

シアノバクテリアの初期進化の過程とその時期の制約 - 分子系統学・古生物学的研究から -

The pattern and timing of cyanobacterial diversification: Molecular-phylogenetic and paleontological perspectives.

富谷 朗子[1], Andrew H. Knoll[2]

Akiko Tomitani[1], Andrew H. Knoll[2]

[1] 京大・理・地鉱, [2] ハーバード大・植物博物館

[1] Dept. Geol. and Mineral., Grad. Sch. Sci., Kyoto Univ., [2] Botanical Mus., Harvard Univ.

シアノバクテリア(ラン色細菌、ラン藻とも呼ばれる)は、地球上に最初に出現した酸素発生型光合成生物である。約12億年前に真核藻類が登場するまで、シアノバクテリアはおそらく唯一の酸素発生型光合成生物であり、有機物の生成や酸素の放出によって地球環境や生物進化に大きな影響を及ぼしてきた。したがって、シアノバクテリアがいつ、どのように進化してきたかを解明することは、地球表層環境や生物(圏)の進化を考える上で重要な課題である。

シアノバクテリアは、有機分子化石の証拠から、少なくとも27億年前には地球上に存在したと考えられている(Brocks et al., 1999)。シアノバクテリアは原核生物のなかでも生理学的・形態的な多様性に富むことから、化石の解釈をする上で利点となっている。しかし、化石の保存の問題もあり、数十億年前におこったシアノバクテリアの進化に関して詳細はわかっていなかった。一方で、ラン色細菌の系統進化については、16S rRNA, rpoC1, psbAなどの遺伝子を用いた分子系統解析が試みられてきた。しかし、多様なシアノバクテリアを網羅しているのは16S rRNAだけであり、結果の信頼性の問題から、進化的な解釈は保留されている(Turner, 1997)。

本研究では、現生のシアノバクテリアの詳細な分子系統学的解析と原生代の化石試料を用いた古生物学的な研究を合わせて行うことにより、シアノバクテリアの多様化の過程とその時期を明らかにすることをめざした。

材料には、化石との対比を考え、現生種から形態的な特徴の豊富な糸状性のシアノバクテリア17属21株を選んだ。分子マーカーとしては、系統樹の信頼性を高めるため、16S rRNAに加え、rbcL, hetRも合わせて、計3つの遺伝子を用いた。本研究において、合計54個の新規の遺伝子配列を決定した。得られた配列に基づき、近隣接合法、最尤法を用いて分子系統樹を作成したところ、糸状の形態は多系統的な起源を持つ(注1)一方、異質細胞(注2)やアキネート(注3)といった細胞の分化が見られるシアノバクテリアは、単系統的な起源を持つ(注4)ということが示された。また、複雑な分枝体制を持つグループ(Stigonematales目)は異質細胞やアキネートを持つシアノバクテリアの大きなグループに含まれることが示唆された。

シアノバクテリアにとって、異質細胞やアキネートといった分化した細胞の獲得は、生理的な適応力や環境耐性を上げ、生態的な分布域(生態的地位、ニッチ niche)の拡大を可能にした、系統進化上で重要なステップである。そこで、分化した細胞を持つシアノバクテリアの出現時期を調べるため、原生代の化石の観察を行った。約16.5億年前のオーストラリア北部McArthur層群に保存された微化石の詳細な観察を行い、頻度は低いが確実なアキネートの化石を同定した。このアキネートは多様な単細胞性、糸状性のシアノバクテリアとともに保存されていた。この微化石群は、アキネートを多産する約15億年前のシベリアのBil'yakh層群に類似する。さらに、約20億年前のアフリカ南部のFranceville層群は保存状態は劣るものの、アキネート化石と思われる微化石を含んでいた。これらの化石の証拠から、分化した細胞を持つシアノバクテリアは少なくとも20億年前までに出現したと推察される。

一方で、地球化学的な証拠からは、地球の大気の酸素レベルはほぼゼロの状態から、約24から22億年頃に急激に上昇したことが示唆されている(Farquhar et al., 2000)。窒素固定酵素(ニトロゲナーゼ)は酸素により阻害されるので、環境中の酸素レベルの上昇とともに異質細胞が必要となったと考えられている。したがって、分化した細胞を持つシアノバクテリアの出現時期は約24-22億年以降であると考えられる。

以上から、シアノバクテリアの進化の上で、異質細胞やアキネートといった分化した細胞の獲得は1回だけ起こり、その時期は24から20億年の間であることが示唆された。

本研究では、生物学と地質学の両方を用いることで原生代に起こったシアノバクテリアの多様化の様相の一部を明らかにすることが出来た。今後、さらに広い分野の手法や知識を用いることによって、初期の地球生物圏史が明らかになっていくことが期待される。

注1) 進化の過程で複数回出現した。

注2) ヘテロシスト。窒素固定を行うために特殊化した細胞で、栄養細胞から分化する。窒素固定酵素を酸素から保護するため、厚い細胞壁を持ち、酸素発生型光合成を行う光化学系IIを欠く。

注 3) 環境悪化時に休眠細胞としての役割を果たす。

注 4) 進化の過程で一回だけ起こった。