

真核生物はストロマトライト微生物マットで進化した  
好気生物のエデンの園=マイクロガイアの成立

戒崎俊一（理化学研究所）

## 1. 原型真核生物（LCEA）の性質

真核生物は、真正細菌、古細菌などの原核生物とは全く違う体制と代謝システムを持っている。多くの真核生物の全ゲノム解析結果の比較によりその性質が明らかにされつつある。このミトコンドリアと葉緑体の獲得の直前の生物をここでは仮に原型真核生物 (Last Common Eukaryotic Ancestor: LCEA) と定義する。真核生物は、共生によるミトコンドリアと葉緑体の獲得と爆発的適応放散以前に、以下の特性をすでに持っていたと想像されている。

### 1) 核膜で包まれた核

1-1) DNA はまとめられてクロマチン構造をとる。そこではヒストンたんぱくが重要な役割を果たしている (Postberg et al. 2010)。

1-2) 染色体を形成し有糸分裂をする。チューブリンをレール繊維とし、キネシンをモーターとする系が能動輸送を受け持つ (Erickson 2007; Wickstead, Gull, and Richards 2010)。

1-3) 減数分裂をし、性を持つ (Ramesh et al. 2005)。

### 2) 食胞機能

2-1) ステロイドを含んだ柔軟（融合・分離が可能な）な生体膜を持つ (Koumandou et al 2007)。

2-2) アクチン・ミオシン系による細胞質の能動運動、輸送が可能である (Erickson 2007; Odronitz and Kollmar 2007)。

この二つの性質は、以下に議論するようにストロマトライトの光合成微生物マットの中にできた酸素オアシスの高酸素濃度環境に適応する過程で獲得したと考えられる。

## 2. 光合成微生物マット：エデンの園=マイクロガイアの成立

光合成機能をもったシアノバクテリアを中心とする微生物共生群集が、ストロマトライトを作ったとされている。ストロマトライトは方解石・霰石を中心とした炭酸カルシウムの岩体で、光合成細菌の生物鉱化作用によって作られたと考えられている。実際、岩石中に含まれる炭素の  $^{13}\text{C}$  比が小さいので生物の関与が示唆される (House et. al 2000)。de Duve 2007 が、真核生物の起源がストロマ

トライトにある可能性を指摘している。

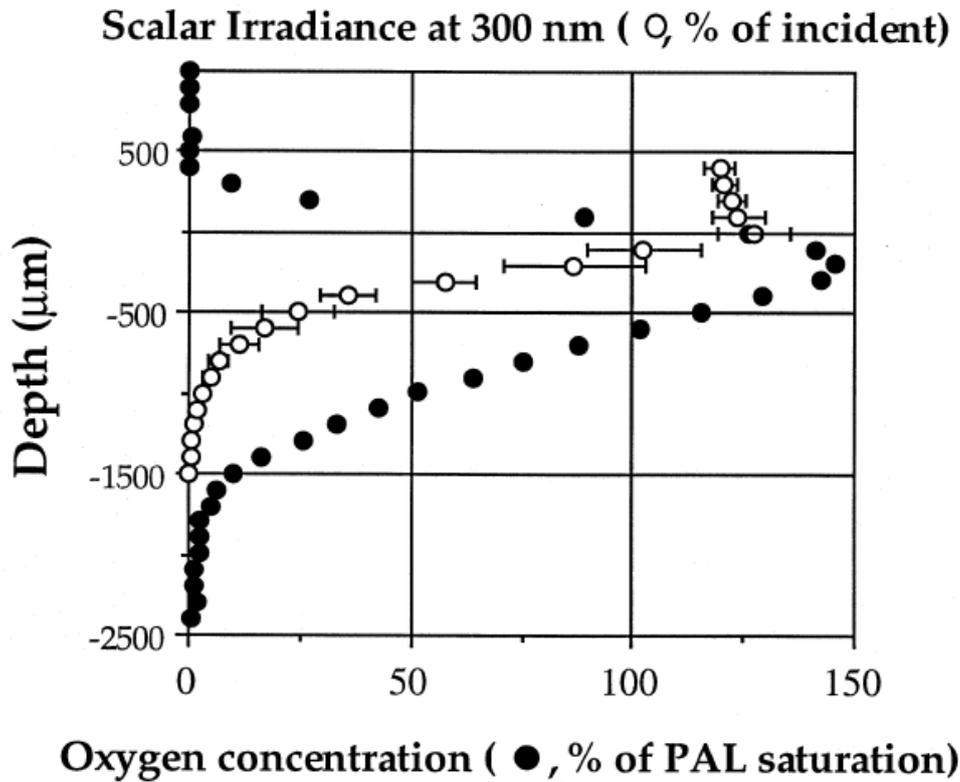


Figure 1. 堆積物表面（1 mm以下）に形成された酸素オアシス。嫌気的な海水と大気に囲まれた環境の中でも、シアノバクテリアの光合成による酸素放出のために、堆積層のごく表面に1 mm程度の厚さの酸素に富む層が出現する。1 ミクロン以下の個体微粒子に富む、堆積層は有害な紫外線を防ぎ、光合成に有用な可視光だけを透過するフィルターの役割をする。真核生物は、このような環境の中で進化を遂げたのではないか。From Garcia-Pichel 1998, *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 28: 321–347.

微生物マットは、岩石もしくは砂の層の表面直下（0.1-0.5 ミリメートル）に形成される。そこでは、可視光は細かな岩石粒に散乱されつつも透過してくるので、それを使って岩石の隙間や砂の間隙に住むシアノバクテリアが光合成を行う。このような場所は、1) 細かな砂粒による散乱のため可視光に対して紫外線が少ないこと、2) 湿度が保たれやすいこと、3) 外界ほどは急激な温度変化がないことなどの点で微生物にとって住みやすい環境にあるので、微生物の集合体ができやすい。しかし、岩石や砂の存在のため流体（海水）の流れが制限されるため、光合成の原料である二酸化炭素濃度が減少し、その生産物である酸素濃度が上昇する（Figure 1）。このため現在の“ガイア的”大気環境を先取

りした好気性生物のエデンの園＝“マイクロガイア”が、地球全体に先立ってストロマトライトの光合成微生物マット内に成立した。この中で後の世の好気世界の覇者である真核生物の原型生物が徐々に進化を遂げたと考えられる。

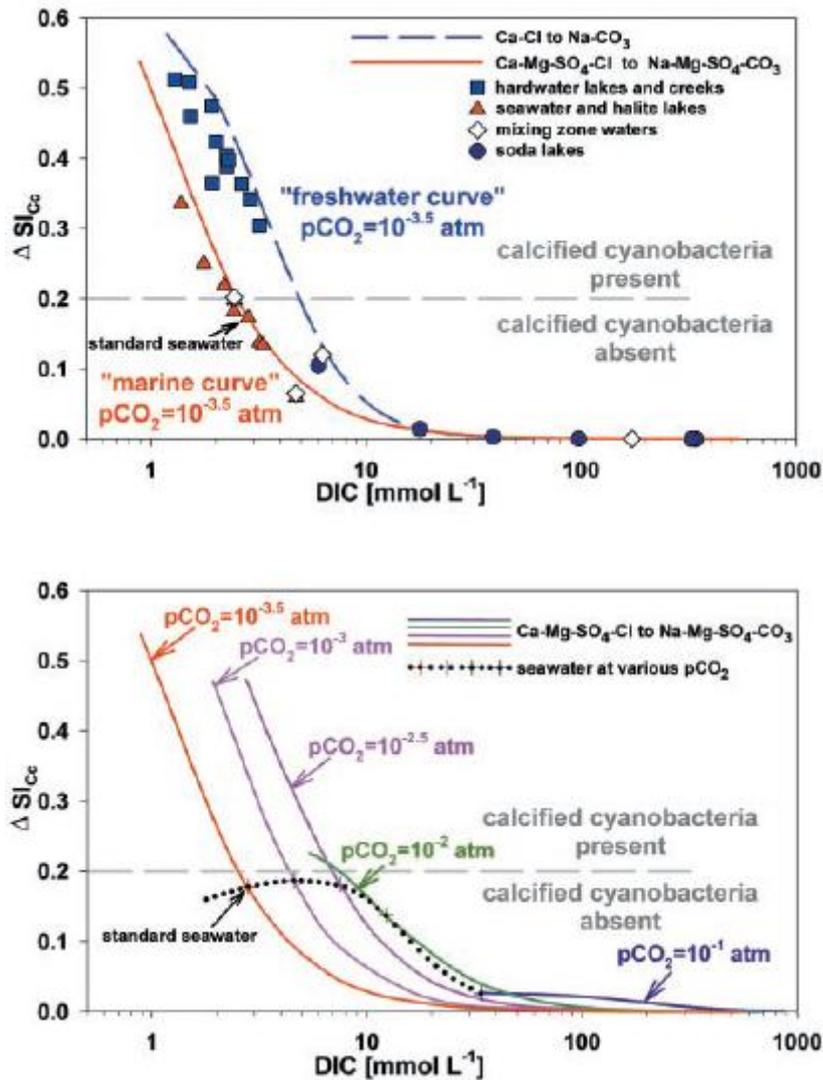


Figure 2. バイオフィルム中のシアノバクテリアは、二酸化炭素の欠乏に直面する。そこで、炭酸カルシウムを積極的に析出させることによって、光合成用の二酸化炭素を獲得する。From Arp, G., Reimer, A. and Reitner, J., 2001, Science, 292, 1701.

### 3. 三つの知恵の実：炭酸カルシウムとヒストンとステロイドと

#### 3.1. 二酸化炭素濃度降下への適応：二酸化炭素濃縮機構と生物鉱化

二酸化炭素の減少に適応して、シアノバクテリアでは、より豊富な重炭酸イオン (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) を集めて二酸化炭素にする二酸化炭素濃縮機能が発達した (Jansson

and Northen, 2010)。このとき、重炭酸イオンと一緒に取り込んだマイナス電荷を中和するために、水酸イオン (OH<sup>-</sup>) を放出する必要がある。これが、周りの海水の PH を上げて、その析出を助長する (figure 2; Arp et al 2001)。これが炭酸カルシウム生物鉱化の起源であろう。このようにしてできた微小鉱物は、可視光は通して紫外線を散乱するフィルターとして二次的に用いられるようになった。この生物鉱化作用を用いる紫外線カットフィルターの原理は、現生の海洋での優先プランクトン種である円石藻 (方解石) や珪藻 (珪酸) にまで継承されて利用されている可能性がある。

### 3.2. 酸素濃度上昇への適応：ヒストンとステロイドの獲得

微生物マットに住む生物全体が、酸素濃度の上昇に適応することを迫られる。実際、現生の微生物マット (干潟など) を測定すると、表面直下に酸素濃度が 20% を超える酸素オアシスが出現する (Garcia-Pichel 1998)。酸素は当時の生物にとって毒であった。さらに、微生物マットでは、弱められたと言え有害な紫外線が存在し、さらに宇宙線も透過してくる。これらの電離放射線は、酸素を電離してその毒を数層倍強めることが分かっている。

まず、酸素と電離放射線で作られる活性酸素が DNA を守るためにヒストンを獲得したと考えられる。この核たんぱくは、DNA と結合して安定化させる。酸素オアシスの拡大とともに、この方向に進化が加速され、クロマチン構造を作って DNA を深くたたみこみ、コンパクトにまとめて体積を減らすことが可能になった。この結果、単位体積当たり一定の割合で発生する活性酸素の害を大幅に減らすことに成功したと考えられる。さらには核膜で覆って周りからの活性酸素の侵入を防止することにした。これらの新機軸、および DNA 修復機構により、真核生物は原核生物に比べて 100 倍以上の DNA を維持することが可能になったと考えられる。

DNA パッキングの進化に応じて、遺伝子の複製、転写、翻訳などの分子生物学のセントラルドグマ機構、チューブリンを中心とした有糸分裂機構が連鎖的に発達したと考えられる (Cavalier-Smith 2002)。原核細胞において細胞分裂で使われていた FtsZ が遺伝子複製で進化してチューブリンタンパクとなり、有糸分裂で使われるようになった (Erickson 2007)。

次に、高酸素濃度環境に適応してステロールを獲得した。ステロール化合物はその生合成に 10 個以上の酸素分子が必要 (コレステロールで 11 個、エルゴステロールで 12 個、ファイトステロールで 11 個) なことでもわかるように、嫌気的環境では合成されにくい。一方、ステロール化合物は、細胞の中で、活性酸素の除去、酸素の細胞膜透過制御、酸素センサーの機能を持っていることが分かってきた (Gaeta and Brown 2009)。LCEA はこれらの機能を持つステロ

ール化合物の合成能力を獲得して、酸素毒に対する耐性を獲得していたに違いない。

一方、ステロール化合物を含む細胞膜は、大きな柔軟性を持ち膜の融合や分離が可能とする (Pichler and Riezman 2004; Salaun, James, and Chamberlain 2004)。この機能を二次的に使い、真核生物に特異な原形質流動による能動運動、細胞内輸送システムが発達したと考えられる。また、原核生物の形状維持の機能を持っていた **MreB** タンパクが遺伝子複製によって進化してアクチンになり、能動運動の駆動を担当するようになった (Erickson 2007)。

#### 4. 共生の始まり：エデンの園の喪失

ストロマトライトの微生物マットの酸素オアシスは、好気性生物が共生する現在の地球の生物圏であるガイアの先駆形態“マイクロガイア”であった。その中で **LCEA** は、ゆっくりと進化し、酸素の毒から **DNA** を守るための核をもち、さらにステロイドを含む柔軟な生体膜システムを持って食胞能力を獲得していた。その運動能力を生かして、生物マット内の細菌そのもの、もしくはその死体や分泌物を食料として生きる肉食従属栄養細菌であったと想像される。また、微生物マットは、紫外線強度、酸素濃度、二酸化炭素濃度、有機化合物濃度の勾配が極めて大きい。これは運動能力を持った **LCEA** の生存に有利に働いたと考えられる。また、狭い空間に多くの微生物種が共存する微生物バイオマットの中では、遺伝子の水平伝播の確率は高かったに違いない。これが真核生物のゲノムのキメラ性 (Cavariier-Smith 2002; Cavariier-Smith 2006; de Duve 2007) の起源かもしれない。

一方、時間の経過とともに微生物マットの外でも部分的には酸素濃度が上昇し、好気性生物が何とか生きて行ける環境が得られるようになった。たまたまバイオマットの外に放り出された微生物群集の中で、より厳しい微生物マット外の環境で生き抜くために、原型真核生物を宿主とした細胞内共生が始まったと考えられる。これらは、微生物マット内で長期に共存・共生してきたので、生物学的な親和性をもともと備えていた可能性がある。この共生体が、微生物マット外のさまざまな環境に適応放散して真核生物が成立した。

#### 参考文献

- Cavariier-Smith, T. 2002, The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification, *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 52, 7-76.
- Cavariier-Smith, T. 2006, Cell evolution and the Earth History: Satsis and revolution. *Phil Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 361, 969-1006

- de Duve, C. 2007, Nature Reviews, Genetics, 8, 395.
- Erickson 2007, Evolution of the cytoskeleton, BioEssays, 29.7 669
- Gaella A.M. and Brown J.B. 2009 Free Radical Biology and Medicine, 47,880-889.
- Garcia-Pichel, 1998 *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* **28**: 321–347.
- House C. H. et al. 2000, Carbon isotopic composition of individual Precambrian microfossils, Geology 28, 707-710.
- Jansson, C. and Northen, T., 2010, Calcifying cyanobacteria - the potential of biomineralization for carbon capture and storage, CURRENT OPINION IN BIOTECHNOLOGY, 21, 3, 365-371.
- Koumandou V. L. 2007, Control systems for membrane fusion in the ancestral eukaryote; evolution of tethering complexes and SM proteins, BMC Evolutionary Biology, 7, 29.
- Odrionitz F. and Kollmar M. 2007, Drawing the tree of eukaryotic life based on the analysis of 2,269 manually annotated myosins from 328 species, Genome Biology 2007, 8, 196.
- Pichler and Riezman 2004, Where sterols are required for endocytosis, Biochimica et Biophysica Acta 1666, 51-61.
- Postberg, J. et al. 2010 The evolutionary history of H3 suggests a deep eukaryotic root of chromatin modifying mechanism, BMC Evolutionary Biology, 10, 259.
- Ramesh et al. 2005, A phylogenomic inventory of meiotic genes: Evidence for sex in *Giardia* and an early Eukaryotic origin of meiosis, Current Biology, 15, 185-191.
- Salaun C., James, D.J., and Chamberlain, L.H., Lipid Rafts and Regulation of Exocytosis, Traffic, 2004, 5, 255-264.
- Wickstead, B., Gull, K., and Richards, T.A. Patterns of kinesin evolution reveal a complex ancestral eukaryote with a multifunctional, cytoskeleton BMC Evolutionary Biology 2010, 10, 110.