

氏 名	とみ 富 谷 朗 子
学位(専攻分野)	博 士 (理 学)
学 位 記 番 号	理 博 第 2469 号
学位授与の日付	平 成 14 年 3 月 25 日
学位授与の要件	学 位 規 則 第 4 条 第 1 項 該 当
研 究 科 ・ 専 攻	理 学 研 究 科 地 球 惑 星 科 学 専 攻
学 位 論 文 題 目	The evolutionary diversification of cyanobacteria: Molecular - phylogenetic and paleontological perspectives. シアノバクテリアの初期進化: 分子系統学的・古生物学的研究
論文調査委員	(主 査) 教 授 瀬 戸 口 烈 司 教 授 増 田 富 士 雄 助 教 授 前 田 晴 良

論 文 内 容 の 要 旨

シアノバクテリアは、地球上に最初に出現した酸素発生型光合成生物であり、有機物や酸素の生成によって地球環境に大きな影響を及ぼしてきた。本研究では、分子系統学的な解析と古生物学的な研究を合わせて行うことにより、ラン色細菌の初期進化のパターンと時期を明らかにすることをめざした。

糸状性シアノバクテリア17属21株を選び、それぞれから16S rRNA, *rbcL*, *hetR*の3つの遺伝子を単離し、合計54個の新規配列を決定した。得られた配列に基づいて分子系統樹を作成したところ、糸状体制は多系統的に進化してきた一方、異質細胞（窒素固定を行うために特殊化。窒素固定酵素を酸素から保護するため、厚い細胞壁を持ち、酸素発生型光合成を行うPSIIを欠く）やアキネート（休眠細胞）といった細胞の分化の見られるシアノバクテリアは単系統的な起源を持つことが明らかになった。また、窒素固定能はシアノバクテリアの祖先に由来することも示唆された。

特殊化した細胞の分化の見られる分類群が、いつ頃進化したのか？を明らかにするため、原生代前期の化石の観察を行った。約16.5億年前のオーストラリア北部McArthur層群に保存された微化石の観察から、稀ながら確実なアキネートの化石を同定した。このアキネートは多様な単細胞性、糸状性のシアノバクテリアとともに保存されていた。この微化石群は、アキネートの多産する約15億年前のシベリアのBillyakh層群に類似する。現在最古のアキネートの化石と考えられているのは、保存状態が悪く形態的な同定は難しいといわれる約20億年前のFranceville層群ものである。一方、地質学的な証拠は、地球大気中の酸素濃度は約24から22億年の間に急激に上昇し窒素固定を阻害するレベルとなり、異質細胞の分化が必要となったことを示唆している。

以上を合わせると、異質細胞やアキネートを獲得したシアノバクテリアの多様化の時期は、24から21億年の間であると考えられる。

論 文 審 査 の 結 果 の 要 旨

富谷朗子君は、修士課程において原核緑藻類、シアノバクテリア、緑色植物のクロロフィルb合成遺伝子(CAO)の塩基配列の決定を行い、高等植物のCAOと類似性の高いことを明らかにした。この結果を基に、1)従来考えられていた、フィコビリ色素をもつシアノバクテリア以前に、クロロフィルbとフィコビリンの両方をもつ祖先形原核緑藻が存在したこと、2)原核緑藻、ラン色細菌、緑色植物、紅色植物などの高次分類群はいずれもこの祖先型から片方の色素を消失することによって進化してきたとの仮説を提出したことは、まだ記憶にあたらしい。

博士課程に進学後は、シアノバクテリアの進化をテーマの中心にすえ、分子生物学的研究と古生物学的研究を融合した研究を開始した。シアノバクテリアは、酸素発生型光合成を行うもっとも原始的な生物の代表であるとともに、窒素固定のための異質細胞等や休眠細胞であるアキネートをも進化させている。窒素固定は、酸素の存在下では阻害される。そこで、富谷君は異質細胞などの進化はシアノバクテリアの進化史の中で一回こっきり、大気中の酸素分子圧の増加が引き金となって

によって引き起こされた事件ではないかとの仮説を立て、その検証に着手した。

まず手がけたのは、シアノバクテリアにみられるこれらの分化した細胞が一回限り単系統的に出現したのか、何度も多系統的に繰り返し進化したのかを調べることであった。糸状性シアノバクテリア等20数種について3つの遺伝子(16S RNA, rbcL および hetR) について分子系統解析を行った結果、異質細胞やアキネートをもつ種が単系統であることを明らかにした。また、分子系統樹の解析から、窒素固定の能力自体はより古い時代にシアノバクテリアの共通祖先において進化した可能性がきわめて高いことを強く示唆している。

異質細胞やアキネートが単系統であることを確認した上で、富谷君は、分化した細胞が地球の進化史上いつ出現し、どのような地球環境条件に対応するのかを調べるため、化石記録および地球化学的な記録との対応をつけることに挑んだ。

富谷君はアメリカ合衆国に赴き、17億年前のものを中心に、13?16億年前、7億年の地層から得られた資料についての観察を精力的に行った。従来アキネートの化石とされるものは、南西アフリカから20億年まえのものが知られているが保存が悪かった。確実なのはシベリアの13?16億年前の化石であったが、ハーバード大学に保存されているサンプルを検討することによって、同様な化石を16.5億年前のオーストラリアの McArthur Group から発見することに成功した。この発見は、より確実なアキネート化石の年代を最低5000万年近く遡ることを可能とするとともに、南西アフリカの化石の解釈の妥当性を高める役割、つまり、遅くとも20億年前には、異質細胞が出現したとの解釈を補強する役割をも果たすものである。なお、McArthur Group からは、無節で糸状、単細胞ないしは多細胞性の桿状、球状等々の化石を発見しており、すでに当時シアノバクテリアが形態の多様性を高度に進化させていたことも明らかにした。

異質細胞は、分子状酸素の存在下では阻害される窒素固定を保証するために進化したと考えられる。当時、シアノバクテリア自身が放出した酸素分子が大気中に蓄積し始めていたのである。そこで、富谷君は、地球化学的な文献調査を行い、急激な酸素分子増加の年代を絞り込み、21?24億年前に起こったと考え、これが異質細胞出現の可能性のもっとも古い年代であると結論した。つまり、化石(上限)および地球化学(下限)の両根拠から異質細胞の出現時期を24?20億年前と限定した。

このように、富谷君は、分子系統学、古生物学、そして地球化学的データを駆使してシアノバクテリアの進化に時間軸を入れることに成功した。シアノバクテリアは、一次生産者として、プレカンブリア代の生態系を支えただけでなく、最初の酸素発生型光合成生物として大気組成を変化させ、原核生物から真核生物への進化などさまざまな地球・生物圏史上重要な出来事を引き起こしてきたと考えられている。そのシアノバクテリアの進化史について、ある程度妥当な時間軸を入れることに成功した本論文はきわめてオリジナリティーが高く、博士論文として要求される資質を十分に備えていると考えられる。

以上には、富谷君が本論文で実際に明らかにしたこととそれに対する評価を述べた。さて、プレカンブリア代をさらに遡れば、酸素発生型光合成の起源、さらに窒素固定の起源など、生物進化史上重要な事件があるが、いずれにもシアノバクテリアは深い関係を持つ。富谷君は、本論文で示した多面的なアプローチを応用することによって、これらの起源についてもその時刻を入れ、またどのような地球・生物圏史的文脈のなかで起きたのかも解明する可能性を自らの手に納めた。今後の研究の発展に大きな期待を抱かせてくれる点でも本論文は高く評価できる。