

「フロンティアセミナー・テキスト」 宇宙での生命の起源, 進化, 伝播および探査 第2回 生命の起源と進化

山岸明彦¹

2023年3月21日受領, 査読を経て2023年4月27日受理

(要旨) 生命の起源に関して, 微小球構造, ベシクルの寄与や代謝を重視する説がある. 最初の生命はRNA複製リボザイムをもっていったというRNAワールド説が, 遺伝の仕組みが誕生する過程として提案されている. 現存する生物遺伝子の解析から全生物の共通祖先は化学合成能をもった超好熱菌であった可能性が高い. 真核生物はアスガルド古細菌にアルファプロテオバクテリアが細胞内共生してミトコンドリアとなり誕生した. 光合成系IとIIの二つをもつシアノバクテリア誕生のモデルが提案されている. シアノバクテリアが紅藻祖先へ共生することで葉緑体が誕生し, 紅藻は緑藻と分岐した. 16億年前頃に紅藻と緑藻は他の単細胞真核生物に二次共生した. 10億年前には単細胞真核生物の多細胞化が独立して複数回起きた. 生命は, 遺伝子の変化, 形態形成遺伝子の変化によってダーウィン進化してきた. 顕生代には何回かの大量絶滅とそれに続く適応放散が起きた. 生命の定義や生命構成元素の可能性についても紹介する.

1. はじめに

本連載は, 2019年2月18-19日北海道大学で開催された惑星科学フロンティアセミナー2018「生命の起源: 地球上の生き物はどこでどのように誕生したか」の聴講ノートを元に, その後の新しい知見も含めて加筆修正したものである. 聴講ノートを作成した, 千葉紗登子氏, オン碧氏に感謝する.

本稿は, 三回に分けて連載される予定である. 第一回目は, 地球に残されている生命の痕跡と, 地球化学や宇宙科学から明らかになりつつある有機化合物の起源を解説した. 第二回目は, 生命科学からわかる生命の起源と進化について解説する. 特にRNAワールドや, 遺伝子からわかる生命の進化, ダーウィン進化等に関して解説する. 第三回目では, 地球大気圏での微生物採集, 地球低軌道での微生物・有機化合物実験, 火星での生命探査について解説する.

¹東京薬科大学, 生命科学部
yamagish@toyaku.ac.jp

本連載で解説する分野は極めて広いが, 周辺分野に関しては概略の記載で済まし, 関連する総説を紹介するようにした. ただし, 重要な文献に関しては書誌情報を載せるようにしている. また, 講演では質疑応答があったが, その記録も読者の理解を助ける可能性が高いと判断して残した.

2. 生命の起源に係わる 生化学研究とRNAワールド

生命の起源研究は, 様々な研究分野で行われているが, その一つが生化学研究である. 生化学研究は, 生命の起源研究を必ずしも直接の目的とするわけでは無く, 生物の仕組みを調べる研究として行われてきた. その研究の中から, 生命の起源に関わるいくつかの情報が得られてきた. そして, 生命の起源ではRNAによって遺伝情報が担われたのではないかというRNAワールド仮説が提案されている. 本節ではまず, 生命の起源に関する過去の提案をまとめ後で, RNAワールドに関して解説し, 最後に生命

の起源の場所に関して検討する。スペースの関係で引用文献を省略したものもあるが、書誌情報は山岸[1]も参考にされたい。

2.1 生命の起源説

これまで、生命の起源に関して、様々な提案が行われてきている。それらをまとめたのが表1である。生命の起源に関する説は、古くは微小球構造、ベシクルに着目する説が多かった。その後、代謝に着目する説が提案された。これらに対して、遺伝の仕組みを重視する説がRNAワールド説である。これらを順に解説する。

(1) オパーリンとコアセルバート

生命の起源に関して、オパーリン(Aleksandr Ivanovich Oparin) [2, 3]は実験的に生命誕生の道筋を示した(表1)。ブンゲンベルグデヨンゲ(H. Bungenberg de Jong)はアラビアゴムとゼラチンを混ぜ合わせ、 μm サイズの球状構造体が形成されることを観察して、これをコアセルバートと名付けた。オパーリンは、様々な高分子を用いたコアセルバートの実験を行い、コアセルバートが生命誕生過程で重要な役割を果たしたと提案した[3]。コアセル

バートは、今日の理解でいえば、液-液相分離によってできた微小球である。ある種の有機溶質を高濃度で溶かすと、濃度の濃い部分が濃度の低い部分と相分離する。この液-液相分離でできた有機物濃度の高い微小球構造がコアセルバートである。

コアセルバートは分子を濃縮する効果や非常に弱いながらも触媒活性を示した[3]。コアセルバートの中で、代謝系が発達して初期生命「プロトビオン」が誕生したと提案された。一方、1953年のワトソンとクリックのDNA二本鎖構造の発見以降、20世紀後半、遺伝の仕組みが明らかになっていった。オパーリンの考えは遺伝の仕組みの誕生を考慮した物では無かった。

ただし、何らかの微小球構造、ベシクルを生命の起源での構造単位として考えることの重要性はその後にも失われていない。後述するRNAワールドでも、何らかのベシクルを考えなければダーウィン進化は成立しないので、ベシクル中でのRNAワールドが検討されている。

(2) ベシクル(微小球構造)を重視する説

オパーリン以降、進化の単位となりうる微小球構造体、ベシクルをつくりうる様々な物質が提案された[1]。表1にはそれらもまとめてある。微小球状の構

表1: 生命の起源に関する諸説[1].

Model	Author
Emphasizing vesicles	
Coacervate	Oparin (1924, 1969) [2, 3]
Proteinoid microsphere	Fox & Harada (1959)
Marigranule	Yanagawa (1988).
Garbage bag	Dyson (2004)
Garakuta	Kobayashi (2010)
Aliphatic acid	Deamer (1989)
Iron sulfur micelles	Martin & Russell (2003) [4]
Emphasizing metabolism	
Iron sulfur	Wächtershäuser (1988)
Emphasizing protoprotein	
GADV hypothesis	Ikehara (2005)
Emphasizing genetic system	
RNA world	Gilbert (1986)
RNA world in iron sulfur micelles	Martin & Russell (2003) [4]

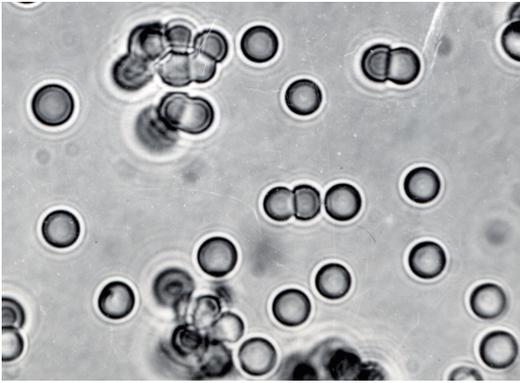


図1: プロテノイド・ミクロスフェア(原田 馨博士写真提供). 直径 μ メートル.

造体が重要であるという点を踏襲しつつも、微小球構造体の様々な構成成分が提案された。それらは、プロテノイド・ミクロスフェア、マリグラニユール、ガベージ・バッグ、ガラクタ、長鎖脂肪酸、鉄硫黄中空球構造などである。

乾燥したアミノ酸の混合物を加熱すると、ランダムな脱水重合が進行してアミノ酸多量体がつくられる。これはタンパク質モドキという意味で、プロテノイドと名付けられた(Fox & Harada 1959)。タンパク質はダーウィン進化の結果、構造を持ち、ペプチド鎖(アミノ酸の重合体)の間に溶媒分子は入らない[5]。それに対し、プロテノイドはポリエチレンの様な有機ポリマーと同様に、ペプチド鎖は溶媒中に分散してランダムな動きをしている。プロテノイドを水に溶かすと、液-液相分離によって、 μ mサイズの微小球プロテノイド・ミクロスフェアをつくる(図1)。これも、濃縮効果と弱い触媒活性をしめす。これが生命誕生と関連付けられた(Fox & Harada 1959)。

マリグラニユール(Yanagawa 1988)は、熱水環境を模擬した高圧高温の塩水中で、アミノ酸を重合させて作製されたもので、プロテノイド・ミクロスフェア同様に球状である。隕石中には不溶性高分子化合物が存在する(第一回参照)[5]。この不溶性高分子化合物が初期ベシクルなのではないかと考えて、Kobayashi (2010)はこれをガラクタと命名した。隕石中には長鎖脂肪酸やアルコールが微量含まれる。これらを抽出して、抽出物がベシクルをつくること示された(Deamer 1989)。また、海底熱水噴出孔付近には鉄と硫黄を成分とする沈殿が形成され

るが、沈殿形成物中に直径2, 3 cmから μ mの中空の球状構造が形成される。これが初期生命の構造を担ったとする説も提案された(Martin & Russell [4])。こうした様々な微小球構造が生命誕生の起源として提案された。

これらの微小球構造を生命の起源での構造単位として考えることの重要性はその後にも失われていない。どの様な生命の起源とその初期段階での進化を考えるとしても、何らかのベシクルを考えなければダーウィン進化は成立しない。

(3) 代謝(メタボリズム)を重視する説

一方、鉄硫黄で触媒される代謝系の成立を生命の起源とする考え方も提案された。代謝を重視する説では、鉄と硫黄で構成される分子がいくつかの酵素の反応中心に存在する事と、海底熱水噴出地帯に鉄硫黄化合物が存在することに着目している。この説では生命の起源で重要なのは代謝反応であると考えている(表1)。Wächtershäuser(1988)は、鉄と硫黄だけから構成される無機触媒によって原始代謝系が成立し、それが進化して現在のタンパク質代謝系に至ったと考えた。

また、Ikehara (2005)は、四種のアミノ酸(グリシン、アラニン、アスパラギン酸、バリン)に着目した。GADVはその四種のアミノ酸の略号である。GADV仮説は、この四種のアミノ酸でできた初期タンパク質が、遺伝の仕組み無しに疑似複製したのでは無いかという仮説である(表1)。

これらの説のうち、様々なベシクルを提案する仮説は、他の仮説と共存する可能性もあり、他の仮説を否定するものではない。一方、これら上記の仮説のどれ一つも、実験的に遺伝の仕組みが誕生する道筋を説明するものでは無かった。

ただし、おそらくその弱点に気がついて、鉄硫黄からできた中空球(ミセル)構造がこの後で解説するRNAワールド誕生の場であったという説がMartin & Russell [4]による説である。硫黄と鉄の中空球構造を初期細胞の構造と考えている点を除くと、その遺伝の仕組み誕生の道筋はRNAワールド説そのものを取り入れているので、RNAワールド説の一つと考えて良い(表1)。Martin & Russellは海底熱水地帯での鉄硫黄中空球構造体で前生物的化学合成

が起き、RNAワールドが誕生して現在のDNA生物まで進化したというモデルを提案している[4]。しかしこの提案は、その大部分が現時点ではモデルにとどまっています。RNAワールド誕生とその後の進化が海底熱水環境を模した実験に裏付けられているわけではない。

2.2 RNAワールド説

RNAワールド説では、遺伝の仕組みの誕生を重視している。そこでまず、現在の生物の遺伝の仕組みをおさらいしておく[6]。

(1) 生物の遺伝の仕組み

生化学研究の中で最も重要な成果が、遺伝の仕組みの解明である。図2は遺伝の仕組みを簡略的に表したものである。遺伝情報はACGTの塩基配列としてDNA鎖に記録されている。遺伝情報はDNAポリメラーゼという酵素によって複製される。複製されて二組となったDNAのそれぞれが、分裂する二つの娘細胞に分配されることで遺伝情報が子孫に引き継がれていく。

DNAに記録された遺伝情報は、RNAポリメラーゼという酵素によってmRNA(伝令RNA、メッセンジャーRNA)に写し取られる。この過程は転写とよばれる。mRNAに写し取られた遺伝情報は、リボソーム上でアミノ酸配列に翻訳される。リボソームは、タンパク質とrRNA(リボソームRNA)でできた構造体である。リボソームにまずmRNAが結合、そこにtRNA(転移RNA、トランスファーRNA)とアミ

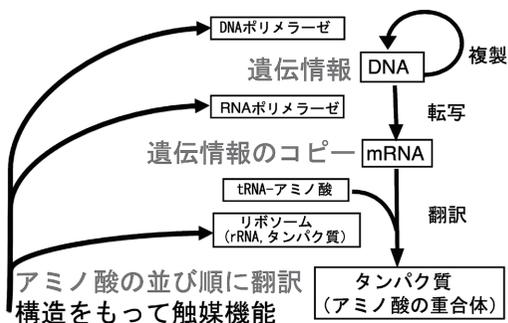


図2: 遺伝の仕組み[1]。DNAに記録された遺伝情報はDNAポリメラーゼ(酵素タンパク質)で複製されて、娘細胞に伝えられる。DNAの遺伝情報はRNAポリメラーゼ(酵素タンパク質)で転写されてmRNAに写し取られる。mRNAの情報はリボソーム(rRNAとタンパク質の複合体)上でtRNAとアミノ酸が結合したもののからアミノ酸を重合することで翻訳される。アミノ酸の重合体は自発的に折りたたまれて構造をとりタンパク質となり、触媒機能を持つようになる(酵素タンパク質)。

ノ酸の結合体であるtRNA-アミノ酸が遺伝暗号(コドン)にしたがって結合してペプチド鎖が合成される。この過程は翻訳とよばれる。翻訳されたペプチド鎖は自動的に折りたたまれて構造をもち、触媒機能を発揮する。これがタンパク質である。

DNAの複製過程は(図3)、レプリソーム(複製する粒の意味)と名付けられたタンパク質複合体で進行する。レプリソーム中のヘリカーゼという酵素によって二本鎖DNAが2本の一本鎖にほどかれる。ほどかれた2本の一本鎖DNAは、DNAレプリソーム中の2個のDNAポリメラーゼによって複製され二本鎖となる。DNAの鎖は5'から3'という方向性を持って

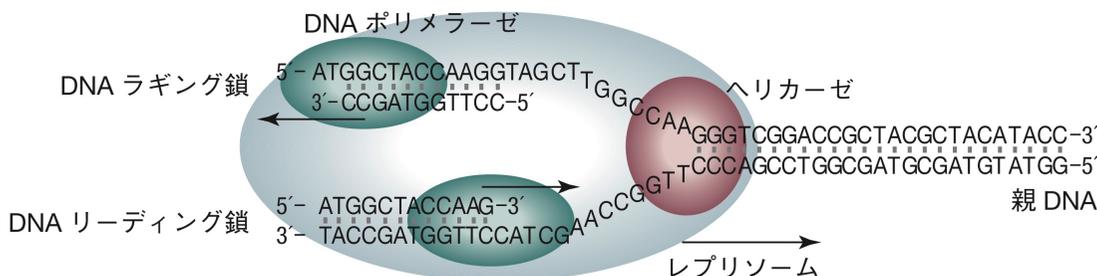


図3: DNAポリメラーゼ(DNA複製酵素)による複製反応[6]。レプリソームが右に移動するにつれ、ヘリカーゼによって二本鎖DNAが2本の一本鎖DNAに解離する。DNAリーディング鎖はDNAポリメラーゼによってレプリソーム進行方向に複製される。ラギング鎖はレプリソームと反対方向に複製される。レプリカーゼの進行で解離したラギング鎖側の一本鎖と、複製で二本鎖になったラギング鎖はループ状にレプリソームから飛び出す。

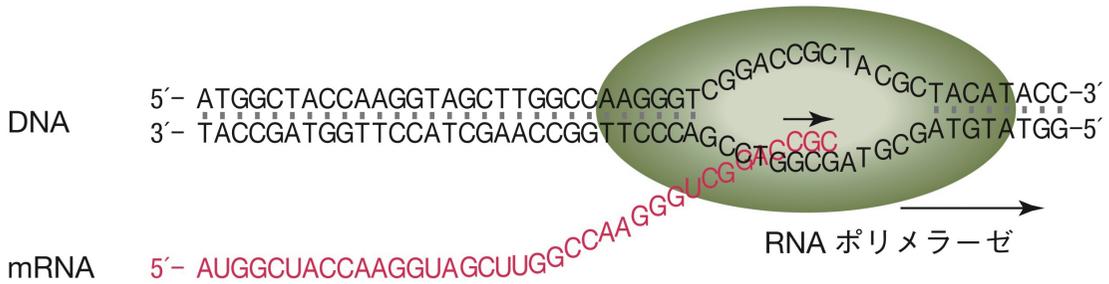


図4: 転写反応[6]. RNAポリメラーゼが右方向に移動するにつれて, DNA二本鎖は一時的に2本の一本鎖に解離する. 2本の一本鎖DNA鎖の内の一方を鋳型にしてRNAポリメラーゼ(転写酵素)によりmRNAが転写される. DNAのTはmRNAではUに置き換えられる.

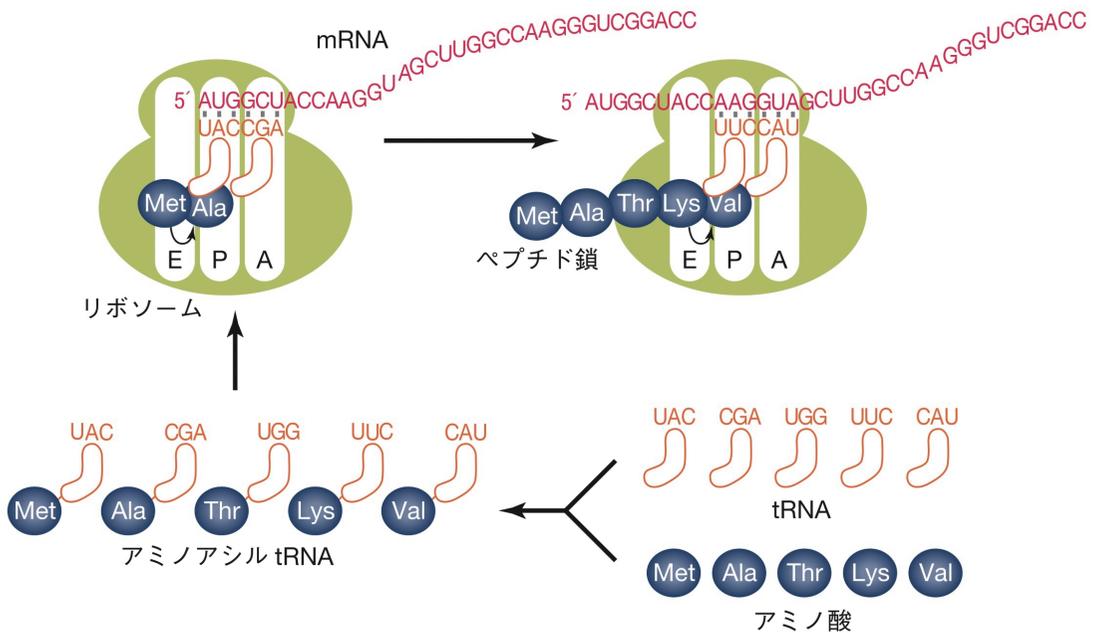


図5: 翻訳過程[6]. リボソームに結合したmRNAに, mRNA上のコドンに対応したアンチコドンをもつtRNAが順に結合する. 翻訳の最初のアミノ酸は必ずメチオニンMetで, メチオニンが隣のアミノ酸(この場合にはアラニンAla)に転位することでペプチド鎖の合成が始まる(左上). 合成中のペプチド鎖が次ぎのtRNAに付いているアミノ酸(この場合バリンVal)に転移することで, ペプチド鎖が一つ延びる(右上). このペプチド鎖転移反応が繰り返されることで, ペプチド鎖が延びていく. アミノ酸はそれぞれに対応するtRNAに(右下), アミノアシルtRNA合成酵素によって結合される(左下). リボソーム上のE, P, Aは, tRNAが結合する三つの部位で, それぞれejection, peptide, amino acidを表す.

いて, DNAポリメラーゼは鎖を一方にだけ複製できる. そこで, 一方に複製を続けるリーディング鎖と, 一定の長さの複製を行なっては, 進行したレプリソームの位置から再度複製を開始するラギング鎖という非対称なDNA複製が行われる.

転写過程ではRNAポリメラーゼによってDNA二本鎖がほどかれて, そのうちの片方を鋳型にして情

報をmRNAに写し取っていく(図4)[6].

翻訳過程では, tRNAがmRNAに順に結合する(図5)[6]. それぞれのtRNAにはアンチコドンに対応するアミノ酸が結合している. そのアミノ酸に合成途中のペプチド鎖が転移することで, ペプチド鎖が1アミノ酸分延びることになる. このペプチド鎖転移反応が繰り返されることで, ペプチド鎖が延びてい

二 文 字 目

		U	C	A	G	
一 文 字 目	U	UUU } Phe(F) UUC } UUA } Leu(L) UUG }	UCU } UCC } Ser(S) UCA } UCG }	UAU } Tyr(Y) UAC } UAA 終止 UAG 終止	UGU } Cys(C) UGC } UGA 終止 UGG Trp(W)	U C A G
	C	CUU } CUC } Leu(L) CUA } CUG }	CCU } CCC } Pro(P) CCA } CCG }	CAU } His(H) CAC } CAA } Gln(Q) CAG }	CGU } CGC } Arg(R) CGA } CGG }	U C A G
	A	AUU } AUC } Ile(I) AUA } Met(M) AUG }	ACU } ACC } Thr(T) ACA } ACG }	AAU } Asn(N) AAC } AAA } Lys(K) AAG }	AGU } Ser(S) AGC } AGA } Arg(R) AGG }	U C A G
	G	GUU } GUC } Val(V) GUA } GUG }	GCU } GCC } Ala(A) GCA } GCG }	GAU } Asp(D) GAC } GAA } Glu(E) GAG }	GGU } GGC } Gly(G) GGA } GGG }	U C A G

Ala (A) アラニン
Arg (R) アルギニン
Asn (N) アスパラギン
Asp (D) アスパラギン酸
Cys (C) システイン
Gln (Q) グルタミン
Glu (E) グルタミン酸

Gly (G) グリシン
His (H) ヒスチジン
Ile (I) イソロイシン
Leu (L) ロイシン
Lys (K) リシン
Met (M) メチオニン
Phe (F) フェニルアラニン

Pro (P) プロリン
Ser (S) セリン
Thr (T) トレオニン
Trp (W) トリプトファン
Tyr (Y) チロシン
Val (V) バリン

図6: 翻訳のコドン表, アミノ酸三文字表記と一文字表記[6].

く、完成したペプチド鎖はリボソームから離れて、自動的に折りたたまれてタンパク質となる。ここで、アミノ酸が重合したものをペプチド鎖とよぶ。ペプチド鎖がそれぞれの配列によって決まった構造に折りたたまれて、機能をもったものをタンパク質とよぶ。

tRNAにそのtRNAに対応するアミノ酸を結合する反応は、アミノアシルtRNA合成酵素(ARS)と呼ばれる酵素で行われる。つまり、どのアミノ酸がどのコドンに対応するか(図6)は、ARSが決定している。

(2) RNAとDNAの違い

図7は、RNA(上)とDNA(下)を図示している。RNAとDNAは、RNAでは4つめの塩基がU(ウラシル)、DNAではT(チミン)である点が異なる。五角形の部分が、RNAではリボース、DNAではデオキシリボースになっている。リボースおよびデオキシリボースの炭素には1'から5'まで番号が振られていて、個々の炭素が番号によって識別される。2'の炭素に

水素が二つ付いているのがデオキシリボースで、一方の水素がヒドロキシ基になった物がリボースである[6].

遺伝情報はDNAからRNAに伝えられるが、DNAとRNAが分子として生体内で合成される際には逆の順である。まずRNA分子が合成され、RNA分子2'の酸素が除去(deoxy)されることでDNA分子となる。DNAはdeoxyribonucleic acidの略称であるが、このdeoxyはその脱酸素反応を意味する。

(3) RNAとDNAの名称

RNAとDNAは以下の様な名称でよばれているが、この項は読み飛ばしてもその後の節の理解には支障ない。RNAとDNAの複素環部分を核酸塩基あるいは単に塩基とよぶ。塩基がリボースあるいはデオキシリボースに結合したものをヌクレオシド、それにリン酸基が結合したものをヌクレオチドと呼ぶ。

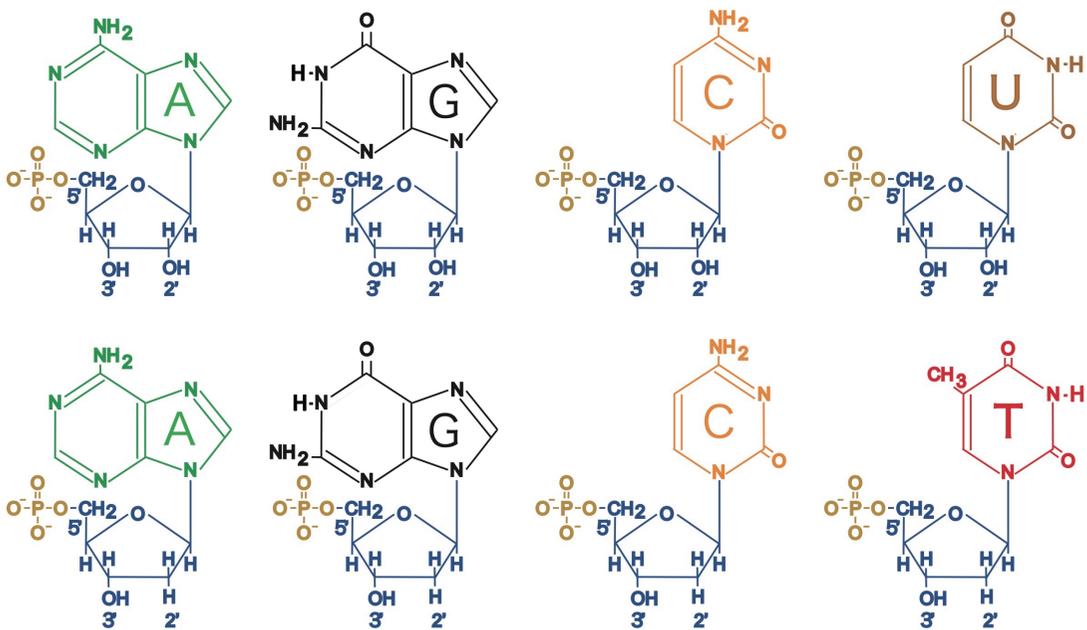


図7:RNAとDNAの分子構造[6]. 上:RNA単量体(リボヌクレオチド), 下:DNA単量体(デオキシリボヌクレオチド). 青上:リボース, 青下:デオキシリボース, 黄土:リン酸基.

ヌクレオチドは核酸とも言うが、一般に核酸と言った場合に単量体と多量体のどちらを意味するかが紛らわしい。そこで、核酸の単量体を意味するときにはヌクレオチドとよぶ。RNAで有る事を強調する場合にはリボヌクレオシドあるいはリボヌクレオチド、DNAで有る事を強調する場合にはデオキシリボヌクレオシドあるいはデオキシリボヌクレオチドとよぶ。

ACGTもそれぞれ、塩基、ヌクレオシド、ヌクレオチドの順で下記の様な名称が付いている[6]。RNAの場合、A: アデニン、アデノシン、アデニル酸; C: シトシン、シチジン、シチジル酸; G: グアニン、グアノシン、グアニル酸; U: ウラシル、ウリジン、ウリジル酸とよぶ。ヌクレオチドは、ヌクレオシドのリン酸化物なので、ヌクレオシド一リン酸(AMP, CMP, GMP, UMP)、ヌクレオシド二リン酸(ADP, CDP, GDP, UDP)、ヌクレオシド三リン酸(ATP, CTP, GTP, UTP)と呼ぶことも多い。

DNAのヌクレオシド、ヌクレオチドはそれぞれの名称の前にデオキシをつけ、略称ではdをつける。例えば、デオキシアデノシン、デオキシアデニル酸、デオキシアデノシン一リン酸(dAMP)の様によぶ[6]。T: チミン、チミジン、チミジル酸は基本的にDNAな

のでデオキシをつけない場合が多い。

2.3 RNAワールド

遺伝の仕組みでは、DNAの複製によって遺伝情報が保持され、転写、翻訳を通じて、タンパク質が合成される。つまり、タンパク質は、この遺伝の仕組みがなければ合成されない。一方で、タンパク質がなければ、遺伝の仕組みは成立しない。これは「タマゴとニワトリのパラドックス」と呼ばれている。タマゴが先ならそのタマゴは何が産んだのか、ニワトリが先ならそのニワトリはどの様なタマゴから育ったのか、どちらにしても説明がつかないという意味である。このパラドックスを解消する生命の起源の仮説としてRNAワールドが提案されている[1]。

(1) RNAがあればDNAはいらないというRNAワールド

RNAがDNAの代わりの役割をもっていたと考えるRNAワールド説を現在多くの分子生物学者が支持している[1]。その理由は、1) RNAがDNA同様に塩基対合して二本鎖をつくることが可能であり、遺伝情報を保持複製できることである。実際、RNA

をゲノムとして持ち、DNAを持たないウイルスが知られている。コロナウイルスやインフルエンザウイルスもRNAゲノムを持ったウイルスである。2) 核酸を細胞内で生合成する際、まずRNAを作りRNAの脱酸素反応によってDNAを合成していることも理由の一つである。遺伝情報はDNAからRNAに転写されて伝わるが、分子として合成されるときには逆で、まずRNAが生化学的に合成された後でRNAの脱酸素反応によってDNAが合成される。この合成順序は、かつてRNAだけが合成されて利用されており、DNAは後から合成される様になったと考える方が、その逆よりも理解しやすい。最後に、3) タンパク質合成時にはDNAではなくRNAが関与していることがある。遺伝の仕組みの最も本質的な反応は、タンパク質合成反応であるが、タンパク質合成反応に関与するのはmRNA、tRNAとrRNAで、DNAは関与していない。以上の理由から、DNAは無くても遺伝の仕組みは機能しうると考えることができる[1]。

(2) RNAがあればタンパク質もいらないというRNAワールド

また、RNAがタンパク質の代わりに役割をもっていた可能性も考えられる[1]。その最大の発見は1980年代に起きた。それまで、生体高分子のうちで触媒機能をもつのはタンパク質だけであると考えられていた。チェック(Thomas Cech)はRNAを切断して結合する反応(スプライシング反応)を触媒する因子を探す実験をしている時、RNA自身がRNAの切断と結合を触媒する事を発見した[7]。触媒機能を持つタンパク質は日本語では酵素、英語でエンザイム(enzyme)と呼ばれている。RNAの正式名称はリボ核酸(ribonucleic acid)である。これらの名称から、触媒機能を持つRNAがリボザイム(ribozyme)と名付けられた。つまり、RNAが触媒活性を持ち得ることが明らかとなった。

一端RNAが触媒機能を持ち得ることがわかると、それまでの生化学において補酵素と呼ばれていた分子の中に、多数のRNAやその誘導体があることが再認識された。それらはATP、CTP、GTP、UTP、NAD、FADなどである。ATPとCTP、GTP、UTPはRNAそのもの(ヌクレオシド三リン酸)であり、NADやFADは分子構造の一部にRNAが含ま

れている。これらは、RNAが触媒機能を担っていたRNAワールドの名残であると理解することもできる。

また、タンパク質合成反応にRNA(mRNA、tRNA、rRNA)が関与していることは既に指摘した。その中でもとりわけ重要な反応はリボソーム内でのタンパク質合成反応である。タンパク質合成反応は、tRNAに結合している合成途中のペプチド鎖が、次ぎのtRNAに結合しているアミノ酸に転移することで進行する(図5)。このペプチド鎖転移反応はリボソーム内で進行する。リボソームは分子量約250万の巨大な高分子複合体で、rRNAと何本かのタンパク質サブユニットから構成されている。それまで、タンパク質合成反応を担うのはタンパク質であろうと漠然と推測されていた。

リボソームの結晶をX線解析することからリボソームの立体構造が明らかとなった。リボソームのペプチド転移反応を行う領域にはタンパク質サブユニットは見られず、RNAだけが存在していた。つまり、タンパク質合成のためのペプチド転移反応は、リボザイムつまりRNAによって進行している事がわかった。この結果は、タンパク質が誕生する時にペプチド転移リボザイムが誕生していたと考えるとつじつまが合うが、その逆は考えにくい。タンパク質合成が始まる前にRNAワールドが存在していたことの大きな証拠となる[1]。

しかし、まだ多くのRNAワールドの問題点が残されている。それらは、RNAが非生物的にどうやってできたのか、RNAを非生物的に活性化できたのか、RNAがどのような小胞に囲まれていたのか、等である。これらのいくつかは既に研究が進んで解決しつつあることをこの後解説する。

2.4 前生物的なRNA単量体合成

まず、RNAワールドが誕生するためにはRNAが生物の関与無しに合成される必要がある。RNAの材料となる核酸塩基とリボースは炭素質隕石の中に見つかっているが、ヌクレオシド(RNA単量体でリン酸基を持たない物)もヌクレオチド(RNA単量体でリン酸基を持つ物)も隕石中に見つかっていない[5]。

ヌクレオチド合成に関する研究が進み[1]、ほとんどのヌクレオシドとヌクレオチドが水溶液中で合成できる事が示された(表2)。また、天然のヌクレ

表2: 水溶液中で非生物的に合成されたヌクレオチドとヌクレオシド [1].

著者	非生物的に合成されたヌクレオシドあるいはヌクレオチド
Powner et al. (2009)	2',3'-cCMP
Patel et al. (2015) [8]	2',3'-cUMP
Becker et al. (2016)	Adenosine, Guanosine
Kim and Benner (2017)	2',3'-cAMP, 2'-AMP, 3'-AMP, 5'-p-2',3'-cAMP
Becker et al. (2019)	Adenosine, Guanosine, Cytidine, Uridine, CMP, CDP, UMP, UDP

注: 2',3'-cCMP等の“c”は環状(cyclic)の意味で, シトシンの2'と3'の両方に一つのリン酸基がエステル結合したものの(図8).

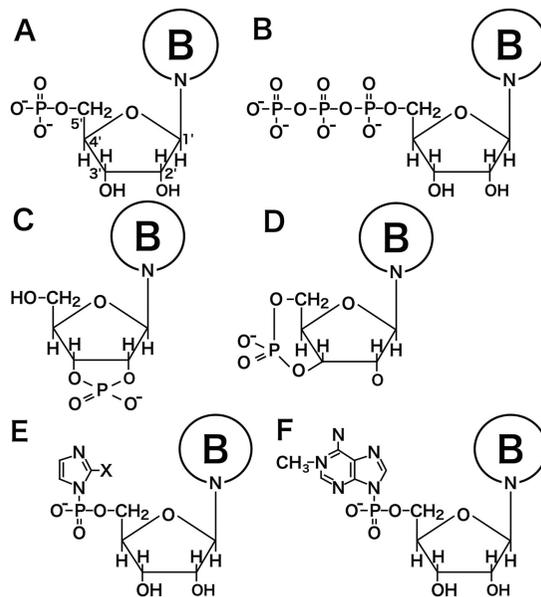


図8: RNA単量体と活性化RNA単量体[1]. パネルA: リボヌクレオチド (ribonucleotide, ribonucleoside-5'-monophosphate, 5'-NMP). パネルB: リボヌクレオシド-5'-三リン酸 (ribonucleoside-5'-triphosphate, 5'-NTP). パネルC: リボヌクレオシド-2',3'-環状一リン酸 (ribonucleoside-2',3'-cyclic-monophosphate, 2',3'-cNMP). パネルD: リボヌクレオシド-3',5'-環状一リン酸 (ribonucleoside-3',5'-cyclic-monophosphate, 3',5'-cNMP). パネルE: 5-phosphoimidazole of ribonucleoside (ImpN) ではXは水素, あるいは5-phosphoro-2-methylimidazole of ribonucleoside (MelmpN)ではXはmethyl (CH₃)基. パネルF: ribonucleoside-5-phosphoro-1-methyladenine (Metade-N). 各パネルのBは塩基で, A, C, G あるいはUの内の一つを表す. パネルAの番号はリボースの各炭素を表す. ヌクレオチド英語名称の数字は, リン酸基が結合するリボースの炭素番号を表している.

オチド合成環境としては例えば, 陸上のクレーター (Patel et al. 2015 [8])が提案されている. 隕石衝突とその反応により, クレーターには鉄のシアン化合物ができる可能性がある. また, 隕石破片がクレーター内に散らばることで環境の非均一性ができる. そこに水たまりができた後で乾燥すると, クレーター壁面に化合物の濃度勾配ができる. さらに, そこに水が流れることで核酸単量体が合成されるのではな

いか. 隕石中に見つかりにくいアミノ酸もそこで合成できるかもしれないと提案されている[8].

また, RNA合成環境として, ヌクレオシドがリン酸化してヌクレオチドになる環境が検討されている[9]. リン酸を含む鉱物とUrea(尿素), さらにホウ素を混ぜてヌクレオシドを反応させると, リン酸が縮合し, ヌクレオチドが合成される. リン酸を含む鉱物から溶け出したホウ素とリン酸は浅瀬に沈殿するかも

表3: RNA複製リボザイムの鑄型RNA複製能力[10].

リボザイムの名称	RNA合成長 [nt] ^a	リボザイムの長さ [nt] ^a	複製エラー率	反応条件	著者
b1-233t	6	96	15×10^{-2}	60 mM MgCl ₂ , 22°C, 6 days	Ekland & Bartel, (1996)
Round-18	14	189	3.3×10^{-2}	200 mM MgCl ₂ , 22°C, 24h	Johnston et al. (2001)
tC19	95	198	2.7×10^{-2}	200 mM MgCl ₂ , 17°C, 7 days	Wochner et al. (2011)
tC9Y	206	202	2.3×10^{-2}	200 mM MgCl ₂ , 17°C, 7 days	Attwater et al. (2013)
tC9-4M	195	177	2.2×10^{-2}	10 mM MgCl ₂ + 6μM K10 ^b , 17°C, 21 days	Tagami et al. (2017)

注: これらの反応は(NTP: ATP, CTP, GTP, UTP)の存在下でおこなわれた.

a) nt: ヌクレオチド. b) K10: リシン十量体.

しれない. 実際に地球上でこうした反応が起きる場所として, 海の浅瀬が提案されている[9].

2.5 RNA複製リボザイムの可能性

さて, RNAワールドの可能性を支える重要な結果は, RNA複製リボザイムの発見であった[1, 10]. いくつかの研究によって, 鑄型RNAを複製するリボザイムが報告されている. 表3はどれくらいの長さのRNA複製リボザイムによって, どれだけの長さの鑄型RNAを複製できたかをまとめてある. リボザイムの長さが200 nt(ヌクレオチド)程度あると, 200 nt程度の鑄型RNAを複製できることがわかる. つまり, 200 nt程度の長さのRNA分子は自分と同じ長さの鑄型を複製できることになる.

2.6 RNAの非生物的重合

すなわち, 一端この様なRNA複製リボザイムが誕生すれば, 核酸の単量体(ATP, CTP, GTP, UTP)を重合することができる. しかしそのリボザイムは, 非生物的に誕生する必要がある. これまでに, 多くの実験が行われ[1], 乾燥すること, 一定温度に保持することでヌクレオチドが非生物的に重合することが明らかとなった(表4).

さてここで, ヌクレオチドの重合体は水中では不安定で, 重合体は加水分解によって単量体となる. したがって, RNA単量体ヌクレオチドが水中で重合することはあり得ない. 生物の細胞内では, RNAを予め活性化することで水溶液中での重合を実現している. 図8Bはリボヌクレオチド三リン酸で, 生物細胞内で用いられているRNA活性型分子である. 図8AはRNAの単量体で, 活性型ではないので水中で重

合することはない. ただし図8Aも, 乾燥することで脱水反応を起こせば重合する(表4). 一方, 図8CからFが, RNAの活性型分子である. 図8のなかでも図8CとDは一つのリン酸基がリボースの二つの水酸基とエステル結合して環状となっている. これらは, 環状リボヌクレオチドとよばれ, リン酸基が付いている炭素番号をつけてヌクレオチド-2',3'-環状一リン酸(2',3'-cNMP), ヌクレオチド-3',5'-環状一リン酸(3',5'-cNMP)等と呼ばれる.

表4ではこれらの活性型か非活性型単量体のいずれかが無生物的ヌクレオチド重合反応に用いられている. 表4の中でも, 3',5'-cGMPを乾燥させると核酸が80 ntくらい重合した[11]. また, 活性化していないヌクレオチドを利用した場合でも, 乾燥によって300 nt以上重合することが報告された[12]. ただし, この場合には出来上がった長鎖RNAの中に[3'-5']-結合と[2'-5']-結合が混在しており, そのままでは活性をもつリボザイムができる確率は極めて低い.

したがって, 今の所200 nt結合した十分な長さのRNA複製リボザイムを実験的にいきなり誕生させることには成功していない. 最初は, 80 nt程度の長さのヌクレオチドができて, これが非生物的乾燥での重合の鑄型となってさらに長いRNA分子を誕生させたのかも知れない(Constanzo et al. 2009). あるいは, 複製性能は低い短いリボザイムが複製を行っている内に次第に長くなっていったのか, あるいは複数の断片が共同で働くことで, 十分な機能をもつRNA複製リボザイムとして機能したのかもしれない[1].

表4: 酵素や無機触媒が無い条件でのスクレオチドの重合[1].

著者	スクレオチド	合成されたRNA長	反応条件	添加物
Verlander et al. (1973)	2',5'-cAMP*	6, excess [3'-5']- over [2'-5']-linkages	25-85°C dry, 3 day	Aliphatic diamines
Ferris et al. (1996)	ImpA*	20-40, heterogeneous linkage	25°C 1 day, 14 cycles*	Monmorillonite dA(pdA) ₈ pA
Ertem & Ferris (1997)	ImpC*	14	2°C, 6 day	Olygo(C) _s *
Huang et al. (2006)	Metade-A*, Metade-U*	40-50	RT*, 1 day	Monmorillonite
	Metade-C*	20-25	RT*, 9 day	Monmorillonite
Constanzo et al. (2009)	3',5'-cAMP*	4-8	85°C 1 h	
	3',5'-cGMP*	25	85°C 1 h	
	3',5'-cGMP*	>120	60°C 6h	5'C ₂₄ 3'
Decke et al. (2011)	2-MeImpA*, 2-MeImpG*, 2-MeImpC*, 2-MeImpU*	4	20°C 8 day	Template, primer
Adamala & Szostak (2013)	2-MeImpG*	7	RT*, 24h	Fatty acid membrane, template
Morasch, et al. (2014) [11]	3',5'-cGMP*	40-80	50°C, dry, 15 h	
Da Silva, et al. (2015) [12]	5'-NMP*, AMP, UMP	>300: mixtures of [3'-5']- and [2'-5']-linkages	Wet dry, 16 cycles	Salty environment
O'Flaherty et al. (2018)	5'-ImpN*	5	22°C, 8h	Fatty acid vesicle, template, primer
Costanzo et al. (2021)	3',5'-cGMP*	14	80°C dry, 40 h	

注*: 2',5'-cAMP: adenosine-2',5'-cyclic-monophosphate. ImpN: 5'-phosphoimidazole of ribonucleoside. Metade-N: ribonucleoside-5'-phosphoro-1-methyladenine. 3',5'-cNMP: ribonucleoside-3',5'-cyclic-monophosphate. MeImpN: 5'-phosphoro-2-methylimidazole of ribonucleoside. ImpN: 5'-phosphoimidazole of ribonucleoside. NはA, C, G, U, Tのどれかで有る事を表す. 分子構造は図8参照. Ferris et al. 1996では同じ反応液に反応基質ImpAを加えて, 反応を14回繰り返していることを14 cyclesと記載した. Ertem & Ferris (1997) のOlygo(C)_sはシチジル酸が6~8スクレオチド繋がったもので鋳型として加えている. RT: room temperature, 室温.

2.7 RNAワールドでのRNA細胞複製モデル

まだ, 活性化スクレオチドや脂質膜材料がどの様に非生物的に合成されるかが充分解っているわけではない. また, 複製リボザイムが偶然できる確率も非常に低いため, 突然できるとは考えにくい. その誕生までに何らかのダーウィン進化過程があったのではないかと予想されるが, 不明である.

こうした, 不十分な点を多々残しつつ, 現在想定されるRNAワールドで誕生した最初の生命となるRNA細胞のモデルは図9のようである[1]. 点線で囲まれた脂質膜(リボソーム)の中に, 鋳型となるRNAとRNA複製触媒活性をもつRNA複製リボザイムがある. RNA複製リボザイムは鋳型RNAを複製する. 二本鎖RNAは2本の一本鎖RNAに分離し, プラス鎖RNA(赤曲線)がRNA複製リボザイムで複製される. RNAプラス鎖はリボザイムRNAそのもので, 二本鎖から一本鎖に解離した後にプラス鎖RNAが折

りたたまればRNA複製触媒活性をもつRNA複製リボザイムとなる. 対合した2本のRNA鎖は相補的なので, 異なる配列をもっている. そのうちの機能を持つRNA(この場合にはリボザイム)をプラス鎖, 反対側を鋳型鎖とよぶ. プラス鎖が複製されれば鋳型鎖となる. 脂質膜内に鋳型鎖とリボザイムが少なくとも2セットできれば, 分裂して二つのRNA細胞となる. これが繰り返されることで, RNA細胞が増殖する. RNAの活性型と脂質膜材料は周辺の溶液から供給される.

遺伝の仕組みがどの様に誕生したかを考える上で, 何らかの遺伝情報を維持できることが実験的に示されているのはDNAとRNAである. 一方, 遺伝情報を複製する触媒活性を持つことが示されているのはRNAとタンパク質である. つまり, 遺伝情報を保持しつつ, その複製を触媒できる分子は, 現在RNAのみである[1]. したがって, 生命の誕生時に関与した分子としてRNAが最有力候補といえる. もち

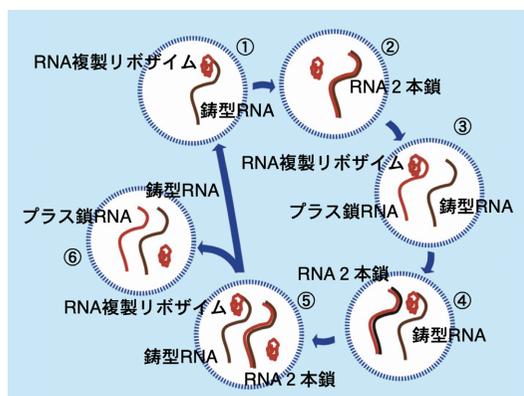


図9: RNA細胞の複製モデル[1]. ① 点線で示される脂質膜の中に鑄型RNA(茶曲線)とRNA複製リボザイム(赤塊)がある。RNA複製リボザイムは鑄型RNAを複製して、② 鑄型RNAとプラス鎖RNA(赤曲線)との二本鎖となる。③ RNA二本鎖が分かれて、2本の一本鎖RNAとなる。そのうちの一方、プラス鎖RNAを鑄型としてRNA複製リボザイムが複製し、④ RNA二本鎖となる。鑄型RNAがリボザイムで複製されてプラス鎖RNAができ二本鎖となる⑤、とともに、RNA二本鎖のうちの一方であるプラス鎖RNAは折りたたまれてRNA複製リボザイム(赤塊)となる。⑥ 二本鎖RNAが2本のRNAとなったものと、一つのRNA複製リボザイムをもったものが、①鑄型RNA1本と一つのRNA複製リボザイムをもったものと、分裂する。脂質膜とRNAの材料は溶液中から取り込まれる。

ろん今後、例えばタンパク質のアミノ酸配列が複製されうること、あるいは他の分子が遺伝情報を保持しかつ触媒活性を持つことが示されれば、それも生命の起源に関与した分子として考慮する必要がでてくる。

2.8 生命誕生の場

さて、生命誕生の場所としては、様々な場所が提案されている[1]。表5にはそれらをまとめた。ダーウィン(Charles Robert Darwin)は、友人にあて

た手紙の中で、生命が誕生するとすれば暖かい池のなかだろうという様な意味を書いている。

"But if (and oh what a big if) we could conceive in some warm little pond with all sorts of ammonia and phosphoric salts, light, heat, electricity etcetera present, that a protein compound was chemically formed, ready to undergo still more complex changes [...]" [13].

また、小川の流れの中での結晶成長を生命の起源の場所とする提案もある(Cairns-Smith 1985)。ただし、これは数理理論的研究なので実験結果は限定的である。熱水を模した実験で、アミノ酸が重合したことから熱水噴出孔が生命の起源の場所として提案された(Imai et al. 1999)。圧力が高い場所で、アミノ酸を圧縮すると重合する実験から、地下が生命誕生の場として提案されている(Ohara et al. 2007)。RNA生命の誕生を考えた場合、クレーターをRNA合成の場と考える提案がある(Patel [8])。生命がRNAワールドから始まるとすると、脱水反応の場が必要となり、陸地が必要であるため、陸上のクレーターか温泉、池や干潟等が適当かもしれない[1]。

一方、Mulkiđjanianら[14]は細胞内のイオン濃度に着目した生命の起源の提案をした。多細胞動物の細胞内にはカリウムイオン濃度が高く、細胞外の体液(血液やリンパ液)にはナトリウムイオン濃度が高いことが古くから知られている。細胞外液にナトリウムイオンが多いことは、多細胞動物が誕生した先カンブリア末期に、ナトリウムイオンに富む海水成分が細胞外液成分となった、と考えることで説明できる。しかし、カリウムイオンの多い細胞質がどの様に誕生したかが不明であった。

表5: 生命の起源の場所の候補[1].

生命の起源の場所の候補	著者
Warm pond	Darwin (1871) [13]
Early hydrosphere	Oparin (1969)[3]
Stream	Cairns-Smith (1985)
Deep sea hydrothermal system	Imai et al. (1999)
Underground	Ohara et al. (2007)
Land hot spring	Mulkiđjanian et al. (2012) [14]
Crater	Patel et al. (2015) [8]

生命誕生時期の海水もすでにナトリウムイオンが多く含まれていたが、陸上温泉の中にカリウムイオン濃度の多い温泉があることがわかった[14]。陸上地熱地帯地下で高温となった水は気-液分離する。その際、気相にカリウムイオンが多く含まれ、それが凝結してカリウムイオン濃度の高い温泉水となる。したがって、そのようなカリウムイオン濃度が高い温泉で、最初の細胞が誕生したのではないかという主張である[14]。ただし、この説は、RNAワールド等他の重要項目に関しては考慮していない。

2.9 生命の起源とRNAワールドのまとめ

有機物による微小球状構造、ベシクルが生命の起源で重要な役割を果たしたと考えるいくつかの説がある。ダーウィン進化におけるベシクルの有効性は失われていない。メタボリズムを重視する説もある。

現在の生物の遺伝の仕組みはタンパク質によって触媒されるが、タンパク質はこの遺伝の仕組みが無ければ機能しない。その誕生が生命の起源における「タマゴとニワトリのパラドックス」と呼ばれていた。この解決の道筋を示したのがRNAワールド説である。

RNAは遺伝情報を保持可能である。RNAが触媒機能を持つことが1980年代に発見されて、RNAが遺伝情報を持つとともに触媒機能も担うRNAワールドが提唱された。その後、RNA単量体が水溶液中で合成されうること、RNAでできた触媒、リボザイムでRNAの鋳型を複製可能なこと、RNA単量体を乾燥させるかRNA活性型を一定温度に保つことでRNA単量体が重合することが多数報告された。RNAワールド誕生の場として海底熱水地帯の鉄硫黄球構造を考えるモデルがあるが、実験的な裏付けは乏しい。生命誕生は陸の可能性が高い。

現在までのところ、遺伝情報を保持でき複製されることが実験的に確認されている高分子はRNAとDNAである。触媒機能を持つことを確認されているのはRNAとタンパク質である。いまのところ、遺伝情報を保持、複製できて触媒活性をもつ事が確認されているのはRNAだけである。まだ、ジグソーパズルのすべてのピースがそろっているわけではないが、RNAワールド仮説を支持する実験結果が多数集まっている。

2.10 生命の起源とRNAワールドに関する質疑応答

質問： どうして複製時に熱はいらないのか？

回答： 細胞内のDNAの複製ではdATP, dCTP, dGTP, dTTPを基質として用いる。これらのDNA単量体デオキシリボスクレオシド三リン酸のエネルギーを用いて重合できるので、熱は不要である。生命誕生前を想定した非生物学的なスクレオチド重合実験では、様々な活性化スクレオチドが用いられている。活性化スクレオチドを用いた実験では、活性化スクレオチドが反応を進行させるエネルギーを保持している。実験の中には活性化スクレオチドでは無く、非活性型のスクレオチドを乾燥させることで、スクレオチド重合を行ったものもある。この場合、多量体化する反応は脱水縮合なので、乾燥によって反応を推進している。そういう意味ではエネルギーは乾燥によって供給されている。いずれも、熱を反応促進に使っているわけではない。

質問： 膜を積極的に合成する必要があるのか？

回答： 膜を構成する分子が溶液中に供給されれば、特に積極的に細胞内で膜を合成する必要はない。ただし、後の進化で積極的に膜脂質を合成するようになったはずである。

質問： 生死の判断は？

回答： リボザイムが複製を始めたなら、生きてしていると判断できる。つまり、RNAの材料と、膜脂質が溶液中にある環境で、脂質膜中にRNA複製リボザイムがあれば、脂質膜中のRNA鎖をRNA複製リボザイムが複製して、RNA鎖とリボザイムが倍加したところで分裂する。この繰り返してRNA細胞がどんどん増えていくことになる。この場合にはRNA細胞は生きている。一方、RNA複製リボザイムの長さが短くなるなどの理由で複製機能が失われれば、RNA細胞は死ぬ。脂質膜が破られればRNA細胞は死ぬ。

質問： 生き物の定義は？

回答： 現在、世界的に認められた定義はない、この後(第5節)で紹介するが、例えば、複製する

こと、膜に囲まれていること、代謝していること、ダーウィン進化していること等が生き物の性質と考えられている。RNA細胞はこれらの性質をもっている。RNA細胞には代謝が一見無いように見えるが、RNAの活性型単量体であるヌクレオシド三リン酸が重合する過程は、ギブスエネルギー的に自然に進行する反応なので、本質的に代謝反応と言って良い。

質問：生命の誕生は現在も起こりうるのか？

回答：生命誕生の場所が現在も自然界にあれば、生命が誕生してもよい。ただし、たとえばヌクレオシド三リン酸や脂質は既に誕生した生命にとっても良い餌なので、既存の生物が混入すれば生命の材料はすぐ食べられてしまう。また、仮に新たなRNA細胞が誕生したとしても、既存の生物と比べて増殖速度が遅ければ新たなRNA細胞は淘汰されてしまう。

質問：RNA細胞に寿命はあるのか？

回答：ない。微生物や単細胞真核生物にも寿命はない。多細胞真核生物ができてから寿命を持つ生物が誕生した。多細胞生物に寿命がある理由は難しいが、次の様と考えられている。多細胞生物は発生して、成体となり、生殖活動を行なう。成体の外的要因による死亡率の高い生物ほど生殖活動を早期に行う。外的要因による死亡で生殖活動できる成体の数がどんどん減ってしまう前に生殖活動することが有利だからである。成体の数が減ってしまった後に発現するような老化促進因子は、生殖活動の効率を下げないので、老化促進因子が蓄積していく。すると、人間による飼育などで外的死亡要因が取り除かれた場合、蓄積した老化促進因子による寿命が見えてくる。一般に大型の動物は寿命が長い。これは大型動物の成体は外的要因による死亡率が低いこととつじつまがあう。

質問：膜はいつできたのか？

回答：膜のない状態で複製を行うと、複製する能力が高いRNA鎖ではなく、複製される能力が高いRNA鎖が増殖してしまう。つまり複製されたRNAは複製する能力が高いわけではない。そこで、複製する能力が高いRNA鎖

が自然選択されるためには膜が必要である。RNA複製リボザイムが膜に囲まれていれば、複製する能力が高いRNA複製リボザイムが含まれる膜中でのRNA増幅が速く進行して、そのRNA複製リボザイムを含むRNA細胞がどんどん増えていくことになる。つまり、膜で囲まれたRNA複製リボザイムを持つRNA細胞の誕生が生命誕生と考えて良い。RNA細胞誕生時に膜ができています。

質問：生命誕生時の、細胞内のナトリウムイオン/カリウムイオン濃度比が維持されている根拠は？

回答：根拠はわかっていない。Mulkiđjanianは単に生命誕生時にできたカリウムイオン濃度が維持されていると想定しているにすぎない[14]。ただし、細胞膜内外のナトリウム/カリウムイオン濃度差は膜電位を利用した情報伝達につかわれている。したがって、膜電位を利用した情報伝達システムが誕生した後は、膜電位の維持のためにナトリウム/カリウムイオン濃度差が維持されているのかもしれない。

質問：ナトリウムが濃い場所よりも、カリウムが濃い場所のほうが生命が誕生しやすい理由は？

回答：明らかになっていない。カリウム熱水説でも特にカリウムが濃い場所で生命が誕生しやすいと考えているわけではない。誕生時がカリウムであったから、そのまま使われているのだろうという程度の根拠しかない。

質問：生命誕生は1回だけ？

回答：何度あったとしても、現存生物に繋がっているのは1度だけである。おそらく、多数回の誕生があつて、それらはどこかの段階で絶滅した。その中で現在の生物に繋がった生命の誕生は一回だけという理解である。

質問：カリウムに特異的に誕生できる生物は、淘汰されそうだが？

回答：カリウムに特異的だから淘汰されるということはないとおもう。生命誕生時に起きることは、誕生するかしないかである。仮に細胞内にナトリウムを含むRNA細胞が誕生して、それとは別に細胞内にカリウムを含むRNA細胞も誕生した場合、そのどちらが適応的かということによって淘汰が始まる。

質問: 地上でアミノ酸は合成できないのか?

回答: 大気が還元型であれば合成可能だが、推定されている弱還元的原始大気の中では、アミノ酸の合成量は非常に少ない。アミノ酸はおそらく宇宙から来たのだろう(連載第一回参照) [5]。核酸は地上で合成されたはず。

質問: DNAの複製反応でラギング鎖を複製し終わったとき、どうなるのか?

回答: DNAの複製反応でラギング鎖を複製し終わる時、図3のレプリソームは二本鎖DNAを開きながら右方向に進行している。その時、複製し終わったラギング鎖と未複製の鋳型鎖はループ状にレプリソームから飛び出ている。そこで、DNAポリメラーゼはループ状のラギング鎖を離し、その時のレプリソームの位置からあらためて未複製の鋳型ラギング鎖の複製を開始する。こうした複製のやり方は、DNAの二本鎖が逆方向で、複製方向が2本の鋳型で逆であるため起こる。

質問: 同じタンパク質が戻るのか?

回答: 同じDNAポリメラーゼが含まれる同じレプリソームはDNA鎖右方向に進行しているので、DNA鎖をもどるわけではない。ラギング鎖を複製したDNAポリメラーゼは前の複製が終了すると複製されたラギング鎖を離し、レプリソームが現在あるDNAの位置からあらためてラギング鎖の複製を始める。

質問: どうしてコドンは3なのか?

回答: 人工的には4も可能で、人工的にコドンを4にしたtRNAを用いた翻訳が報告されている [15]。アミノ酸が20種必要だとすると、2塩基では $4 \times 4 = 16$ コドンしかできないためコドンの数が足りない。また塩基の対合が2塩基対だと不安定である可能性もある。コドンがどの様に誕生したかはわかっていない。

質問: 開始コドンは?

回答: タンパク質合成は必ずメチオニンから始まる。mRNAの開始コドンの前にリボソームを結合するシグナル塩基配列(プリブノーボックスあるいはTATAボックス)があり、その後にメチオニン(開始)コドンがあると、そこから翻訳が始まる。

質問: コドンの仕組みは、生物の進化とともにできたのか、既にこの仕組みがあって進化したのか?

回答: 後で説明する全生物の共通祖先の時点では、コドンを含む遺伝の仕組みは既にできていた。全生物の共通祖先以前にどのようなことが起こったか、後で触れる(3.5節)。

質問: 各アミノ酸の使い道は決まっているのか?

回答: 大まかには決まっている。疎水性炭化水素鎖のアミノ酸はタンパク質構造の内側に入る。電荷を持つアミノ酸はタンパク質表面に存在するか、タンパク構造内部でイオン結合している。アミノ酸の順番に従ってジグソーパズルの様に立体的に折りたたまれて形状が決定する(連載第一回参照) [5]。反応しやすい側鎖を持つアミノ酸が、酵素の触媒作用の位置にくる様に折りたたまれる。こうした構造をとるアミノ酸配列は、ダーウィン進化で選ばれたはずである。

質問: これら一連の反応(DNA複製, RNA転写, タンパク質合成)は生物体内のみで起きるのか、それとも、材料があれば自然に起こるものなのか?

回答: これら一連の反応のどれも試験管内で自然に起こりうる。たとえば、鋳型DNAとDNAポリメラーゼ、活性型DNA単量体を試験管内にいれば、DNA複製反応が起きる。ただし細胞内の複製反応では、多数のタンパク質によって反応が制御されているが、それをすべて試験管内で再現することはできていない。

質問: DNAを作ることは難しい?

回答: DNAを自然界で非生物的に合成する報告はない。

質問: タンパク質, DNA及びRNA, どちらが先に誕生したのか。遺伝の仕組みはタンパク質によりどのように作られたのか。

回答: この解決策の一つが、RNAワールド説である。RNA複製触媒活性をもつRNA鎖(リボザイム)が、RNAが複製されることで自己増殖したと推定できる。その後で、様々な代謝系リボザイムが誕生し、やがて翻訳系ができてタンパク質が誕生した。さらにその後、遺伝

子がRNAからDNAに置き換えられたと推定している[1]。遺伝の仕組み誕生のモデルに関しては後で少し触れる(3.5節)。

質問：現在もタンパク質合成時に、RNAを使っている理由は？

回答：翻訳をする上でのペプチド転移反応の機能が低いからという可能性と、進化的に既に使っていたためという両方の可能性がある。

質問：これらの反応系をRNAが行っていたということは、いつ明らかになったのか？

回答：RNAワールド仮説は1980年代に提唱された。しかし、生化学反応に多くのRNA分子が使われていることを生化学者はそれ以前から知っていた。ただし当時は、反応を触媒するのはタンパク質(酵素)で、RNA分子はそれを助ける補酵素であるという認識だった。たとえば、リボソーム(タンパク質合成装置)はRNAとタンパク質で構成されていることもわかっていて、反応はタンパク質が触媒しているであろうと推定していた。2000年前後、リボソームの構造がX線結晶解析で明らかとなった。アミノ酸転移反応が起きる付近にはRNAだけが存在していたことから、アミノ酸転移反応もRNAが行っていることが明らかとなった[1]。

質問：RNAだけで生きている生物は現在いるのか？

回答：現在はいない。

質問：RNAだけで生きている生物がどうしていなくなってしまったのか？

回答：RNAのみの場合、競争力が低いのでであろうと推定される。その理由として、RNAは側鎖が4種類しかなく官能基はOH基のみであることに比べて、アミノ酸は20種と残基の種類が豊富である。また、アミノ酸のペプチド結合の方が、RNA単量体の結合よりも結合の自由度が大きく、構造の自由度が高い。アミノ酸分子量の方が、RNA単量体分子量よりも平均して数分の一で小さい事も構造自由度を大きくしている。したがって、アミノ酸の方が活性の高い触媒をつくりやすいのではないかと思う。

質問：膜がないことを想定した場合、どのような状

況になるのか。

回答：溶液中で膜が無い状態でRNA鎖を複製する場合を考える。すると複製されて増えていくのは、複製能力の高いRNA鎖ではなく、複製されやすいRNA鎖が増えていく。つまり、膜が無い状態では、複製効率の良いRNA分子(リボザイム)が自然選択されることにならないので、RNA複製リボザイムが進化しない[1]。

質問：200ヌクレオチド(nt)つながる必要がある？

回答：いまのところ、200 ntほど繋がらないと、自分自身(200 nt)と同じ長さの鋳型を複製する能力を持たない。ただし、一度に200 ntのリボザイムが誕生したのではないかもしれない。もっと短いリボザイムでも短い複製能力があるので、最初は短いリボザイムによる短い複製がおこなわれたのかもしれない。あるいは、短いRNA鎖が2本以上共同で複製作業を当初はおこなっていたかもしれない[1]。

質問：なぜヌクレオチド数が必要なのか？

回答：いくつかのリボザイムの結晶解析が行われている。リボザイムも酵素と同様に、きちんとした構造をとることで触媒活性を示す。あまりRNAが短いと構造が不安定で折りたたまれて固まりになることができない。

質問：乾燥が必要なプロセスでは陸地が必要？

回答：乾燥できるとともに、液体状態にもなれる必要がある。乾燥と湿潤を繰り返せる場所。温泉、干潟、クレーター、池等が考えられる。海のなかでは難しいとおもう。

質問：試験管内で複製させる実験で膜は必要か？

回答：複製のみであれば膜は必要でない。膜は、効率の良い複製リボザイムを自然選択するために必要である。

3. 遺伝子からわかる生命の歴史

各生物がもつ遺伝子は、過去の生物がもっていた遺伝子を受け継いでいる。したがって、遺伝子の配列には、過去の生物の配列が残されている。生物種が二つの種に分岐すると、それぞれの種のなかで突然変異が蓄積していく。したがって、現存する生物種の遺伝子の種間での違いを比較することから、種

分岐を起こした順を推定することで、進化系統樹を作成することができる[16].

3.1 分子系統樹

様々な生物のゲノム配列が解読されて、データベースに記録されている。データベースの遺伝子情報を用いることで、系統樹を作成することができる[16]. 二つの生物の遺伝子を比較すると、共通の祖先から引き継いだ同じ遺伝子は配列が似ているので、配列を比較することができる。遺伝子がどの程度似ているかは、二つの種類に分岐してからの時間にはほぼ比例するので、多種の生物種間で同じ遺伝子の類似度を比較することから進化系統樹を作成

することができる。これは分子進化系統樹と呼ばれる。遺伝子を研究する分野が分子遺伝学とよばれる事に由来する。

系統樹を作成する時には、比較する生物種間で適度な類似度になるような遺伝子を用いる。近い種類を比較する場合に進化速度の遅い遺伝子を用いると、全く同じ配列になってしまっていて進化情報を含まないからである。そこで、近い種類たとえば人間の個体間で系統樹を作成する場合には、進化速度の速いミトコンドリア遺伝子や、ゲノムの非遺伝子領域が用いられる。全生物の系統樹を作成する時は、進化速度の遅いrRNA(リボソームRNA) 遺伝子等が用いられる。

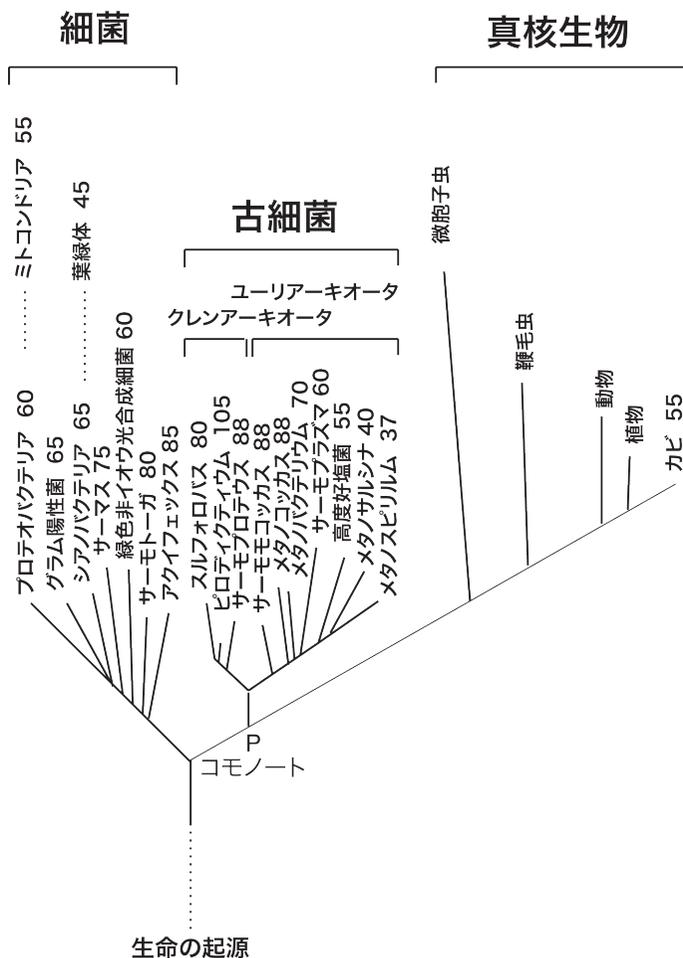


図10: 全生物の進化系統樹. Woese [17]より作成[16]. それぞれの生物種の後の数字は生物の至適生育温度を表す。生物群の場合には、最も高温で生育する種の至適生育温度。

3.2 全生物の進化系統樹:細菌と古細菌

図10は、全生物の代表的な種がもつrRNA 遺伝子の配列を基にウーズ(Carl Richard Woese)が作成した系統樹である[17]. コモノートと書いた分岐が細菌と古細菌が分岐した位置である[18]. コモノート(Commonote)は全生物の共通祖先の名称で、ルカ(LUCA)あるいはセンアンセスター(Senancestor)とも呼ばれる[18]. コモノートで分かれた枝の一方は細菌のグループで、細菌は真正細菌あるいはバクテリアとも呼ばれる. 細菌には例えば、グラム陰性細菌(大腸菌の仲間)、グラム陽性細菌(枯草菌や納豆菌の仲間)、シアノバクテリア、緑色非硫黄光合成細菌(非酸素発生型光合成細菌)等が含まれる.

もう一方の枝は古細菌と真核生物に分かれる. 古細菌はアーキアとも呼ばれる. 古細菌にはメタン菌、高度好塩菌、硫黄依存好熱菌などが含まれる.

古細菌と分かれた真核生物の根本付近には単細胞原核生物が分岐しているが、ここの分岐に関して

は後述する(3.8節).

3.3 分岐年代

遺伝子の進化速度は遺伝子ごと、あるいは生物種ごとに異なるため、系統樹から生物分岐年代を直接だすことはできない. そこで、いくつかの複数の遺伝子をまとめて取り扱って系統樹を作成し、分岐年代の推定が行われる[16]. また、遺伝子の進化速度の絶対的な速度定数はないので、化石から推定されている既知の分岐年代を系統樹の分岐位置に当てはめて、未知の分岐年代の推定が行われる. 表6は系統樹の分岐時間の推定に用いられた化石に基づく分岐年代で、最も古い年代として4.5億年が用いられている.

こうして得られた分岐年代を表7[19]にまとめてある. 古細菌と細菌の分岐が全生物の共通祖先(コモノート)に対応する. 41~38億年前に古細菌と細菌が分岐している[19]. ミトコンドリアの真核生物への共生が20億年前、動物と植物の分岐が16億年前、動物の多細胞化が10億年前と推定される.

表6: 分岐年代の推定に用いられた化石に基づく分岐年代[16].

比較	比較遺伝子の数	化石に基づく最後の共通の祖先(億年)
哺乳類／哺乳類	48	1.00
有胎盤類／有袋類	3	1.30
哺乳類／鳥類・は虫類	16	3.00
羊膜類／両生類	11	3.65
四足類／魚類	15	4.05
有顎類／ヤツメウナギ	1	4.50

表7: 生物の分岐年代の推定値[19].

生物群	推定分岐年代(億年)
棘皮動物／脊索動物	8.4
後口動物／前口動物	9
襟鞭毛虫／後生動物	10
菌類／動物	14
植物／動物	16
細菌／真核生物	20
古細菌／真核生物	40~24
古細菌／細菌	41~38

3.4 完全祖先型酵素

遺伝子のアミノ酸配列を調べることで、系統樹を作成できる。この全生物の進化系統樹 [17]を逆算することで、全生物の共通祖先(コモノート)がどのような配列の遺伝子をもっていたかを推定することができる[16, 18]。遺伝子の配列が推定できると、その遺伝子を合成して、大腸菌内で発現することから過去のタンパク質を生産することができる。

(1) 祖先タンパク質作製法

祖先タンパク質の還元法は次のようである[18]。現在、多くの生物のゲノム配列が報告されているので、そのデータベースを検索すると、各種生物がもつ調べたい遺伝子の配列を収集することができる。同じ遺伝子の配列は生物種間で似ているので、それをならべる事をアライメントと呼ぶ。自動的にアライメントするソフトウェアも開発されている。アライメントした配列を比較して、互いにどの程度似ているかという類似度の比較から、生物相互の類縁性を推定できる。配列類似度が高い生物同士は最近分岐し、類似度が低い生物同士は古い時期に分岐したと推定できる。そこで、多種の生物の類似度を解析して、進化系統樹の推定ができる。

また、現存生物の配列と系統樹をもとに、過去の生物がどのような配列をもっていたかも推定できる[18]。推定した過去の生物のアミノ酸配列からコドン表を用いて逆翻訳することで、DNA配列を推定できる。推定した祖先型遺伝子配列をもつDNA鎖を化学合成して、大腸菌中で遺伝子発現するためのプラスミドベクターを作製する。大腸菌内にそのプラスミドベクターを導入して、祖先型遺伝子から祖先型タンパク質を大量生産させる。大腸菌を破碎して、祖先型タンパク質を抽出、カラムクロマトグラフィーの技術で精製し、その分析を行った[20]。

(2) NDK(核酸合成に関与する酵素)

過去の情報を手に入れるためには、どのような遺伝子を用いるか、古い時期の推定を行うのであれば、全生物が持つ遺伝子を用いる必要がある。また、過去の温度推定をおこなうためには、生育温度とタンパク質安定性の関係性が高いタンパク質が良い。著

者等が用いた遺伝子はNDK(ヌクレオシド二リン酸キナーゼ)という酵素である[20]。この酵素はATPからGDPにリン酸基を転移する酵素で、すべての生物がもっている。このタンパク質の安定性と生物の生育温度は非常に高い相関関係を持つため(図11)、過去の生物の生育温度を推定する指標として利用できる[20]。

NDKの配列をデータベースから収集し、系統樹を作成して、祖先型DNA配列を推定した。推定したDNA配列を人工合成することで祖先型遺伝子を作り、大腸菌内でその遺伝子を発現して祖先型タンパク質を生産した。大腸菌細胞を破碎して、タンパク質を抽出し精製した。得られた祖先型タンパク質がどれくらい熱安定性を持っているかを調べた(表8)[20]。その結果、細菌祖先のNDKは耐熱性(タンパク質変性中点温度)100℃以上、古細菌祖先のNDKは耐熱性110℃以上、全生物共通祖先コモノートのNDKは耐熱性110℃前後であった。NDKの耐熱性から生育温度を推定した(図11)。すると、細菌、古細菌、全生物の共通祖先は何れも80℃以上に生息していたと推定された(表8)[20]。

また、古細菌祖先型NDKと細菌祖先型NDKの酵素活性(図12)は80℃前後で高い活性を示した。その活性は、80℃以上に生育する現存超好熱菌(*Archaeoglobus fulgidus*)と同程度で、似た温度依存性を示した[20]。つまり、今から40億年前に生育していたこれら祖先型生物は現在の超好熱菌と

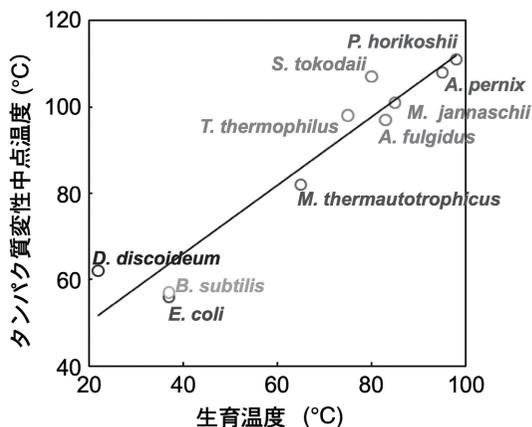


図11: 現存する微生物生育温度とNDK安定性(タンパク質変性中点温度)の関係[20]。

表8: 祖先型NDKの変性温度と祖先生物の推定生育温度 [20].

古細菌祖先型NDK, 細菌祖先型NDK, 全生物祖先型NDKをそれぞれ二つの系統樹(3nhと4nh)から推定している。

祖先型酵素	タンパク質変性中点温度(℃)	生育温度(℃)
古細菌祖先型 Arc3nh	111	96
古細菌祖先型 Arc4nh	111	96
細菌祖先型 Bac3nh	100	82
細菌祖先型 Bac4nh	104	87
全生物祖先型 Com3nh	113	99
全生物祖先型 Com4nh	109	94

変わらない活性と温度依存性をもってたと推定された。

(3) 全生物共通祖先のもっていたタンパク質

Weissら [21]は、ゲノム配列の解析から、全生物共通祖先(LUCA, あるいはコモノート)がどのようなタンパク質をもっていたのか、そしてどのような生物であったかを推定した。彼らはゲノム配列データベースから、1,847種の細菌ゲノム、134種の古細菌ゲノムの中にある、6,103,411個のタンパク質を抽出した。それらのタンパク質を分類して、286,514種のタンパク質ファミリーに分類した。ファミリーというのは同じ祖先をもつタンパク質群を表す。二種類以上の細菌と二種類以上の古細菌が、あるファミリータンパク質を持っている場合に、全生物の共通祖先が、その

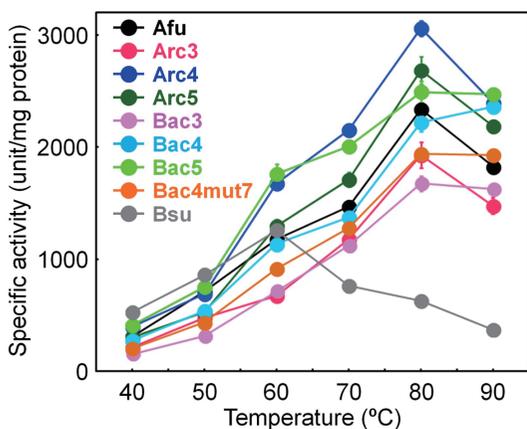


図12: 祖先型NDK酵素の活性の温度依存性[20]. 黒: 現存している超好熱菌(*Archaeoglobus fulgidus*)のNDK. 灰色: 現存している常温菌(*Bacillus subtilis*)のNDK. 濃いピンク, 青, 緑: 古細菌祖先型NDK. 薄紫, 薄青, 薄緑, 橙: 細菌祖先型NDK.

ファミリータンパク質を持っていたと推定することにした。すると、全生物の共通祖先は355個のタンパク質を持っていたと推定された[21].

全生物の共通祖先がどのようなタンパク質を持っていたかがわかると、全生物の共通祖先がどのような生物であったかを推定できる。全生物共通祖先は嫌気性で、CO₂固定することができ、H₂に依存した化学合成細菌であったと推定された。また全生物の共通祖先は補酵素として、FeSクラスター、フラビン、S-アデノシルメチオニン、コエンザイムA、フェレドキシン、モリブドプテリン、コリン、セレンなど多量の補酵素を使っていた事も推定された。つまり、一言で言うと、全生物の共通祖先は現在の嫌気性化学合成細菌と同じ様な生物であったと推定された[21].

その後、全生物共通祖先は古細菌と細菌に分かれた。この二つのドメインは膜脂質構成分子の構造が大きく異なる[18]が、その理由はわかっていない。古細菌はエーテル脂質という脂質を持っている。古細菌は超好熱菌や高度好塩菌など極限環境に生育する菌を多く含むので、研究初期にはエーテル脂質は特殊環境での生育に有利なのではないかと推定された。しかしその後、低温環境や常温環境にすむ古細菌が多数発見され、それらもエーテル脂質をもっていた。したがって、極限環境だからエーテル脂質というわけではない。全生物の共通祖先は分子系統解析からは細菌型の脂質をもっていたと推定されている[18].

3.5 全生物共通祖先以前の進化の解析

ここまで、全生物共通祖先のタンパク質を再現して、その性質を調べる研究を紹介した。現存する遺

伝子の配列情報を利用すると、全生物の共通祖先より前の情報を取り出すことも可能である。以下に、その例を紹介する。

(1) アミノアシルtRNA合成酵素の分類と進化

翻訳の過程では、20種のアミノ酸とそれに対応するtRNAを結合することが、最も本質的な反応である(図5)。つまりこの反応で、どのコドンをどのアミノ酸に翻訳するのかが決まる。20種のアミノ酸に対応するtRNAに結合させる反応は、20種より少し多いアミノアシルtRNA合成酵素(ARS)によって進行する。ARSごとに決まったアミノ酸が選択され、ARSは対応するtRNAにそのアミノ酸を選択的に結合する[22]。

ARSの分類を図13に示す。ARSはそれぞれのアミノ酸に対応して少なくとも1種類ずつある。三つのアミノ酸に対しては2種類のARSが存在するので、合計23種のARSがある。ARSは、その構造と配列類似性から、二つのクラスに分類されている。二つのクラスはそれぞれ別の祖先型ARSから分岐して誕生したと推定される。それぞれのクラスはさらにサブクラスに分類される。これらの約20のARSは全生物の共通祖先(コモノート)で既に誕生していたと考えられる。そしてコモノートは、20種のアミノ酸に対するARSをすべてもっていたと推定できる[22]。

ここで大きな問題がある。それは、ARSそのものがタンパク質なので、ARSは20種のアミノ酸によ

てつくられていることである。20種のARSがすべて存在すれば、ARSは20種のアミノ酸で構成されるので、ARSの機能を発揮することができる。しかし、図13のようにかつてはARSの種類が20よりもはるかに少なかった。その時にアミノ酸の種類は何種類利用されていたのだろうか。

そこで、ARSの数が現在よりもはるかに少なかった時代から、コモノート誕生までに何が起きたのかを調べるために、Class IIaとClass IIbの複合系統樹を作成した(図14)。その結果Class IIaとClass IIbのARSが、どの様な順で分岐していたかが明らかとなった[22]。Class IIaとClass IIbの祖先が別れたあと、Class IIa ARSではHisRSとGlyRS-1が分岐し(His, Gly等はアミノ酸を表す略語で、図6参照)、その後ThrRS, ProRS, SerRSの順に分岐していることがわかる。これらのことから、ARSが祖先型ARSから順に分岐してきたことがわかる。

それぞれのARSの全生物共通祖先の位置を図14に青丸で示してある。全生物共通祖先コモノートはこれら7種のARSを持っていたと推定される[22]。次いで、この系統樹をもとに、全生物共通祖先より前のARSの配列(AncDK, AncHG, AncHGSP, AncSPT, AncSP)を示している。

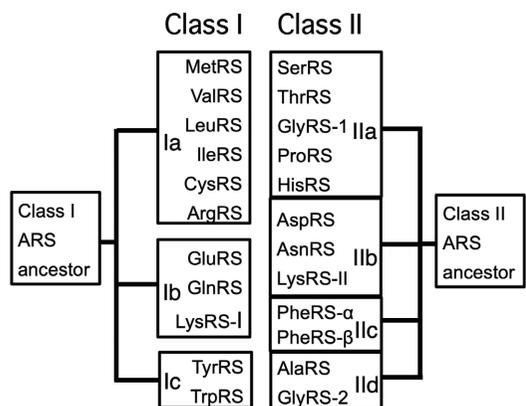


図13: アミノアシルtRNA合成酵素(ARS)の分類。[22]より改変。ARSの名称は、3文字表記で表した個々のアミノ酸に対応している。アミノ酸の3文字表記は図6参照。

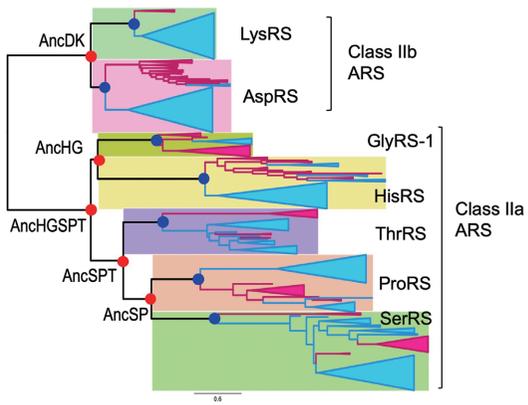


図14: Class IIa と Class IIb ARS の複合系統樹[22]。LysRS, AspRS, GlyRS, HisRS, ThrRS, ProRS, SerRSはそれぞれのアミノ酸(リジン, アスパラギン酸, グリシン, ヒスチジン, トレオニン, プロリン, セリン)に対応するARS。図中でマゼンダが古細菌、水色が細菌のARSを表す。青丸はそれぞれのARSの全生物共通祖先の位置を表す。赤丸が全生物共通祖先以前のARS (Anc)を表す。Ancはその子孫となるARSを一文字表記(図6参照)で表している。

AncSPT, AncSP:SP等の文字はアミノ酸一文字表記で, 図6参照)を推定した. その配列から全生物共通祖先より前のARSがどのようなアミノ酸をtRNAに結合できたかを推定した. その結果, ARS数が少なかった時期のARSは, 現在のClass IIaとClass IIbが担当している7つのアミノ酸よりもはるかに少ないアミノ酸しかtRNAと結合できなかったことが推定された[22].

つまりこの時代のタンパク質合成系では, 20種よりもはるかに少ない数のアミノ酸しか利用できなかったことになる. そうだとするとARSそのものが20よりもはるかに少ないアミノ酸で構成されていたことになり, ARSが機能していなかったことになってしまう. 翻訳系はどの様に機能していたのか. この矛盾を解決するためにFurukawaら [22]は, 当時の翻訳系ではリボザイムでできたARSによってアミノ酸がtRNAと結合していたのではないかと, というモデルを提案している(図15)[1, 22].

このモデルでは, タンパク質ARSが20種よりもはるかに少ない時代には, リボザイムARSがアミノ酸をtRNAに結合させていた. すると, タンパク質ARSの種類は少なくとも, リボザイムARSがあるので, 機能しうるタンパク質ARSが最初からつくれたことになる(図15)[1, 22].

このモデル(図15)は, 生命の起源で誕生したRNA細胞からの進化も提案している[1, 22]. 最初

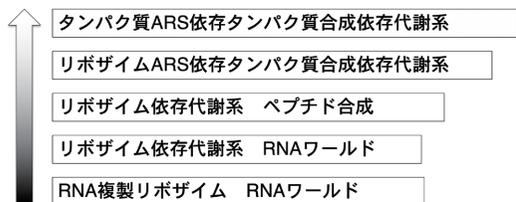


図15: RNA細胞の進化モデル. [1, 22]より改変. 最初のRNA細胞は脂質膜で囲まれたRNA細胞中にRNA複製リボザイムだけを持っていた. やがてリボザイムで代謝するRNAワールドができる. ペプチド鎖合成リボザイムが誕生し, ペプチド鎖が代謝系の一部を担うようになる. mRNAとtRNA-アミノ酸結合体を利用した翻訳系でタンパク質合成を行って, そのタンパク質が代謝を担うようになる. ただし, その際ARS機能はリボザイムARSが担う. リボザイムARSがタンパク質ARSに順次置き換えられて, 現在の翻訳系が誕生した. 現在の細胞ではタンパク質ARSが関与した翻訳系で合成されたタンパク質で代謝がおこなわれている.

のRNA細胞はRNA複製リボザイムだけを持っていた. RNA細胞はやがて代謝を触媒するリボザイムをもつようになり, リボザイムで代謝するRNAワールドができあがった. RNA細胞の中に, ペプチド鎖合成リボザイムが誕生し, 合成されたペプチド鎖が代謝系の一部を担うようになる. やがて, RNA細胞はmRNAとtRNA-アミノ酸結合体を利用した翻訳系でタンパク質合成を行うようになった. そしてそのタンパク質が代謝を担うようになった. ただし, その時期のARS機能はリボザイムARSが担っていた. 最後にリボザイムARSは順次タンパク質ARSに置き換えられて現在の翻訳系になった. こうして, タンパク質ARSが関わる現在の翻訳系が誕生した.

つまり, 全生物共通祖先より前のARS進化の解析結果から, 既に存在していたリボザイムARSで担われた翻訳系のなかでタンパク質ARSが誕生した可能性はある[1, 22].

3.6 真核生物の起源

遺伝子の配列情報をもとに真核生物が誕生する過程も明らかになりつつある[16, 23, 24].

(1) 真核生物の特徴

真核生物細胞(図16)のなかには, ゴルジ装置, 核, リソソーム, 小胞体, ミトコンドリアが含まれ, 細胞の周囲は細胞膜で囲まれている. 植物細胞にはさらに葉緑体や液胞等の細胞小器官が存在し, 細胞の周囲は細胞膜と細胞壁で囲まれている[16, 23, 24]. 細菌, 古細菌は, 細胞の大きさや構造が真核生物とは大きく異なる. 細菌と古細菌の細胞の形状は球形(球菌)か棒状(桿菌)で, その直径は1 μ m程度あるいはそれ以下である. これらの細胞は細胞膜に囲まれてその外側に細胞壁があるが, 細胞内には真核生物にあった様な細胞小器官はない. 細菌と古細菌を合わせて原核生物とよぶ.

真核生物と原核生物の細胞は, その大きさと細胞小器官の有無の他にもいくつかの違いがある[23]. 真核生物の細胞の体積は原核生物細胞の約1000倍程度である. ゲノムは生物の種類によってかなり異なるが, 原核生物のゲノムは50万塩基対から数百万塩基対である. 真核生物の中でも動植物は1億塩基対

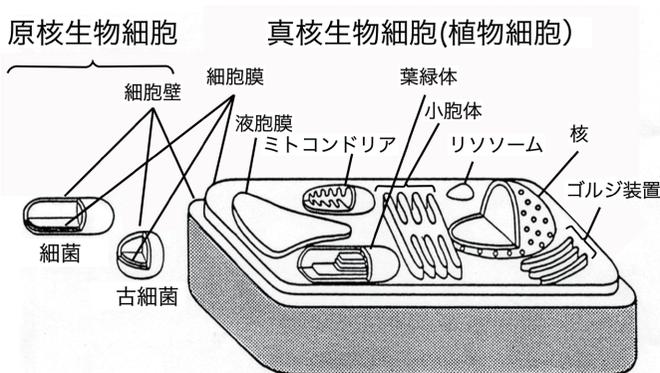


図16: 細菌, 古細菌, 真核生物の細胞内構造[24]. 真核生物細胞は細胞膜に囲まれた細胞質中にミトコンドリア, 小胞体, リソソーム, 核, ゴルジ装置等の細胞小器官をもつ. 植物細胞は他に液胞や葉緑体を持ち, 細胞壁に囲まれている. 原核生物である細菌と古細菌の細胞では, 細胞膜と細胞壁に囲まれた細胞質に細胞小器官はない.

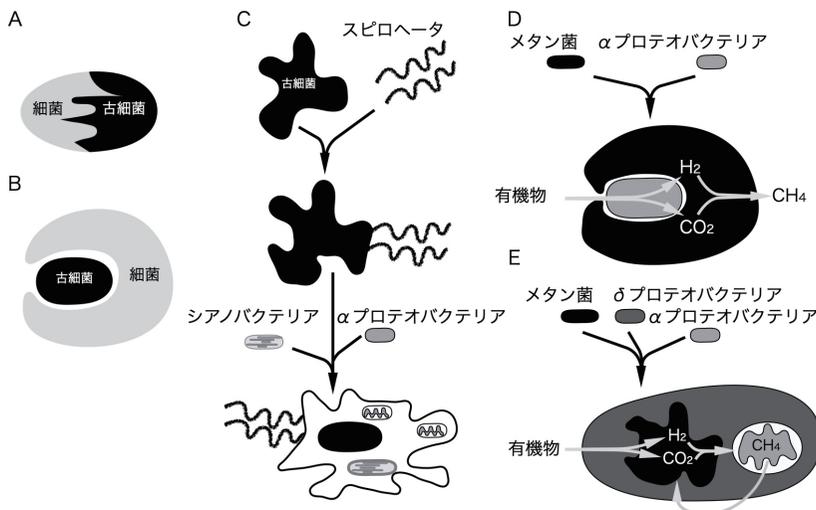


図17: 真核生物誕生5つのモデル. [23]より改変. A: 古細菌と細菌が融合したというモデル. B: 細菌が古細菌を取り込んだというモデル. C: 細胞壁を持たない古細菌に, まずスピロヘータが融合して鞭毛となり, その後アルファプロテオバクテリアが細胞内共生してミトコンドリアに, シアノバクテリアが細胞内共生して葉緑体になるというモデル(細胞内共生説). D: 古細菌(メタン菌)が細菌(αプロテオバクテリア)と水素を介在した共生関係を経て融合し, アルファプロテオバクテリアはミトコンドリアとなったというモデル. E: 水素を介在とした古細菌(メタン菌)とアルファプロテオバクテリアだけではなく, デルタプロテオバクテリアも一緒に共生したことにより, 細胞質および核などが形成されたというモデル.

から100億塩基対で, 原核生物の1000倍程度の大きさのゲノムを持っている. なお, ここでゲノムや遺伝子の長さはA-T塩基対数とC-G塩基対数の合計で表す.

(2) 真核生物への進化

真核生物がどのように誕生したのか, 様々な真核生物誕生モデルが提案されている(図17) [23]. 図17Aは, 古細菌と細菌が融合したことから細胞質が

できたというモデルである. 図17Bは, 単なる融合ではなく細菌が古細菌を取り込む過程で真核生物が誕生したというモデルで, 核の由来を示している. 図17Cはマーギュリス(Lynn Margulis)の細胞内共生説で, 細胞壁をもたない古細菌にスピロヘータが共生し, 鞭毛をもつ細胞が誕生した. その後, アルファプロテオバクテリアが共生してミトコンドリアに, シアノバクテリアが共生して葉緑体になったと提

案している。図17Dは、現在の嫌気的環境に見られるメタン菌と細菌との共生関係に着目したモデルである。このような環境下では、古細菌であるメタン菌と細菌との水素を媒介とした共生関係が成立している。その共生関係がより密接になり、細菌がミトコンドリアになったというモデルである。図17Eも図17Dと同様の考えを取り入れたモデルであるが、モデル図17Eでは、共生に関与した細菌としてアルファプロテオバクテリアの他にデルタプロテオバクテリアも考えている。

(3) マーギュリスの細胞内共生説

図17のモデルの中で、マーギュリスの細胞内共生説[25]が、現在もっとも多く証拠によって支持されている。まず初期の研究で、細胞内共生説を支持するミトコンドリアと葉緑体に関する生化学的な証拠が得られた。二つの細胞小器官は二重の膜によって囲まれているが、内側の膜は共生した細菌の膜、外側の膜は宿主由来の膜と考えることができる。また、二つの細胞小器官は、それぞれの小器官のゲノムDNAを持ち、それぞれの小器官専用のDNAポリメラーゼ、RNAポリメラーゼ、tRNAやリボソーム等の翻訳系を持っている。それぞれの小器官専用の分裂装置をもち、細胞とは独立に分裂する。一言で言うと、ミトコンドリアと葉緑体は細胞内で独立した生物の様に振る舞っている[16, 23, 24]。

決定的な証拠は、それぞれの小器官のDNAにあるrRNA遺伝子の解析から得られた[16, 23, 24]。種々の生物のミトコンドリアrRNA遺伝子と核rRNA遺伝子の系統樹が作成された。すると、ミトコンドリアrRNA遺伝子は、どの生物のミトコンドリアでも、一つの枝(系統)にまとまった。すなわち、ミトコンドリアは生物種に限らず、一つの起源をもつことがわかった。また、その枝は、現存する細菌の一種アルファプロテオバクテリアの枝の中にはいることがわかった。すなわち、真核生物の祖先にアルファプロテオバクテリアが共生して、現在のミトコンドリアになったことが明らかとなった[16, 23, 24]。

同様に、葉緑体のrRNA遺伝子の系統樹が作成されたところ、植物の種にかかわらず、葉緑体rRNA遺伝子は一つの系統となり、その系統はシアノバクテリアの枝の中に含まれた。すなわち、植物の祖先に

シアノバクテリアが細胞内共生して植物の葉緑体となったことが明らかとなった[16, 23, 24]。

ただし、当初マーギュリスが想定した、真核生物の鞭毛が細菌スピロヘーターの細胞内共生に由来しているという点に関しては、それを支持する証拠は得られていない。また核膜や小胞体など、ミトコンドリアと葉緑体以外の小器官の由来に関してもわかっていない。

(4) 真核生物の系統学的な位置

それでは、真核生物細胞の核ゲノムはどのような生物に由来しているのか。現在、生物は3つの大きな分類群から成り立っている(図10)[17]。古細菌は細菌とは系統樹上ではっきりと分かれている一方で、古細菌と真核生物は同じ枝から分岐している(図10)。しかし、Woeseの系統樹で、古細菌の枝の外で真核生物が繋がっていることが重要である。この系統樹の場合には、真核生物は特にとどの古細菌種に近いということは言えない(図18 A)。一方、RiveraとLake[26]は古細菌と真核生物のそれぞれが一つの枝になるのでは無く、古細菌の枝の中に真核生物が入るのではないかと指摘した。(図18 B)。もし真核生物が古細菌の中に入るのであれば、基部の分岐は二分岐である。二分岐の場合には、どの古細菌が真核生物に一番近いのかということが問題となる[23]。

これまでに多くの古細菌が発見され、グループ分けされている。少し前のグループ分けを表9に示す。学名がMethaで始まる種は、メタンを発生する微生物である。

表10に、生物種共通の多数の遺伝子をもとに系統樹を作成して、その系統樹が二分岐か三分岐か

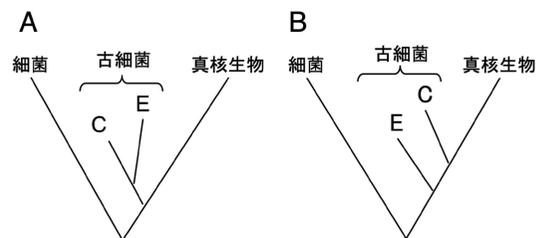


図18: 生物の二つの進化パターン[23]。A: Woese[17]の系統樹で三分岐。B: Lake[26]の系統樹で二分岐。図中のCとEはそれぞれ古細菌の代表的グループであるクレン古細菌(Crenarchaeota)とユーリ古細菌(Euryarchaeota)を表す。

表9: 古細菌のグループ分けの一つ. 上門は門より一つ上の分類階級.

TACK 上門	ユーリ古細菌	DPANN 上門
Crenarchaeota	Archaeoglobi	Diapherotrites
Taumarchaeota	Halobacteria	Pavarchaeota
Korarchaeota	Methanobacteria	Micrarchaeota
Aigarchaeota	Methanococci	Aenigmarchaeota
Ge archaeota	Methanomicrobia	Nanohaloarchaeota
Bathyarchaeota	Methanopyri	Nanoarchaeota
Lokiarchaeota	Thermococci	Woearchaeota
	Thermoplasmata	Pacearchaeota

表10: 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[23].

注*: アスガルド古細菌はLokiarchaeota, Torarchaeota等を含む分類群. Torarchaeotaは表9の後に発見された.

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	
Cox et al. (2008)	45	二分岐	Crenarchaeota
Foster et al. (2009)	41	二分岐	Crenarchaeota & Taumarchaeota
Kelly et al. (2011)	320	二分岐	Taumarchaeota
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 and Embley (2014)	29	二分岐	TACK 上門
Spang et al. (2015)	36	二分岐	Lokiarchaeota
Hug et al. (2016)	16	二分岐	Lokiarchaeota & Torarchaeota
Zaremba-Niedzwiedzka et al. (2017)	55	二分岐	アスガルド古細菌*
Da Cunha et al. (2017)	36	三分岐	

を報告している2017年までの論文を示した. 二分岐説を支持する論文が多数投稿されていることがわかる. 二分岐の場合には真核生物の祖先がどの古細菌であるかが問題になるが, 真核生物祖先には諸説あった.

様々な古細菌のもつ真核生物特有の遺伝子が解析された. すると古細菌の中で, ロキ古細菌(Lokiarchaeota)が他の古細菌よりも多くの真核生物特有の遺伝子を持っていることが明らかとなった[27]. 図19は古細菌と真核生物が共通にもつ36の遺伝子で作成した系統樹を左に図示している. 右はそれぞれの古細菌群が真核生物特有と考えられていた遺伝子をどの程度保持しているかを示している

[27]. 真核生物に最も類縁で, 真核生物特有と言われてきた遺伝子を最も多く保持しているのは, ロキ古細菌であることが示された. つまり古細菌の中で一番真核生物に近い古細菌がロキ古細菌であるということがいえる(図19). なお, またこの系統樹は生物の分岐が三分岐説ではなく, 二分岐説で説明されることを支持している[23].

ただし, 多くの遺伝子を一度に解析する系統樹作成法では, その中の遺伝子のいくつかで水平伝播があった場合に系統関係が不正確になるという問題がある. そのため, 一つ一つの遺伝子で系統解析をする必要がある.

図20は, Thiergart ら[28]が571遺伝子の系統

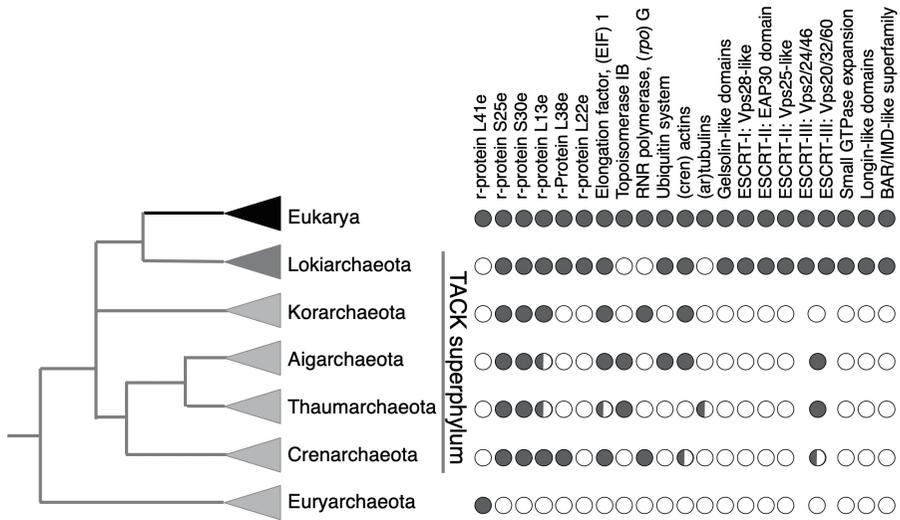


図19: 古細菌の中でのロキ古細菌(Lokiarchaeota)と真核生物との関係。Spang [27]より改変。左側は36の遺伝子から作成された系統樹の模式図。右はそれぞれの生物群が真核生物特有の遺伝子を保持しているかどうかを示した図。黒丸は保持。白丸は保持せず。半分黒は種によって保持。

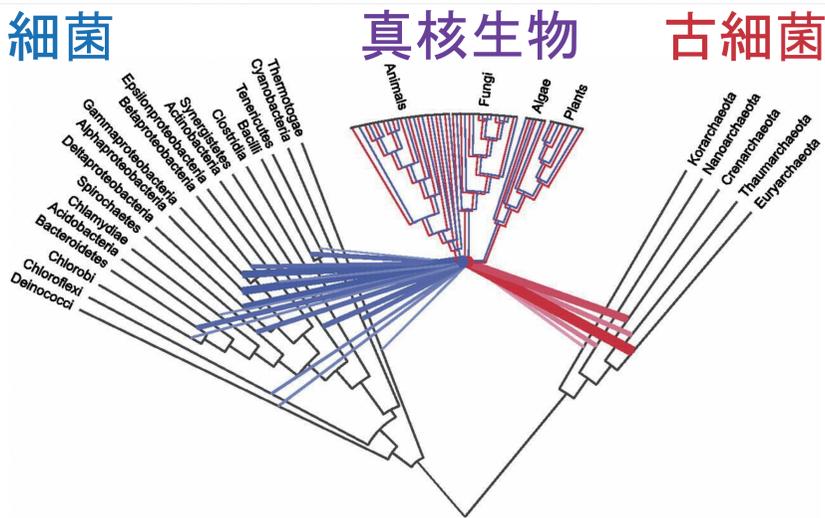


図20: 571遺伝子それぞれの最尤系統樹によって構築された細菌および古細菌から真核生物への遺伝子の水平伝播[28]。青線および赤線の太さは、それぞれ細菌あるいは古細菌由来で真核生物に含まれる遺伝子の数を反映している。

樹を最尤法によって解析した結果である。図20では、遺伝子ごとに真核生物がどの原核生物種に由来しているかが図示してある。古細菌と細菌のそれぞれのグループから真核生物に繋がる枝の太さが遺伝子の数を反映している。

図20から、古細菌では、クレン古細菌(Crenarchaeota)由来の真核生物遺伝子が多いが、一番多くの遺伝子が

ユーリ古細菌(Euryarchaeota)に由来している。また、細菌においてもアルファプロテオバクテリアに遺伝子が由来していることは、これらの遺伝子がミトコンドリア起源であると考えられる。しかしそれだけでなく、デルタプロテオバクテリアやガンマプロテオバクテリア由来の遺伝子も真核生物に引き継がれていることがわかる。つまり、真核生物は古細菌、細菌に

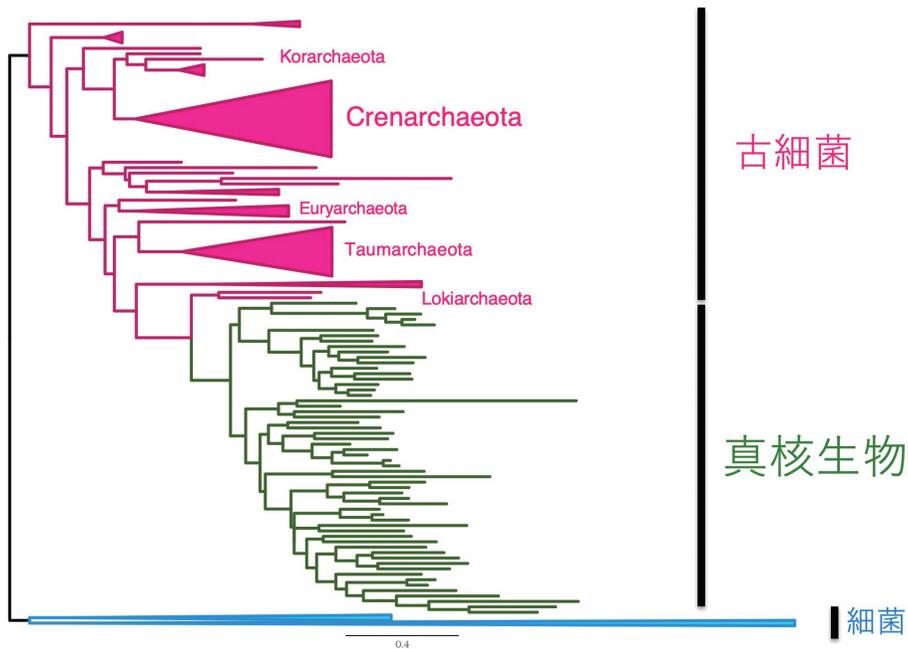


図21: Ser(セリン)RSの全生物の系統樹[29]. マゼンダ, 緑, 青はそれぞれ, 古細菌, 真核生物, 細菌.

係わらず様々な種に由来する遺伝子で成り立っていることがわかった。

ただし Thiergart [28]の解析では, 配列アライメントと系統樹作成をプログラムで自動的に行っている。現在の配列アライメントプログラムの性能には限界があり, 最後に手作業で修正する必要がある。これらの問題点を解消するには, 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。

(5) アミノアシルtRNA合成酵素(ARS)を用いた全生物の分子系統解析

遺伝子解析を行う上で, 個々の遺伝子ごとに丁寧な配列アライメントと系統樹作成が必要になる。その一つの例として, 既に紹介したARSの分子系統解析の例を紹介する[29]。

ARSは, 遺伝子をタンパク質に翻訳する過程で, もっとも本質的な反応を触媒している。つまり, どのアミノ酸をどのtRNAに結合するかという特異的の

応を23種のARSが担っている。ARSを遺伝子解析に用いる理由として, 以下の2点が挙げられる。1) 翻訳に関わるため生物にとって重要な酵素であること, 2) 全生物が持っている酵素であることから全生物の系統関係を議論できることである。

そこで, ARSを用いて, 全生物の系統樹を作成し, とくに真核生物のARSがどのような生物に由来したかを調べた[29]。その例を図21に示す。この図はSer(セリン)RS(tRNA-合成酵素)の全生物の系統樹である。SerRSは一番の根本で古細菌と細菌に二つに分かれている。つまりSerRSの系統樹は, 真核生物が古細菌に由来しているという二分岐説を支持している。また, 真核生物SerRSに最も近縁な古細菌はロキ古細菌であることが見て取れる。なおアミノ酸の三文字表記は図6を参照されたい。

同様な解析を行い, 真核生物のGluRS, TrpRS, GlyRS-1, PheRS- α , PheRS- β がどのような古細菌由来であるかがまとめてある(表11)。その結果, 真核生物のARSがすべてロキ古細菌に由来するわけでは無く, それぞれのARSはTACK上門, ユー

表11: 真核生物細胞質ARSから推定される古細菌祖先[29].

	真核生物に最も近縁な古細菌	支持する真核生物起源の仮説
SerRS	Lokiarchaeota, Methanobacterium	TACK 上門
GluRS	Micrarchaeota	DPANN 上門
LeuRS	Woesearchaeota	DPANN 上門
TrpRS	Parvarchaeota	DPANN 上門
GlyRS-1	Euryarchaeota	ユーリ古細菌
PheRS- α	Euryarchaeota, Parvarchaeota, Woesearchaeota	ユーリ古細菌かDPANN 上門
PheRS- β	Euryarchaeota, TACK superphylum	ユーリ古細菌かTACK 上門

表12: 真核生物細胞質ARSから推定される細菌祖先[29].

	真核生物に最も近い生物種	支持する真核生物起源の仮説
ThrRS	Gemmatimonadetes, Deltaproteobacteria, (Myxococcus), Poribacteria	Bacteria
ValRS	Deltaproteobacteria	Bacteria
IleRS	Lentisphaera	Bacteria group in Archaea
AspRS	Bacteria (Deinococcus-Thermus, Spirocheta, Acetothermus, Clostridium, Microgenomates)	Bacteria group in Archaea
LysRS	Archaea (Crenarchaeota, Micrarchaeota, Methanocella), Aquificae	Archaea or Bacteria

リ古細菌, DPANN上門に由来していると推定された。つまり, 真核生物ARSは複数の古細菌ARSに由来していることがわかる。

また, 5つのARSでは真核生物ARSの祖先は細菌ARSになった(表12)。しかも, 5つの真核生物ARS(ThrRS, ValRS, IleRS, AspRS, LysRS)はミトコンドリアの祖先であると考えられているアルファプロテオバクテリアと関係のない種に由来した。すなわち, これらの真核生物ARSはオルガネラの祖先とは関係ない細菌から複数の遺伝子水平伝播によって真核生物の遺伝子になったと推定された。

なお, Williams [30]とCastelle とBanfield [31]は, 古細菌の中の分類群を再検討している(図22)。これに従えば, 真核生物にもっとも近縁な古細菌種はロキ古細菌を含む, アスガルド(Asgard)古細菌ということになる。

(6) ARSに基づく新しい系統樹

ARSの解析から, いくつかの事が言える[23, 29]。まず, 全生物の共通祖先が細菌と古細菌の間

にあることが, 多くのARSの解析によって支持された。また, 真核生物のARSは, 古細菌と細菌の両方の様々な種に由来していた。ただし, 先に紹介した論文から[27, 30, 31], 真核生物の重要な遺伝子はロキ古細菌, あるいはそれを含むアスガルド古細菌に由来している。真核生物は, アスガルド古細菌に様々な種類の細菌や古細菌の遺伝子が水平伝播して誕生し, その後ミトコンドリアや葉緑体が共生したと考えられる(図23)。

全生物の分類に関しても, 広く用いられている3ドメイン分類を見直す必要がある。全生物を分類するとすれば, 二分岐になるので, 全体をドメインアーキアとドメインバクテリアとすべきである(図24)[29]。そして, 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と考えられる[29]。ただし, 分類学的な厳密性が要求されない場合には, 細菌(Bacteria), 古細菌(Archaeobacteria), 真核生物(Eukaryotes)でさしつかえない[29]。

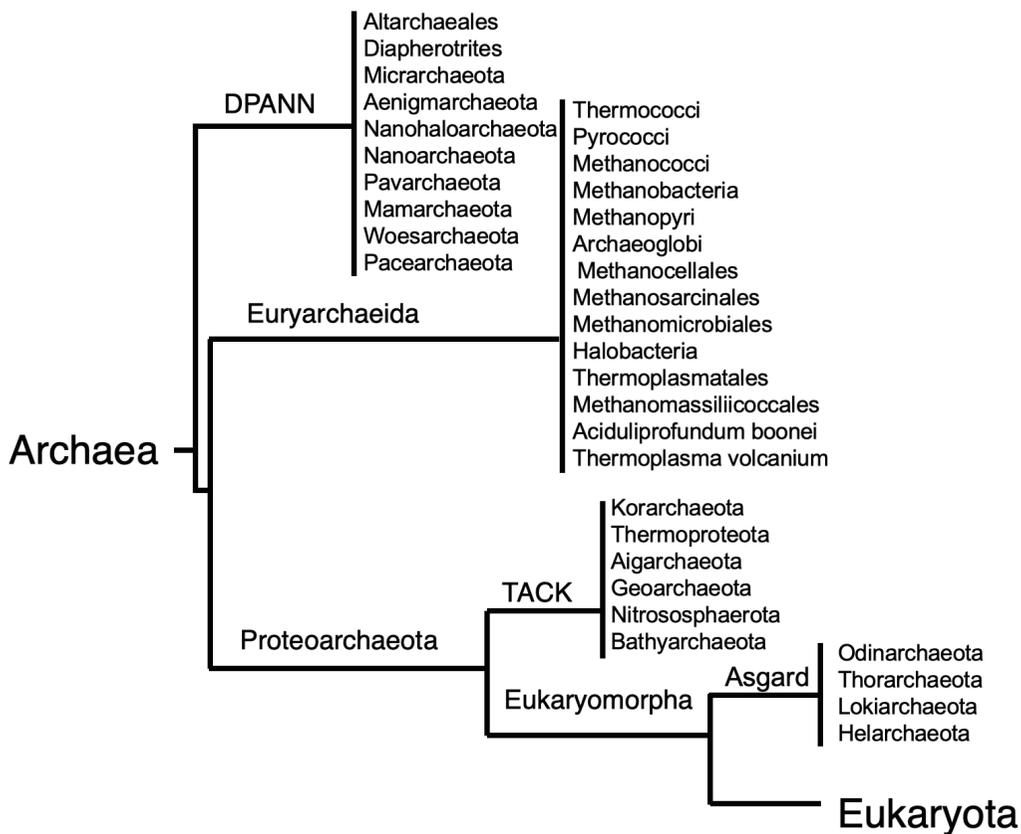


図22: 古細菌の新しい系統樹[30, 31]. 真核生物(Eukaryota)はロキ古細菌(Lokiarchaeota)を含むアスガルド古細菌(Asgard)に最も近縁である。

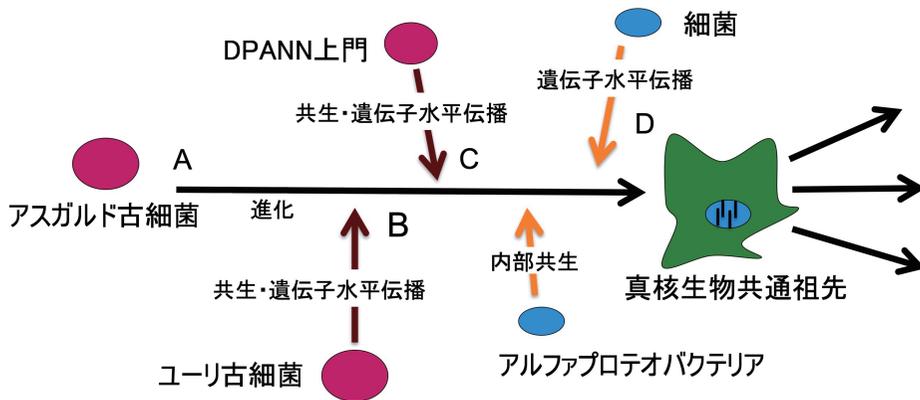


図23: 真核生物誕生の様子. 真核生物の重要な因子はアスガルド古細菌に由来している. そこにユーリ古細菌(Euryarchaeota), DPANN上門などの古細菌や細菌から多くの遺伝子が水平伝播している. それにアルファプロテオバクテリアが共生してミトコンドリアとなり, 真核生物共通祖先となった[29].

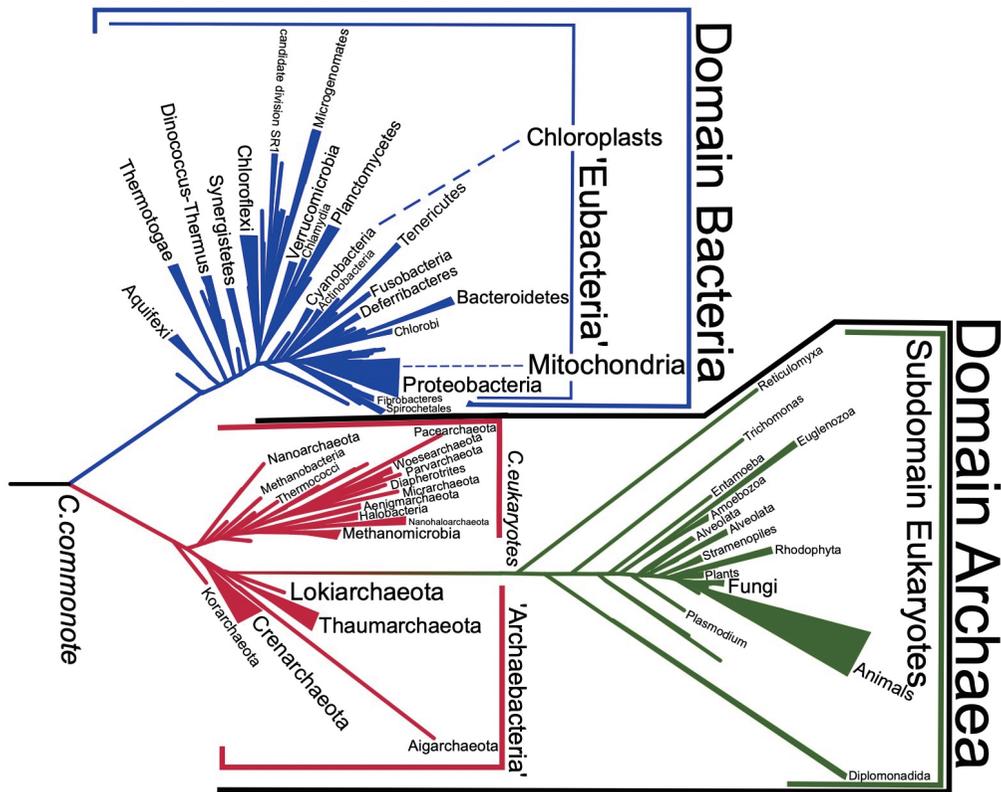


図24: ARSに基づく新しい全生物の系統樹[29]。コモノート(*C. commonote*)から分かれた全生物はドメインバクテリア(青)とドメインアーキア(ピンク)に二分される。ドメインアーキアの中にサブドメイン古細菌が分かれ、その中のロキ古細菌(Lokiarchaeota)を含むアスガルド古細菌から真核生物(緑、サブドメインユーカリオテス)が誕生した。ミトコンドリアや葉緑体を除くドメインバクテリアを指す場合はサブドメインユウバクテリア(真正細菌)になる。ただし、分類学的な厳密性が要求されない場合には、細菌(Bacteria)、古細菌(Archaeobacteria)、真核生物(Eukaryotes)とよんでさしつかえない。なお、ここで*C. commonote*は*Commonote commonote*の略で、この総説でコモノートと呼んでいる全生物の共通祖先を種であると考えて学名を与えたものである。

3.7 光合成の進化

(1) 植物とシアノバクテリアの光合成系

地球の生命の歴史を考える上で、光合成の果たした役割は大きい。植物およびシアノバクテリアが行う光合成は、酸素発生型光合成と呼ばれる。酸素発生型光合成では、二つの光化学系で光化学反応がおきる[32]。光化学系II(PS II)では水分子から電子を受け取り、水分子は酸化されて酸素が発生する。PS IIが水から受け取った電子は、電子伝達系とよばれる酸化還元反応システムを通じて、光化学系I(PS I)に伝えられる。PS Iは電子を電子受容体に伝えNADPを還元してNADPHとする。この電子伝達過程で、水素イオンが葉緑体チラコイド膜の外

側から内側に運ばれて水素イオン濃度勾配が形成される。その濃度勾配を利用してATPが合成される。NADPHとATPを用いて二酸化炭素が還元されて糖が合成される[32]。

(2) 光合成モデル

表13に、現在知られている様々な光合成生物とその光合成系がまとめてある[32]。シアノバクテリアと植物は水を分解して酸素を発生する酸素発生型の光合成を行う。それ以外の光合成細菌は、水を分解することができず、非酸素発生型の光合成を行う(連載第一回参照)[5]。

シアノバクテリアと植物の葉緑体は、PS IとPS IIの二つの光化学系を持っている。PS Iは電子受容体

表13: 酸素発生光合成および非酸素発生光合成細菌とその光合成系[32].

光合成生物	シアノバクテリア、植物	紅色光合成細菌	緑色非硫黄細菌	緑色硫黄細菌	ヘリコバクター	クロラシドバクテリウム サーモフィルム	ゲマトイモナス フォトリフィカ
分類(門)	<i>Cyanobacteria</i>	<i>Proteobacteria</i>	<i>Chloroflexi</i>	<i>Chlorobi</i>	<i>Fermicutes</i>	<i>Acidobacteria</i>	<i>Gemmatimonadetes</i>
光合成	酸素発生型	非酸素発生型	非酸素発生型	非酸素発生型	非酸素発生型	非酸素発生型	非酸素発生型
光合成系	PS I + PS II	PS II型	PS II型	PS I型	PS I型	PS I型	PS II型
サブユニット構造	ヘテロ二量体PSI (PsaA, PsaB) ヘテロ二量体PSII (D1, D2)	ヘテロ二量体 (L, M)	ヘテロ二量体 (L, M)	ホモ二量体	ホモ二量体	ホモ二量体	ヘテロ二量体 (L, M)

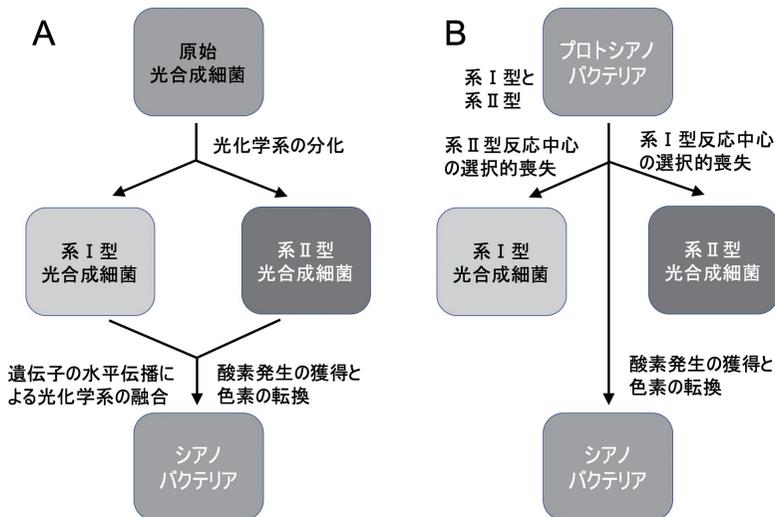


図25: シアノバクテリアの進化の過程を示すモデル。A: 系Iと系IIの融合モデル。B: 系Iと系IIの選択的喪失モデル[33].

側に鉄硫黄補酵素をもつことが特徴である。PS IIはキノンを電子受容体側に持つことが特徴である。

非酸素発生型の光合成細菌は何れも光化学系を一つずつ持つが、光合成細菌の種類によって、PS I型を持つ光合成細菌と、PS II型をもつ光合成細菌がある(表13)[32].

これらの光合成細菌の反応中心タンパク質のサブユニット構造は様々である。PS I型光合成細菌は一つの遺伝子からできたサブユニット二つからなるホモ二量体であるのに対し、シアノバクテリアと葉緑体のPS IIは遺伝子が重複して、PsaAとPsaBの二つのサブユニットからなるヘテロ二量体である。また、PS II型を持つ光合成細菌は遺伝子が二つに重複し、LとMの二つのサブユニットからなるヘテロ二量体になっている。シアノバクテリアと葉緑体のPS II

もD1とD2の二つのサブユニットからなるヘテロ二量体となっている。

シアノバクテリアと葉緑体は光合成色素としてクロロフィルを持っている。一方、いずれの非酸素発生型光合成細菌もクロロフィルではなく、バクテリオクロロフィルを光合成色素として持っている。非酸素発生型光合成細菌のもつバクテリオクロロフィルa, b(770~800 nm)は、酸素発生型のシアノバクテリアや植物、藻類がもつクロロフィルa, b, d(650-690 nm)よりも吸収波長が長い。

光合成色素の生合成系をみると、まずクロロフィルができて、それを修飾する形でバクテリオクロロフィルが合成される。したがって、生合成系の順で光合成系が誕生したのだとすると、まず酸素発生型の光合成が誕生してから非酸素発生型の光合成が

誕生したことになる。すると、むしろ複雑な酸素発生型の光合成が先に誕生したことになってしまう点が、進化を考える時の問題点である。

さて、こうした酸素発生型光合成と非酸素発生型の光合成の誕生過程に関して、二つのモデルが唱えられている図25 [33]。一つは融合モデルである。融合モデルでは、まず原始光合成細菌から、PS I型とPS II型の二つの光合成細菌が生まれた。次いで二つの光合成細菌の内一方の光合成系遺伝子が、他方の光合成細菌に水平伝播して、二つの光合成系を持つシアノバクテリアが誕生した。融合というのはわかり易いが、光合成細菌はバクテリオクロフィルを用いている。融合した後のシアノバクテリアはバクテリオクロフィル合成能をあとから失ったことになる。

もう一つのモデルは選択的喪失モデルである。選択的喪失モデルでは、PS I型とPS II型の両方を持つプロトシアノバクテリアがまず誕生し、酸素発生系を獲得してシアノバクテリアとなった。また、プロトシアノバクテリアから二つの光合成系の一方向を選択的

に喪失することから、PS I型のみをもつ光合成細菌とPS II型のみをもつ光合成細菌になった。プロトシアノバクテリアの段階でバクテリオクロフィルを合成していたとすると、やはりシアノバクテリアがバクテリオクロフィル合成能を消失したことになる。

(3) 光合成生物の系統樹

一方、光合成細菌自身の進化はrRNA 遺伝子から推定することができる。そこでHanada [32]は、光合成細菌自体の進化系統樹に光合成系を重ね合わせることで、図26の様な光合成系の進化モデルを提案している。これは、図25Aの融合モデルに近い。

このモデルでは、最も祖先型の光合成細菌はホモ二量体のPS II型をもっていた。この祖先型ホモ二量体のPS II型から、サブユニットLとMのヘテロ二量体PS II型をもつ光合成細菌が誕生し、水平伝播によっていくつかのヘテロ二量体PS II(L, M) 型光合成細菌が誕生した。

また、祖先型ホモ二量体のPS II型から、祖先型

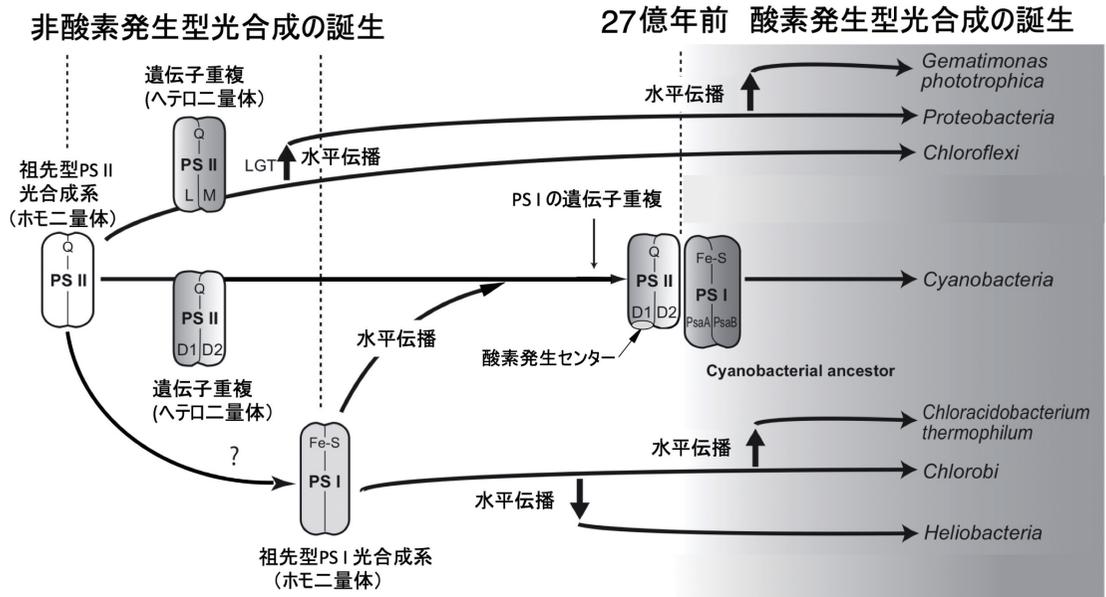


図26: 光合成系の進化モデル[32]。祖先型PSII光合成系(ホモ二量体)から遺伝子重複によりサブユニットLとMからなるヘテロ二量体PSII, サブユニットD1とD2からなるヘテロ二量体PSII, ホモ二量体の祖先型PSI光合成系が誕生した。PSIIでは電子受容体がQ(キノン), PSIではFe-S(鉄硫黄センター)である。LとMからなるヘテロ二量体PSIIがいくつかの光合成細菌に水平伝播で伝わった。D1D2型PSIIをもつ菌にPSIが水平伝播により移動し、PSIの遺伝子重複(PsaAとPsaB)と酸素発生センターの獲得で酸素発生型光合成をもつシアノバクテリアとなった。PSIが水平伝播でいくつかの光合成細菌に伝わった。酸素発生光合成の誕生時期は明確ではない。

ホモ二量体PS I型をもつ光合成細菌が誕生した。この細菌から水平伝播によって、ホモ二量体PS I型をもついくつかの光合成細菌が誕生した。

祖先型ホモ二量体のPS II型から、サブユニットD1とD2のヘテロ二量体PS II型をもつ光合成細菌が誕生し、そこにホモ二量体PS I型が水平伝播した。PS I型も遺伝子重複によってヘテロ二量体PS I(PsaA, PsaB)となり、さらに酸素発生センターを獲得して、PS IとPS IIをもつ酸素発生型光合成細菌、すなわちシアノバクテリアが誕生した。

このモデルでは、最初の祖先型ホモ二量体PS II型でバクテリオクロフィルを用いていたとすれば、シアノバクテリアでその合成系を消失していることになる。ただし、系統樹上での光合成系の成り立ちに関しては他の解釈の可能性もあるので[32]、このモデルはまだ確定していない。

3.8 藻類と多細胞生物の進化

さて、遺伝子解析から真核生物の初期進化の様子が明らかとなっている図27。単細胞真核生物の誕

生は今から20億年前で、16億年前頃に多種の単細胞真核生物に分岐している[19, 34]。その後、紅藻の祖先にシアノバクテリアが共生して現在の葉緑体となった[34]。

紅藻は緑藻と分岐した。その後、紅藻と緑藻がそれぞれ数種の異なった単細胞真核生物に細胞内共生したことがわかってきた[34]。

葉緑体の系統樹を作成すると、すべての藻類と植物の葉緑体は単系統すなわち一度のシアノバクテリアの共生から誕生していることがわかる。一方、藻類の核の系統は葉緑体の系統と一致しない。

藻類の一部には核の他にヌクレオモルフ(核様体)が残っている場合がある。クリプト藻の細胞内にも葉緑体と共にヌクレオモルフがある。その遺伝子の解析をしたところ、核の系統樹とは事なり、ヌクレオモルフは紅藻と類縁であった。すなわち、クリプト藻のもととなる非光合成真核生物に、紅藻が真核共生したことによって紅藻の葉緑体を得たことがわかった[34]。これは、真核生物の二次共生と呼ばれている[34]。

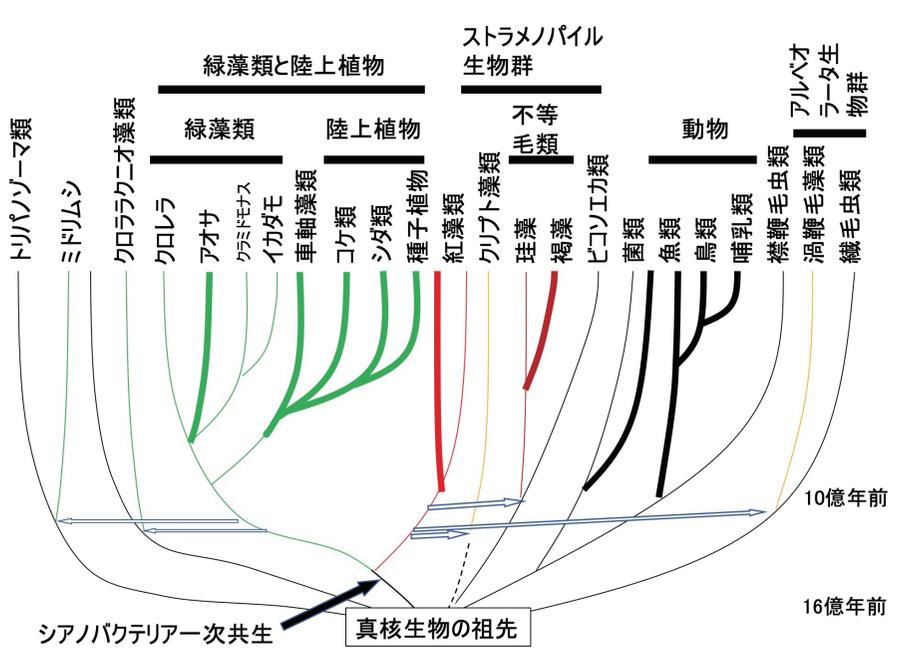


図27: 真核生物の分岐と多細胞化。Hedges & Kumar [19]と井上 [34]より作成。今から20億年前ころに誕生した真核生物は16億年前頃に多くの単細胞真核生物(原生物)に分岐した。その一つにシアノバクテリアが一次共生した(黒矢印)。それが紅藻と緑藻に分岐、それぞれいくつかの原生物に二次共生した(白矢印)。これらの原生物の系統のいくつかが独立して多細胞化した(太線)。

同様の二次共生は紅藻の二次共生の他、緑藻の二次共生も何回かおきている(図27)。すなわち、二次共生は歴史上、独立に複数回起きていることが明らかとなった[34]。

その後、分岐した単細胞真核生物の多細胞化が起きた。これも、緑藻、陸上植物、紅藻、褐藻、菌類、多細胞動物と複数の系統で多細胞化が独立して起きた事がわかる。多細胞動物は、現存の襟鞭毛虫と呼ばれる単細胞真核生物の祖先が多細胞化して誕生した(図27)。

3.9 祖先型シアノバクテリアNDKの再現からわかる地球表層温度推定

図28はシアノバクテリア祖先型NDKから推定した過去の地球表層推定温度である。この図は、シアノバクテリアNDKの系統樹を作成して、その祖先型NDKを推定、遺伝子を再現してNDKを大腸菌内で発現し、精製、その耐熱性から生育温度を推定したものである[35]。シアノバクテリアの祖先も光合成を行うので、光のあたる表層に生育していたと推定できる。シアノバクテリア祖先型NDKの耐熱性から、20億年前から5億年前ころの海水温は現在より10℃以上高かったと推定された[35]。

3.10 遺伝子からわかる生命の歴史のまとめ

現存する生物の遺伝子の解析から生命進化の歴史を推定することができる。全生物は今から約40億年前に細菌と古細菌に分岐した。約40億年前の全生物の共通祖先はコモノート、LUCA、センアンセスター等と呼ばれている。全生物の共通祖先のもっていたタンパク質を再現した研究から、コモノートは80℃以上に棲む超好熱菌であった。現存する各種の生物がもつ遺伝子の解析から、全生物の共通祖先は水素依存の化学合成細菌で、現存する生物が用いている補酵素をほとんどすべて使っていた。すなわち、全生物の共通祖先は、RNA細胞と比べてはるかに進化した生物であったことが推定された。

翻訳系の遺伝子、アミノアシルtRNA合成酵素(ARS)の遺伝子の解析から、全生物共通祖先以前の翻訳系に関する情報が得られた。タンパク質酵素である現存生物のARSが誕生する前に、リボザイムARSがアミノアシルtRNA合成反応を行っていた

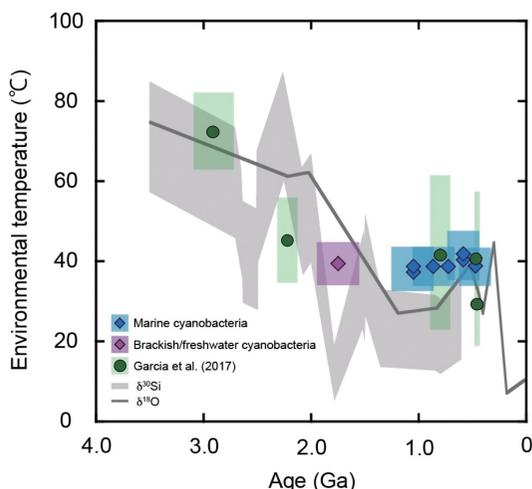


図28: 祖先型シアノバクテリアを用いた過去の地球表層温度推定 [35]。◆は海産と汽水、淡水のシアノバクテリアの祖先、●はシアノバクテリアと陸上植物の祖先。灰色領域と灰色線はそれぞれ $\delta^{30}\text{Si}$ と $\delta^{18}\text{O}$ の測定から推定された地球表層温度。

時代があったことが推測された。

真核生物の誕生過程に関する遺伝子解析も進んでいる。真核生物細胞内の細胞小器官の内、ミトコンドリアと葉緑体は、アルファプロテオバクテリアとシアノバクテリアの細胞内共生により誕生したことがはっきりしてきている。一方、真核生物の核は、古細菌のなかでもアスガルド古細菌に由来していることがわかってきた。ただし、真核生物の様々な遺伝子の解析から、その誕生は大分複雑であった可能性が高い。すなわち、アスガルド古細菌や、アルファプロテオバクテリア、シアノバクテリア以外にも種々の古細菌や細菌から遺伝子の水平伝播が起きている可能性が高い。

光合成系に関しても、その進化モデルが作成されつつある。現在の非酸素発生光合成細菌には光合成系I型を持つものと、光合成系II型を持つものがある。酸素発生光合成を行うシアノバクテリアは光合成系Iと光合成系IIの二つを持つが、これらがどの様に誕生したかのモデルが提案されている。非酸素発生光合成細菌から、複数回の遺伝子重複と遺伝子水平伝播を経て酸素発生型光合成が誕生したと提案されている。

各種の生物の核と藻類の葉緑体の系統解析から、藻類と多細胞生物の進化過程が明らかとなってい

る。シアノバクテリアが紅藻の祖先に細胞内共生して葉緑体となったあと、紅藻と緑藻が分岐した。紅藻と緑藻が多種の単細胞真核生物に二次共生することで、多種の藻類が誕生した。分岐した多種の単細胞真核生物は、10億年前ころからいくつかの系統で独立に多細胞化をおこし、現在の多細胞藻類や菌類、陸上植物や多細胞動物が誕生した。

3.11 遺伝子からわかる生命の歴史に関する質疑応答

質問: コモノートは既にNDKをもっていた?

回答: 全生物がNDKを持っているので、コモノートはNDK遺伝子をもっていたと考えられる

質問: コモノートは、現在とほとんど変わらないタンパク質の組み合わせを有していた?

回答: コモノートは、現存する最小ゲノムの微生物(約400遺伝子)とほとんど変わらないタンパク質の組み合わせをもっていたと推定される。多数の古細菌と細菌がもつ遺伝子を比較し分類すると、286,514種のタンパク質のファミリーに分けられた。各遺伝子の系統樹を作成し、最低2種類の細菌がその遺伝子持ち、最低2種類の古細菌がその遺伝子を有していれば、全生物共通祖先が持っていたと判定する基準を設けた。その結果、全生物共通祖先は、嫌気性、炭酸固定、 H_2 に依存、窒素固定、多種の補酵素を持っていたと推定された。ただし、これほど発達した生物が、生命の起源で誕生した生物であるはずがない。コモノートはRNA細胞とは全く異なる生物と考えた方がよい。コモノートは生命の起源で誕生したRNA細胞から長い進化の歴史で誕生した。

質問: コモノートはいつ頃発生したのか?

回答: 約40億年前。系統樹に化石からわかる分岐年代を組み込んで推定されている[19]。

質問: コモノート以前は?

回答: 系統樹は、現存している生物の遺伝子配列を指標にしているため、コモノート以前を調べることは難しいが、ARSでリボザイム時代からの変遷を調べた(図15)[22]。

質問: 新しい古細菌は今でも見つかるのか?

回答: 現在でも新しい古細菌が見つかる。むしろこれまで着目されていなかった場所、深海底などで見つかり続けている。ただし、まずゲノムのみで新しい古細菌が見つかることが多い。まだゲノム配列解析がされていない古細菌も多くあるため、今後もより真核生物に近い古細菌が見つかる可能性もあるが、ロキ古細菌を含むアスガルド古細菌が真核生物の起源であるという点が変更される可能性は低い。

質問: ロキ古細菌が遺伝子ジャンプで真核生物にたまたま入って、真核生物の祖先と考えられていることはないのか?

回答: ロキ古細菌が単離されて、ゲノムが調べられている。真核生物特有と思われていた遺伝子をロキ古細菌が多数もっている事を考えると、ロキ古細菌と真核生物の系統樹上の位置関係は水平伝播ではないと思われる。

質問: 真核生物だけで水平伝播が起こっているのか?

回答: 真核生物だけでなく古細菌や細菌でも起こっている。様々な遺伝子の系統樹を相互に比較すると系統樹によって異なった点が多く、それらの遺伝子の水平伝播が多数起きていることがわかる。しかし、保存性の高い遺伝子(rRNA遺伝子やRNAポリメラーゼ遺伝子、リボソームタンパク質遺伝子など)の解析で共通している系統関係はその生物の系統関係であると考えて良いようにおもう。

質問: 新しい系統樹に対する批判は?

回答: なぜARSを用いるのかという意見がある。重要な遺伝子であるため解析に用いたが、すべての遺伝子で解析を行う必要がある。しかし二分岐説であるということと、真核生物が古細菌から誕生したという点、多種の遺伝子が真核生物に移動しているという点はすでに多くの結果がでてきているようにおもう。

質問: 新しい系統樹において真核生物は特殊なのか?古細菌は特別なバラエティなのか?

回答: 細胞の形や細胞小器官の有無から真核生物と古細菌は別物。この考え方は、生物学者には受け入れられるが系統分類学者には受け

入れるのが難しい。真核生物を多くの要素(遺伝系統)が集まっているという意味で分子、原核生物はそれらの要素と考えたと原子とも言える。真核生物の取り扱いはまだ確定していない。古細菌はコモノートの次の段階で、細菌と分岐している。細菌と古細菌では同じ様な酵素を使っているのだが、個々の酵素が細菌と古細菌で二分岐している場合も多い。細菌と古細菌がコモノート直後に分岐したのだと思う。

質問: 真核生物遺伝子が絶滅した古細菌から水平伝播した可能性はないのか?

回答: 系統樹は現存する生物の遺伝子で作成するので、現存する生物間の関係がわかるというのが本質である。どの生物種も過去には多数の絶滅種と分岐してきた歴史があるはずである。したがって、ある生物と別の生物が類縁しているというのは、現存種間での類縁性を言っているのだから、実際には、二つの種が分岐したあとの過程で、多数の絶滅種が関与していてもむしろ不思議はない。ただし、そのことは現存する生物種間での関係を議論するときには影響しない。

質問: 酵素を構成していたアミノ酸は何種類のアミノ酸でできていた?

回答: いつ頃、どの段階で、アミノ酸種が増えて現在と同じ20種のアミノ酸を使うようになったのかということも重要な疑問の一つである。コモノートは20種のアミノ酸を用いていたと考えて良い。それよりも前、翻訳系が完成する以前は現在よりも少ないアミノ酸でタンパク質ができていたという可能性がある(図15)[1, 22]。ただし、最初のタンパク質ARSが誕生して機能を持つためには最低10種のアミノ酸が利用できないとだめなので[36]、最初のタンパク質ARSが誕生したときには既に最低10種のリボザイムARSがあったはずである。もっとも、10種から20種の間でいくつかはわからない。

質問: 多細胞化後の動物、植物はどんな動物、植物か?

回答: 動物の祖先は襟鞭毛虫で、多細胞動物で最初に分岐しているのは海綿動物である(図

30)。植物の多細胞化直後、陸上植物の祖先型はシャジクモである(図27)。

質問: 植物と動物が分岐する前は?

回答: 植物も動物もいない。多くの種類の単細胞真核生物がいた。その中から植物と多細胞動物が誕生した。植物の元になったのは単細胞の緑藻。多細胞動物のもとになったのは襟鞭毛虫である。図27で細線から太線になっているところで多細胞化している。

質問: 古細菌と細菌が分岐する前は?

回答: それが、コモノートである。コモノートは遺伝子300~400をもつ化学合成を行う超好熱菌、ひとことで言えば細菌に近い生物だろう。

質問: 同時期に分岐していた?

回答: 両者が別れたというのが正確である。したがって、同時期と言って良い。生物は様々な段階で、それぞれの段階の試行錯誤を行っている。古細菌と細菌が分岐してから、多くの原核生物が様々な方式の化学合成系と光合成系を試行錯誤している[16]。単細胞真核生物が誕生した時には、様々な世代交代を試行錯誤している。葉緑体の共生は一度であるが、様々な生物に二次共生した後で様々な光合成色素を試行錯誤している。多細胞化はいくつかの種類で独立して起きているが、植物、動物、菌類で細胞外マトリックスが異なっており、それを試行錯誤しているのかもしれない。

質問: 多細胞化はそれぞれの系統で独立に起きた?

回答: 系統樹をみると、緑藻、紅藻、褐藻、陸上植物、菌類、多細胞動物の祖先となった単細胞真核生物種はそれぞれ異なっている。つまり多細胞化は、緑藻、紅藻、褐藻、陸上植物、菌類、多細胞動物で独立しておきている(図27)。

質問: 祖先型シアノバクテリアの生育場所は、全地球的というよりは地球の部分的なのではないか?

回答: 生息地を推定する必要があるが、現存するシアノバクテリアで生育場所が共通するグループの祖先型を作製している。海産と汽水、淡水のシアノバクテリアの祖先は、それぞれ海水か汽水、陸水の表面だと推定している(図

28) .

質問: 表層温度の低温を調べる為にシアノバクテリアの耐寒性は調べられないか?

回答: 低温で生育速度は遅くなるが、死ぬことはないため、調べるのが難しい。

質問: こんなに気温が高かった生物は死んでしまうだろうとよく言われるが、問題はないのか?

回答: 好熱菌は120℃くらいまで耐えられる種がいる。シアノバクテリアも70℃くらいまでは耐えられる種がいる。

質問: 植物が光合成能を得た時期とシアノバクテリア出現期について?

回答: シアノバクテリアは原核の光合成細菌で、誕生時に最初から光合成をしていた。誕生時期は27億年前くらい[19]だが、非シアノバクテリアからの分岐と最古のシアノバクテリア間の分岐の間の距離が長く正確な時期は不明。シアノバクテリアを取り込み進化したのが植物で、真核藻類の誕生は今から14億年前くらい(図27)。

質問: 遺伝子の水平伝播は具体的には?

回答: 過去の水平伝播に関して具体的にどのような場合にどのようなプロセスとこのことを言うことは難しい。ただし、遺伝子の移動は現在も起きている。例えばウイルス感染によって、ウイルスゲノムが感染した宿主のゲノムに取り込まれる場合がある。宿主のゲノムから新たにウイルスが放出されるときに宿主の遺伝子をウイルスゲノムに取り込んで、それが別の宿主に運ばれる。裸のDNAが他の種に取り込まれる場合もある。原核生物種にせよ真核生物種にせよ、個々の細胞は裸のDNAを取り込む能力を持っているので、たとえば死んだ生物のDNAを取り込み、ゲノムに取り込む可能性がある。

質問: 水平伝播を知る系統樹以外の他の根拠は?

回答: 系統樹以外で知ることは難しい。水平伝播が疑われる遺伝子の系統樹を作成し、水平伝播の可能性が低いrRNAやRNAポリメラーゼなどの系統樹を作成し、両者を比較して判定する。

質問: ウイルスの宿主特異性は?

回答: 個々のウイルスによって宿主特異性は異なる。一般には、感染することのできる宿主は限られているが、非常に特異性の広いウイルスもあり、ドメインを越えた感染も報告されている。ただし、過去に水平伝播したことが疑われる遺伝子があったとき、その移動を媒介したのがウイルスなのかどうかを判定することはできない。

質問: 紅藻類は真核生物で、真核生物が共生した?

回答: 原核生物でなく、真核生物が他の真核生物に共生した藻類が複数見ついている。真核藻類のクリプト藻では、共生した真核生物である紅藻の核がヌクレオモルフとして残っており、ヌクレオモルフの遺伝子解析から、ヌクレオモルフが核とは別の紅藻であることが判明した[34]。また、現在進行形で真核二次共生が起きている事例も知られている。つまり、原生動物の中に、真核藻類を食べて、葉緑体を獲得しているものがある[34]。

質問: 試行錯誤は結果論なのではないか?

回答: いつでも一定の頻度で試行錯誤は起きている。多様な試行錯誤を行ってそのニッチで生き残った場合にその変異型が生き残る。各段階の適応放散は、新しい形質(例えば真核生物の誕生、多細胞化など)の獲得によって、多くのニッチで適応的になって生存できたために適応放散している可能性がある。試行錯誤以外の進化様式は考えにくい。

質問: 胞子や種子が繁殖できたときに有力であるのではないか?

回答: 胞子や種子という形質も試行錯誤した結果得られた有利な形質の一つと考えて良い。悪化した環境に耐えられる能力は、環境変動時には有利に働く。ただし、胞子や種子も様々な適応的形質の中の一つと理解すべきだと思う。

4. 地球上で生命はどのように進化したか

誕生した生命はどのように地球上で進化したのか。ここでは、真核生物誕生後の進化を逐一追うのではなく、進化に関わるいくつかの重要な因子とエポック

だけを紹介する。

4.1 生物の分類

地球上の生物は異なる分類ランク、界門綱目科属種に分類されている[37, 38]. 分類には様々な基準が用いられている。例えば、外見、色、大きさ、形、表皮、肢の有無や数、あごの有無など、人間の直観と適合するような分類が古くから行われてきた。

さらに、無脊椎動物の分類では、上記の分類方法の他に、解剖学(脊索、外骨格、内臓、器官)、発生学などで類縁性が判定された。たとえば、受精卵が発生する過程を追跡することで、動物の類縁性を調べることができる。受精卵は発生してテニスボールのゴムの部分の様に、表面に細胞層が一層ならんだ胞胚から、一カ所が陥入を始める(図29)。この陥入は原腸陥入と呼ばれる。原腸陥入は胞胚の反対側に到達して繋ぐと、一方が口になり、他方が肛門となる。原腸陥入の側を口にした前口動物と、原腸陥入の側を肛門にした後口動物の二種類の動物群がいる。前口(旧口)動物には節足動物・環型動物・軟体動物などが含まれ、後口(新口)動物には哺乳類・爬虫類・両生類・鳥類を含む脊椎動物が含まれる(図30)。先カンブリア末期には、20~30ある多細胞動物の門が一斉に分岐している(図30)。これはカンブリア爆発と呼ばれている。

植物や菌類(カビ、キノコ)、藻類まで含め、さらに

細菌や古細菌を含めると、その性質や形態に基づく分類は困難で、現在では遺伝子の配列を基礎にした分類が広く採用されている。

4.2 ダーウィン「種の起源」

さて、それでは生物はどのようにして多様に進化したのか。そもそも生物がどの様に進化したかに関して、いくつかの視点で考えることができる。その最も基本的な点を明らかにしたのがダーウィンである。ダーウィンは「種の起源」[40]の第一章に次の様に書いている。

「生存可能な数よりも多くの子孫がそれぞれの種から生まれる。そのため、生存のための競争が頻繁に繰り返される。その結果、複雑な時々変化する生存条件の中で、もしほんの少しでも何らかの点で有利であるような個体があると、その個体には生存のより大きな機会が生じ、その結果、その個体は自然によって選択されることになる。強力な遺伝のしくみにより、選択された個体のもつ変化した新しい性質は広がっていくことになる。」訳は山岸 [37]、下線部は原文では斜字体。

これは今日、自然選択説としてよく知られている進化の考え方である。すなわち、生物が多数の子孫を生むが、それらの個体間には差異がある。個体間には生存のための競争が起こり、少しでも環境に適応したものが生き残る確率が高くなるというわけである。

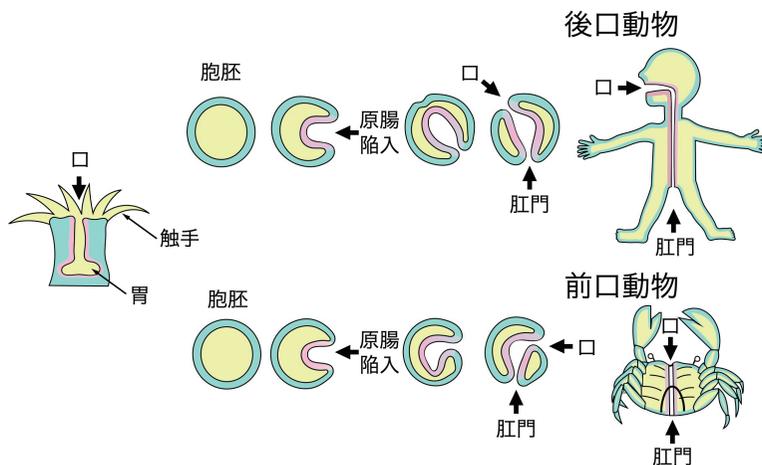


図29: 前口動物と後口動物の胚発生。左: 刺胞動物(腔腸動物)。上: 後口動物。下: 前口動物。ピンクは腔腸(刺胞動物)、原腸(胚)および腸管(口と肛門)が繋がった胚と成体。

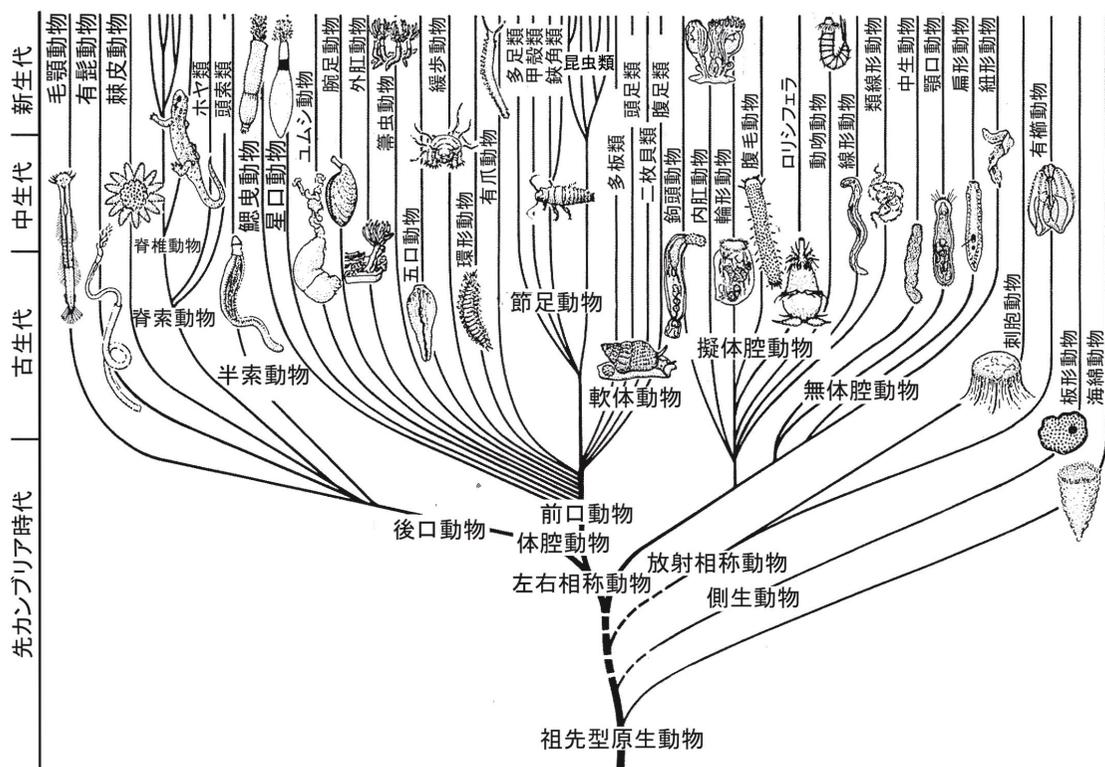


図30: 先カンブリア末期の多細胞動物における各門の分岐(カンブリア爆発)[16]. 原図はMargulis & Schwartz [39].

ダーウィンが生きた時代は、まだメンデル遺伝学も知られていない時代である。それ以降の科学の発展によって生物進化の分子的基盤もすでに明らかとなっている。生物の持つすべての遺伝情報はDNAに記録されている。遺伝子の複製過程や、紫外線・放射線によるDNAの障害を修復する過程で遺伝子に変異が生じるが、生じる変異はランダムである。その変異は、タンパク質の機能変化を生じる、その結果、変異をもつ個体の中で適者が選択されていく。

進化で説明されるいくつかの現象も知られている[38]。例えば、ガラパゴス諸島で、多様なトリがダーウィンによって採集された。分析の結果、これらのトリはフィンチと呼ばれるトリの仲間である事がわかった。おそらく、ガラパゴス諸島に到達した一群れのフィンチが、ガラパゴス諸島の様々な環境に適応進化した[38]。海洋に誕生した孤島のように、先住する生物がない環境に到達した生物が様々な種に分岐進化することを適応放散と呼んでいる。

また、オーストラリアやニュージーランドでは、中生代に有胎盤類(我々のよく知る胎盤をもつ哺乳類)と分岐した有袋類がある。例えば、ウサギが生息するようなオーストラリアの環境では、ウサギそっくりの有袋類ミナガバンディクート(フクロウサギ)が生息している。別の場所の似た環境で、違う生物が似た形態になる事を収斂進化と呼んでいる[38]。

4.3 単一遺伝子の進化

(1) 耐熱化酵素の遺伝子選択法

進化は簡単に起こるのだろうか?それを微生物、好熱菌を用いて実験した例を紹介する[41]。常温菌のタンパク質は高温で変性して失活してしまう。常温菌の遺伝子を好熱菌に組み込むと、好熱菌は高温で生育できなくなる。しかし、一晚常温で培養した後、高温で培養すると好熱菌が生育してきた[41]。生育したコロニーの遺伝子配列を調べ、どの様な変異が起きているかを調べることができる。

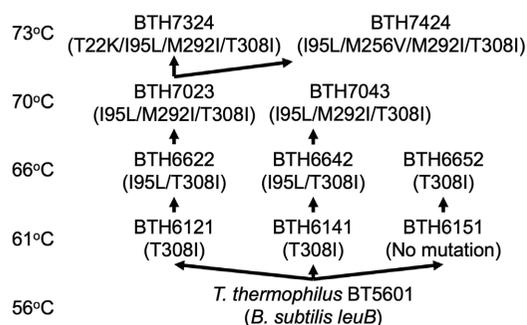


図31: 枯草菌IPMDHの進化的耐熱化[41]. 枯草菌(*B. subtilis*)のIPMDHの遺伝子(*leuB*)を組み込んだ好熱菌株(*T. thermophilus* BT5601)を一晚培養後、61°Cで培養すると3株がコロニーを形成した。BTH6121とBTH6141は308番目のアミノ酸残基トレオニンがイソロイシンに変異していた。BTH6151はこの遺伝子には変異が入っていなかった。同様な操作を繰り返して、66°C、70°C、73°Cでコロニーを形成した変異株のIPMDH遺伝子には、追加のアミノ酸変異が起きていた。アミノ酸変異は、もとのアミノ酸残基、アミノ酸残基の番号(何番目のアミノ酸残基か)、変わった後のアミノ酸残基で表示している。アミノ酸の一字表記は図6参照。

(2) 枯草菌タンパク質IPMDHの進化的耐熱化

IPMDH(イソプロピルリンゴ酸脱水素酵素)は、必須アミノ酸であるロイシンを合成する経路の酵素で、IPMDHが機能するとロイシンが合成できるが、IPMDHが機能しないとロイシンを合成できないために微生物は生育できない。好熱菌(*Thermus thermophilus*)のゲノム上のIPMDH遺伝子を常温菌(枯草菌:*Bacillus subtilis*)のIPMDHに置き換えた好熱菌 *T. thermophilus* BT5601は56°Cでは生育するが61°Cでは生育しなかった(図31)。しかし、一晚56°Cで培養した後、61°Cで培養したところ生育するコロニーが現れた[41]。その株番号をBTH6121, BTH6141, BTH6151としてある。そのうちのBTH6121, BTH6141は、308番目のスレオニンがイソロイシンに変わったことで、61°Cでも生育できるようになった。一方で、BTH6151のように変異がなくても生育可能になる株も出現した。

続いて、これらの株を同様に、一晚61°Cで培養した後、66°Cで培養したところ、更に新たな変異を持った株が出現した。これを繰り返すことで、56°Cでしか生育できなかった株から、73°Cでも生育できる株が作出された(図31)。つまり、73°C環境下でも生育でき

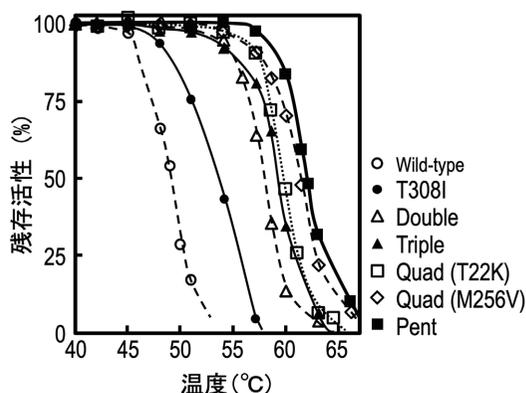


図32: 進化的に耐熱化した枯草菌IPMDH変異型酵素の耐熱性[41]. 精製したそれぞれのIPMDHタンパク質をそれぞれの温度で10分間保温して変性させた後に残っている酵素活性を測定して、それぞれの未処理IPMDHの酵素活性を100%として図示している。それぞれのIPMDHタンパク質の変異は次の様である。Wild-type: 変異無し。T308I:T308I。Double:I95L/T308I。Triple:I95L/M292I/T308I。Quad(T22K):T22K/I95L/M292I/T308I。Quad(M256V):I95L/M256V/M292I/T308I。Pent:T22K/I95L/M256V/M292I/T308I。変異は遺伝子中のアミノ酸の種類、アミノ酸の残基番号、変異後のアミノ酸の種類順に記載している。アミノ酸は一字表記で、図6参照。

る好熱菌は4日間で誕生することが示された[41]。

さて、好熱菌の中で進化させてきた遺伝子からできるタンパク質の耐熱性が本当に上がっているかどうかを確認するために、変異型IPMDHタンパク質の分析をおこなった(図32)。それぞれの変異株から、IPMDHの遺伝子をクローニングして、遺伝子を大腸菌の中でタンパク質発現させる。生産された変異型タンパク質を精製して、各温度で10分間保温した後で、残る酵素活性を測定した。Wild-typeというのは実験に使った常温菌のIPMDHの事。変異が一つ(T308I)、二つ(I95L/T308I)、三つ(I95L/M292I/T308I)入った変異型と、異なった変異を四つ持つ変異株(T22K/I95L/M292I/T308IとI95L/M256V/M292I/T308I)、異なった変異を五つすべて持つ変異株(T22K/I95L/M256V/M292I/T308I)と、変異の数が増えるにしたがって、耐熱性が上がることがわかった。つまり、遺伝子の進化は4日間で起きることが示された[41]。

4.4 形態進化

古くからダーウィン進化に対して行われる批判の

一つに、生物の形態が徐々に変化したときに、適応度が上がるだろうかという議論がある。ごく最近の研究によって、生物が受精卵から発生する過程が解ってきている[42]。

どうやって生物の形態が形成されるかという研究は、ショウジョウバエで行われた。図33Aは、卵の段階で、いくつかの卵極性遺伝子産物(*Nanos*, *Bicoid*, *Torso*, *Toll*)が濃度勾配を形成している図である。この段階の卵は大きな一細胞である。卵の中に、これらの卵極性遺伝子産物の濃度勾配ができる。卵極性遺伝子産物の濃度勾配の組み合わせによって、各部位の卵の中での位置が認識可能になる。受精とともに細胞分裂が進行して胚が形成されるが、そのとき卵極性遺伝子産物濃度勾配にしたがって節ができる。次いで、頭部から順にそれぞれの部分で、図33Bのホメオティック遺伝子群の遺伝子が一遺伝子ずつ発現する。これらの遺伝子は何れも転写制御因

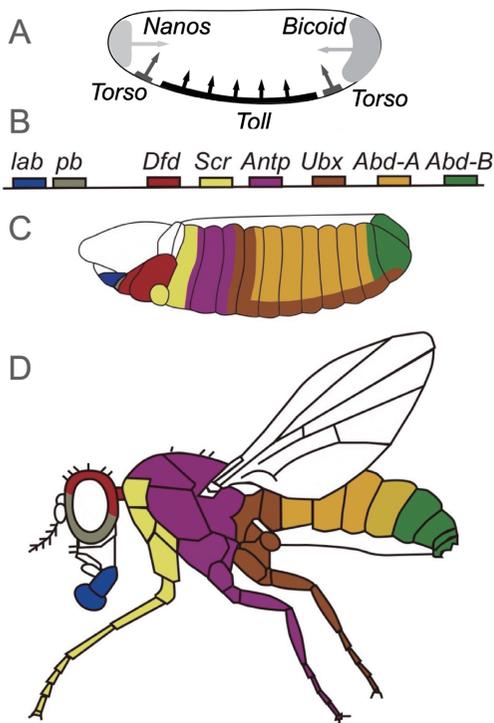


図33: ショウジョウバエの形態を決める因子と遺伝子。[42]より改変。
A: 卵での卵極性遺伝子産物(*Nanos*, *Bicoid*, *Torso*, *Toll*)の濃度勾配。B: ホメオティック遺伝子のゲノム中での並び順。C: 胚各部分での各ホメオティック遺伝子の発現。D: 各ホメオティック遺伝子の発現によって形成された成体の各部。

子として、それよりも下流の遺伝子の発現をオン/オフする。転写制御因子はサブルーチンを働かせるよう下流の遺伝子群の発現を制御する。

つまり、身体構造を決める遺伝子は、それより上流の遺伝子によってスイッチの様にオン/オフされる様になっている。これらの遺伝子は大きな構造から詳細な構造へと順に細胞の運命を決めていく。例えば、図33Cでは節ができていて、図33Dの様に口、頭部前部、頭部後部、胸と前脚、中脚、後脚、腹部前部、腹部中部、腹部後部を形成するスイッチが頭部から順に入ることになる。これらのスイッチのオン/オフを制御する転写制御因子はホメオティック遺伝子と呼ばれている。

4.5 適応進化

進化で繁栄した種と絶滅した種を決めた因子は歴史年代によって異なるが、何れにせよ生存環境に適応した種が繁栄し、適応しなかった種が絶滅している。いくつかの例をあげるなら次の様である。

例えば、爬虫類の歯は円錐状で、かみ砕くことはできないため、胃の中に消化を補助するための石を飲み込んでいる。哺乳類は臼歯をもつことで、硬い細胞壁を発達させたイネ科の植物をすりつぶすことができる様になった[38]。

爬虫類は両生類に比べて乾燥への対応をすすめた[38]。両生類の肺には肺胞がなく、肺表面積が小さいため、呼吸を補うため体表の粘膜で皮膚呼吸を行う。体表の粘膜は乾燥に対する耐性が低い。爬虫類は肺胞を形成して肺表面積を広げ、皮膚呼吸の必要性を下げ、皮膚を厚くすることで乾燥耐性を獲得した。

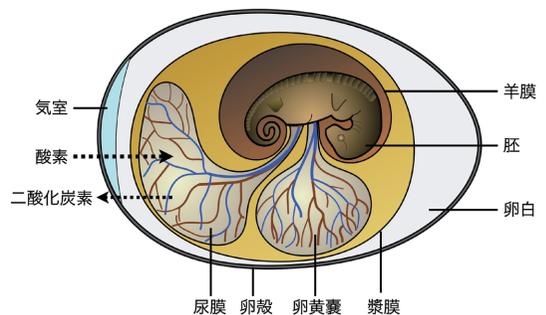


図34: ニフトリの胚とタマゴの構造。[38]より作成。

両生類の卵は寒天状の物質に覆われた卵細胞が水中に産卵される。爬虫類は卵の構造に重要な変化をおこした。爬虫類の卵は硬い殻で覆われているが、内部に羊膜で覆われて乾燥から護られた胚が育つ(図34)。胚の卵黄囊膜が卵黄を囲んで卵黄の栄養を取り込む。膀胱の延長した尿膜で酸素と二酸化炭素の交換と排泄物の濾過を行っている。これらの卵構造によって爬虫類の卵は乾燥に耐えるようになり、爬虫類は乾燥した陸地に卵を生むことができる様になった[16, 38]。

4.6 絶滅の証拠

(1) 中生代末の大量絶滅

進化が単調なもので無かったことは既によく知られている。今から6600万年前、中生代末期におきた恐竜の絶滅が最も良く研究されている[38, 43]。中生代末期の地層は黒色で、欧州では薄く、メキシコ周辺では厚い。この地層は煤を含んでいた。またこの層には、イリジウムが高濃度に含まれていた。この地層の上下の地層に比べて、花粉が減少していた。この時期に火山爆発が起きたのか、隕石衝突したのか、と推測された。この地層からひびの入った石英の結晶が見つかった。ユカタン半島の北部にはクレーターがみついている。北アメリカ大陸内部から津波堆積物が確認されている。

これらの証拠から、隕石衝突によって引き起こされた出来事が推定されている[38, 43]。今から6600万年前、直径10 kmの小惑星が、メキシコ、ユカタン半島北部に衝突、津波はアメリカ大陸内部にまで到達した。衝突によって大気圏外に到達した岩石の破片は大気圏に再突入する際、加熱して山火が発生した。岩石粉末中の硫化鉍物の酸化で硫酸ができ、酸性雨が発生した。舞い上がった粉塵と煤の影響、酸性雨によって光合成は長期間停止した。植物に直接間接に依存する大型生物は絶滅した。海棲の小型の生物、当時26 kg以下であった小型の両生類、爬虫類、鳥類と哺乳類が生き延びた。また、植物の種子や胞子も生き延びた[38, 43]。

(2) 大量絶滅の歴史

図35は海棲生物の科の数を図示している[44]。全

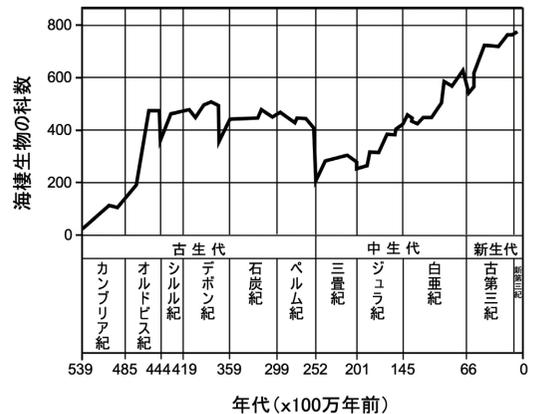


図35: 各時代における海棲生物の科数. Raup & Sepkoski[44]より作成[37].

体としては古生代以降、科の数が増加しているが、中生代末期には科の数が減少していることがわかる。しかし、それ以外にも何度か科の数が減少していることがわかる。つまり、これまでに中生代末期だけでなく、何度も大量絶滅が起きていることがわかる。中生代末期以外の大量絶滅時にも隕石衝突があったかどうかは調べられたが、今の所、隕石衝突の証拠が明らかな大量絶滅は中生代末期以外にはない。

古生代末期の大量絶滅が、顕生代で最も大きな大量絶滅であった。古生代末期の大量絶滅が、中生代末期の次に良く調べられている[45]。古生代末期には海中酸素濃度の低下が起きている。スーパーブルームとそれに起因する火山活動が引き金となった温暖化が大量絶滅の原因として提案されている[45]。

4.7 適応放散

大量絶滅の後には適応放散がおきる[38]。生存環境のニッチが空いている場合に、空いたニッチに一つの種から様々な環境へ適応して、一時にたくさんの種が誕生することを適応放散という。例えば、真核生物誕生後、単細胞真核生物は多種に分岐した。この過程で減数分裂とゲノムの交換を行う多くの生殖方法が適応放散している。十億年前以降、複数種が多細胞生物になった。多細胞生物は種類によって異なる世代交代を適応放散している[38]。

例えば、哺乳類を含む脊椎動物の成体は遺伝子

セットを二組持つ倍数体 $2n$ であるが、成体の生殖器官で減数分裂によって単相 n の配偶子、卵あるいは精子を形成する。卵と精子の受精によってできる受精卵が発生して成体となる。

一方、植物は動物と異なり、多細胞の配偶体(n)世代をもっている[38]。コケ植物の一般に目に付く構造、ゼニゴケやスギゴケ、は多細胞の配偶体である。配偶体に造精器と造卵器が形成されて、それぞれの中には精子と卵が形成され、配偶体が水につかったときに精子は泳いで卵に到達して授精する。受精卵($2n$)はその場で細胞分裂して胞子体を形成する。胞子体は胞子嚢となって胞子(n)を形成して成長を終わる。つまり、 $2n$ の胞子体は多細胞配偶体(n)に寄生している。胞子は発芽して次世代の多細胞配偶体となる。

藻類は種類によって異なった世代交代を行う[38]。たとえば、褐藻の一種コンブの藻体は多細胞胞子体($2n$)であるが、紅藻の一種アサクサノリの藻体は多細胞配偶体(n)である。緑藻のアオサは、外見がおなじ多細胞胞子体($2n$)と多細胞配偶体(n)の両方の世代をもっている。つまり、真核生物誕生後、真核生物は様々な世代交代を行う種分化を起こして適応放散している。我々が見る多細胞体は倍数体とは限らず、単数体である場合もある。

カンブリア爆発時には、身体の構造の適応放散の様子が見て取れる(図30)。多細胞動物は今から10億年ほど前に、襟鞭毛虫という原生生物が多細胞化して誕生した。多細胞動物はカンブリア紀初期までに20以上の多細胞動物の門に分化している[16, 39]。多細胞動物の適応放散した時期に、前述のホメオティック遺伝子の数が増加し、身体の構造が複雑化し多様化した[46]。

4.8 進化のまとめ

地球上の生命は界門綱目科属種に分類されている。分類には様々な基準が用いられている。たとえば、形態、発生、代謝などの違いが分類に用いられている。現在では、遺伝子の分子系統樹を利用した分類が広く用いられている。

進化がどの様に起きるかの最も基本的な点を明らかにしたのがダーウィンである。ダーウィンは「種の起源」で、生物が多産で、変異をもつ多数の子孫を産

むなかで、変化する環境に少しでも適応した個体の生存可能性が高くなることで、自然選択されるという進化の道筋を説明した。

一つの遺伝子であれば、一晩で耐熱性を上昇させるような進化が可能であることも実験的に確かめられている。

一方、進化で少しずつ形態が変化する場合にはあまり有利にならないのではないかという、形態変化に対する批判もあった。近年、ショウジョウバエを材料とした形態形成の研究によって、そのしくみが明らかになりつつある。身体の構造は転写制御因子によるスイッチのオンオフで、身体の構造ユニットが切り替えられることが明らかとなってきた。多数の転写制御因子、ホメオティック遺伝子が順に制御されることで身体の構造が大きくかわる。

進化の過程では、適応的に進化するということがしばしば起きている。その例としては、両生類から爬虫類へのタマゴの構造や、肺、皮膚の構造の変化などが上げられる。

顕生代には複数回の大量絶滅が起きた事も明らかになってきている。中生代末には隕石衝突に起因する光合成生産の停止が大量絶滅を引き起こした。特に環境変化に対して、特殊化した生物は環境変動に弱い、一般化した生物は環境変動に強い。動けるものや、小型のもの、胞子、種子などの環境変動に耐性のある種が生存した可能性が高い。また、大量絶滅の後には、空いたニッチへの放散的進化、適応放散が起きて、多数の新しい種が誕生している。

4.9 進化に関する質疑応答

質問： どうして前口動物・後口動物という分類が重要なのか？

回答： 前口動物・後口動物という分岐は、多細胞動物進化の初期に、多細胞生物を二分する分岐としておきた。前口動物と後口動物では身体の前後軸とともに背腹軸も逆転している。後口動物では、神経系を背側に発生させるために消化管との拮抗が起きないので脳が大きくなることができた。他方、前口動物では神経系が腹側にあるため、消化管を取り巻いて脳ができる形になって、脳を大きくすることが難しかった可能性がある。

質問：脳はなぜ頭にある？

回答：脳は前口動物も後口動物も頭にできている。頭には脳の他、口、眼が付いており、しばしば触覚や聴覚、臭覚などの感覚器官が集中している。捕食に際して、情報を収集して、情報を処理するために頭に脳ができた可能性が高い。

質問：後口動物と前口動物はどちらが先に出現した？

回答：動物の多細胞化が今から10億年前に始まり、その後、前口動物と後口動物が分岐している。両者は分岐の形で現れているので、ほぼ同時に現れている[19]。

質問：有袋類と有胎盤類は遺伝的にどのくらい離れているか？

回答：有袋類と有胎盤類は今から1.9億年前、白亜紀に分かれている[19]。

質問：適応放散はタンパク質にも同様にいえるのか？

回答：酵素一つ一つは、全生物の共通の祖先にまでたどれる。ただし、タンパク質は単体で構成されているものばかりでなく、複数の遺伝子が融合したり部分的に組変わったりしているので、単純にひとつの遺伝子の進化に限らないこともある。そのため、確認しづらい。全生物の共通祖先の段階で、すでにタンパク質構造は数百種誕生している。タンパク質の適応放散はおそらくそれ以前に起きている。それ以降は、基本的には種分岐と並行してタンパク質の分岐がおきていると考えて良い。

質問：遺伝子も収斂進化によって、別々に同じものができる可能性はある？

回答：可能性はある。類似の機能をもつ遺伝子があっても、配列を確認する必要がある。

質問：配列が同じものは一度しか発生しないのか？

回答：配列が同じものが偶然別々に誕生することは、確率的にありえない。その前提のもとで系統樹が作成されている。かなり似た配列が独立に誕生することはあるが、どの程度似ていれば同じ機能をもつかという推定は現在できないので、論証は難しい。

質問：ただの常温菌をお湯に入れて少しずつ温度上

昇させると耐熱性が獲得されるか？

回答：常温菌をお湯に入れて少しずつ温度上昇させても、耐熱性は獲得されない。今回紹介した実験では一つの遺伝子を組み換えて、一遺伝子だけが進化するようにした点が重要。常温菌の中には、耐熱性が不足するタンパク質が多数あって、それらの耐熱性が同時に上がるという確率が低いため菌の耐熱性が獲得できないと思われる。

質問：好熱菌は目的をもって進化したわけではないのか？

回答：あたかも定向進化のようにみえるが、これは実験方法によってもたらされた定向性である。変異そのものはランダムに起きて、その様々な変異の中で耐熱性の上昇した菌が実験によって選択されたことを示している。変異は完全なランダムである。

質問：菌にとって56℃は居心地が良いのか？

回答：居心地が良いかどうかは検証していない。居心地が良いかどうかは、培養して増殖速度をみてみないとわからない。ただし、もともとの好熱菌(*T. thermophilus*)の生育は70℃でいちばん増殖速度速くなる。そういう意味では、今回用いた好熱菌にとって70℃が居心地良い。

質問：なぜ、一日に一つの変異なのか？

回答：おそらく確率の問題である。つまり変異がいくつも入る確率は低いため、変異が入るのは一つなのだろう。変異導入剤で処理して一度に多数の変異を同時にいれることも可能である。しかし、大部分の変異は耐熱性を下げる方向で働くので、二つ同時に耐熱性を上げる変異が入る確率は大変低くなってしまふ。変異株から耐熱性上昇株を選び出す実験では、扱える細胞数に限界があるので、耐熱性が上がる変異がたまたま二つ入った株を入手するのは実験システムとして困難である。

質問：ミドリムシが多細胞化しなかった理由は？

回答：ミドリムシは単細胞生物として十分であった(細胞小器官の発達)ために進化しなかったのかもしれないが、歴史で起きなかったことを議論するのはむづかしい。他の単細胞藻類

の中には、多細胞化して植物や多細胞藻類となったものもある。図27は今から約10億年前以降、いくつかの単細胞藻類が多細胞化したことを示している。

質問: 発現するのは効果が表れるということ?

回答: 発現というのは遺伝子からmRNAが転写されて、翻訳されタンパク質が作られること。様々な身体の部品をつくる遺伝情報(サブルーチン)はもともと持っているのだが、それらの遺伝子群が転写因子によって発現する(スイッチが入る)ことで形態形成がおきる。転写因子というのはタンパク質で、下流の遺伝子の制御領域に結合することで、下流の遺伝子の転写を促す。

質問: 卵の時点では、どうスイッチが入れられるのか?

回答: 卵が形成される過程で、卵内に形態形成を制御する因子、卵極性遺伝子産物の濃度勾配が形成されている(図33)。その濃度勾配にしたがって、受精卵の各部位によって異なった遺伝子が発現(スイッチが入る)する。次いで、そこで発現した遺伝子によって、次(下流)の転写因子(サブルーチン)の発現が誘導される。こうした、転写制御(スイッチ)が連鎖して起きる[42]。カンブリア爆発時期にはこのスイッチ(ホメオティック遺伝子群)遺伝子が重複して多数誕生している[46]。これによって形態の試行錯誤を行っていたと推定される。

質問: 両生類の卵の排出物は?

回答: 卵がある水中に直接放出している。栄養分は卵黄からとりこんでいる。

質問: 哺乳類の進化は保守的な進化であるのはなぜか?

回答: 哺乳類の進化が特に保守的なわけではない。生物進化の様々な段階で様々な事を適応放散している。世代交代に関しては脊椎動物で実現した方法を哺乳類はそのまま継承している。哺乳類は、爬虫類の卵から、胎盤という仕組みを実現した点で大きな進歩をしたが、哺乳類になってからはその仕組みは確かに保存されている。哺乳類の中での適応放散は、食べ物、植物食、肉食、さらに細かく、例えば

どんな植物、どんな動物を食べるという形で適応放散している。つまり、適応放散は歴史年代ごとに別の段階や項目で行われている。

質問: グラフから、中生代末期から生物種がふえているが、その理由は?

回答: 中生代以降、海棲生物の中では硬骨魚類、軟骨魚類の種が増えている。

質問: 恐竜は進化に行き詰まっていたのだろうか?

回答: 恐竜はそれぞれのニッチでは適応したのだと思う。ただし、哺乳類と爬虫類で差がある点、歯の構造、横隔膜の存在(爬虫類には横隔膜が無いが哺乳類にはある)等が爬虫類では種によって変わっていない。新生代での哺乳類の繁栄を考えると、爬虫類のこうした特性が必ずしも最適解ではなかったのだろう。

5. 生命の定義

地球外に生命を探そうとするとき、どこにどのような生命がいるのか、それは何でできているのか、どのような形であるのか等を考える必要がある。つまり地球外で生命探査をする上で、生命を定義づけなければ、生命であるかどうかの判断が難しくなってしまう。ところが、生命の定義に関して様々な議論があるものの、研究者間での一致は見られていない。この節では、現在ある生命の定義や考え方のいくつかを紹介する。

5.1 日本における生命の定義

現在、日本では以下の4つの項目がしばしば、生命の定義として考えられている。それらは、1)境界(膜)に囲まれていること、2)代謝していること、3)複製(増殖)すること、4)進化する事である。これは、日本の生化学者である江上不二夫博士の著書[47]からまとめられた項目である。

これを踏まえた上で、ウサギ、ミツバチ、赤血球、コンピュータウイルス、ローソクの炎、コンピュータが生命であるかどうかの星取り表をつくってみる。すると表14のようになる。

例えば、ウサギやミツバチには境界(皮膚あるいは外骨格)があり、代謝している。また、一群れのミツバチやつがいのウサギは増殖(複製)する。しかし、一

表14: 生命の定義で生命を考える。

○:あてはまる, ×:あてはまらない, △:考え方による。

	ウサギ	ミツバチ	赤血球	PCウイルス	ローソクの炎	PC
境界	○	○	○	×	×	○
代謝	○	○	○	×	○	○
複製	△	△	×	○	○	△
進化	△	△	×	○	×	△
Joyceの定義	△	△	△	×	×	△

匹のウサギや一匹のミツバチは複製しない。同様に進化もできない。つまり、複製を個体で考えるか集団で考えるかによって、複製と進化があるかどうかの答えは変わってしまう。

ヒトの赤血球は造血組織でつくられ、細胞膜で囲まれ、酵素で生化学反応(代謝)をおこない、細胞は120日維持されるが、核と遺伝子は消失しているので、複製も進化もしない。

一方、PC(ノート型パーソナルコンピューター)は筐体を持っている。ウサギの毛皮やミツバチの外骨格と筐体を区別するのは難しい。PCも一台では複製しないが、もしミツバチが一群れで複製すると考えるのであれば、PCも製造工場で複製されると考えてもよい。

そこで、PCをウサギやミツバチと区別しようとする、PCはヒトによって設計製作される、あるいは工場で生産されるという様に、「人間が関与するか否か」という様な条件を判定時に含有させる必要がある。そこで今度は人間の関与を否定することになると、人間の乳児も複製はもちろん生存できないことになる。こうした検討が多数行われており、項目を挙げて生命を定義しようとするには成功していない。

5.2 世界における生命の定義

これまで、多くの研究者によって生命の定義の提案があるが、広く支持されている定義はない。生命の定義はないという考え方もあるが、ここでは海外で考えられている生命の定義に関連した議論を紹介する。ここでも、個々の引用は省いて比較的最近の本[48]を紹介しておく。

(1) Suppeの定義

Frederick Suppe は、"The structure of

Scientific Theories"において、そもそも定義とは何かという議論をしている。そして、定義を必要条件と十分条件であるとしている。今日に至るまで、そもそも、生命を定義するという事が何を意味するのかという議論が続いている。

(2) ニーチェの定義と歴史

ニーチェ(Friedrich Nietzsche)は、定義について"it is only that which has no history which can be defined."と述べている[49]。「歴史のないものだけは定義することができる」という意味であるが、概念そのものに歴史がある場合にはそれを定義できないということである。ニーチェは、どんな概念であっても概念は歴史的に変わってきたので、時代によって、場所によって概念の持つ意味は変わるので定義できないという点を指摘している。

(3) Cleland and Chybaの定義の分類

Cleland & Chyba [50]は、定義を分類している。辞書的な定義(Lexical definitions)は、言葉の標準的な意味を自然言語で説明する。規定的定義(Stipulative definitions)は、技術に関わる用語でよく行われ、新しい学術的概念を導入する。操作定義(Operational definitions)は、判定するための操作で対象を特定する。例えば、「酸はリトマス紙を赤くする」というような定義の仕方である。理想的定義(Ideal definition)は、言葉によって表される概念を(曖昧さの範囲で)「完全に」分析することで特定する。という様に様々な定義の仕方があることを紹介している。そもそも定義をどう考えるかについては、この節の最後に再びふれる。

(4) Joyceの定義

Gerald Joyceは、生命を「ダーウィン進化を行いうる、自己維持できる化学システムである」と定義している[51]。これを踏まえて先ほどの6項目について、あてはまるかどうかを考えた結果も表14の最後の行に記載した。この定義は、一時期、アメリカ航空宇宙局NASAも採用し、現在でも比較的多くの賛同者が得られている定義である。

しかしJoyceの定義では、いくつか曖昧な言葉がある。その言葉をどう解釈するかということによって判定が変わってしまう点が問題である。例えば、化学システムということでウサギやミツバチの個体を化学システムにいれようとすると、例えばPCを除外するのは難しい、なぜならPCは化学電池で駆動されているので、これは紛れも無く化学反応であり、かつシステムであることも間違いない。

ダーウィン進化に関しても同様である。ウサギやミツバチ一匹ではダーウィン進化しないので、多数の個体からなる集団を単位とする必要がある。すると一匹のウサギもミツバチも生物と判定できないことになってしまう。反対に、PCがダーウィン進化していないと言おうとすれば、「次々に改良されるPCは子孫ではない」とか、「そもそも人間によって設計製作されたものである」という様な解釈をする必要が出てくる。すると、その解釈の中に生命を判別する指標、この場合であれば、「子孫」あるいは「設計製作」という様な指標を持ち込んでしまうことになる。ジョイスの定義も言葉の曖昧さが原因で、判定が困難な例が残ることになる。

さらに、例えばラバが反例として挙げられる。ラバは雄のロバと雌のウマの交雑種の家畜で不妊であるので、ダーウィン進化しない。するとラバは生き物ではなくなってしまう。

5.3 Koshlandの定式化

Daniel E. Koshland Jr. [52]は科学者を集めた会議を開催して、生命の定義を議論した。しかし生命を定義づけるのは難しいという結論になった。そこで生命を定義するのでは無く、生命を特徴づける7つの基礎的な性質をまとめた。生命に特徴的と思われるそれらの性質は以下の様である。

1. Program-プログラム(遺伝情報)を持つ

DNAに記録されたプログラムを持つこと。遺伝情報に記録されたプログラムによってタンパク質が作られ、細胞内で反応を起こさせている。

2. Improvisation-適応進化をする
環境の変化が起きた場合、プログラムに変異がはいり、変異が入ったプログラムを持つ生き物の中からより好ましい対応をしたものが選択される。
3. Compartmentalization-境界で囲まれている
細胞膜あるいは皮膚で外界から区切られていること。生命が嘗む反応に関与する分子や触媒の濃度を維持することが必須であり、それを維持するための境界が必要である。
4. Energy-エネルギー
生物は開放系であり、様々な分子を取り込んで反応を進行させている。そこでは必ずエントロピーの増加があるので、それを補うためにエネルギーを常に補給する必要がある。地球では主に太陽のエネルギーによって生命活動は維持されている。
5. Regeneration-再生
例えば心筋は一生の間止まることなく動き続けることができる。それは、心筋をつくるタンパク質が新たに作られ常に古い物に置き換わっている(再生している)からである。生命はそれだけで無く、細胞分裂によって古い細胞を新しくし、年取った個体が子供を産むことによって新しい個体となり再生する。
6. Adaptability-適応
適応進化が遺伝のプログラムを書き換える事によって環境変動に適応するのに対し、生命はもっと短時間のうちに環境変動に対して適応できる。これは、適応が予めプログラムの中に書き込まれていることによって実現している。
7. Seclusion-隔離
情報や反応が隔離されていること。細胞内では様々な反応基質や様々なシグナル伝達物質が共存している。しかし、それらの反応やシグナルはお互いに混線することなく独立した反応経路やシグナル伝達経路を実現している。

5.4 生命の性質

生命を定義づけるというのではなく、Koshlandと同様に生命の特徴を取り上げることも、多くの研

究者によって行われている。これらの生命の特徴は、生命の特徴として間違っていないが、それではそれらの特徴を利用して生命と非生命を判別できるかという点と難しい。

(1) 負のエントロピー

シュレディンガー(Erwin Schrödinger) [53]は、生命の維持に負のエントロピーが必要であると主張した。「生命を持っているものは、崩壊して平衡状態になることを免れている。生物体は負のエントロピーを食べて生きている。」と、シュレディンガーは述べた。

後に、エントロピーではなく(ギブス)自由エネルギーを論じるべきであるという批判から、生物体は負のエントロピーではなく(ギブス)自由エネルギーを食べて生きている、と修正している。

ここではジャボチンスキー反応が参考になる。ジャボチンスキー反応とは、自己触媒的酸化還元反応により発色するが、その発色の空間的縞模様やその時間的周期変化が生まれ、あたかも生きているかのように見える反応である。また、酸化還元基質が無くなると反応が終わるため、あたかも死滅したように見える。つまりジャボチンスキー反応は、ギブスエネルギーを利用して低エントロピーを保持している。ジャボチンスキー反応は、生命が酸化還元反応によって構造、つまり見かけのエントロピーが低い状態を維持しているという点が似ている。しかし、ジャボチンスキー反応を生命とみるのは無理である。つまり、シュレディンガーの主張は生命の特徴を捉えているが、生命だけの特徴とは言えないことになる。

(2) ギブスエネルギー

生物は、ギブス(自由)エネルギーを使って生きている。ギブスエネルギーが平衡に達すると反応は停止するため死滅する。ヒトの場合を例に挙げると、ギブスエネルギー源は食物と酸素である。食物と酸素の反応、つまり呼吸によって得たギブスエネルギー差を様々な反応とカップリングさせることによって、生体内の様々な構造を維持し活動している。つまり、呼吸によって得たギブスエネルギー差を利用してエントロピーの増大を阻止している。したがって、ギブスエネルギーを獲得してシステムを維持しているた

め、ギブスエネルギーがゼロになると反応は停止して死んでしまう。つまり生命はたしかにこういう性質を持っている。しかし、これもジャボチンスキー反応が反例となる、ジャボチンスキー反応も酸化還元基質が消費されると反応は停止する。つまり、ジャボチンスキー反応もその性質を持っている。

(3) 動的平衡

動的平衡については、しばしば川を例にして説明される。川が流れると、川の水分子は下流に流れる。ある瞬間に川を構成していた分子は次の瞬間にはなくなるが、川はなくなるならない。次にヒトを考えてみよう。ヒトは、数百日後には全く別の原子で構成されることになるため、構成する原子でヒトを定義することはできない。つまり、このことは生命の特徴のひとつであると考えられる。しかし、川のように生命でないものも含まれるため、動的平衡を生命の定義とすることはできない。

(4) オートポエティック・システム(Autopoietic system)

オートポエティック・システムは、今まで挙げられた生命の定義や性質に重なる部分がある。オートポエティック・システムとは、自己維持的・自己増殖的な内部システムを持った存在であり、自立的に維持することができ、プロセスも含んでいるものを指している。たしかに、生命がそう言う性質を持つが、具体的に何かあった場合に、その判定に使えるかという点と難しい。

(5) 散逸構造

散逸構造は熱力学的に平衡でない状態にある開放系構造を指す。開放系なのでエネルギーが散逸していくがその中で自己組織化する場合をさす。その例として、ベナール対流や、先に紹介したジャボチンスキー反応が挙げられる。生命も開放系で自己組織化していることは間違いないが、それだけで生命を定義することはできない。

(6) ダイナミック・カインティック・スタビリティ(DKS: Dynamic kinetic stability)

ダイナミック・カインティック・スタビリティもこれ

までの定義や性質と重なる部分がある。ダイナミック・カイネティック・スタビリティとは、生命は自由エネルギーを使って非平衡に向かって進むが、そのプロセスでエントロピーの低い状態を維持している、ということを指している。

5.5 生命の定義のまとめ

以上の様に、様々な生命の性質や定義が提案されていて、それらは生命の一面を表していることは間違いが無い。一方で、その性質をすべての生物がもっているか、あるいは逆にその性質で非生物をきちんと除外できるかといえば、これまでに提案されたような性質も、それにはまだ成功していない。言葉の持つ曖昧さにより、判定が言葉の解釈しだいになるという側面もある。

さらに基本的な問題として、そもそも生命は定義可能かということもCleland [48]は指摘している。すなわち、誰も水を定義しないが、分子式で H_2O と表すことで水を同定することができる。あるいは質量や力も測定可能であるし、概念として理解することもできるが、定義はされない。化学や物理学では、概念と理論体系があってガスやDNA等のモデルが提案され、そのモデルが検証されている。しかし、これらが定義されているわけではない。

この考えも、まだ広く受け入れられているわけではない。つまり「生命の定義」があるとすれば、あるいは無いとしても、まだ検討が必要な状態である。

6. 宇宙生命でありうる化学

どこか太陽系の天体あるいは系外惑星に生命がいたとして、地球外生命は地球生命と同じ様な生命体なのだろうか。本節では地球生命に関する生化学的知識を元に、宇宙生命でありうる化学を探る。とはいっても、生化学では生体に関連しない分子や元素は扱わないので、わからないというのが厳密な答えであるが、少しでも手がかりとなるような事柄を紹介しておく。本節ではBennerら[54]が参考になる。Bennerらは、大変短くではあるが、液体の水の代わりに気体でできた生命、固体でできた生命、超臨界液体中での生命の可能性にもふれている[54]。

6.1 宇宙生命でありうる分子

地球生命は、主にタンパク質、核酸、脂質、糖から構成される。これらの内で触媒機能を持っているのはタンパク質である。タンパク質は、20種類のアミノ酸残基からなるペプチド鎖が立体構造を形成して、機能を持つようになった分子である(連載第一回)[5]。遺伝情報は核酸が担っている。核酸の主鎖に結合した4種の塩基が遺伝情報を記録している(2.2節)。

我々の知るこの二つの生体高分子は、何れも主鎖となる紐状の構造に、側鎖が並ぶことによって機能を発揮している。紐状となるためには、最低二つの官能基が中心元素あるいは分子についている必要がある。また、側鎖を持つためには中心元素あるいは分子に、さらにもう一つの官能基がついている必要がある。地球生物の生体高分子では、ペプチド結合でアミノ酸が、あるいはホスホジエステル結合でリボースあるいはデオキシリボースとリン酸基が主鎖をつくっている。生命に関する我々の知識から出発すると、紐状構造とヘテロな側鎖が生体高分子として重要と思われる[54]。

(1) アミノ酸以外の触媒の可能性

地球と同じ水素、炭素、窒素、酸素等を主に使う生命を考えた場合に、アミノ酸以外を触媒反応に用いる可能性はあるだろうか。RNAがリボザイムとして触媒活性をもつことを考えると、RNAをアミノ酸の代わりに用いた生物がいる可能性がある。しかし、地球生物がほとんどすべての反応でタンパク質触媒、酵素を用いていることは、タンパク質触媒がリボザイムよりも適応的であることを示している。

Bennerらは、タンパク質が立体構造をつくる上で、ペプチド結合の双極子が重要である点を指摘している[54]。つまり、ペプチド結合にはNH基とCO基が交互に出現するがこれがタンパク質構造の二次構造を安定化している(図36)。NH基とCO基はアミノ酸残基三つごとに水素結合することで α ヘリクスを安定化している。 α ヘリクスはC末端が負でN末端が正の大きな双極子となっている。また β シート内では、隣り合った2本の β ストランド間で、NH基とCO基が水素結合している。Bennerらは、この様な水素

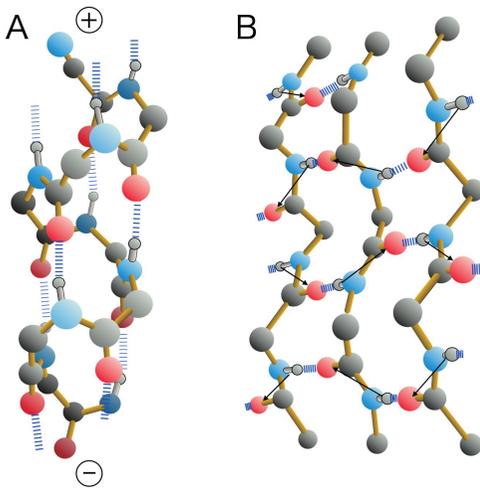


図36: ペプチド鎖の水素結合と極性。A: α ヘリクス。B: β シート。 β シートを構成するそれぞれのペプチド鎖を β ストランドとよぶ。灰色:炭素, 赤:酸素, 青:窒素, 白:水素, 青破線:水素結合。水素は窒素原子に結合した水素のみを図示している。全体として α ヘリクスは上が正, 下が負のダイポールである。 β シートは局所的なダイポール(矢印)が交互に繰り返している。

結合可能な双極子をもつ化学結合としてスルホンアミド結合とホスホンアミド結合を挙げている[54]。

アミノ酸が隕石中に多種見つかっていることを考えると、太陽系あるいは他の恒星系の惑星でもアミノ酸が天体表面にもたらされているはずである。つまり、他の天体においてもアミノ酸を材料とした多量体、「タンパク質」が生体触媒としての機能を担っている可能性は高い[55]。

ただし、アミノ酸の利用は環境依存かもしれない。例えば、仮に窒素が乏しい環境では、ペプチド結合の代わりに、エーテルやエステル、ホスホジエステル等のアミノ基が係わらない結合方式の多量体分子が関与しているかもしれない。

(2) DNA以外の遺伝物質の可能性

水素、炭素、窒素、酸素、硫黄、リンを使う生命であったとしても、DNAを遺伝物質として使う保証はない。非DNA遺伝分子が、リボースの修飾やリン酸の修飾、リン酸の他の官能基への置き換え等で実験的につくられている[56]。そしてDNAと対合可能な非DNA型の多量体分子、DNAを鋳型として非DNA型の多量体分子を複製できるポリメラーゼ、

非DNA型の多量体分子を鋳型としてDNAを複製できるポリメラーゼが報告されている[57]。

また、地球外生命がDNAあるいはRNAを使ったとしても、その塩基が地球生物と同じとは限らない。地球生物は核酸塩基としてA, C, G, T, Uの標準塩基を使っている。一方地球生物は、これらの標準塩基以外にも多数の修飾塩基をtRNAなどの特殊な場合に用いている。さらにWatson-Crick型のA-TとC-G対でない人工的塩基対による対合や複製が可能な事が実験的に示されている[58]。

現在のすべての生物でエネルギーの通貨としてATPが使われている。しかし、すべての生物の細胞内にはATP以外のヌクレオシド三リン酸も存在し、CTP, GTP, UTPはそれぞれ脂質合成系、翻訳系、糖代謝系で使われている[59]。これらのどのヌクレオシド三リン酸、あるいは別の塩基を用いたヌクレオシド三リン酸も三つのリン酸基を持っており、エネルギーの通貨として利用される可能性がある。それにも係わらず、なぜ地球生命がATPを使っているのかという理由は現在不明である。

Bennerらは、遺伝情報を維持複製する構造として2本の主鎖構造と主鎖の持つ電荷が重要であるとしている[54]。DNAは2本の主鎖のリン酸基が負電荷を持っている。2本の主鎖が同じ負の電荷をもつことによって反発力が生じるので、主鎖が電荷を持つことは二本鎖形成には不利である。しかし、これによって二本鎖が安定化しすぎないことが複製の正確性に寄与している。つまり誤った塩基対が生じたとき二本鎖が不安定化するので、遺伝の正確な複製を保証しているかも知れない。ただし、その電荷は負である必要は無いので、正電荷をもつ遺伝分子はありうる [54]。

つまり、地球型生物が使っている有機化合物に関して二つの側面がある。一つは核酸や遺伝物質、エネルギー通貨、アミノ酸として地球生物が使っている化合物以外があり得るという可能性があること。二つ目は、それにも係わらずなぜ地球型生物が現在の組合せを使っているのかという謎の二つの側面が指摘される。

(3) 水以外の液体を溶媒とする可能性

溶媒として一般的には水以外の液体も利用できる

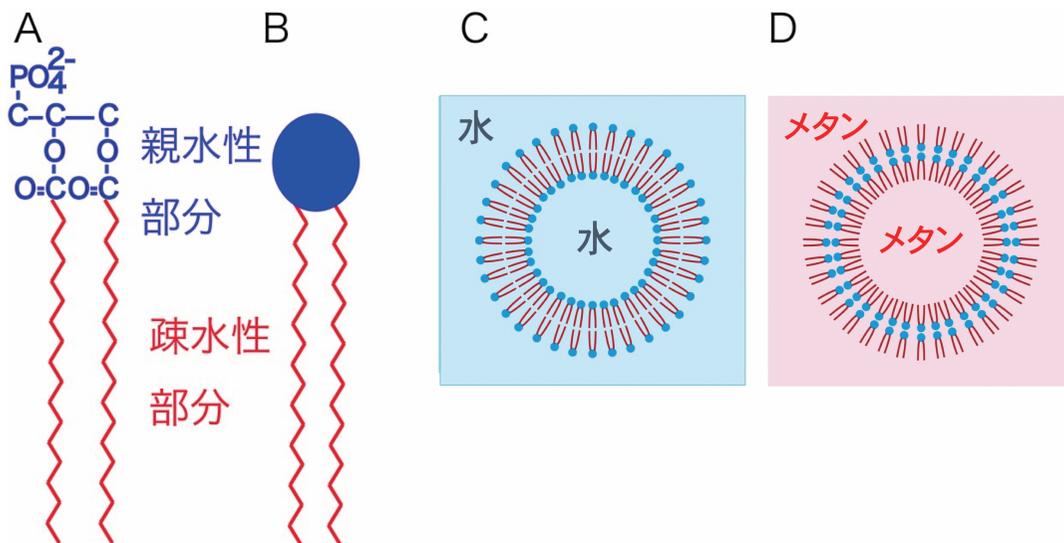


図37: 膜脂質と膜構造. A: 典型的膜脂質. B: 膜脂質モデル. C: 水中での脂質膜. D: 液体メタン中での脂質膜. 青は親水性部分, 赤は疎水性部分を表す.

はずである. 太陽系の惑星で見られている液体の種類を表15にまとめた. 太陽系で天体表面にある液体は, 水, メタン, ケイ酸の三つである.

生命が水を溶媒として使う有利な点として, 水の極性が疎水性相互作用を生みだし, タンパク質構造形成に寄与している点にふれた(連載第1回)[5]. 水の極性は脂質膜の形成にも寄与している. 細胞は脂質膜で包まれている. 脂質分子には, 分子内に親水性部分と疎水性部分がある(図37A). 水が溶媒の場合, 図37Cのように疎水性部分を背中合わせに親水性部分が水に面した膜を作る. つまり, 細胞質を閉じ込めている細胞膜の構造形成には水の極性が関与している.

水以外の液体として, メタンが溶媒である場合, メタンは非極性であるため, 親水性・疎水性部分が水

中の脂質膜とは逆になるかもしれない(図37D). つまり分子の親水性部分を間に挟んで, 疎水性部分で液体メタンに接触する構造をとる可能性がある. ただし, 液体メタンは極低温であるため, 地球型生物の用いている脂質よりはるかに小さい分子で膜を作り得る. 低温のメタン溶媒中ではアクリロニトリル(C_3H_3N)で膜構造が形成可能であるという分子動力学計算結果がある[60].

メタンの疎水性は複雑な反応を行うには良い側面もある. 多くの有機化学研究室で行われている有機化学反応は, しばしば疎水性溶媒の中で行われる. それは水のハイドロキシオンと水素イオンの反応性が高すぎるからである. こうした意味でタイタンの表面の環境は生命の生存に適しているとBennerらは指摘している[54].

表15: 太陽系で可能な液体.

液体		融点 (°C)	沸点 (°C)	存在	場所
水	H ₂ O	0	100	表面	地球他
アンモニア	NH ₃	-77.7	-33.3	内部	タイタン
メタン	CH ₄	-182.5	-161.6	表面	タイタン
ケイ酸	SiO ₂	1650	2230	表面	地球
鉄	Fe	1535	2750	内部	地球他

Bennerら [54]は液体アンモニアの溶媒としての可能性を解説している。液体アンモニアは水と同じ様に様々な有機化合物を溶解できる。高压力下(60気圧)では広い温度範囲(196-371K)で液体の状態となる。低温では、液体アンモニア中で疎水性相互作用もおきる。地球生物がCO結合を元にした様々な生化学反応を行っているが、COではなくCN結合を元にした生化学反応を行っている可能性がある[54]。

金星の上空大気(40-70 km)には濃硫酸の雲がある。濃硫酸は上層では約80% 下層では 98%である。金星地表は高温であるが、高度50 kmでは温度310 K、圧力約1.5気圧となり、炭素-炭素結合は安定である。金星の雲の中での生命の可能性が議論されている[54]。硫酸の中ではCOの反応性が高く、様々な反応を触媒する可能性がある[54]。

6.2 元素の置き換えの可能性

連載第一回[5]に紹介したように、生命を構成する主な元素である水素、炭素、窒素、酸素は宇宙で最も多い元素である。また、地球大気組成および地球の元素組成と比べても、地球の生命はありふれた元素でつくられたことがわかる。水素と酸素は水の主成分であり、水が生体の70%を占めているので、この2つが主要な元素であることもわかる。生体を構成する分子のうち、タンパク質と核酸は水素、炭素、窒素、酸素を主成分としている。これら4種の元素に加えて、タンパク質には硫黄が、核酸にはリンが含まれていることから、硫黄とリンも生命にとって重要な元素である。地球上のすべての生命は、様々な化合物を溶かし込む溶媒として液体の水を使っている。液体として水を使用した場合、生命を構成している主要元素6種(水素・炭素・窒素・酸素・リン・硫黄)が他の元素に置き換えられる可能性はあるだろうか。

ここで、炭素が生体内で多様な化合物を合成する上では、地球の酸化還元状態と炭素の価数が重要である。地球大気には、炭素の酸化型である二酸化炭素と還元型であるメタンの両方もが存在する。生体内の有機化合物を構成している炭素はその両方の間の価数を探って、多種多様な分子を実現している。したがって、極度な還元状態や極度な酸化状態では、炭素はメタンあるいは二酸化炭素が極めて安定となり、多種の分子種を形成することが困難になる。

炭素に置き換わる元素を考えるうえでは、この点が鍵になる。つまり、炭素に置き換わる元素が、酸化型と還元型の中間をとらうる酸化還元環境であれば、その元素が多様な分子を形成する可能性がでてくる。一方、その元素にとって極端な酸化状態あるいは極端な還元状態では、安定な分子が限られてくることで、多様な分子をつくるのが困難になる。

(1) ケイ素(Si)生命の可能性

まず、炭素の代わりに周期律表で同族のケイ素を使用した生命が存在しうるか。ケイ素は、炭素と同様に4つの原子と結合できる。宇宙空間ではいくつかのケイ素化合物が検出されている: SiN, SiC₂, SiO, SiS, SiC₃, SiH₄ [61]。隕石中には炭化ケイ素(SiC)の粒が発見されている [62]。しかし、多数の炭素化合物(有機化合物)が隕石中で発見されているのに対し、地球と隕石中で、ケイ素の化合物は炭化ケイ素、二酸化ケイ素とその多量体に限られる[62]。ケイ素と酸素の結合は、非常に安定であることから、二酸化ケイ素以外は存在が難しいためとおもわれる[62]。また、ケイ素を炭素の代わりとした紐状構造の分子をつくることは難しい[62]。

一方で、炭素、酸素とケイ素を用いた長鎖分子は合成されている。しかも、末端にシアン、ヒドロキシル、カルボキシル基を結合して親水性にすることができる[54]。したがって、ケイ素が炭素、酸素など他の元素と共に結合して多種の分子を構成できる可能性をBennerらは強調している[54]。ただし、天然にこうした多様な分子は見つかっていない。我々がまだケイ素を基盤にした多様な分子形成に適した環境を知らないと言うことかもしれない。また、我々が既に知っている環境ではケイ素を基盤にした生命は難しいということかもしれない。

(2) その他の元素の置き換えの可能性。

水素をリチウムに置き換えることは、水素とリチウムの性質が異なるため困難である。水を溶媒と考えた場合には、水素は何れにせよ存在しているので、有機分子中の水素をすべてリチウムに置き換えることは起きそうにない。

窒素の次の同族元素はリンであるが、窒素とリンは化学的性質が大分異なる。リンは窒素に比べて、

宇宙での存在量はかなり低い。マーチソン隕石中にはメチルホスホン酸(9 nmol/g)とエチルホスホン酸(6 nmol/g)が検出されている [63] が、リンは地球上ではほとんどすべてリン酸あるいはリン酸基として存在している。窒素は地球生命では主にアミノ基として使われている。地球生物がリン酸を多用しているにもかかわらず、ホスフィン(PH₃)様化合物を使っていない。これも、地球環境の酸化還元状態を反映していると推測される。強度な還元環境ではホスフィンが安定となり、還元型リンを用いた化合物が誕生するかもしれない。

周期律表で酸素の次の同族元素は硫黄である。しかし、酸素は水の構成元素として水を溶媒とする限り存在している。水から酸素を完全に排除した場合には、H₂Sを液体として用いることになる。硫化水素の沸点(-85.5 °C)、融点(-60.7 °C)が低いので、水が凍結した温度で液体として存在する可能性がある。この場合、水が凍結した天体で適度な低温では液体H₂Sの環境が成立するかもしれない。

周期律表でリンの次の同族元素はヒ素である。生体内でリンはリン酸として使われていて、ヒ素もヒ酸が安定である。性質が非常に似ているために、地球生物細胞にヒ酸が生体に取り込まれると、リン酸の代わりにヒ酸が代謝分子に取り込まれてしまう[64]。ところが、ヒ酸はリン酸に比べてエステル結合が不安定であるために、化合物が正常な機能を果たすことができない。これが、ヒ酸が生体内で毒性を発する機構である。このことは、ヒ素はリンを置き換えられるということを意味している。ただし、ヒ酸エステルの結合安定性がリン酸エステル結合に比べて低いために、ヒ酸が利用されない。もしヒ酸の結合が安定な環境があるならば、ヒ酸を利用する生命が誕生するかもしれない。

硫黄は、セレンに置き換えが可能であり、実際にすべての生命でセレンを硫黄の代わりに使うセレンシスチンというアミノ酸が使われている。しかしすべてのシスチンをセレンで置き換えているわけではない。硫黄のかわりにすべてセレンを利用できるかどうか分からない。

以上をまとめると、窒素をリンで置き換える可能性、酸素を硫黄で置き換える可能性、リンをヒ素で置き換える可能性、硫黄をセレンで部分的に置き換

える等の可能性はある。特に、環境や元素の豊富さが地球と大きく異なる場合には、置き換えが起きる可能性がある。また、強還元型の大気や、低温環境では、元素が取り得る分子状態が地球とは異なってくる。温度が非常に低く、液体の水が存在しないので他の液体分子を基礎にした場合には、地球と別の元素を基礎にした生化学が成り立つかもしれない。

ただし、液体の水が存在する環境を前提とすれば、地球と同程度の温度になる。岩石惑星形成過程が地球に似ているとすると、惑星全体の酸化還元状態も似ているかも知れない。地球と同程度の酸化還元状態の惑星を考えるとすれば、地球生命が用いている元素の組み合わせ、水素、炭素、窒素、酸素、硫黄、リンの優位性が高いと推測される。

6.2 宇宙生命でありうる化学のまとめ

地球生命をつくる元素は宇宙でも存在比率の高い元素である。特に炭素はその特性から様々な種類の分子を構成可能で、遺伝情報や触媒作用を担っている。多種のアミノ酸が隕石中に見られ、また大気中窒素は太陽系天体で頻度高くみられる。したがって、地球外生命が誕生する場合アミノ酸を用いる可能性は高いと予想される。一方、遺伝情報は核酸以外の紐状分子、あるいは地球生物の標準塩基とは異なった塩基を用いる可能性がある。どの様な遺伝物質でも、負あるいは正電荷をもった多量体構造というのは遺伝物質の共通の性質かも知れない。

硫黄を持つアミノ酸の硫黄がセレンに置き換えられたアミノ酸が利用されている。リンに関しては、ヒ酸がリン酸に似ていて、ヒ酸が取り込まれ代謝系に入ってしまう。セレンやヒ素は、環境によっては利用される可能性がある。また、窒素をリンで置き換える可能性、酸素を硫黄で置き換える可能性も環境によってはあるかもしれない。水以外の溶媒の可能性として、超低温の液体メタンの中では、アクリロニトリルの様な低分子が膜構造を取り得ることが、分子動力学計算で報告されている。

ただし、液体の水が存在する環境では地球と同程度の温度になる。酸化還元状態も地球と同程度の惑星を考えるとすれば、地球上の生命が用いている元素の組み合わせ、水素、炭素、窒素、酸素、硫黄、リンの優位性が高いと推定される。これらは宇宙に

比較的豊富に存在している元素でもある。

引用文献

- [1] 山岸明彦, 2021, *Viva Origino* 49, 6.
- [2] Oparin, A. I., 1924, *The Origin of Life*, Translation by Synge, A., (www.calencia.edu/~orilife), of *Proiskhozhdenie zhizny* (Moscow, Izd. Moskovhii Rabochi I.).
- [3] オパーリン, 1969, 生命の起源: 生命の生成と初期の発展, 石本真訳 (岩波書店). А. И. Опарин, Возникновение и начальное развитие жизни, Издательство "Медицина", Москва (1966).
- [4] Martin, W. and Russell, M. J., 2003, *Philosoph. Trans. Royal Soc.* B358, 59.
- [5] 山岸明彦, 2023, *日本惑星科学会誌* 32, 16.
- [6] 山岸明彦, 2017, *遺伝子工学I* (東京化学同人).
- [7] Cech, T. R. et al., 1981, *Cell* 27, 487.
- [8] Patel, B. H. et al., 2015, *Nature Chem.* 7, 301.
- [9] Furukawa, Y., 2019, in *Astrobiology: From the origins of life to the search for extraterrestrial intelligence* (Singapore: Springer Nature) 63.
- [10] Ayukawa, S. et al., 2019, in *Astrobiology: From the origins of life to the search for extraterrestrial intelligence* (Singapore: Springer Nature) 77.
- [11] Morasch, M. et al., 2014, *ChemBioChem.* 15, 879.
- [12] Da Silva, L. et al., 2015, *J. Mol. Evol.* 80, 86.
- [13] Darwin, C., 1871, in a letter to Joseph Hooker.
- [14] Mulkidjanian, A. Y. et al., 2012, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 109, E821.
- [15] 芳坂貴弘, 2007, *生化学* 79, 247.
- [16] 山岸明彦, 2013, *アストロバイオロジー* (化学同人), 43.
- [17] Woese, C. R. et al., 1990, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 87, 4576.
- [18] Akanuma, S., 2019, in *Astrobiology: From the origins of life to the search for extraterrestrial intelligence* (Singapore: Springer Nature), 91.
- [19] Hedges, S. B. and Kumar, S. eds., 2009, *The time tree of life* (Oxford: Oxford University Press).
- [20] Akanuma, S. et al., 2013, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 110, 11067.
- [21] Weiss, M. C. et al., 2016, *Nature Microbiol.* 1, Article number 16116.
- [22] Furukawa, R. et al., 2022, *J. Mol. Evol.* 90, 73.
- [23] Yokobori, S.-i. and Furukawa, R., 2019, in *Astrobiology: From the origins of life to the search for extraterrestrial intelligence* (Singapore: Springer Nature), 105.
- [24] 山岸明彦ほか, 2015, *宇宙生命論* (東京大学出版会).
- [25] Margulis, L., 1981, in *Symbiosis in cell evolution* (San Francisco: H. W. Freeman and Co.), 4.
- [26] Rivera, M.C. and Lake, J.A., 2004, *Nature* 431, 152.
- [27] Spang, A. et al., 2015, *Nature* 521, 173.
- [28] Thiergart, T. et al., 2012, *Genome. Biol. Evol.* 4, 466.
- [29] Furukawa, R. et al., 2017, *J. Mol. Evol.* 84, 51.
- [30] Williams, T. A. et al., 2017, *Proc. Natl. Acad. Scie. USA.* 114, E4602.
- [31] Castelle, C. J. and Banfield, J. F., 2018, *Cell* 172, 1181.
- [32] Hanada, S., 2019, in *Astrobiology: From the origins of life to the search for extraterrestrial intelligence* (Singapore: Springer Nature), 137.
- [33] 園池公毅, 2018, *生物工学* 96, 626.
- [34] 井上勲, 2007, *藻類30億年の自然史—藻類からみる生物進化* (東海大学出版会).
- [35] Harada, M. et al., 2019, *Earth. Planet. Sci. Lett.* 522, 98.
- [36] Shibue, R. et al., 2018, *Sci. Rep.* 8, 1227.
- [37] 山岸明彦, 2016, *アストロバイオロジー—地球外生命の可能性* (丸善).
- [38] ウォーレス現代生物学, 1992, 石川統訳 (東京化学同人).
- [39] Margulis, L. and Schwartz, K. V., 1988, in *Five kingdoms: an illustrated guide to the phyla of life on earth*, 2nd ed. (New York: W. H. Freeman), 168.
- [40] Darwin, C., 1859, in *On the origin of species by means of natural selection*, 1st ed. (London: John Murray), 5.

- [41] Akanuma, S. et al., 1998, *Protein Sci.* 7, 698.
- [42] Alberts, B. et al., 2010, *細胞の分子生物学 第5版* (Newton Press).
- [43] Maruoka, T., 2019, in *Astrobiology: From the origins of life to the search for extraterrestrial intelligence* (Singapore: Springer Nature), 303.
- [44] Raup, D. M. and Sepkoski, J. J. Jr., 1982, *Science* 215, 1501.
- [45] Isozaki, Y., 2019, in *Astrobiology: From the origins of life to the search for extraterrestrial intelligence* (Singapore: Springer Nature), 273.
- [46] Málaga-Trillo, E. and Meyer, A., 2019, *Am. Zoologist* 41, 676.
- [47] 江上不二夫, 1980, *生命を探る* (岩波新書).
- [48] Cleland, C. E., 2019, *The quest for a universal theory of life* (Cambridge: Cambridge University Press).
- [49] Nietzsche, F., 1887, in *On the Genealogy of Morals: A Polemic*, trans. Samuel, H. B. (Amazon Serv. Internat. Inc.), 58.
- [50] Cleland, C. E. and Chyba, C. F., 2007, in *Planets and life: The emerging science of astrobiology* (Cambridge: Cambridge University Press), 119.
- [51] Joyce, G., 1994, Foreword, in *Origins of life: The central concepts*, (Boston: Jones and Bartlett Pub.).
- [52] Koshland Jr., D. E., 2002, *Science* 295, 2215.
- [53] シュレディンガー, E., 1951, 岡小天 鎮目恭夫訳 (岩波新書).
- [54] Benner, S. A. et al., 2004, *Curr. Opin. Chem. Biol.* 8, 672.
- [55] Enya, K. et al., 2022, *Life Sci. Space Res.* 34, 53.
- [56] Pinheiro, V. B. et al., 2012, *Science* 336, 341.
- [57] Duffy, K. et al., 2020, *BMC Biol.* 18, Article number 112.
- [58] Bilyard, M. K. et al., 2020, *Curr. Opin. Chem. Biol.* 57, 1.
- [59] Voet, D. et al., 2017, *ヴォート基礎生化学 第5版* (東京化学同人).
- [60] Stevenson, J. et al., 2015, *Sci. Adv.* 1, e1400067.
- [61] Ehrenfreund, P., 2002, *Rep. Prog. Phys.* 65, 1427.
- [62] Cockell, C. S., 2017, *Phys. Today* 70, 43.
- [63] Botta, O. and Bada, J. L., 2002, *Survveys. Geophys.* 23, 411.
- [64] Ratnaike, R. N., 2003, *Postgrad. Med. J.* 79, 391.

著者紹介

山岸 明彦



東京薬科大学 生命科学部 名誉教授。東京大学 大学院理学系研究科 相関理化学専攻 博士課程修了。理学博士。日本学術振興会 奨励研究員, カリフォルニア大学バークレー校 博士研究員, カーネギー研究所 植物生理学部門 博士研究員, 東京工業大学 生命理工学研究科 助手, 東京薬科大学 助教授, 准教授, 教授を経て, 2018年3月に退職, 4月より名誉教授。専門は分子生物学・微生物学。日本惑星科学会, 極限環境生物学会, 宇宙生物科学会, 生命の起原および進化学会に所属。