

真核生物の進化

福岡女子大学国際文理学部環境科学科 教授 瀧下清貴

我々ヒトを含めた真核生物の細胞は、原核生物であるバクテリアやアーキアの細胞とは異なり、細胞核やミトコンドリア等の細胞内小器官(オルガネラ)を持つ(図1)。真核生物はどのようにして誕生し、どのように進化、多様化してきたのか?未だに多くの謎が残されているものの、少しずつその進化過程が明らかにされつつある。

地球上の全生物の共通祖先が、まずバクテリアとアーキアに進化し、その後アーキアかアーキアに近縁な生物から真核生物「の本体」が誕生したと考えられている(図2)。特に近年、深海底泥のメタゲノム解析から、これまでDSAG (Deep-Sea Archaeal Group) とよばれてきたアーキア群(ロキアーキオータ)のゲノム配列が解読され、真核生物との近縁性が指摘されている(Spang et al. 2015)。一方、バクテリアも真核生物の進化に重要な役割を果たした。たとえば、真核生物進化の初期段階に細胞内共生により獲得されたミトコンドリアは好気性のアルファプロテオバクテリアを起源としている。真核生物はアーキアとバクテリアのキメラ生物(融合生物)であることは間違いないが、これら2タイプの原核生物がどのように相互作用して真核生物の誕生に至ったのかということについては、いくつかの仮説が提唱されている(図3)、決定的なことは分かっていない。

真核生物が誕生した時期に関しても諸説ある。ある生物が過去に存在した証拠として、化石による証拠(生物化石)と化学物質の痕跡による証拠(分子化石)の2種類がある。真核生物の場合、19億年前の縞状鉄鉱床から発見された数mmから数cmのらせん形をした微化石(グリパニア)が最も古い生物化石であるといわれることもあるが(Han and Runnegar 1992)、微化石の形態からだけでは真核細胞と原核細胞を明確に区別することは難しい場合が多い。一方、分子化石の証拠として25~28億年前の頁岩からステラン(真核生物の細胞膜に特有の脂質であるステロールが変化した有機物質)が検出されたことから、真核生物の起源は太古代(Archaeon Era)まで遡ることができるという説もある(Brocks et al. 1999)。しかし、この検出されたステランは現生生物による汚染であった可能性が最近指摘されている(French et al. 2015)。このように、真核生物の誕生時期に関しては未だ議論の余地があるものの、地球上に酸素が増加した原生代(Proterozoic Era)のどこかで真核生物が誕生したとする見解は多くの研究者間で一致している。

酸素呼吸により高効率でエネルギー生産を行うことができるミトコンドリアを獲得した真核生物は、その後多様な進化を遂げ繁栄することとなった。真核生物の初期進化/多様化を明らかにするためには、真核生物の大系統を把握することが重要となるが、近年の分子系統解析技術の発展によりそれが可能となった。2012年に発表された国際原生生物学会の分類体系によると、真核生物はアーケプラスチダ・エクスカバータ・アメーボゾア・オピストコンタ・SAR(ストラメノパイル・アルベオラータ・リザリアという3グループの頭文字)の5つの「スーパーグループ(大系統群)」に分けられている(図4)(Adl et al. 2012)。この分類体系では、陸上の高等植物はアーケプラスチダの一部であり、我々ヒトを含む動物やキノコ・カビ等の菌類はオピストコンタとよばれる系統に含まれる。真核生物はその初期進化において、まずこれらの系統に分岐し、さらにそれぞれの系統の中で多様化が進んだということになる。注目すべきは、肉眼では見えない単細胞性の真核生物(原生生物)が多様な真核生物のすべてのスーパーグループにまたがって存在していることである。真核生物の多様性は原生生物の多様性にほぼ等しく、原生生物は真核生物の進化を考える上で重要な研究対象であるといえる。

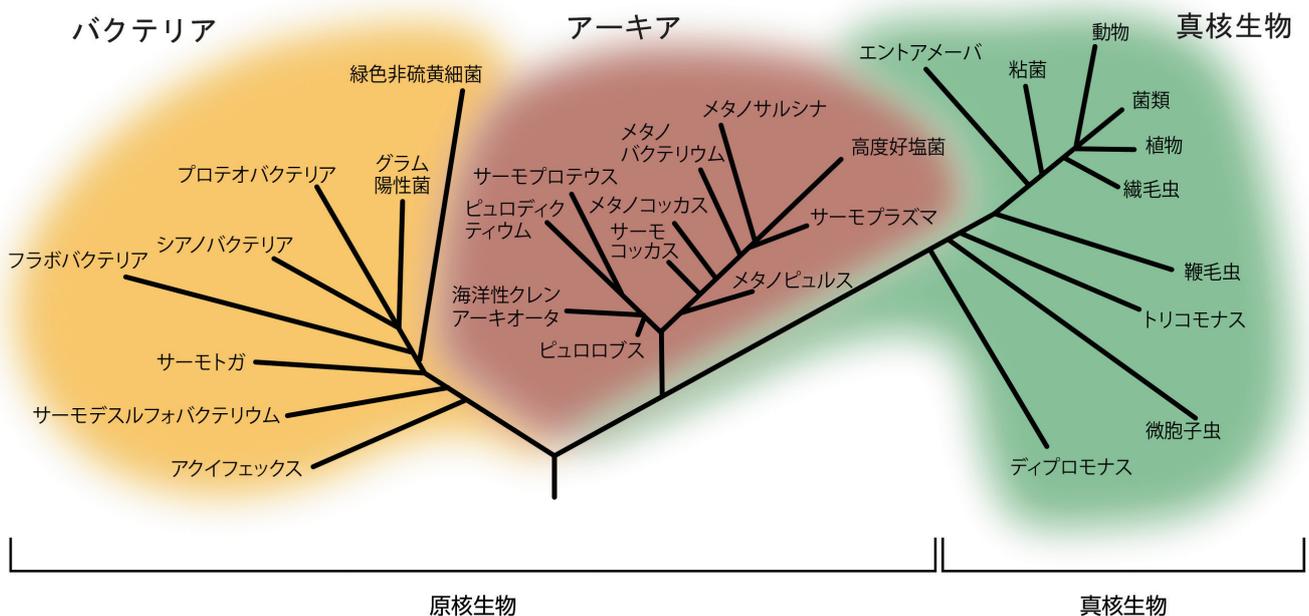
酸素発生型光合成を行う葉緑体の獲得も真核生物において重要な進化イベントであった。葉緑体もミトコンドリアと同様に細胞内共生によって獲得されたオルガネラである。図4を見ると、葉緑体を持つ

真核生物は複数の系統にまたがって存在している. たとえばコンブやワカメ等の褐藻類はSARのストラメノパイル, ミドリムシはエクスカバータの系統に属する. まず酸素発生型光合成を行うシアノバクテリアの細胞内共生によって1次植物(アーケプラスチダ)が誕生し, その後, 様々な系統の従属栄養性真核生物が1次植物(緑藻類あるいは紅藻類)を取り込むことによって2次植物が誕生したため(図5), 葉緑体を持つ真核生物(=植物)は動物や菌類のように1つのグループとしてまとまらないわけである. 現在の海洋環境で繁栄している植物は, 珪藻類, 渦鞭毛藻類およびハプト藻類等のいずれも紅藻類を起源とする葉緑体を持った2次植物である.

本コラムで取り上げた話題以外にも, 細胞核の起源や多細胞生物の誕生等, 真核生物の進化にまつわる謎多き魅惑的な研究課題まだまだ存在する. 今後, 新しい真核生物の発見や新しい解析手法の開発によって, 真核生物の進化研究が飛躍的に進むことを期待したい.



図1



M.T. Madigan and J.M. Martinko, Brock Biology of Microorganismsを改変

図2

真核生物の共通祖先

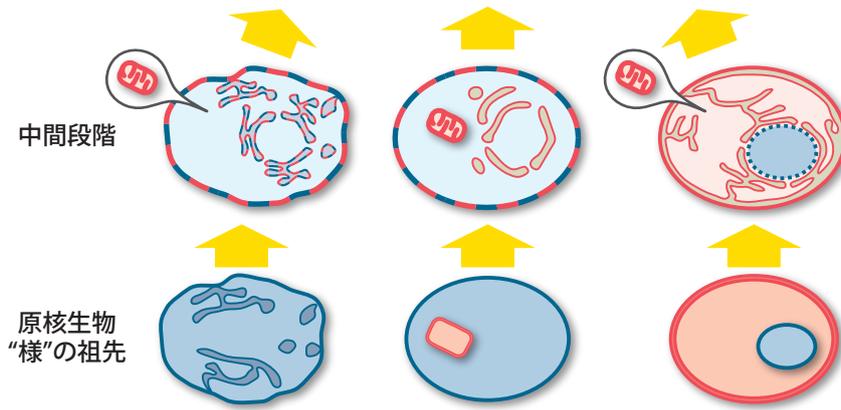


図3

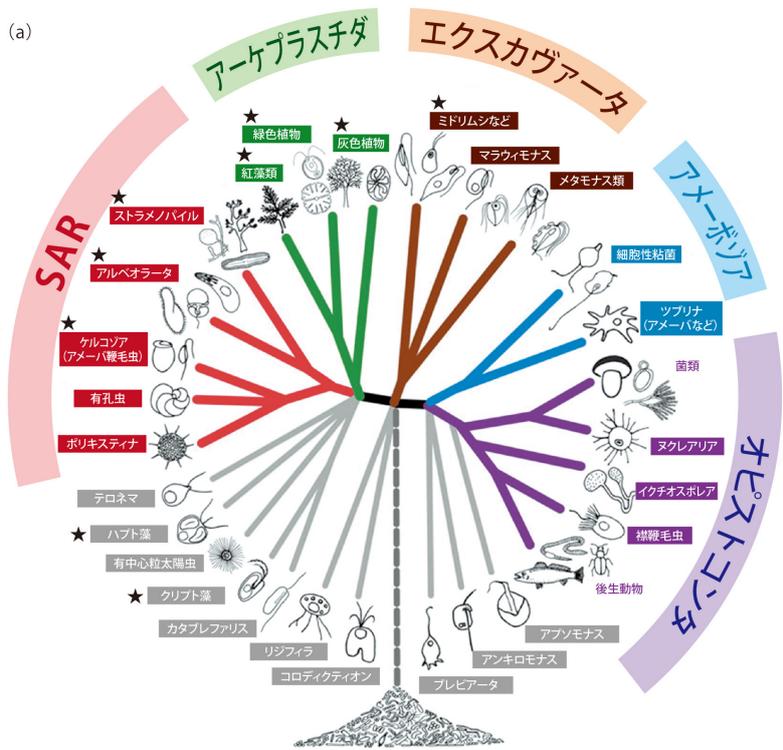


図4

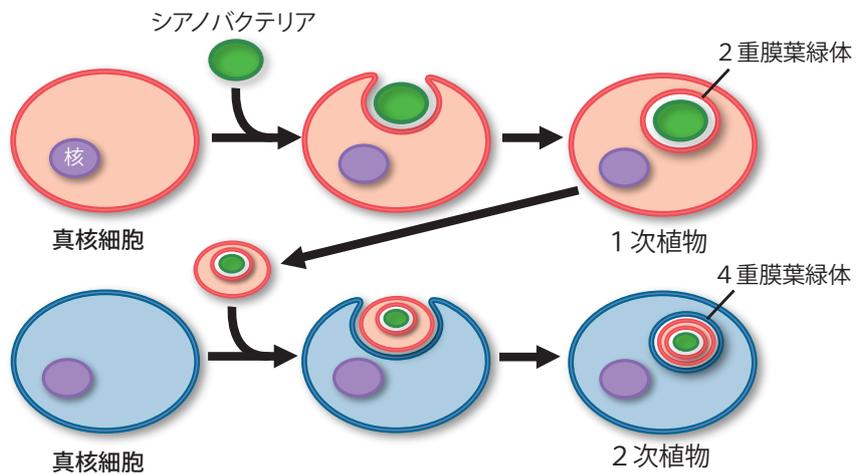


図5

引用文献

- Adl SM, Simpson AG, Lane CE, Lukeš J, Bass D, Bowser SS, Brown MW, Burki F, Dunthorn M, Hampl V, Heiss A, Hoppenrath M, Lara E, Le Gall L, Lynn DH, McManus H, Mitchell EA, Mozley-Stanridge SE, Parfrey LW, Pawlowski J, Rueckert S, Shadwick L, Schoch CL, Smirnov A, Spiegel FW (2012) The revised classification of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 59:429-493
- Brocks JJ, Logan GA, Buick R, Summons RE (1999) Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. *Science* 285:1033-1036
- French KL, Hallmann C, Hope JM, Schoon PL, Zumberge JA, Hoshino Y, Peters CA, George SC, Love GD, Brocks JJ, Buick R, Summons RE (2015) Reappraisal of hydrocarbon biomarkers in Archean rocks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112:5915-5920
- Han TM, Runnegar B (1992) Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old neogaunee iron-formation, Michigan. *Science* 257:232-235
- Spang A, Saw JH, Jørgensen SL, Zaremba-Niedzwiedzka K, Martijn J, Lind AE, van Eijk R, Schleper C, Guy L, Ettema TJ (2015) Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature* 521:173-179