19世紀半ばまで、ヒトは生物を動物と植物とに二分していた。残念ながら、現在でも高校教育で基本的にそれが通用している。現代科学の進歩は地球生物の源を始原生命体とし、生物進化の考えに沿った系統分類を重視させる。細胞小器官の由来を細胞共生にするというのもその一つである。異常環境から認められた古細菌は、原核生物、真核生物の2大別法の枠の中では、満足しきれない特徴を示してきている。これらの菌の特殊な系統進化の位置を定めるには、さらなる理解が必要である。

地球上の生物は、生体構成成分の化学という立場からみると単一種である。すなわち、すべての生物が同じ4文字からなる核酸を遺伝子とし、同一の遺伝暗号を用いて同じ20種のアミノ酸のセットを用いてタンパク質を合成している。だが、しいて分類をするとすれば、従来生化学者は、全生物を2つのグループに分けてきた。細胞に核を持たない生物（原核生物）と細胞核を持つ生物（真核生物）である。この両者の間には、生化学的に大きなちがいがある。本稿でも、遺伝情報に関係する装置や反応のちがいをまとめた表を作ってみたが（表4参照）、核の有無に伴って、リボソームの大きさやmRNAの構造のほか、細胞構造、べん毛構造、ミトコンドリアなどの細胞器官の有無、さらには細胞の大きさなどが変わっている。

このように、原核生物と真核生物の間には、生化学的に断絶といってよいほどのちがいがある。しかも、この両者の中間の性格を示す生物がないことから、進化生化学上の謎を生んでいる。もちろん、例外的に真核生物の性格の一つを持った原核生物、たとえば山中らは、細菌のシトクロームcのなかで、例外的に真核生物のシトクローム酸化酵素とよく反応するものを報告している⁽¹⁾。だが、もっと中間的な生物、たとえば核がないのに、いくつもの真核生物固有の性質を持った生物とか、逆に核はあるが原核的性格を多く持つ生物は見つかっていない。そこで、原核生物が段階的に進化して真核生物に至ったとする説明は難しい（この

ような説の人もいるが）。Marglisは原核生物の共生によって真核生物が成立したとする“共生説”を提唱した⁽²⁾。彼によると、ミトコンドリアは好気性細菌が、クロロプラストは光合成能を持ったラン藻（原核生物は、細菌すべてとラン藻が入り、他の生物はすべて真核生物である）が共生したという。共生説は生化学者の間では受け入れられやすい。なぜなら、生化学的な知見の多くが見事に説明されるからである。たとえば、ミトコンドリアやクロロプラストは独自のリボソームを持っているが、これは原核生物と同じ70Sの大きさのもので、真核細胞の細胞質にある80Sのリボソームとは異なる。ミトコンドリアは、細菌が共生したものとすると、そのリボソームが70S型なのはうまく説明できる。

数年前 Woese と Fox は、原核・真核両生物群とは独立の第三の生物群を提唱し、これを“古細菌”と名付けた⁽³⁾。その後の研究は、古細菌が従来の原核生物とも真核生物とも異なる性格をいくつも持っていることを示し、Woeseらの提案を支持した。しかし、一方では、いくつかの性質は真核生物に固有と思われていたものであり、古細菌の進化的位置が注目されるようになった。いずれにせよ、古細菌は、これまでほとんど手掛りのなかった生物の初期進化の進化生化学的研究に光を投げかけることになった。ちなみに、近年、古代岩石中の微生物の化石を調べる研究がすすみ、原核生物から真核生物への進化は約15億年前に起こったことと考えられるようになってい

* Tairo OSHIMA, 三菱化成生命科学研究所

る⁽⁴⁾。本稿では、古細菌の遺伝情報発現装置を中心に、その生化学的性格のいくつかを紹介し、進化上の位置について考えてみたい。

古細菌とは？

各種の生物源からリボソーム RNA の1つである 16 S RNA をとって、その塩基配列の相同性を調べていたイリノイ大学の Woese らは、メタン細菌の 16 S RNA が他の細菌の 16 S RNA と相同性が低いことを見つけた⁽⁵⁾。結果の一部を表 1 に示す。Woese らの方法は、RNA の塩基配列を決めて比較するのではなく（いくつもの 16 S RNA の完全配列を決めるには分子が巨大にすぎる）、リボスクレーゼで消化してできた断片について比較する。電気泳動上同一挙動を示す断片は同じ構造とみるやり方で、2つの生物種間のリボソーム RNA の相同性を全ヌクレアーゼ断片中の相同な断片の割合で示した係数（Sab と名付けている）を用いて表示する。Sab は大きいほど、2つの生物種間の相同性が高いことになる。

表 1 をみると、原核生物の大腸菌と枯草菌の間

では相同性が高く、また真核生物どうし、たとえばヒトとイネの 18 S RNA（原核生物の 16 S RNA に相当する）の間に高い相同性が成立するが、原核-真核間には小さな Sab 値しかみられない。16 S RNA（および 18 S RNA）はこのような遠い生物間の関係、いいかえると生物の初期進化を調べるには好都合な素材である。ついでに、表 1 中の植物のクロロプラストのリボソーム RNA は、高等植物の細胞質のリボソーム RNA とは相同性が低く、逆に細菌やラン藻のリボソーム RNA と近い関係があることを示している。これもまた、クロロプラストなどが原核生物の共生によって発生したとする Marglis の“共生説”を支持するデータである。

ところで、メタン細菌のリボソーム RNA は、互いには高い相同性があるが、他の細菌とは相同性がない。この数値から、進化的距離を推定するなら、メタン細菌は原核生物群からも、真核生物群からもほぼ等しく距たっている。この実験結果に基づいて、Woese と Fox は、メタン細菌を他の細菌・ラン藻とは独立の生物群に分類しよう

表 1 16 S RNA における類縁係数 Sab* のマトリックス

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1. サッカロミセス酵母 <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	—	.29	.33	.05	.06	.08	.09	.11	.08	.11	.11	.08	.08	.10	.07	.08
2. アオウキクサ <i>Lemna minor</i>	.29	—	.36	.10	.05	.06	.10	.09	.11	.10	.10	.13	.07	.09	.07	.09
3. L細胞	.33	.36	—	.06	.06	.07	.07	.09	.06	.10	.10	.09	.07	.11	.06	.07
4. 大腸菌 <i>Escherichia coli</i>	.05	.10	.06	—	.24	.25	.28	.26	.21	.11	.12	.07	.12	.07	.07	.09
5. クロビウム <i>Chlorobium vibrioforme</i>	.06	.05	.06	.24	—	.22	.22	.20	.19	.06	.07	.06	.09	.07	.05	.07
6. 桿状菌 <i>Bacillus firmus</i>	.08	.06	.07	.25	.22	—	.34	.26	.20	.11	.13	.06	.12	.10	.07	.09
7. ジフテリア菌 <i>Corynebacterium diphtheriae</i>	.09	.10	.07	.28	.22	.34	—	.23	.21	.12	.12	.09	.10	.10	.06	.09
8. 分裂菌 <i>Aphanocapsa</i>	.11	.09	.09	.26	.20	.26	.23	—	.31	.11	.11	.10	.10	.13	.10	.10
9. クロロプラスト (アオウキクサ, <i>Lemna</i>)	.08	.11	.06	.21	.19	.20	.21	.31	—	.14	.12	.10	.12	.12	.06	.07
10. 好熱メタン細菌 <i>Methanobacterium</i> <i>thermoautotrophicum</i>	.11	.10	.10	.11	.06	.11	.12	.11	.14	—	.51	.25	.30	.34	.17	.19
11. メタン小桿菌 <i>Methanobrevibacter</i> <i>rumantium</i>	.11	.10	.10	.12	.07	.13	.12	.11	.12	.51	—	.25	.24	.31	.15	.20
12. メタノゲニウム <i>Methanogenium cariaci</i>	.08	.13	.09	.07	.06	.06	.09	.10	.10	.25	.25	—	.32	.29	.13	.21
13. メタン八連球菌 <i>Methanosarcina barkeri</i>	.08	.07	.07	.12	.09	.12	.10	.10	.12	.30	.24	.32	—	.28	.16	.23
14. 高度好塩菌 <i>Halobacterium halobium</i>	.10	.09	.11	.07	.07	.10	.10	.13	.12	.34	.31	.29	.28	—	.19	.23
15. 好酸好熱硫黄細菌 <i>Sulfolobus acidocaldarius</i>	.07	.07	.06	.07	.05	.07	.06	.10	.06	.17	.15	.13	.16	.19	—	.13
16. 好酸好熱マイコプラズマ <i>Thermoplasma acidophilum</i>	.08	.09	.07	.09	.07	.09	.09	.10	.07	.19	.20	.21	.23	.23	.13	—

* 数値が大きいほど類縁性が高いことを示す。

図 1 古細菌の進化的位置に関する Woese らの考え

と提案し⁽³⁾, この新しい生物群を古細菌(Archaeobacteria)と名付けた。古細菌も核のない生物であるので, 従来原核生物群(Prokaryote)と呼んでいた細菌・ラン藻について, 新たに真正細菌(Eubacteria)という名称を提案している。これに従来からの真核生物群(Eukaryote)を加えて, 生物界を3つの大きな生物群に分類しようというのである(図1)。なお, Woese らが“古”細菌という名称を与えたのは, メタン細菌が気相が $\text{CO}_2 + \text{H}_2$ とするとき最もよく生育し, CH_4 を発生するので, これが原始地球の大気組成と推定されるものに近いことなどから, 原始的な生物と考えたからである。この推論は粗雑で, 古細菌が真に原始的な生物の直系かどうかは, その生化学的性格を細かく検討するまで結論しないほうがよい。

その後すぐに, メタン細菌以外にも古細菌に分類される細菌が見つかった。それは, 一部の高度好塩菌と好酸好熱菌である(表1参照)。これらを合計すると, 分類学上10属に達する。すなわち, メタン細菌の6属すべて(*Methanobacterium*, *Metanogenium*, *Methanomicrobium*, *Methanospirillum*, *Methanosarcina*, それに*Methanobrevibacter*), 好塩菌のうち著しく好塩性の高い2属*Halobacterium*と*Halococcus*, それに好酸好熱菌のうちの2属*Thermoplasma*と*Sulfolobus*の計10属である。これら古細菌の16S RNAは, 互いに相同性が高く, 他の2つの生物群, 真正細菌, 真核生物のものとは相同性がみられない。

古細菌には, 16S RNAの塩基配列だけでなく, 他の生化学性質も共通する点が多いことがわかってきた。以下には, そのうちでも特に目立つ特徴である細胞表層と, 進化生化学上注目される転写・翻訳機構について, これまでの研究成果に

ついて概観する。

細胞表層構造

細胞壁は, 従来原核生物と真核生物の間にみられる生化学的断絶の一つであった。すなわち, 原核生物が(マイコプラズマを唯一の例外として)ペプチドグリカンから成る細胞壁を持つのに対して, 真核生物は動物の多くのように細胞壁を持たないか, 植物のようにセルロースなどの多糖類などを細胞壁とする。また, 細菌細胞壁に相当する個体の防御組織という目でみると, 後生動物には, カニやエビのようなキチン(化学的実体は多糖を中心とする)や高等動物のコラーゲンやケラチンなど(化学的実体はタンパク質)がみられる。

図 2 *Thermoplasma* の超薄切片の電子顕微鏡像
Thermoplasma は細胞壁を持たない不定型の細胞である。写真は別府温泉から単離されたもの。

図 3 単離した *Sulfolobus* 細胞壁の電子顕微鏡像
Sulfolobus の細胞壁は糖タンパク質であり, モザイク模様を示す。

古細菌の細胞壁は真核細胞に似て、*Thermoplasma* は細胞壁を持たず (図2参照), その他の属はすべてタンパク性の細胞壁を持つ。図3は *Sulfolobus* の細胞壁の電子顕微鏡写真であるが, その他のものもこのようなモザイク模様を示す。*Sulfolobus* から単離した細胞壁は, 分子量約 40 kd (キロダルトン), 100 kd の2種の糖タンパク分子から成ると思われる⁽⁶⁾。*Sulfolobus* の細胞壁タンパク質は酸性高温下に安定に高次構造を維持し, 分子集合を果たしている点で, 物性面からも興味深い対象である。

細胞膜をみると, 古細菌はその化学組成においてきわめて特異である。膜脂質は, 原核・真核を問わず通常はグリセリンに $C_{16}\sim C_{18}$ 脂肪酸がエステル結合を介して化合している。これに対し, 古細菌ではまったく異なった脂質からできていて, グリセリンに飽和したイソプレノイド化合物がエーテル結合で結びついている⁽⁷⁾。そのエーテル脂質にも2種あって, 1つは下式のような飽和したフィタンを骨格とするジエーテル化合物である (Rは極性基を示す)。

好塩菌と一部のメタン細菌の細胞膜は, このような分子が作る分子膜である。

これに対し, 好酸好熱菌の細胞膜は, 上のエーテル脂質がテール対テールで結合した形の分子であるテトラエーテル化合物 (下式) である。この場合, 細胞膜は単分子膜である。蛇足ながら, 下式の場合, 分子の中央部以外はイソプレノイド単位がテール対ヘッドの形式で結合しているのに, 中央部でのみテール対テール結合が起こっている。このテール対テール結合がどんな反応形式で起こっているのかは, 代謝生化学上の興味である。多

くのメタン細菌はジエーテル脂質とテトラエーテル脂質の両方をほぼ半々に用いて膜を作っている。また, 好酸好熱性古細菌といえども (膜脂質の主成分はテトラエーテル脂質であるが), ごく少量のジエーテル化合物の存在が見いだされる。このことは, テトラエーテル化合物が, 最終的にジエーテル脂質のテール対テール結合により合成される可能性を暗示している。極性基Rは糖やポリオールを含むものが多いが, それらの化学構造はまだ完全には明らかになっていない。

原核・真核を問わず一般の生物では, 膜脂質の脂肪酸残基の分岐, 鎖の長さ, それに不飽和度を変化させて, それとともに脂質の融点を変化させて, 外界の変化に馴化する性質が知られている。上記のエーテル型脂質では, 酸化して (不飽和結合を入れる代りに) 環構造を導入し, 脂質の物性を変えている。環を持つ化合物の構造は次頁上図のようである。環の位置は固定されていて, 図に示した位置以外の場所が環化することはないようである。好酸好熱菌 *Thermoplasma*, *Sulfolobus* では, 生育温度の上昇とともに環の数の多い分子が増えてくる。

動物細胞の細胞膜中には中性脂質としてコレステロールが存在し, これが膜構造の維持に重要な役割を果たしているものと考えられているが, 古細菌の細胞膜中にはスクワレンも存在する⁽⁸⁾。このほか, C_{25} か C_{20} イソプレノイドが存在しているが, 特にスクワレンはコレステロール生合成において前駆体である点に注目したい。スクワレンがコレステロールに転換するには, 分子状酸素の関与が必要であり, この反応は, 進化生化学的には大気中に酸素分子が十分に蓄積した時代以降に獲得されたものと考えられる。無酸素下のステロール合成はスクワレンで止まるはずである。

エーテル脂質とスクワレンの存在は, 古細菌細胞膜に特徴的であって, しかも簡単に検出できる

ので、現在では 16 S RNA の相同性（簡単には決められない）に代って古細菌の判定の基準に使われている。

好酸好熱菌の細胞内の pH は中性である。いいかえると、細胞膜を介して大きな pH 勾配が形成されている。この現象と膜脂質のかかわりはよくわかっていない。

ヒストン様タンパク質

古細菌には核はないが、DNA の少なくとも一部は、ヒストンに似たタンパク質と結合して存在する^(9,10)。このタンパク質は、真核生物のヒストンと似て、分子量約 1 万、酸で抽出されるが、一分子種と思われる。表 2 は、高度好塩菌から抽出された DNA-タンパク質複合体の化学組成である⁽¹⁰⁾。この値は、真核生物のものに比べてタンパク質含量が低い。

表 2 高度好塩菌の DNA-タンパク質複合体の化学組成

成 分	重 量 比
DNA	1.0
タンパク質	0.4
RNA	0.0

この DNA と結合しているタンパク質を“ヒストン様”と考えるのは、次のいくつかの根拠に基づいている。

i) DNA-タンパク質複合体は、電子顕微鏡下にヌクレオソーム様の構造体を形成する（図 4 参照）。粒子の大きさは真核細胞のヌクレオソームに似るが、DNA 鎖上の間隔は粗である。これは表 2 の結果と符号する。

ii) 低塩濃度下に DNA を安定化する。すなわち、DNA の融点 T_m は、“ヒストン様”タンパク質を除くことで低下する。

iii) 細胞内の生理的環境下に複合体を形成している。

RNA 合成酵素

原核生物の DNA 依存 RNA 合成酵素は、 α 、 β 、 β' 、 σ と名付けられたサブユニットから成り、 $\beta'\beta\alpha_2\sigma$ 構造をとる点で共通している。また、リファンピシンで阻害される。これに対し、真核生物の酵素は細胞内に 2 種あり、サブユニット構成は 10 種以上の複雑なもので、 α -アマニチンで阻害される。

古細菌の RNA 合成酵素は、真核細胞の RNA

図 4 高度好塩菌中にみられるヌクレオソーム様構造体

合成酵素に似た複雑なサブユニット構成をしている⁽¹¹⁾。たとえば、*Sulfolobus* の酵素は 10 種（うち 1 種は 1 分子中に 4 個存在する）のサブユニットから成り、分子量は 423.5 kd に達する。この酵素はアクチノマイシン D とヘパリンによって阻害されるが、リファンピシンや α -アミノチンでは阻害されない。

リボソーム

古細菌のリボソームの大きさは 70 S (30 S + 50 S) であって、原核細胞型である。30 S リボソーム・サブユニットの構成 RNA の大きさも 16 S であって、真正細菌と同じであり、真核細胞の 18 S とはちがう。しかし、すでに表 1 に示したように、16 S RNA のヌクレオチド配列の相同性は、真正細菌に対しても、真核細胞に対しても低い。大沢らは、5 S RNA の 2 次構造を推定し、原核と真核生物間に特徴的な差があることを見いだしたが、古細菌の 1 つ *Halobacterium* の 5 S RNA は、真核型に分類された⁽¹²⁾。最近、別の好塩性古細菌の 5 S RNA の塩基配列が決定されたが、分子の一部に他の生物からのものにみられない (*Thermoplasma* の 5 S にもみられない) 余分な配列 (108 塩基) のそう入がみられた⁽¹³⁾。

矢口らは、リボソーム・タンパク中唯一の酸性タンパク質である“Aタンパク質”について、古細菌を含めた多種の生物源からのもののアミノ酸配列を調べ、古細菌のものが真正細菌のものと相同性が低く、むしろ真核細胞の細胞質リボソームの Aタンパク質に近いことを示した⁽¹⁴⁾。メタン細菌と好塩菌の Aタンパク質は互いに相同性が高く、この結果も Woese らの主張した“古細菌”という分類を支持したが、同時に、古細胞が系統的により真核生物に近いことを示唆した。

なお、50 S リボソーム・サブユニットの構成 RNA のもう一方の大きさも、古細菌と真核細菌のものは 23 S であり、真核細胞の 28 S RNA とはちがう。この面では、逆に古細菌は真正細菌に近いようにみえる。

mRNA, tRNA, タンパク合成活性

mRNA も、真核・原核生物間で断絶のみられる分子である。真核生物の mRNA は、5' 末端に cap とよばれる特異な構造を持ち、3' 末端には poly (A) を持つ単一のシストロンからできている (下式)。

これに対し、真正細菌の mRNA は、多シストロニックであり、cap も poly(A) も持たないが、各シストロンの 5' 末端に近い所にリボソームとの統合に関与するとされている特定の配列がみられる (下式)。

[R] はリボソーム結合配列

大場らは⁽¹⁵⁾、古細菌の全 RNA 中に poly(A) 尾部を持つ RNA が存在することを知った。poly (A) 配列を持つ RNA は、セルロースに結合した poly(U) または poly(T) のカラムを用いて簡単に定量できる。その含量は、*Sulfolobus* では全 RNA の 0.24% に当り、この値は真核細胞の全 RNA に対する mRNA の割合に近い。poly (A) 部分は、3' 末端に存在し、その大きさは 4.5 S で、ほぼ真核生物の mRNA の 3' 末端にある poly(A) 部分に等しい。

・単離された poly (A) RNA は、mRNA としての活性を示したが、網赤血球から調製した無細胞系では活性が低く、*Sulfolobus* の無細胞系でより強い活性を示した。poly (A) RNA によって合成されるタンパク質のうちには、上述のヒストン様タンパク質があるように思われる。なぜなら、産物の一部に CM セルロースに吸着し、分子量

表 3 古細菌中に存在する poly (A) RNA

古細菌	主たる poly (A) RNA 分子の大きさ	poly (A) 部分の長さ
<i>Thermoplasma</i>	10 S, 13 S	4.5 S
<i>Sulfolobus</i>	10 S, 12 S, 16 S	4.5 S
<i>Halobacterium</i>	23 S	4 S

10 kd 程度の分子が見いだされたからであり、この挙動は真核生物のヒストンと同じである。しかし、poly (A) RNA により合成されるタンパク質は、全 RNA から合成されるタンパク質と電気泳動パターンがちがうことから、*Sulfolobus* の mRNA のすべてが poly(A) を持つものではないらしい。なお、表 3 にまとめたように、*Thermoplasma*, *Halobacterium* などの古細菌にもメッセンジャー活性を持った poly (A) RNA が見いだされた (メタン細菌については調べられていない)。

Cap の有無は、簡便にはタンパク合成活性に対する m^7G_p (7-メチルグアニル酸) の阻害で調べられる。*Sulfolobus* の無細胞系タンパク合成活性は、 m^7G_p によって阻害されず、これからみる限り cap 構造は持っていないように思われる。しかし、この点は、なお化学分析などで慎重に検討を重ねる必要がある。

最近、古細菌の 1 つである *Halobacterium* の作るバクテリオロドプシンの遺伝子が単離され、構造が決定された⁽¹⁶⁾。その構造にはリボソーム結合配列が見あたらず、この性質がすべての古細菌の mRNA に共通なら、古細菌遺伝子を大腸菌にクローンしても発現はしにくいと思われる。バクテリオロドプシン遺伝子には、イントロンは見あたらなかった。もちろん、イントロンに関しては、もっと多くの遺伝子について調べなければならない。

ポリペプチド鎖延長因子 EF-Tu (真核生物では EF-2) も真核・原核の間に大きな差異のある生体高分子の 1 つである。NAD 存在下、ジフテリア毒素は真核細胞の EF-2 を修飾し (ADP-リボシル化)、不活性分子に変える。しかし、原核細胞の EF-Tu は修飾されないとされてきた。古細菌 (メタン細菌も含めて) の EF-Tu はジフテリア毒素により修飾され、活性を失った⁽¹⁷⁾。ポリペプチド鎖延長因子からみると、古細菌は真核生物と共通である。

タンパク合成を阻害する抗生物質も、真核・原核間でははっきりしたちがいがある。クロラムフェニコールやストレプトマイシンは、原核型リボソームに作用したタンパク合成を止めるが、真核生物には働かない。逆に、アニソマイシンやシクロヘキシミドは真核生物に働くタンパク合成阻害剤である。*Sulfolobus* のタンパク合成活性は、奇妙なことに、クロラムフェニコール、ストレプトマイシン、シクロヘキシミド、アニソマイシンのいずれによっても約 50% ていどの阻害を示した⁽¹⁵⁾ [抗生物質は各種の濃度 (最高 100 $\mu\text{g/ml}$) で調べられた]。この性質からみると、古細菌はまったくヌエ的存在である。

口野ら、Woese らは、各々独自に tRNA を調べ、古細菌 *Sulfolobus* の tRNA には真正細菌の tRNA に一般的にみられる GT ϕ *CG の配列がみられず、T が ϕ または U に代っていることを報じている^(18,19)。また、塩基配列全体も大腸菌より酵母により似ている。この点からは、古細菌は真核生物に近い。

なお、古細菌のうち好塩菌については、タンパク合成の開始がホルミル化されたメチオニンでなく、修飾されていない単なるメチオニンであるといわれており⁽²⁰⁾、この点でも真核生物と共通である。*Halobacterium* の tRNA とアミノ酸活性化酵素 (アミノアシル tRNA 合成酵素) では、原核生物由来のものより真核生物のものと混成系のほうが反応性が高いと報告されている⁽²¹⁾。これは、古細菌の tRNA や酵素が分子構造上真核生物のものに近いことを示し、この両者が系統的に近いことを示唆している。

進 化 的 位 置

上述のほかにも、古細菌には特異な性質があり、アクチン・ミオシン系の存在とか膜にチトクローム鎖が欠如しているといった性質も報告されている⁽⁹⁾。また、*Halobacterium* は、動物の目の感光色素タンパク質ロドプシンに似た色素タンパク質を生産し、特異な型式の光合成反応を行なう⁽¹⁶⁾。

Woese は 16 S RNA の塩基配列相同性に基づいて、古細菌は真正細菌からも真核生物からも等距離はなれた生物群であるとした。しかし、ここ

* プソイドウリジル酸

表 4 真正細菌, 古細菌, 真核生物の生化学的性格の比較

		真正細菌	古細菌	真核生物
染色体	核の有無 ヌクレオソーム	なし なし	なし 類似体	あり あり
転写	RNA ポリメラーゼのサブユニット構造 抗生物質感受性	$\alpha_2\beta\beta'\sigma$ 原核型	複雑 独自型	複雑 真核型
リボゾーム	大きさ 5S RNAの構造 16S RNAの構造 Aタンパク質 抗生物質感受性 延長因子	30S+50S 原核型 原核型 原核型 原核型 ジフテリア毒素に耐性	30S+50S 真核型 独自型 真核型 中間型 ジフテリア毒素に感受性	40S+60S 真核型 真核型 真核型 真核型 ジフテリア毒素に感受性
tRNA	T ψ CG 配列 開始 Met-tRNA のホルミル化	あり +	なし -(?)	なし -
mRNA	シストロン数 cap イントロン poly (A) 末端	多 - - -	? -(?) ? 一部+	1 + + +

に述べたように, その後の研究は, かなり多くの面でこれまで真核生物に固有と思われていた生化学的な特徴を有していることを明らかにしてきたので, 真核生物の祖先型と位置づけすることも可能性の1つとして浮び上ってきた⁽²²⁾. その面からは, ここに述べた以外にも, 古細菌 *Halo-bacterium* のフェレドキシンが植物型であって, 細菌型でない⁽²³⁾ など, 真核生物の祖先型とする考えに有利な結果も知られている. ただ, このような代謝上の性質よりは, 核の有無により直接的に関連していると思われる生化学的性質, すなわち遺伝子の複製, 転写, 翻訳の機構に注意を集中すべきではないかと考える. この立場でこれまで知られている事実をまとめたのが表4である.

表4からは, 古細菌が真核生物の祖先かそれともまったく独立した第三の生物群であるかは, どちらとも判定できない⁽²⁴⁾. 同様に, 一つの高分子, 5S RNA とカリボソームAタンパク質とかフェレドキシンから系統樹を作って結論することも危険であろう. 時には, 細菌のタンパクや核酸の配列で, 高等生物に特異な配列を示したり, 高等生物の酵素と混成系を作る例はいくつもあるから, 一つの分子から判断すべきでない. 求めている歴史は 15 億年前という遠い過去のことであるので, 結論を下すには総合的な検討が必要であ

り, 遺伝子構造などまだわかっていない面が多いからである.

古細菌に共通する性質の一つとして, その生息環境が問題にされてきた. メタン細菌は完全な無酸素環境, 好塩菌はほぼ飽和に近い食塩濃度, 好酸好熱菌は酸性で高温と, いずれも通常の生物が生育できない環境である. これらの細菌は, 通常的环境中で増殖不能であるだけでなく, 好塩菌や好酸好熱菌では, 溶菌してすみやかに死滅していく. だが, このことから, 古細菌と特殊環境の間に深い関係があるように考えることは必要で

ない. 一つのありそうな可能性は, かつて広く海洋中に栄えていた古細菌の仲間は, のちに現われた好気性の真正細菌や真核生物とはエネルギー獲得の能率がちがいで, 生存競争にやぶれて駆逐されたと考えてみよう. そこで, ことに真核生物が適応できない高塩とか酸性といった苛酷な条件にいたもののみが生き残ったと考えるのである. この立場に立つと, 動物進化の研究史上のシーラカンスの発見のように, 通常的环境のもとでも, どこかに古細菌が細々と生き残っている可能性がある. もちろん, 通常の生物が適応できない特殊な環境下の微生物については, 古細菌でないかどうか検討することが必要なことはいうまでもない. このような古細菌の“スクリーニング”には, この稿の初めに述べた膜脂質がエーテル化合物でないかどうかをみるのが簡便である. 従来, 生化学者からあまり注目されていなかった微生物について, 膜脂質の化学構造を調べてみると, まだまだ古細菌が見つかるように思うのだが, いかがなものだろうか?

文 献 (主要なもののみにとどめた)

- 1) 山中健生, 福森義宏, 紙田祐介: 蛋白質 核酸 酵素, 26, 1895 (1981).
- 2) L. Margulis: "Origin of Eukaryotic Cells", Yale University Press, New Haven, 1970; *Am. Sci.*, 59,

- 230 (1971).
- 3) C. R. Woese & G. E. Fox : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **74**, 5088 (1977).
 - 4) J. W. Schopf & D. Z. Oehler : *Science*, **193**, 47 (1976) ; J. W. Schopf : サイエンス (*Sci. Am.* 日本語版), **8**, 64 (1978).
 - 5) G. E. Fox *et al.* : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **74**, 4537 (1977).
 - 6) 大場雅行, 木村順治, 稲富健一, 大島泰郎 : 生化学, **53**, 710 (1981).
 - 7) T. A. Langworthy : *Biochim. Biophys. Acta*, **487**, 37 (1977).
 - 8) T. G. Tornabene, T. A. Langworthy, G. Halzer & J. Oro : *J. Mol. Evol.*, **13**, 73 (1979).
 - 9) D. G. Searcy, D. B. Stein & G. R. Green : *Biosystems*, **10**, 19 (1978).
 - 10) M. Ohba & T. Oshima : *Stud. Biophys.*, **81**, 141 (1981).
 - 11) W. Zillig, K. O. Stetter & D. Janekovic : *Eur. J. Biochem.*, **96**, 597 (1979).
 - 12) H. Hori & S. Osawa : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **76**, 381 (1979).
 - 13) K. R. Luehrsen, D. E. Nicholson, D. C. Eubanks & G. E. Fox : *Nature*, **293**, 755 (1981).
 - 14) A. T. Matheson, M. Yaguchi, W. E. Balch & R. S. Wolfe : *Biochim. Biophys. Acta*, **626**, 162 (1980).
 - 15) 大場ら : 未発表.
 - 16) R. Dunn, J. McCoy, M. Simsek, A. Majumdar, S. H. Chang, U. L. RajBhandary & H. G. Khorana : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **78**, 6744 (1981).
 - 17) M. Kessel & F. Klink : *Nature*, **287**, 250 (1980).
 - 18) 口野嘉幸, 井原 誠, 西村 暹 : 生化学, **53**, 663 (1981).
 - 19) L. J. Magrum, K. R. Luehrsen & C. R. Woese : *J. Mol. Evol.*, **11**, 1 (1978).
 - 20) B. N. White & S. T. Bayley : *Biochim. Biophys. Acta*, **272**, 583 (1972).
 - 21) Y. Kwok & J. T.-F. Wong : *Can. J. Biochem.*, **58**, 213 (1980).
 - 22) L. M. Van Valen & V. C. Maiorana : *Nature*, **287**, 248 (1980).
 - 23) H. Matsubara & T. Yamanaka (ed.) : "Evolution of Protein Molecules", Japan Sci. Soc. Press, Tokyo, 1978, p. 209, 323.
 - 24) C. R. Woese : サイエンス (*Sci. Am.* 日本語版), **11**, No. 8, 84 (1981).

プロフィール

今関 英雅 (Hidemasa Imaseki) 昭和6年2月22日生<略歴>昭和29年東京大学理学部植物学科卒業/同年同大学大学院修了/34年名古屋大学農学部助手/44年同助教授/54年同教授, 現在にいたる<研究テーマと抱負>エチレン生合成の調節機構, 植物組織の老化の生化学的機構など. 植物ホルモンの直接的作用を生化学的レベルで明らかにしたい. ともかく多様な作用を示すので, できうるかぎり生理作用と関連があると思われる生化学的過程を一つずつ拾っていったらと思っています.

榎 章 郎 (Akio Enoki) 昭和17年6月29日生<略歴>昭和41年京都大学農学部農芸化学科卒業/43年同大学大学院修士課程修了/同年同大学木材研究所助手/57年近畿大学農学部農芸化学科講師<研究テーマと抱負>微生物による木材腐朽機構, 特にリグニンの分解機構<趣味>テニス

大島 泰郎 (Tairo Oshima) 昭和10年2月13日生<略歴>昭和33年東京大学理学部化学科卒業/38年同大学大学院修了(生物化学科)/以後同大学理学部および農学部助手を経て, 47年三菱化成生命科学研究所, 現在にいたる<研究テーマと抱負>現在では生物の初期進化に一番興味を持っている<趣味>地球外文論論,

ほか多趣味

大平 幸次 (Koji Ohira) 大正14年4月1日生<略歴>昭和22年東京大学農学部農芸化学科卒業/23年東北大学農学部農芸化学科助手/28年同助教授/51年同教授(植物栄養・肥科学講座), 現在にいたる<研究テーマと抱負>植物の窒素栄養生理<趣味>バレーボール, 音楽

加納 堯子 (Takako Kanoh) 昭和7年7月13日生<略歴>昭和30年東京薬科大学薬学部卒業/同年東京都衛生研究所(環境衛生部)勤務/45年同微生物部に転部/56年同環境衛生部環境生物に転部, 現在にいたる. 52年より順天堂大学医学部細菌学教室研究員, 医博<研究テーマと抱負>身近な環境衛生問題を科学的な視点でとりあげ, 検討してゆきたい<趣味>何事も自分の手でやるのが好き. 実験も料理も裁縫も, 草花を育てるもよし, 長唄を歌うもよく, スキーで滑るものらしい

川内 浩司 (Hiroshi Kawauchi) 昭和15年7月18日生<略歴>昭和46年東北大学大学院農学研究科博士課程卒業/同年カリフォルニア大学サンフランシスコ校ホルモン研究所へ留学/49年北里大学水産学部助教授/56年同教授, 現在にいたる<研究テーマと抱負>サケの脳下垂

体のすべてのホルモンを化学的に同定すること. これらのホルモンを用いて魚類の内分泌機構を解明したい.

川 上 実 (Makoto Kawakami) 昭和18年8月11日生<略歴>昭和41年東北大学農学部農芸化学科卒業/43年同大学大学院修士課程修了/48年同博士課程単位修得退学/同年名古屋大学理学部分子生物学研究施設教務員/49年同助手, 現在にいたる<研究テーマと抱負>蛋白質生合成, アミノアシル tRNA の合成反応機構<趣味>料理

佐 藤 信 (Shin Sato) 昭和2年4月25日生<略歴>昭和25年東京大学農学部農芸化学科卒業/同年東京国税局鑑定官室勤務/現在, 国税庁醸造試験場第1研究室長<研究テーマと抱負>酒類の味覚の研究, 官能検査法<趣味>歩くこと, 読むこと, 食べること, 飲むこと

鈴木 清司 (Seiji Suzuki) 昭和3年1月16日生<略歴>昭和24年東京農林専門学校農芸化学科卒業/26年埼玉県農業試験場玉井支場/36年同試験場化学部/50年同化学部長, 現在にいたる<研究テーマと抱負>作物生育, 収量を予測・診断できる土壌, 作物栄養的要因の解析と診断技術を明確にすること<趣味>囲碁