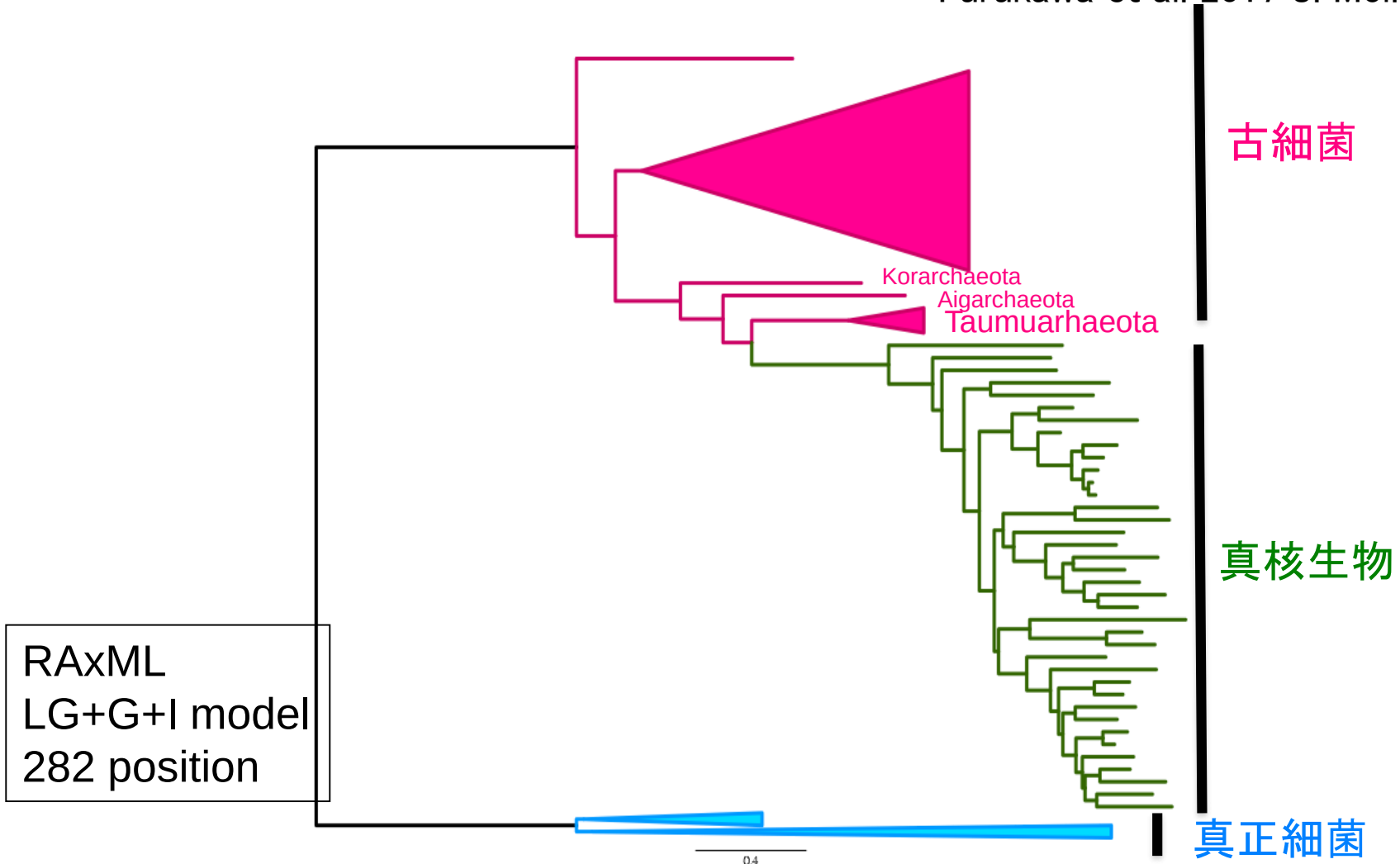
Furukawa et al. 2017 J. Mol. Evol.



- 真核生物SerRSは古細菌に由来し、二分岐説を支持している。
- 真核生物SerRSに最も近縁な古細菌はロキアーキオータSerRSであった。

GluRSの系統樹

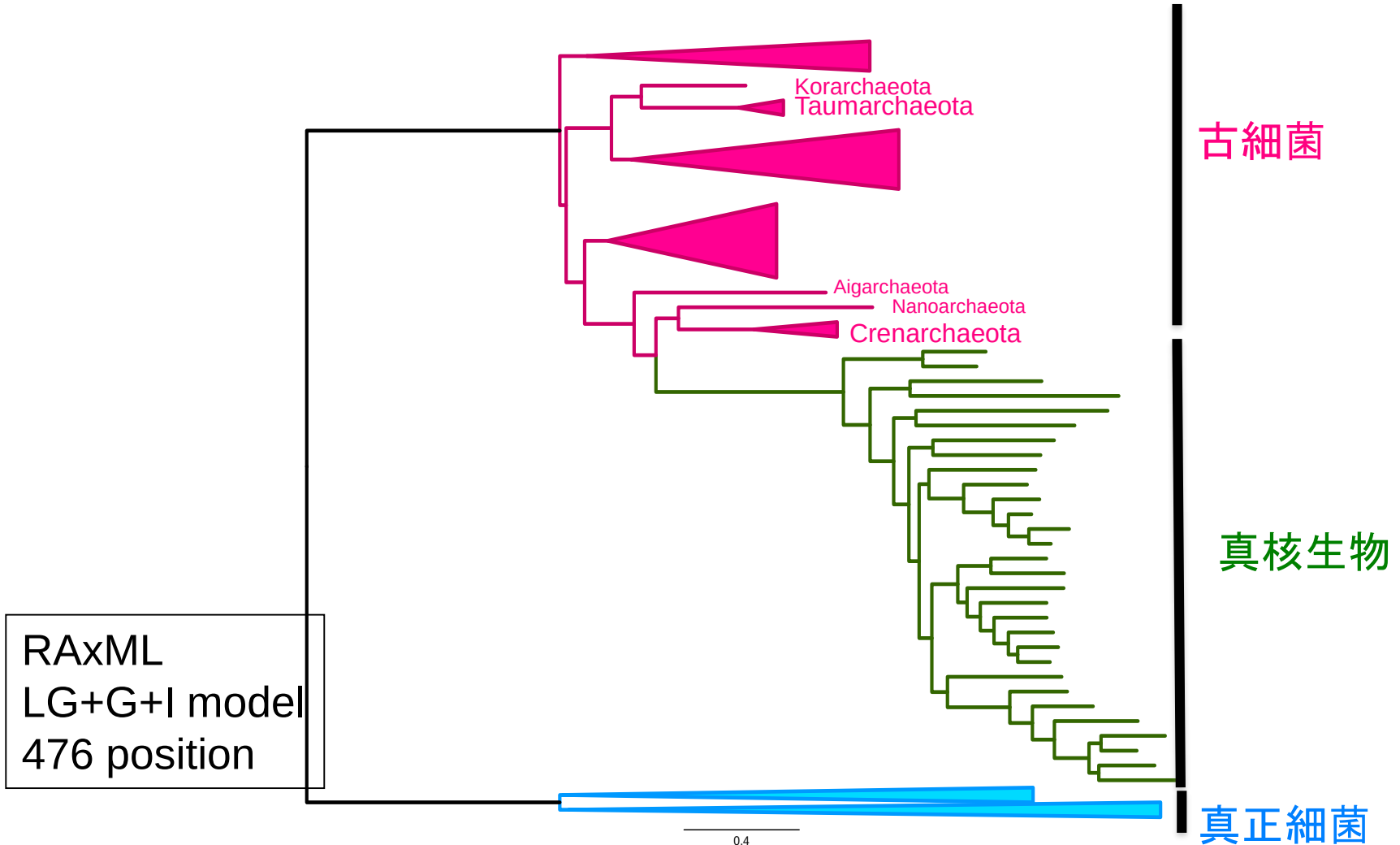
Furukawa et al. 2017 J. Mol. Evol.



- Eukaryotes have branched from Archaeobacteria.
- Eukaryotes are most closely related to Taumuarchaeota.

LeuRSの系統樹

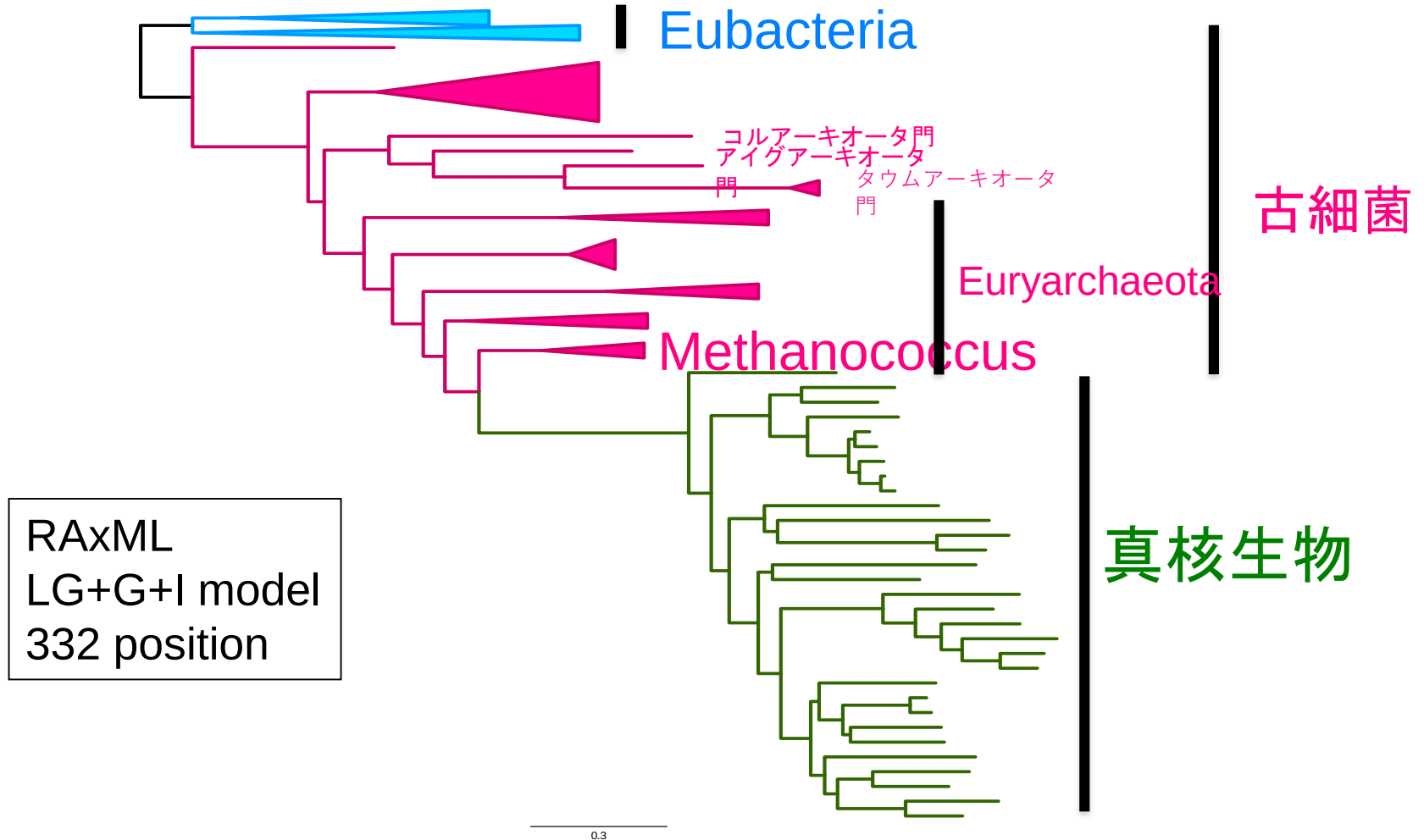
Furukawa et al. 2017 J. Mol. Evol.



- Eukaryotes have branched from Archaeobacteria.
- Eukaryotes are most closely related to Crenarchaeota.

GlyRSの系統樹

Furukawa et al. 2017 J. Mol. Evol.



- Eukaryotes have branched from Archaeobacteria.
- Eukaryotes are most closely related to Methanococcus.

真核生物が単系統の場合

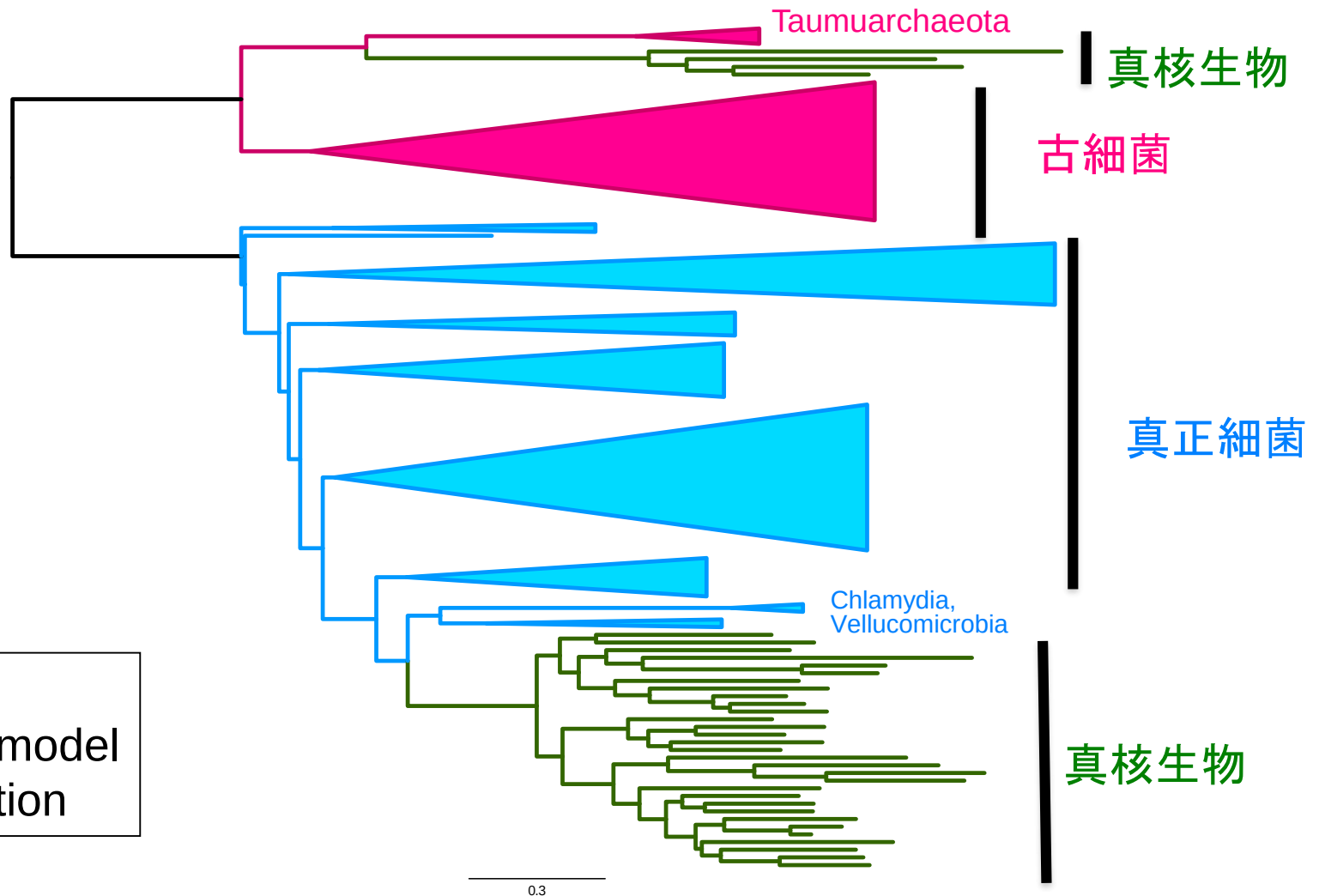
Furukawa et al. 2017 J. Mol. Evol.

7つの真核生物細胞質ARSの古細菌祖先(二分岐説支持)

	真核生物と近縁な分類群	推定される古細菌祖先
SerRS	ロキアーキオータ	TACKスーパーファイルム
GlyRS	ハロバクテリア	ユーリアーキオータ
GluRS	ミクルアーキオータ (タウムアーキオータ)	DPANNスーパーファイルム (TACKスーパーファイルム)
LeuRS	ウーズアーキオータ (クレン、アイグ、ナノ、パーヴ、アエ ニグム)	DPANNスーパーファイルム (TACKスーパーファイルム)
TrpRS	パーヴアーキオータ (TACKスーパーファイルム、DPANN スーパーファイルム)	DPANNスーパーファイルム (TACKスーパーファイルム)
PheRS-α	ハロバクテリア パーヴアーキオータ ウーズアーキオータ	ユーリアーキオータ DPANNスーパーファイルム
PheRS-β	TACKスーパーファイルム ユーリアーキオータ	TACKスーパーファイルム ユーリアーキオータ

TACKスーパーファイルム、ユーリアーキオータ、DPANNスーパーファイルムのいずれもが祖先と推定された。つまり、真核生物ARSは複数の古細菌ARSに由来した。

AlaRSの系統樹



- Eukaryotes have branched from both Archaeobacteria and Eubacteria.

真核生物が単系統の場合

Furukawa et al. 2017 J. Mol. Evol.

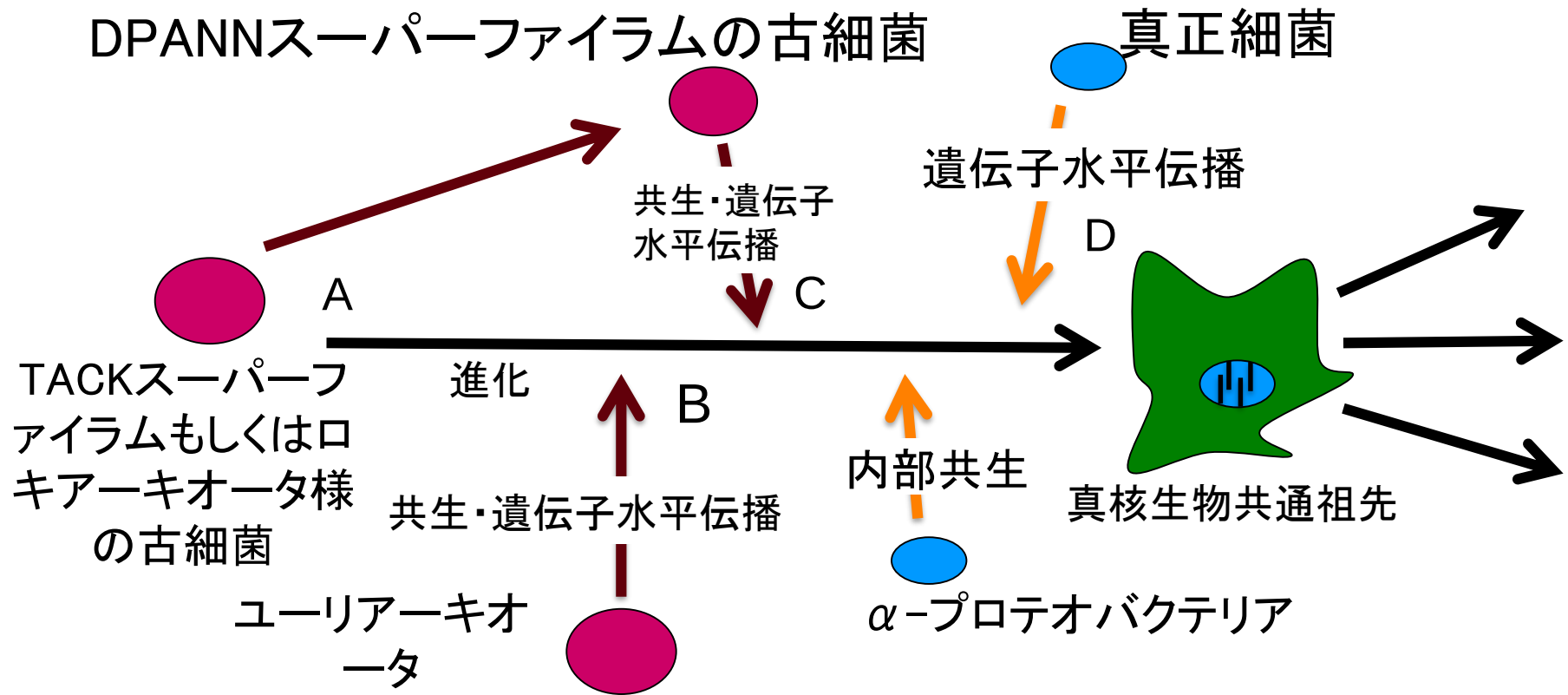
5つの真核生物細胞質ARSの真正細菌祖先(二分岐説支持)

	真核生物の由来	真核生物と近縁な分類群
		δプロテオバクテリア
ValRS	真正細菌由来	(クリシオジェネンテス、プロテオバクテリア)
LysRS	真正細菌由来	アクイフェックス
ThrRS	真正細菌由来	δプロテオバクテリア, ジェマティモナス, ポリバクテリア、(クリシオジェネンテス)
IleRS	古細菌由来の真正細菌由来	レンチスファエラ (クラミジア、フィブロボクター、スピロヘータ)
AspRS	古細菌由来の真正細菌由来	真正細菌

5つの真核生物ARSはミトコンドリアの祖先であると考えられているαプロテオバクテリアと関係のない種に由来した。

オルガネラの祖先とは関係ない真正細菌からの複数の遺伝子水平伝播が真核生物の誕生に関与していることを示している。

ARSの系統樹からみた真核生物の成立過程



A: SerRS, (GluRS), (LeuRS), (TrpRS), (PheRS-β), (ProRS), Pittis and Gabaldón

B: GlyRS, CysRS, (PheRS-α), (PheRS-β), Thirgart et al.

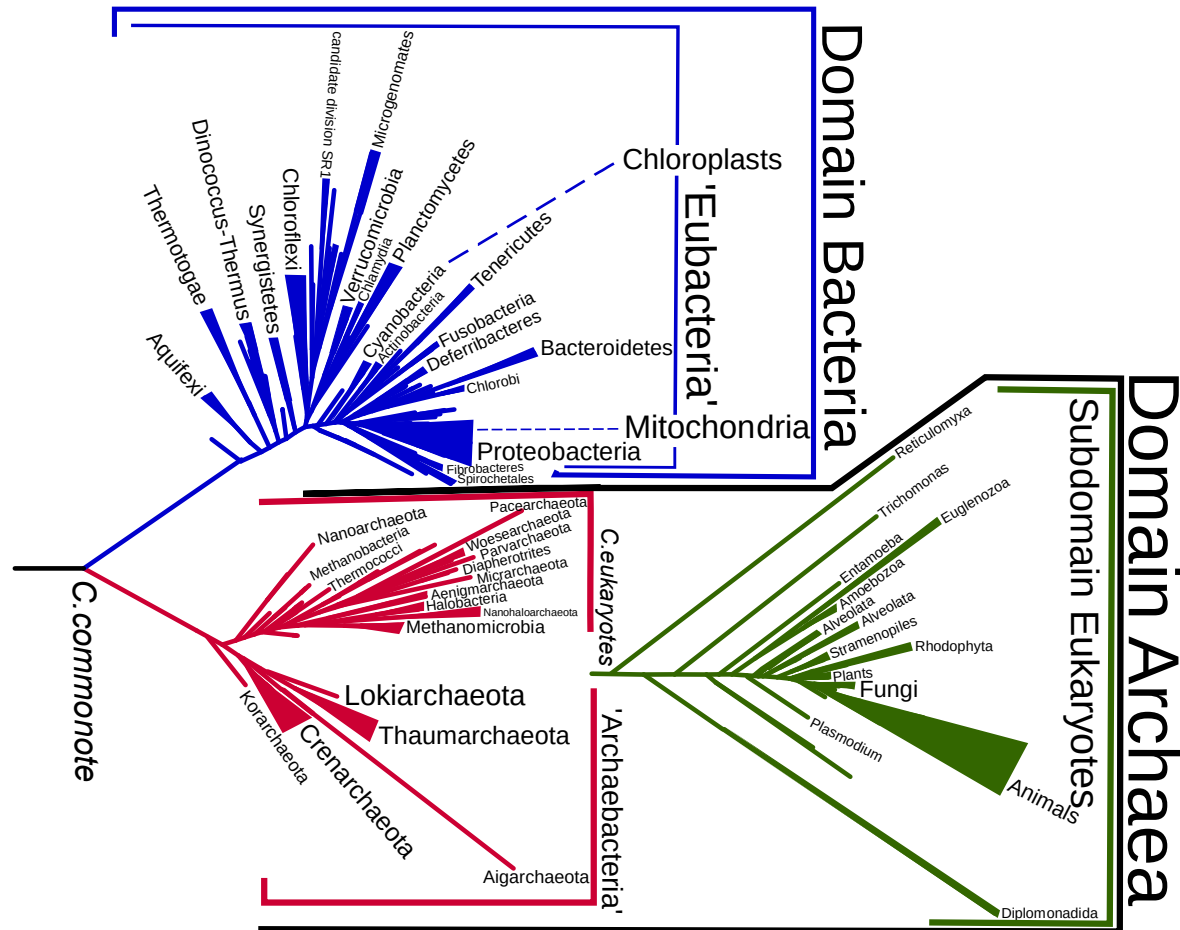
C: GluRS, LeuRS, TrpRS, TyrRS, AsnRS, ProRS, (AlaRS), (PheRS-α)

D: ValRS, LysRS, ThrRS, IleRS, AspRS, AlaRS, MetRS, ArgRS

Yokobori, S. 2019 Springer

ARSに基づく新しい系統樹

Furukawa et al. 2017 J. Mol. Evol.



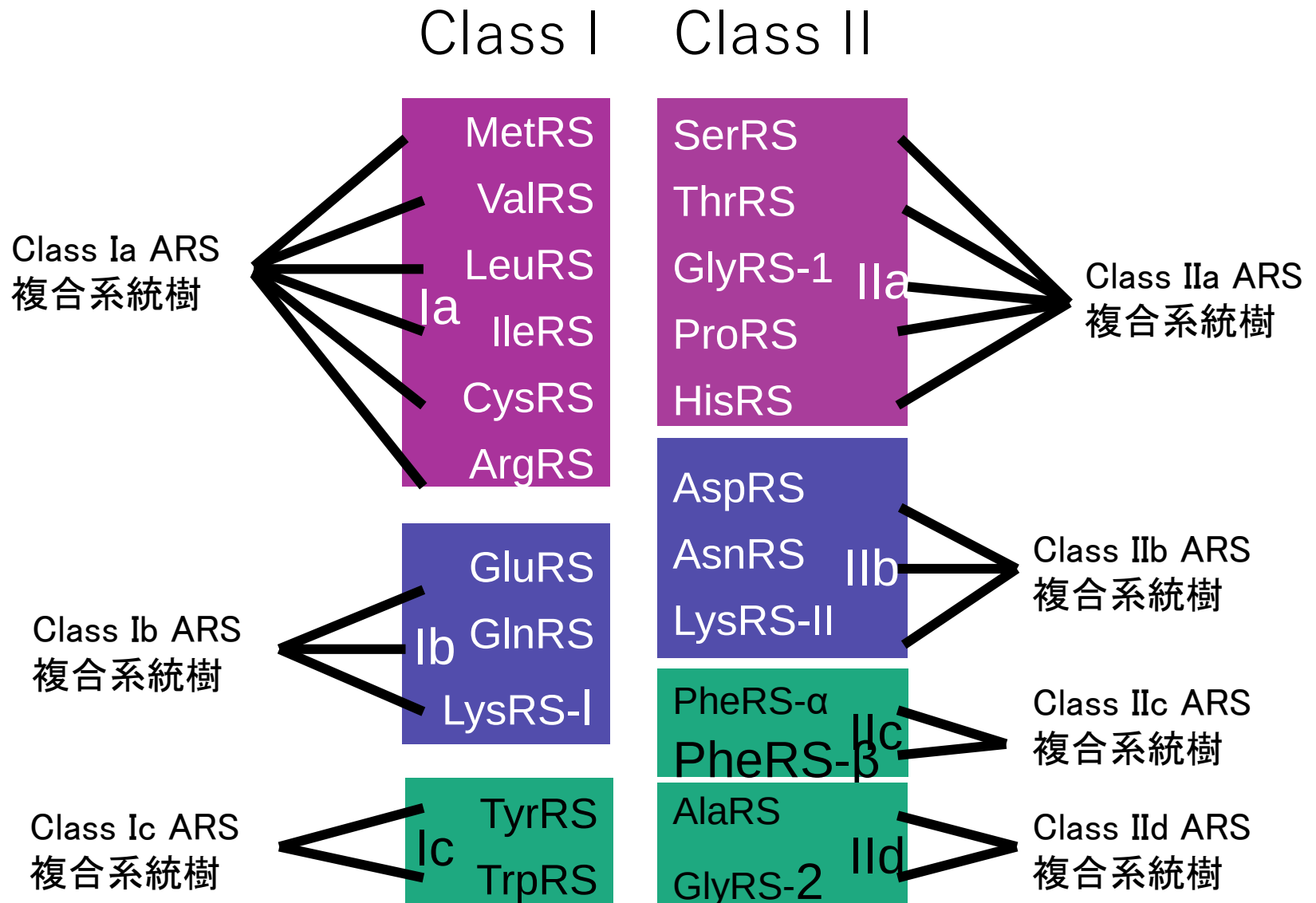
新しいドメイン

Furukawa et al 2017		Woese et al. (1990)
Domain	Subdomain	Domain
Bacteria	Eubacteria	Bacteria
Archaea	Archaeobacteria	Archaea
	Eukaryotes	Eucarya

Conclusion

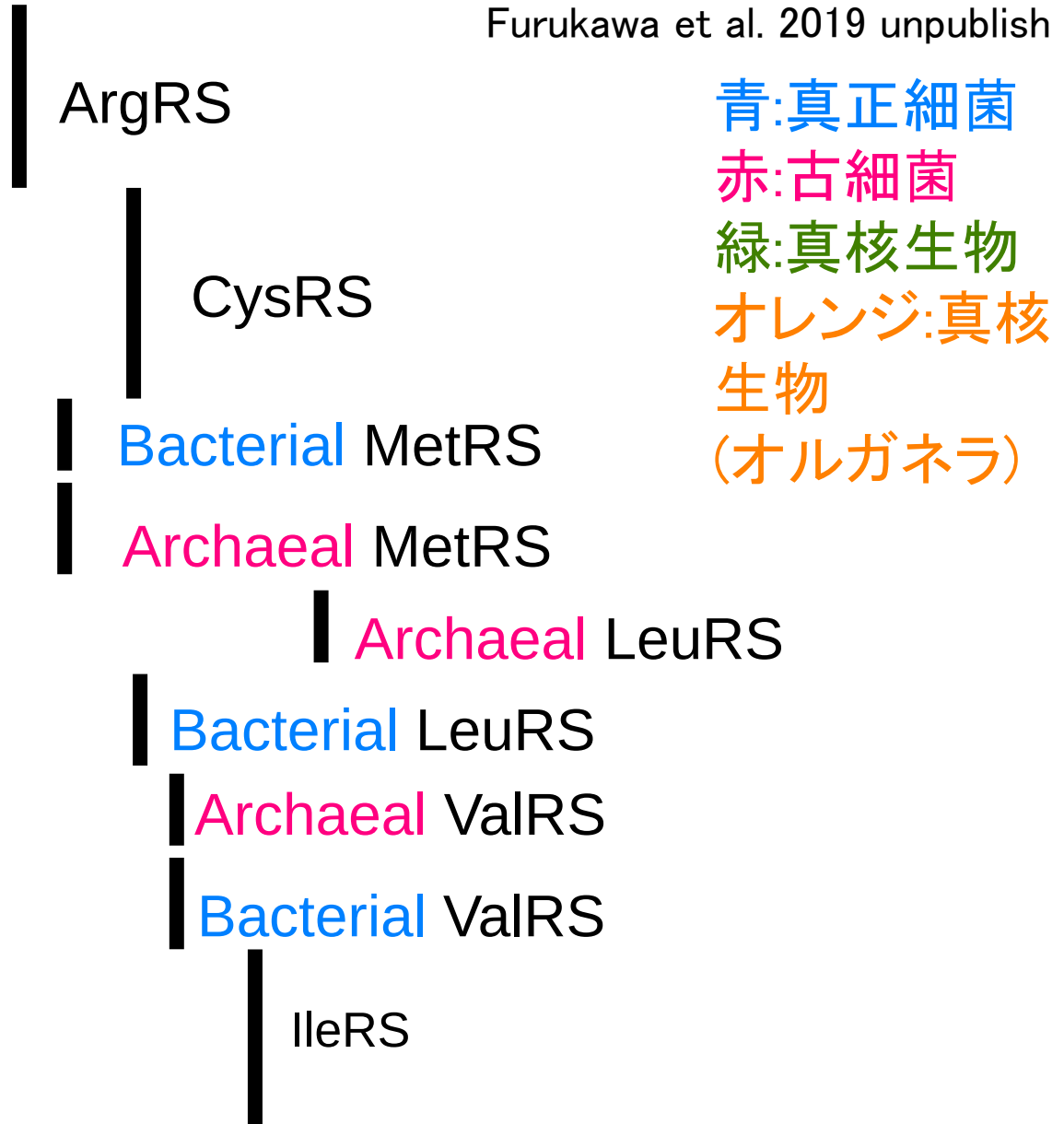
- ・ 真核生物はドメインアーキアのサブドメイン
- ・ 古細菌はドメインアーキアのサブドメイン
- ・ 真正細菌はドメインバクテリアのサブドメイン
- ・ 真核生物はTACK上門にユーリアキオータや真正細菌の遺伝子水平伝播で成立した。
。
- ・ それにミトコンドリア、葉緑体が共生した。

アミノアシルtRNA合成酵素の分類



Class Ia ARS (ArgRS, CysRS, MetRS, LeuRS, ValRS, IleRS)の複合系統樹

Furukawa et al. 2019 unpublish



Class Ib ARS (LysRS-class I, GluRS, GlnRS)

の複合系統樹

Furukawa et al. 2019 unpublish

青:真正細菌

赤:古細菌

緑:真核生物

オレンジ:真核
生物

(オルガネラ)

LysRS-class I

GluRS

- ・古細菌はLysRS-class Iのみを持ち、真正細菌はLysRS-class IIのみを持つため、LysRSでは*C. commonote*の位置を決めることができない。

- ・GluRSの根の位置は真正細菌と古細菌の間であった。

GlnRS

- ・GlnRSは真核生物GluRSの遺伝子重複により誕生した。すなわち、GlnRSは*C. commonote*が真正細菌と古細菌に分岐してからずっと後に誕生したことから、*C. commonote*はGlnRSを使用していなかったことを示す。

Class IIa ARS(HisRS, GlyRS-1 ThrRS, ProRS, SerRS) の複合系統樹

HisRS

GlyRS-1

ThrRS

ProRS

SerRS

・古細菌と少しの真正細菌はGlyRS-1を持ち、ほとんどの真正細菌がGlyRS-2を持つため、GlyRSでは*C. commonote*の位置を決めることができない。

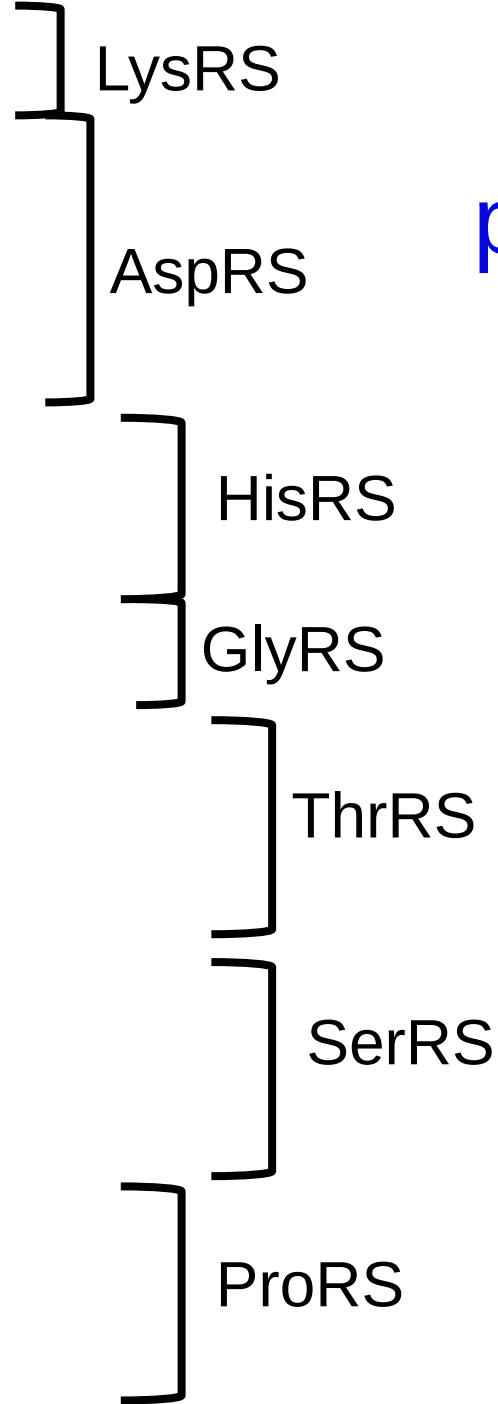
・ThrRSとProRSとSerRSのそれぞれの根の位置は真正細菌と古細菌の間であった。

・アミノ酸の類似性やタンパク質の構造から、ThrRSとSerRSが近縁であると考えられていたが、ProRSとSerRSがより近縁であった。このことからThrRSとSerRSが分岐した後にProRSが誕生したと推定され、Proがアミノ酸レパートリーに後で入って来たと考えられる。

Furukawa et al. 2019 unpublsh

青:真正細菌
赤:古細菌

Class IIab ARS phylogenetic tree



Class IIa ARSs were
rooted by class IIb ARS
(LysRS and AspRS)

結論

- アミノアシルtRNA合成酵素が順に分岐してきた。