

Evolutionary History of Microbial Ecosystem

Hiroyuki YAMAMOTO

Marine Ecosystem Research Department, JAMSTEC

Natushima 2-15, Yokosuka, Kanagawa 237-0061, Japan

TEL: 046-867-9580; FAX: 046-867-9525; E-mail: kyama@jamstec.go.jp

(Received 7 April, Accepted 24 May, 2004)

Abstract

The rRNA-gene phylogeny of modern life revealed possible evolutionary history of microorganisms, and suggested their ancestral organism came from thermal environments. If the assumption which raised from the gene sequences indicates right direction of life evolution, it must correspond with geological clues, such as the evidences of fossil and biomarker, and the paleoecological studies. Multidisciplinary collaboration with geologists, meteorologist and microbiologists recently disclose the Archean life history from the oldest sedimentary rocks and the molecular records within gene sequences. The knowledge may be still fragmentally, and some of them remains under discussion. The hypothetical history of microbial ecosystem written in this article opens after the first Earth's biosphere established by ancestral microorganism.

(Keywords) ecosystem, evolution, Earth, microbial loop

微生物生態系の進化過程

山本 啓之

独立行政法人 海洋研究開発機構 (JAMSTEC) 海洋生態環境研究部.

237-61 神奈川県横須賀市夏島町 2-15

TEL: 046-867-9580; FAX: 046-867-9525; E-mail: kyama@jamstec.go.jp

はじめに

現生の地球生物圏は、どのような歴史を経て現在の姿を形成してきたのであろう。地球史の痕跡は、少なくとも 30 億年は海洋が生物圏の中心として存在していたことを示している。しかし、その主役は単細胞微生物であり、化石の痕跡は希薄である。

地球史をたどると、およそ 40 億年以前の地球環境では物質レベルの反応系が生命起源に関わる模索を繰り返していたと考えられる。そこでは様々な生命システムの実験が繰り返されたであろう。幾多の過程と試行錯誤によりエネルギー代謝系、高分子合成系、遺伝子情報系を統合して自律増殖できる細胞が出現し、始原生物として現生につながる生物圏を形成したと考えられる。しかし、いつ始原生物となる微生物が出現し、どのようにして生態系を駆動して現在の生物圏へと機能を受け渡してきたかは、様々な傍証から類推するしかない。進化系統解析、化石や堆積岩の解析、古環境解析、さらに惑星形成モデルによる予測などが、この仮説検証には求められる。この小論では、地球生物圏の歴史において微生物生態系がどのように進化してきたのかを現在の知見に基づいて推定してみたい。

分子進化の系統樹から読み取る

微生物の進化系統は恣意的な分類体系により推定されていた。この状況は、木村資生により

「分子進化中立説 (Neutral Theory of Molecular Evolution)」が確立されたことで大きく改善された [1]。すべての生物が保有するリボソームの遺伝子が進化系統を類推する基準になりうることが木村らにより提示され、それ以来、代表的な生物種の分子進化系統樹が遺伝子の塩基配列により算出され、これに対して様々な検証が実施してきた。特に、タンパク合成に関わる 16S rRNA と 18S rRNA の遺伝子による分子進化の系統樹 (Fig 1) は、生物進化系統解析の基準として広く利用されている [2], [3]。

遺伝子の分子進化による系統樹では、化石系統樹で示される絶滅種との系統関係を無視せざるをえない。しかし、現生の生物から近縁性を算出するため、系統の基本的な生理生態が明らかである。生物の基本生理であるエネルギー獲得系をタンパク合成系の rRNA 遺伝子進化系統の序列に重ねると、最初に現れてくるのは化学合成である (Fig 2)。その後に高分子有機物分解、光合成の系統が続いている。

原核生物の系統樹では、細菌と古細菌の分岐点の近傍、すなわち始原生物に近縁な系統群を好熱性菌種が占めている (Fig 1)。この系統樹の結果では、好熱性化学合成細菌の *Aquifex-Hydrogenobacter* 群が現生の生物種における最古の系統と考えられる [4]。彼らは水素、硫黄、硫化水素をエネルギー源とし、有機物からエネルギーを獲得する系は持たない。

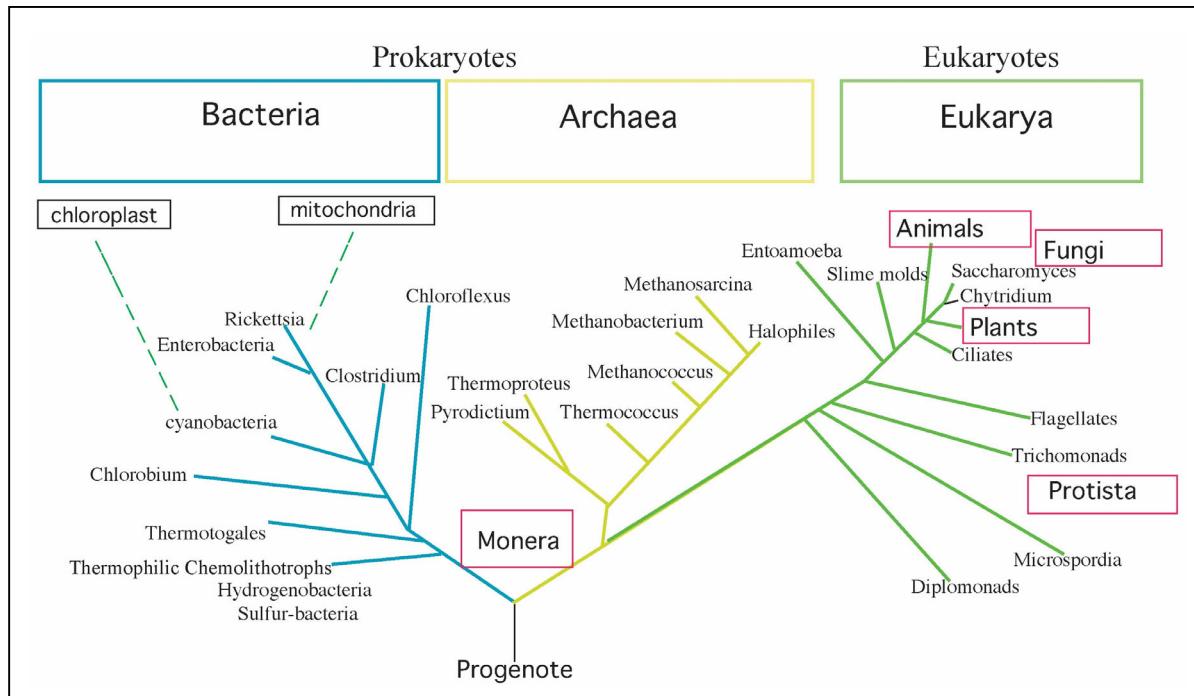


Fig. 1. Phylogenetic tree of small subunit rRNA gene sequences from modern organisms.

The rRNA gene phylogeny shows that the modern organisms could be classified into two major cell types (Prokaryotes and Eukaryotes) and three kind of domain (*Bacteria*, *Archaea*, *Eukarya*). The traditional five kingdoms system (Monera, Protista, Fungi, Plants, and Animals) have been changed. The tree also showed that the oldest cells adjacent clade to the progenote were hyperthermophiles.

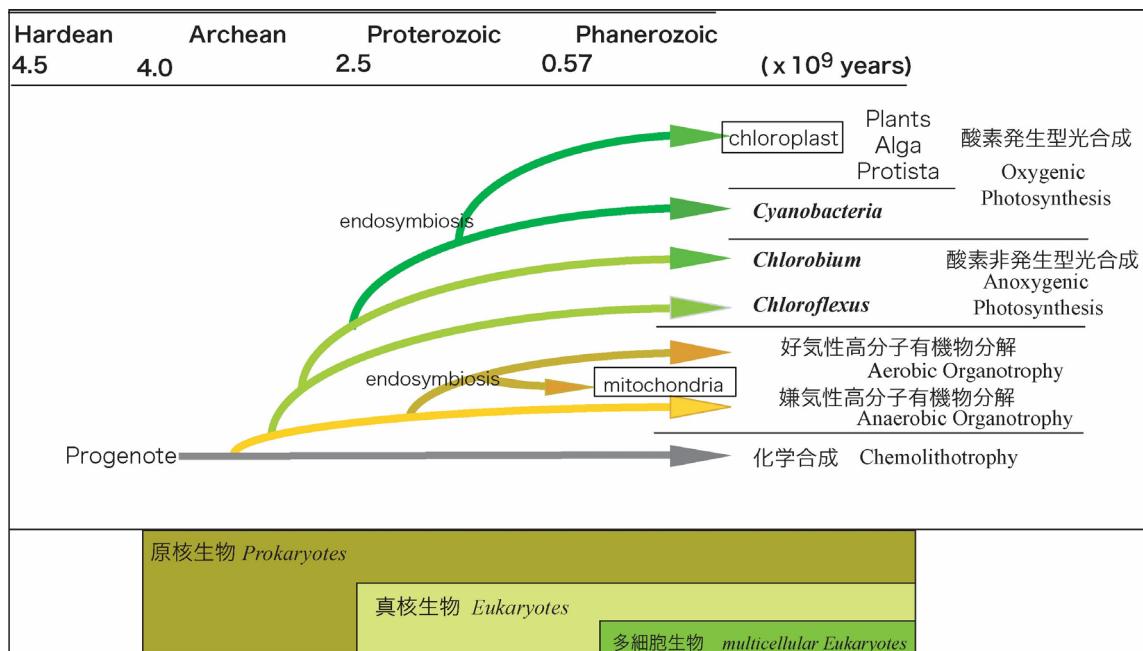


Fig. 2. Evolutionary history of energy yielding systems constructed from the tree of rRNA gene phylogeny. Energy yielding is a principle to maintain the life functions. The evolution of energy yielding system which appeared on the microbial phylogeny probably reveals a correspondent with environmental transformation occurred in the Earth history.

無機物から有機物を合成するためには、二酸化炭素を同化できる代謝回路が必要である。光合成生物で知られている Calvin-Benson (CB) 回路は、糖代謝の経路に付属する炭酸同化反応系である。この回路の起源は、酸素発生型光合成細菌であるシアノバクテリア (Cyanobacteria) またプロテオバクテリア (Proteobacteria) 系統の化学合成細菌などに求めることができる。一方、系統が古い好熱性の化学合成無機栄養原核生物 (thermophilic chemolithotroph) では TCA 回路を利用して二酸化炭素を取り込む。TCA 回路は有機酸から脱炭酸によりエネルギーを獲得する経路であるが、好熱性の化学合成原核生物では TCA 回路を逆回転させるかバイパス回路を経由することで二酸化炭素を取り込み、高分子有機物の骨格となる有機酸を合成している [5] [6]。さらに好熱性菌種の TCA 回路を構成する酵素は、エネルギー獲得型 TCA 回路と類似しているが、二酸化炭素を固定する方向にしか駆動しないことが明らかにされている [7] [8]。TCA 回路は、初期の化学合成微生物が二酸化炭素を同化するために獲得した反応系で、生物進化の途上において二酸化炭素を放出してエネルギーを獲得する回路として新たな系統へ受け継がれてきたと考えることができる。

地層に残された痕跡から読み取る

地球創成の環境は、マグマの海が冷却して大気と海洋が形成される時代といえる。地質学的検証では、40 億年前あたりから地球表層は硬くなり、プレートテクトニクスにより大陸地殻が形成されたと考えられている。この時代の地球上には広大な海洋が存在し、水深 1000m 以上の深海に中央海嶺が存在したことが示されている。しかし、大きな大陸塊はまだ存在しておらず、

西太平洋マリアナ海域に見られるようなプレート沈み込みに伴う島弧が散在していた。これらの弧状列島がプレート活動により融合し、広大な大陸を形成したと考えられている [9]。

生物の痕跡は 38 億年前の堆積岩より [10]、また、微生物と推定される化石は 35 億年前の堆積岩からも検出されている [11]。しかし、形態的な特徴に乏しく細胞形態から微生物の種類や機能を推定することは不可能である。生理生態を推定するには、微化石が形成された当時の環境条件を堆積岩の組成などの情報を解析しなければならない。

西オーストラリアのピルバラから採取された微生物の化石と推定される痕跡は、約 32-35 億年前の水深 2000m に存在した海底熱水噴出孔周辺で形成された堆積岩に含まれていた [12] [13]。この微化石の証拠は、海底熱水噴出孔から供給される物質に依存した化学合成生態系が太古代より存続していることを示唆している。

有機質炭素が特定の形状を維持して堆積岩中に残存するには、何らかの濃集機構が必要である。物理化学反応でも形成可能とされているが、有力な機構は生物体である。このような痕跡は化石だけでなく、バイオマーカー分子化石としても検出することができる。特に細胞膜の脂質成分（ホパン、ステロール、アルケンなど）は、生物系統に特異的な分子構造を維持したまま分子化石として残存することから、生物化石とともに古生物研究で広く使われバイオマーカーである。このバイオマーカーによる分子化石の検証では、真核生物は 27 億年前、シアノバクテリアも 27 億年前にそれぞれ出現したと推定されている [14]。

現生の生物種による分子進化系統樹は、各系統の相対的な近縁関係を明らかにしてくれた。

しかし分子進化の時計は存在するが、その速度は普遍的でなくむしろ遺伝子や系統ごとに特異的であることを示している。微生物の系統分岐年代を精確に推定するためには、地質学的証拠による補正も必要である。

地球生物圏と微生物生態系の歴史

原始海洋が安定化して生命が誕生した。この時、いくつかの生命システムが生み出されたのかもしれないが、初期地球の環境条件に適応して子孫を残したのは限られた生物体と推定される。地球上に生物圏が生まれ、生態系が形成されるためには、生物の生息を維持する物質循環の恒常的な経路が確立されなければならない。生命活動を維持するためにはエネルギー源、増殖して子孫を増やすためには栄養源が間断なく供給されなければならない。どこに生物圏が出現し、どのような機能を持つ生物が生態系を形成したかを、上述した遺伝子進化系統と地質学的根拠からその歴史を推定してみよう (Fig 3)。

初期地球環境の微生物生態系

広大な海洋に島弧火山列島が散在し、地表には太陽から紫外線と荷電粒子が降り注ぐ環境では、海洋が唯一の生物生息環境と考えられる。この時代において生物が利用できるエネルギー源としては、物理化学反応により合成される低分子有機物、熱水噴出孔から供給される硫化水素や水素などの還元性物質、そして太陽光が予想できる。

太陽光を利用する光合成は現在の地球表面で卓越した生物生産の担い手であるが、初期地球環境では太陽光を利用できる地表は環境条件が生物生息には厳しい。もし光合成能を獲得した生物が出現したとしても、致死的な紫外線や荷

電粒子から逃れることができずに、死滅する可能性が高いと考えられる。物理化学反応により合成される低分子有機物は、生命誕生の源にはなりえたが、生態系を駆動するに十分な物質循環の経路を維持するほどの物質量を一定濃度で供給できたとは考えられない。

一方、火山活動とともに地下の熱源により駆動する熱水循環は、地下深部の地層から硫化水素や二酸化炭素などを間断なく運び、海底の熱水噴出孔周辺に供給する。地球内部エネルギーにより駆動する熱水循環は、現在においても活発であり、プレート境界域において 1 平方メートルあたり約 20kg にも達する生物量を維持する化学合成生態系を形成している [15] [16]。

また現生生物の遺伝子進化系統では、好熱性原核生物群が始原生物に最も近縁な系統であることが示されている。これら好熱性系統群の最大の特徴は、硫化水素や水素などの還元性物質をエネルギー源として利用し、二酸化炭素を同化できる点である。彼らの特徴はエネルギー獲得様式だけでなく、二酸化炭素の同化機構や電子伝達系の含硫キノン分子などでも以降の系統とは異なる独自性が認められる。

以上の前提条件から推定すると、物理化学条件が安定していた深海底の熱水噴出孔周辺が最初に繁栄した生物圏であり、そこには化学合成微生物群集が単純な構成の生態系を形成していたといえる。化石証拠から 35 億年前あたりには、すでに独自の生態系が確立していたと考えられる。

この生態系では、生物生産を化学合成微生物が担うが、初期段階では生産された高分子有機物（細胞）が堆積物として物理化学的に分解される経路しか存在しない。遺伝子進化系統では、化学合成の次に出現するのが高分子有機物分解

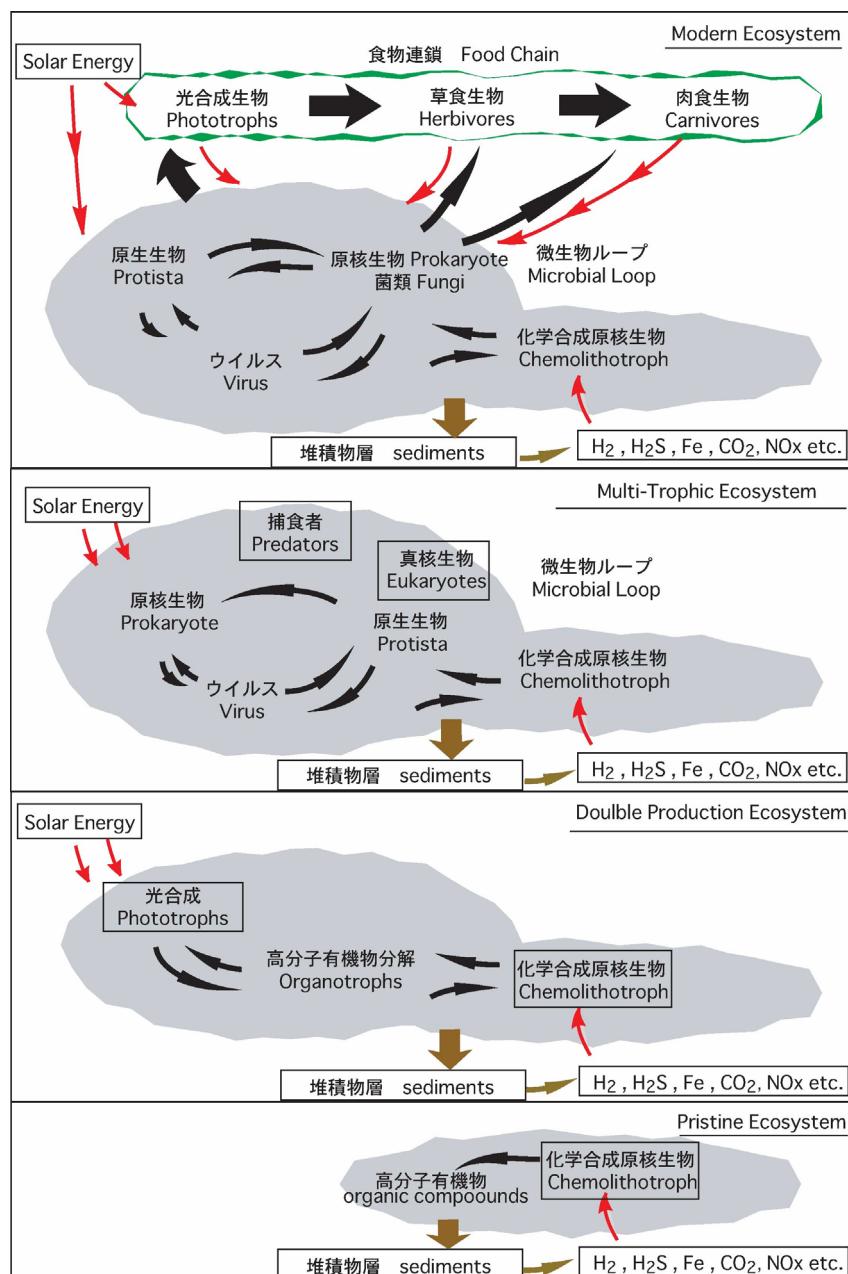


Fig. 3. Evolution of Earth ecosystem structure.

The modern Earth ecosystem involves broad biodiversity, flexible versatility, and biogeochemical cycles. The complexity of Earth ecosystem is appeared to be a result of historical integration life evolution and geological events. The pristine ecosystem had a simple microbiological community consisted of chemolithotroph, and propagated at deep-sea hydrothermal vent area. Their primary production (organic compound of the cells) directly precipitated on sea floor, and went into geochemical sedimentation process. The accumulation of organic compound created novel ecological niche for organotrophs. Phototrophic bacteria expanded their habitat to shallow coastal area to gain more sunlight energy. Double primary production, chemolithotrophic and phototrophic, drastically changed the Earth biosphere system; extent, community structure, and biogeochemical process. Oxygenic process conducted by cyanobacteria had renovated the biological environment, and advanced inhabitation of novel species. Eukaryotes also appeared in the oxygenesis era, and developed endocytosis to bring large particles into a cell. Such Eukaryotes exerted a role of predator for prokaryotes, regulated the population size, and established trophic level of the ecosystem. This hypothetical scenario of evolutionary process to the modern Earth ecosystem could contributed the broad view of the Earth history decoding.

の機能である。高分子有機物の蓄積という環境条件は、これを利用できる機能を獲得した生物にとり繁栄の好機となる。このニッヂェが新たに出現した生物群により占有されると、生態系の物質循環に生物分解の経路が開かれ、生物から生物へと物質が流れはじめた。また高分子有機物を利用できる生物の出現は、生物圏を熱水従属性から開放したといえる。

光合成が出現した微生物生態系

進化系統において光合成は三番目に登場する。これは、太陽光を効率良く獲得できる地球表面に進出するためには、地球内部構造の変化を必要としたためとも考えられる。

28-25 億年前にかけて地球内部のマントル対流が活発になり、中心核の冷却とプレートテクトニクスによる造山活動により大陸地殻が急速に形成されたと考えられている [9]。これにより地球内部の中心核に金属結晶の内核が形成され地球磁場が強化された。磁場の強化により、地球の周辺にはバンアレン帯と呼ばれる領域が生まれ、太陽から吹きつける高エネルギー荷電粒子が捕捉され、地球表面が保護された。また大陸地殻の造成は、それに付随する浅海の面積の増加につながる。すなわち、この時代に光合成生物が地球表面に進出して繁栄できる環境条件が整備された。光合成微生物の繁栄の痕跡は、巨大なストロマトライト化石として堆積岩に残されている。

光合成生物による生物圏の拡大は、生物量の増大だけでなく生態系における物質循環の経路にも変化をもたらした。それまで生物生産は深海底を起点としていたが、浅海や海洋表層に生物生産が広がり、現在の海洋で普遍的な表層生産物が海底へと沈降する物質移送の経路がこの

時代から開かれた。これにより海洋全体に高分子有機物が供給され、海洋表層のみならず、熱水循環系から離れた海洋底へと生物圏が拡大したと考えられる。

光合成による分子酸素の放出は、シアノバクテリアの出現により始められた。酸素の蓄積は、海洋においては酸化鉄の沈殿、大気においてはオゾン層の形成を進め、地球環境の大変換をもたらした。

真核生物が出現した微生物生態系

真核生物は複数の原核生物が細胞融合をした結果とされている [17] [18]。確かに、ミトコンドリアは好気性細菌、葉緑体はシアノバクテリアがそれぞれ起源であることが証明されている。しかし真核生物の基本的な細胞構造がどのような進化過程を経て形成されたかについては今のところ推測の域を出ていない。膜成分（ステロール分子）のバイオマーカ分子化石の解析では、シアノバクテリアとほぼ同時代（約 27 億年前）に真核生物の細胞も出現したことが示されている。酸素分子の蓄積が真核生物の出現に重要な役割を果たしたと考えられている [19]。

真核生物が獲得した細胞機能のひとつに、粒子状物質を細胞内に飲み込む食食能がある。原核生物では細胞膜のチャンネルを使い溶存態の低分子物質を吸収するが、原生生物のアーベなどでは生物体などの粒子を捕食し、細胞内に形成した食胞内で消化してから吸収する。この一連の過程には、アクチン分子による細胞運動機能が必要である。また細胞内消化過程は、多細胞動物の消化機構と機能的に類似している。これらは、生物進化の過程で最初に獲得した基本機能を巧みに展開した事例といえるのかもしれない。残念ながら、初期の真核生物の細胞内

構造については化石の痕跡が見つからなかったため、いつ捕食性真核生物が登場したのかは明らかでない。

さて、この機能を獲得した真核生物の出現は、生態系の階層において捕食者と餌という食物連鎖にもとづく生物間の物質循環を生み出した。これにより、環境の物理化学条件でのみ規定されていた生物群集の増殖や組成が捕食による制御を受け始めた。また捕食圧による自然選択の因子が生物進化の現象に影響し始めたと考えられる。

現在の微生物生態系

現在の微生物生態系には、35 億年前の微化石に残された熱水噴出孔の微生物と同等の生理を示す好熱性微生物群から動植物の生体に常在する微生物群まで多様な種類が存在している。この微生物の多様性は、地球環境の多様化に起因している。上述の微生物生態系の歴史を見ると、生物進化の過程で出現した変異種の中から、地球に出現した新たな環境条件に適応した種が生物圏を拡大し、さらには生物活動の産物が生息可能な環境を生み出してきたと考えができる。

地球の生物圏を見渡すと、植物から動物へと流れる直線的な食物連鎖が主流であるかのように見えるかもしれない。しかし、生物圏の中にある生態系を駆動しているのは、物質循環の要所に存続してきた微生物群である。この地球史を通して形成されてきた微生物ループと呼ばれるシステムは、多細胞動植物の生息に不可欠な存在である。

最後に

微生物が作り上げた見えざる生物圏は、35 億

年以上の歴史の中で確立され、地球とともに進化してきた。その存在は、海洋、陸水、土壤などの地球表層から地下数キロの深部にまで及ぶ。そこに生息する微生物の進化系統から読み出した微生物生態系の歴史は、生命の起源と生命システム（始原細胞）の誕生後から始まる [20]。新たな発見があれば、さらに始原細胞に近づいた歴史が描き出されははずである。

引用文献

- [1] 木村資生. 分子進化の中立説、pp. 396, 紀伊国屋書店、東京、1986.
- [2] Woese, C. R., Kandler, O. and Wheels, M. L. Toward a natural system of organisms: proposals for the domains *Archaea*, *Bacteria*, and *Eucarya*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 87, 4576-4579 (1990).
- [3] Olsen, G. J., Woese, C. R. and Overbeek, R. The winds of evolutionary change: breathing new life into microbiology, J. Bacteriol. 176, 1-6 (1994).
- [4] Yamamoto, H., Hiraishi, A., Kato, K., Chiura, H. X., Maki, Y. and Shimizu, A. Phylogenetic evidence for the existence of novel thermophilic bacteria in hot spring sulfur-turf microbial mats in Japan, Appl. Environ. Microbiol. 64, 1680-1687 (1998).
- [5] Ehrlich, H. L. Geomicrobiology, 3rd edition, pp. 719, Marcel Dekker, New York, 1996.
- [6] Lengeler, J. W., Drews G. and Schlegel, H. G. Biology of the prokaryotes, pp. 955, Blackwell Science, Oxford, 1999.
- [7] Ishii, M., Miyake, T., Satoh, T., Sugiyama, H., Oshima, Y., Kodama, T. and Igarashi, Y.

- Autotrophic carbon dioxide fixation in *Acidianus brierleyi*, Archive of Microbiology 166, 368-371 (1997).
- [8] Ishii, M., Igarashi, Y. and Kodama, T. Purification and characterization of ATP:citrate lyase from *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6, Journal of Bacteriology 171, 1788-1792 1989.
- [9] 丸山茂徳、地球史概説、全地球誌解説（熊沢峰夫・伊藤孝士・吉田茂生 編）, pp. 18-54, 東京大学出版会、東京, 2002.
- [10] Mojzsis, S. J., Arrhenius, G. McKeegan, K. D. Harrison, T. M. Nutman, A. P. and Friend, C. R. L. Evidence for life on Earth before 3,800 million years ago, Nature 384, 55-59 (1996).
- [11] Schopf, J. V. Microfossils of the early Archean apex chart: new evidence of the antiquity of life, Science 260, 640-646 (1993).
- [12] Rasmussen, B. Filamentous microfossils in a 3,235-million-year-old volcanogenic massive sulphide deposit. Nature 405, 76-679 (2000).
- [13] Ueno, Y., Maruyama, S., Isozaki, Y. and Yrimoto, H. Carbon isotopic signatures of individual Archean microfossils from Western Australia, Int. Geol. Rev. 43, 196-212 (2001).
- [14] Knoll, A. H. A new molecular window on early life, Science 285, 1025-1026 (1999).
- [15] Van Dover, C. The ecology of deep sea hydrothermal vents, pp. 424, Princeton University Press, Princeton, 2000.
- [16] Reysenbach, A. L. and Cady, S. L. Microbiology of ancient and modern hydrothermal systems, Trends in Microbiology 9, 79-86 (2001).
- [17] Margulis, L. Symbiosis in cell evolution, second edition, pp. 452, W.H. Freeman and Company, New York (1993).
- [18] Martin, W. and Muller, M. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote, Nature 392, 37-41 (1998).
- [19] 川上紳一, 生命と地球の共進化の解説に向けて、全地球誌解説（熊沢峰夫・伊藤孝士・吉田茂生 編）, pp 393-422, 東京大学出版会、東京, 2002.
- [20] 山本啓之, 生命と地球の共進化, 全地球誌解説（熊沢峰夫・伊藤孝士・吉田茂生 編）, pp. 423-449, 東京大学出版会、東京, 2002