

初期地球環境の変遷とシアノバクテリア

園池 公毅

太陽系の成立以降、地球を含む各惑星は、時間とともにその姿を変えてきた。その中において、地球環境は、太陽系の他の惑星の環境とは異なり、海洋に液体状態の水を維持し、大気中には酸素を蓄積している。液体状の水は、生命の発生を促し、その生命は光合成という巨大な代謝反応系により分子状の酸素を生み出した。そして、その酸素は、好気呼吸という効率的なエネルギー供給系を通して真核生物の進化を可能にし、その真核生物から最終的には人類が出現した。本稿では、その一連の進化の連鎖の最初の引き金を引いた地球最古の酸素発生型光合成生物であるシアノバクテリアに注目し、初期地球環境の変遷と生命の進化をたどる。

初期の光合成生物の進化

シアノバクテリア シアノバクテリア (cyanobacteria) は、単細胞の原核光合成生物であり、種によっては分裂した細胞がそのまま数珠状につながって糸状の形態をとる (図1)。かつては藍藻 (blue-green algae) と呼ばれていたが、真核藻類でないため、1980年代以降 blue-green algae という用語は論文では見られなくなった。シアノバクテリアは、クロロフィルを光合

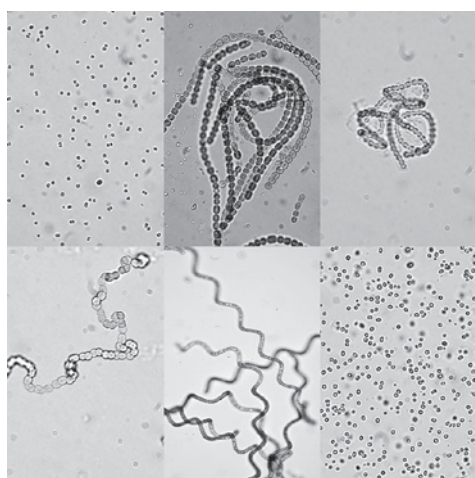


図1. さまざまなシアノバクテリア。上段：(左) *Synechocystis* sp. PCC6803, (中) *Anabaena* sp. PCC7120, (右) *Nostoc* sp. HK-01, 下段：(左) *Nostoc punctiforme* ATCC29133, (中) *Arthrospira platensis* NIES-39, (右) *Acaryochloris marina* MBIC11017. 撮影：三角将洋 (早稲田大学)。

成色素として持ち、2種類の光化学系、光化学系Iと光化学系IIを直列に配置した電子伝達系によって、水を分解して酸素を発生する。酸素発生に伴って水から引き抜かれた電子 (還元力) は電子伝達系を移動して最終的に二酸化炭素の還元に使われる一方、電子伝達に共役してプロトン濃度勾配が形成され、この勾配によってATPの合成が駆動される。この基本的な光合成の仕組みは、真核生物である藻類や陸上植物に見られる葉緑体の光合成の仕組みと基本的に同一であり、シアノバクテリアの細胞内共生によって葉緑体が成立したことを反映している。シアノバクテリアは、いわばその子孫ともいえる葉緑体と共に、地球生態系を物質的・エネルギー的に支える存在である。

光合成細菌 原核光合成生物としては、シアノバクテリアの他に、光合成細菌、すなわち緑色硫黄細菌や紅色細菌などの、非酸素発生型の光合成をする生物が存在する。シアノバクテリアも光合成をする細菌であることから、シアノバクテリアを含めて光合成細菌と呼ぶ考え方もあるが、本稿では、シアノバクテリアの酸素発生型の光合成の特徴を重視し、非酸素発生型の光合成生物のみを指して光合成細菌と呼ぶことにする。光合成細菌は、光合成色素としてクロロフィルの代わりにバクテリオクロロフィルを持ち、光化学系Iもしくは光化学系IIのどちらかに類似した光化学系1種類だけで電子伝達を駆動させる。水の代わりに有機酸や硫化水素などを電子供与体とするため、酸素は発生しない。シアノバクテリアが地球上に普遍的に存在する水を電子供与体とするのに対して、光合成細菌が電子供与体とする硫化水素などが豊富に存在する場所は限られる。そのため、シアノバクテリアが進化する以前、光合成細菌のみが存在した時代の地球においては、生態系のバイオマスは現在に比べれば微々たるものであったと考えられる。

シアノバクテリアの進化 シアノバクテリアと光合成細菌は、ともに原核光合成生物でありながら、光合成色素の種類、光化学系の種類、酸素発生能の有無という点で、お互いにまったく異なる。光合成色素の代謝系から考えると、むしろクロロフィルの方がバクテリオクロロフィルよりも単純な合成系により合成が可能である¹⁾が、きわめて安定な物質である水を分解する反応の困難

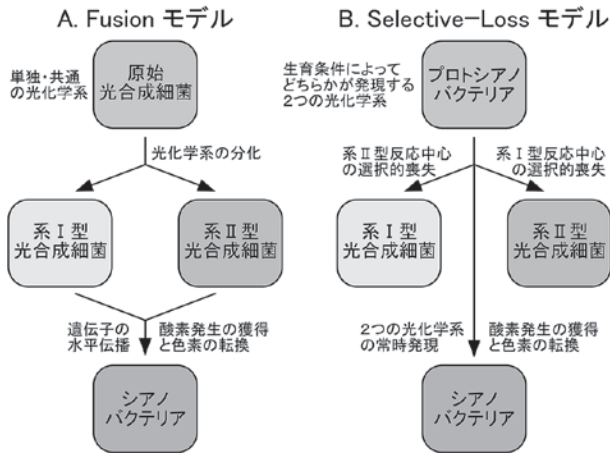


図2. 光化学系の進化に関する2つのモデル。(A) Fusionモデルでは、単独の光化学系を持つ原始光合成細菌を仮定する。(B) Selective-Lossモデルでは、条件によりどちらかが発現する二つの光化学系を持つプロトシアノバクテリアを仮定する。

性から考えても、非酸素発生型の光合成が酸素発生型の光合成に先行して生じたことは間違いないと考えられる。

光合成細菌からシアノバクテリアへの進化についての仮説として現在考えられるものには、大きく分けて Fusionモデルと Selective-Lossモデルがある²⁾。図2に示すように、Fusionモデルでは、最初に光化学系を1種類だけ持つ光合成細菌が進化し、系I型の光化学系と系II型の光化学系を持つものに分かれたのち、遺伝子の水平伝播によって二つが融合した生物が誕生し、これが酸素発生能を獲得してシアノバクテリアに進化したと考えられる。

一方、Selective-Lossモデルにおいては、シアノバクテリアの原型ともいえるべき、プロトシアノバクテリアを祖先生物として仮定する。プロトシアノバクテリアは、2種類の光化学系を持つが、環境条件によってそのうちの一方だけを発現する。環境条件が限られることにより、一方の光化学系を完全に失ったものが光合成細菌となり、逆に2種類の光化学系を同時に発現し、かつ酸素発生能を獲得することによって、二つの光化学系が直列に配置された電子伝達系を持つようになったものがシアノバクテリアへと進化したと考える。しかし、光合成細菌とシアノバクテリアの間を結ぶミッシングリンクが見つからないため、これらの説の当否については答えられない状況にない。

初期生命の証拠

生命の証拠としてのストロマトライト 浅い海に生育するシアノバクテリアの中には、砂などを巻き込みな

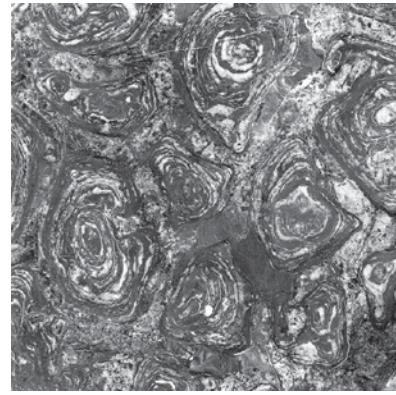


図3. 化石ストロマトライト（中国安徽省産、約17億年前）の断面。個々の丸い構造の直径は10 cm程度。

がら直径が数十cmにも及ぶ大きな構造体を作るものがある。その構造体はストロマトライトと呼ばれ、その断面は図3に見られるような特徴的な層状構造を示す。現生のストロマトライトの分布はきわめて限られるが、その化石化した岩石は、地球上の広い範囲に見られ、浅い海にシアノバクテリアが存在していたことを示す指標となる。生物の起源と過去の地球における進化を明らかにしようとした場合、堆積岩中の化石がほぼ唯一の直接的な手掛かりとなる。真核生物は、比較的大きな細胞を持つことから、その化石の形態に、生物としての特徴を見いだすことが可能であるが、単細胞の原核生物の場合、一般的には、その化石の形態から、その起源が生物であることを示すことは難しい。比較的大きな細胞を持つ真核生物が出現する以前の地球において、マクロな構造体を作るストロマトライトは、生命の痕跡を直接示す証拠として価値が高い。

ストロマトライトは20億年ほど昔の地層には広く見られるが、1980年に、西オーストラリアの34億年前の地層にストロマトライト様の構造が見つかり³⁾、その当時最古の生物化石と見なされた。この地域のストロマトライトについては、その後、深海の熱水噴出孔における無機物の析出によるものであり⁴⁾、生物起源ではない⁵⁾との議論が1990年代にあったが、2000年代に入って、再び生物起源を主張する結果が多く報告されている⁶⁻⁸⁾。2016年には、西グリーンランドの37億年前の変成岩に、ストロマトライト様の構造を発見したとの報告があり⁹⁾、37億年前までには、浅い海で光合成生物が繁栄していた可能性は十分に考えられる。32～34億年前の地層からは、微生物マット様の化石も見つかっており^{10,11)}、このころまでには、浅い海において、光合成生物が大きく多様化していたものと考えられる。

炭素同位体比 形態だけから生物起源であるとはわからない場合でも、炭素同位体比によってその起源を明らかにすることができる場合がある。酸素発生型の光合成生物において広く炭素固定に働く酵素リブロース 1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ(Rubisco)は、地球上でもっとも量の多い酵素であるが、固定する ^{12}C と ^{13}C の間で同位体分別を示す。すなわち自然界で約99%を占める ^{12}C を、約1%を占める ^{13}C よりも選択的に有機物へと固定する。結果的に、広い範囲の光合成生物において、有機物中の ^{13}C の比率は、環境中の比率に比べて低下する。

代謝系の種類によって、この炭素同位体比の変化の幅はさまざまであるが、生物体への炭素の取り込みにあたって ^{13}C 比率の低下が起こること自体は一般的に見られることから、これを岩石の一部分が生物起源かどうかの判断に用いることができる。取り込まれた炭素の同位体比は、当然ながら環境中の同位体比や生育条件によっても影響を受けることから、その解釈は単純ではない。しかし、37.7億年前や、39.5億年前とされる地層の岩石中の微化石が、炭素同位体比も含めた総合的な検討から、生物起源とされており^{12,13)}、これらが現時点において最古の生命の痕跡であると考えられる。前者の岩石については、海底の熱水噴出孔がその生成場所であると仮定されており、生命の起源が深海にあった可能性も考えられる。

地球大気の変遷

原始地球の大気 現在の地球の大気は窒素を主成分とし、酸素が約21%、アルゴンが約1%、二酸化炭素が約0.04%、そして気象条件によって異なる分圧の水蒸気が含まれる。この中で、酸素は基本的に光合成由来であり、原始地球の大気には含まれていなかった。したがって、酸素発生型の光合成が出現する以前の原始大気は、現在よりも還元的であったと考えられる。

Oparinが『The Origin of Life』を出版して化学進化の考え方を提示した1938年の段階では、地球の原始大気はきわめて還元的であったと考えられており、放電によって無機物質からアミノ酸が合成されることを示したMillerの実験においても、メタンとアンモニア、そして水素に水蒸気を加えた気相が用いられている¹⁴⁾。しかし、その後、原始地球は、二酸化炭素を主成分とする酸化的な大気を持っていたとの説が有力となった。しかし、近年になり、原始大気中の二酸化炭素濃度はそれほど高くなかったとの説^{15,16)}も提案され、原始大気の組成については、いまだ合意が得られている状況ではない。窒素を含

むやや還元的な大気であったとする説などが提案されている¹⁷⁾。

地球大気の酸化 原始地球の大気がどのようなものであったにせよ、そこに酸素がほとんど含まれていなかったことは確かであり、酸素の濃度が上昇したのは、シアノバクテリアの進化によって酸素発生型の光合成生物が地球上に現れて以降のことである。

この酸素濃度の上昇についても、その時期や推移については完全に合意が得られた説が存在する状況ではない。上に述べたストロマトライトの存在からすれば、酸素発生型の光合成の出現は、37億年前にまでさかのぼることになるが、大気中の酸素濃度がある程度まで上昇したのは22億年前程度であると考えられ、その際の濃度も、現在のレベルから考えればきわめて低く、10億年前でも現在のレベルの0.1%以下という見積もりもある¹⁸⁾。

光合成と大気中の酸素濃度の関係を考える際に考慮しなければいけないのは、光合成の反応による酸素発生速度自体が、直接大気中の酸素濃度の上昇速度に結びつくわけではないという点である。光合成の反応によって二酸化炭素が有機物に固定され、酸素が放出されたとしても、その有機物が地中などで分解されない形で保存されなければ、有機物の酸化により酸素が消費され、酸素濃度は上昇しない。また、光合成により生じた酸素の一部は、岩石の風化や海洋の鉄の酸化などによっても消費される。

そして、地球規模の炭素循環を考える場合には、陸上生態系と水圏生態系の特徴の違いにも考慮を払う必要がある。水圏生態系においては、植物プランクトンを底辺に、動物プランクトンから小型の魚、より大型の魚、さらには海棲哺乳類といったさまざまな海洋生物の間で食物連鎖(食物網)が成り立っており、炭素はその連鎖を通して生物の間を動いていく。その炭素の流れ(フロー)の出発点となる光合成による炭素固定量は年間数十Pg(1Pg = 10^{15} g)とされるが、これと比較すると、水圏生物の現存炭素量(ストック)はその百分の一程度ときわめて少ない。すなわち、水圏生態系においては、炭素フロー当たりの炭素ストックが小さく、炭素は食物連鎖の各段階を非常に速く回転していることになる。一方で、陸上生態系においても食物連鎖は存在するが、樹木のセルロースが難分解性であることもあり、炭素ストック量は、年間フロー量よりも逆に一桁大きい。陸上生態系の年間の光合成による炭素固定量は、水圏生態系の場合よりも若干多い程度であるから、光合成生産(炭素フロー)当たりで比較すると、陸上生態系の炭素ストックは、水

圏生態系の炭素ストックと比較して三桁大きいことになる。したがって、光合成生物の陸上進出は、炭素ストックの増大、すなわち有機物の蓄積を通して大気中の酸素濃度の上昇をもたらしたはずである。

生物の現存量は、栄養塩の供給量によっても律速される。たとえば、植物もしくは植物プランクトンの生育を律速する栄養塩の一種であるリン酸は、岩石の風化によって供給されるが、この供給速度自体が、有機炭素現存量の制限要因になる場合があると考えられている。そして、この制限に関しても陸上生態系と水圏生態系の特徴の違いが大きく影響する。水圏生態系のバイオマスにおける炭素とリンの比率 (C:P比) が100程度であるのに対して、陸上生態系のバイオマスでは、C:P比が2000程度と高いことから、栄養塩の量当たりで比較した炭素ストック量は、陸上生態系において水圏生態系の20倍多くなると考えられる。このように、栄養塩の利用効率を考慮して、酸素濃度の変遷を光合成生物の陸上への進出から説明するモデルも提案されている¹⁹⁾。

シアノバクテリアの出現から大気中の酸素濃度の上昇までのタイムラグは、以上のような有機物蓄積や酸素消費の変化によって説明することができる。ただし、さらに過激に、そもそもシアノバクテリアの出現時期自体が、実は23億年前と遅かったのではないかと、という考察さえもあり²⁰⁾、酸素濃度の上昇のメカニズムについても、コンセンサスが得られている状況ではない。

いずれにせよ、シアノバクテリアの出現によって酸素に富んだ大気を持つようになった地球上では、好気的な呼吸によりエネルギーを得ることができるようになり、結果として真核生物、そしてさらに多細胞の大型生物の出現が可能になった。光合成により変化を被った地球環境によって、今度は、生命が変化を強いられるという共進化の道のりを生命と地球は歩んできたのである。

おわりに

地球上にシアノバクテリアが出現したことにより、地球環境は大きく変化した。とすれば、地球以外の惑星の

環境を、シアノバクテリアを用いて現在の地球のように変えることが可能かもしれない。多くのシアノバクテリアは、光合成の能力に加えて分子状の窒素を無機窒素化合物へと変換する窒素固定能力をもつ。上述のリン酸とともに、無機窒素化合物は、生物の生育になくてはならない栄養塩であり、しばしば生物の現存量の限定要因となる。エネルギーとして光、生体材料として水と二酸化炭素と窒素を利用可能なシアノバクテリアはテラフォーミングを考えるうえでも魅力的な生物である。

文 献

- 1) Granick, S.: *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **69**, 292 (1957).
- 2) Hohmann-Marriott, M. F. and Blankenship, R. E.: *Annu. Rev. Plant Biol.*, **62**, 515 (2011).
- 3) Lowe, D. R.: *Nature*, **284**, 441 (1980).
- 4) Isozaki, Y. *et al.*: *EOS*, **78**, F399 (1997).
- 5) Lowe, D. R.: *Geology*, **22**, 387 (1994).
- 6) Allwood, A. C. *et al.*: *Nature*, **441**, 714 (2006).
- 7) Philippot, P. *et al.*: *Science*, **317**, 1534 (2007).
- 8) Sugitani, K. *et al.*: *Astrobiology*, **10**, 899 (2010).
- 9) Nutman, A. P. *et al.*: *Nature*, **537**, 535 (2016).
- 10) Noffke, N. *et al.*: *Geology*, **34**, 253 (2006).
- 11) Heubeck, C.: *Geology*, **37**, 931 (2009).
- 12) Dodd, M. S. *et al.*: *Nature*, **543**, 60 (2017).
- 13) Tashiro, T. *et al.*: *Nature*, **549**, 516 (2017).
- 14) Miller, S. L.: *Science*, **117**, 528 (1953).
- 15) Rye, R. *et al.*: *Nature*, **378**, 603 (1995).
- 16) Rosing, M. T. *et al.*: *Nature*, **464**, 744 (2010).
- 17) Tian, F. *et al.*: *Science*, **308**, 1014 (2005).
- 18) Planavsky, N. J. *et al.*: *Science*, **346**, 635 (2014).
- 19) Lenton, T. M. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **113**, 9704 (2016).
- 20) Kopp, R. E. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102**, 11131 (2005).

【補遺】本特集記事を執筆後、本文中に文献9として引用した論文で報告された37億年前のストロマトライト様の構造は、実際にはストロマトライトではないと主張する論文が2018年10月17日付のNatureのオンライン版に発表された (Allwood, A. C. *et al.*: *Nature*, <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0610-4>). 光合成生物の起源については、これからも検証を重ねていく必要があると思われる (2018年10月22日追記)。