


系統分類学 第三回

藤 博幸

A grayscale micrograph showing a dense population of rod-shaped bacteria. The bacteria vary in length and thickness, with some appearing as long, thin filaments and others as shorter, thicker rods. Some rods show distinct transverse striations or segments. The background is a light, grainy texture.

原核生物
- 真正細菌と古細菌 -

五界説

生物を、動物、植物、菌類、原生生物、原核生物の5つの界に分類

界門綱目科属種

3 ドメイン（ドメイン=超界）

分子分類により、原核生物が真正細菌と古細菌に分類され、これと真核生物（動物、植物、菌類、原生生物）を合わせて界の上の分離群が作られた

真正細菌、古細菌、真核生物

原核生物 (procaryotes)

核膜がなく、核酸が細胞質に直接露出している
= 真正細菌(Eubacteria) + 古細菌 (Archaea)

ゲノムサイズ最小	マイコプラズマ (<i>Mycoplasma</i>)	約50万bp	約500遺伝子
	大腸菌 (<i>E. coli</i>)	約480万bp	約4,800遺伝子
ゲノムサイズ最大	放線菌 (<i>Streptomyces</i>)	約1,000万bp	約1万遺伝子

最小と最大でゲノムサイズに約20倍の差

CPRの発見 (後述)

真正細菌

- ・細菌分類学 (形態、グラム染色)
- ・分子分類への移行
 - 16SrRNAの使用と問題点
 - 16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない
 - 水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)
 - MLST解析 上の問題を解決
 - phylogenomics
 - 系統樹から系統ネットワーク
- ・光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- ・グラム陽性菌とグラム陰性菌
- ・ CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

- ・古細菌の分類
- ・三超界説の形成と外群の利用
- ・三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

Electric Bacteriaと電気合成

真正細菌

- 細菌分類学 (形態、グラム染色)
- 分子分類への移行
 - 16SrRNAの使用と問題点
 - 16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない
 - 水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)
 - MLST解析 上の問題を解決
 - phylogenomics
 - 系統樹から系統ネットワーク
- 光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- グラム陽性菌とグラム陰性菌
- CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

- 古細菌の分類
- 三超界説の形成と外群の利用
- 三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

Electric Bacteriaと電気合成

原核生物 (procaryotes)

核膜がなく、核酸が細胞質に直接露出している
= 真正細菌(Eubacteria) + 古細菌 (Archaea)

塩基組成 G + C含量 (%) 25 ~ 80%

真核生物の G + C %に比べると幅広い

ゲノム構造

ほとんどは二本鎖DNAが環状ループ構造を持つ（大腸菌など）もの

まれに2つの独立した環状ループ構造を保つ(*Vibrio*属など) もの
何本かの複数の分断ゲノムよりなる (*Borrelia*属) もの

真正細菌

ほ乳類の生息環境に多く存在

以下が圧倒的に多い

グラム陰性菌

プロテオバクテリア門

(*Proteobacteria*)

グラム陽性菌 G + C %含量高い アクチノバクテリア門

(*Actinobacter*

G + C %含量低い ファーミキューテス門

(*Firmicutes*)

古細菌

発見当初は極限環境（海底の熱水噴出孔、塩田、温泉噴出口、硫黄噴出孔）に存在すると考えられていたが、人の腸内、水田土壌などのヒトの生活環境からも見つかっている。

2012年当時、8000種程度の真正細菌と340種程度の古細菌が分類されている。

次世代シーケンサにより難培養性の細菌が環境から検出されてきており

地球上の原核生物は数百万から1000万種程度になると予想されている。

細菌分類学の始まり



Ferdinand Cohn (1828–1898)

Cohn F (1828-1898)は、 Pasteur L (1832-1895)や Koch R (1845-1910) と同時代の細菌学者

当時細菌の分類は混乱していた

細菌分類学の始まり



Ferdinand Cohn (1828–1898)

Cohnは、形態をもとに形態属 (form genus)、形態種(form species) として細菌を4群に大別し、6属を記述した。

4群

- 1) Sphaerobacteria (cocci, Kugelbakterien, 球菌),
- 2) Microbacteria (short rods, Stäbchenbakterien, 短桿菌),
- 3) Desmobacteria (elongate rods, Fadenbakterien, 長桿菌)
- 4) Spirobacterien (spirals, Schraubenbakterien, 螺旋菌)

6属

Micrococcus, *Bacterium*, *Bacillus*, *Vibrio*,
Spirillum, および *Spirochaete*

細菌の形

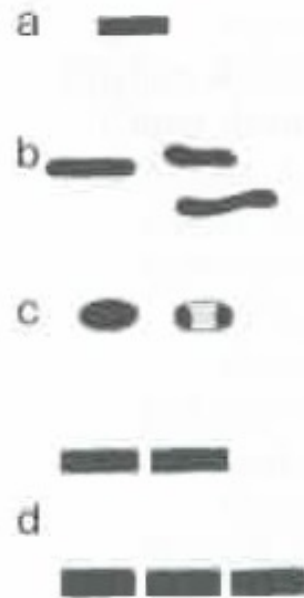
球菌 (coccus) : 球形の形だが、腎臓形、半球形、三角状 (ランセット形) も含む

桿菌 (bacillus): 桿状あるいは棒状の菌

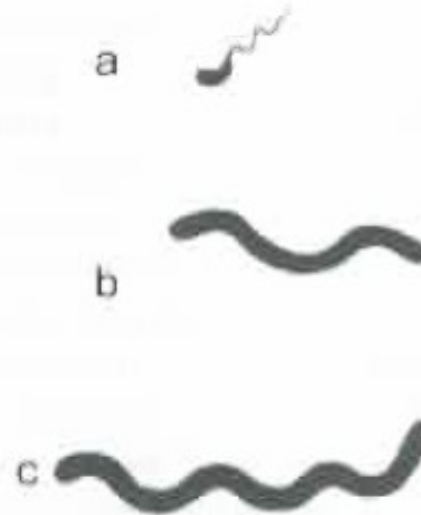
I. 球菌



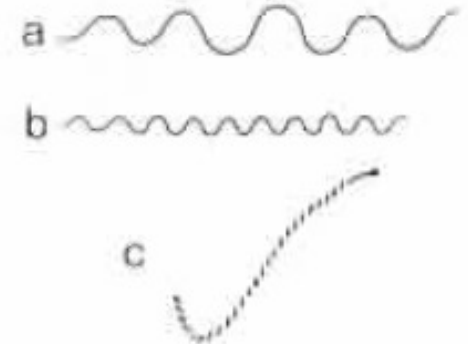
II 桿菌



III. らせん菌とビブリオ



IV. スピロヘータ



V. リケッチア



図 II-2-1. 細菌の形の模型図

細菌の形

らせん菌 (spirillum): 菌体がコイル状 コイルの回転数が1回程度
程度のものを**ビブリオ(vibrio)**とよぶ (コレラ菌など)
スピロヘータ (spirochaeta): 細長く多くの回転があるもの

III らせん菌とビブリオ IV スピロヘータ

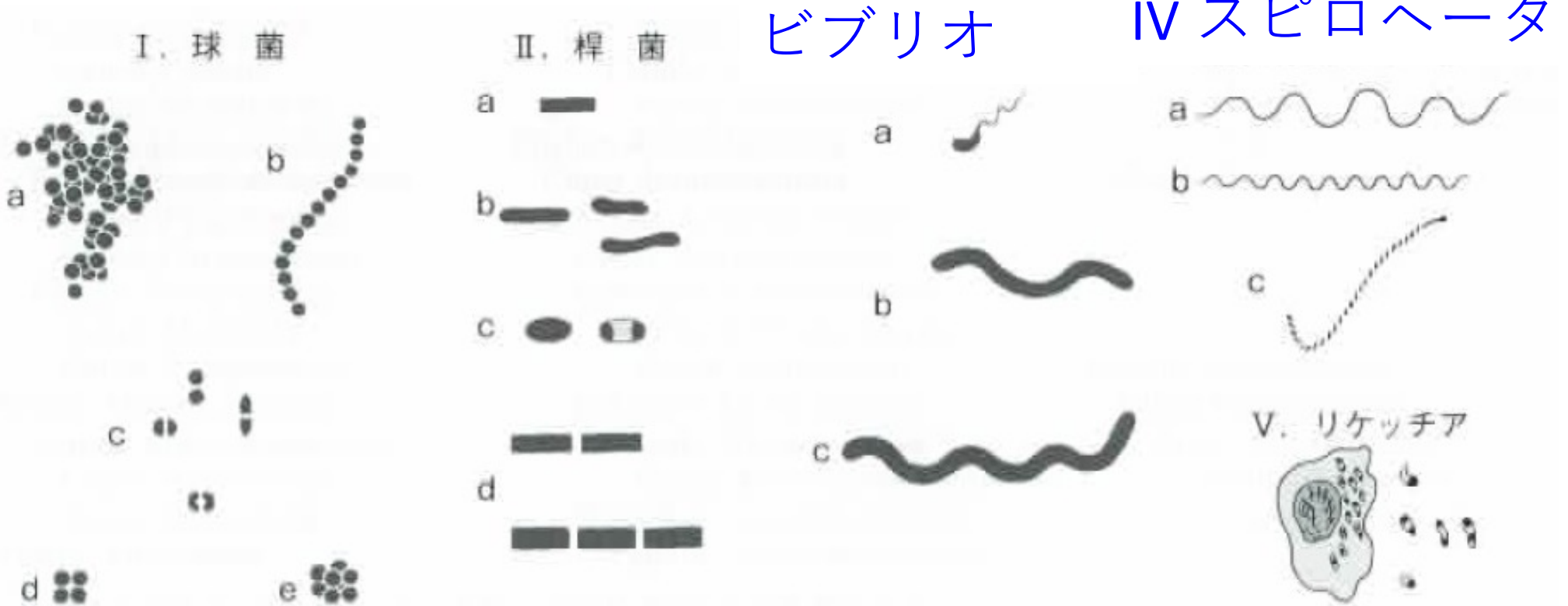


図 II-2-1. 細菌の形の模型図

球菌

単球菌



双球菌



四連球菌



球菌は単個菌で存在することは少なく、多数の菌が特徴ある配列をとっていて、その配列は分類に使われる

八連球菌



レンサ球菌 ブドウ球菌



レンサ球菌と双球菌では、分裂の分裂面が平行におこる
四連菌、八連菌、ブドウ球菌では分裂面が互いに直交。その後、不規則な分離で配列面が乱れる場合、ブドウ状となる

桿菌

短桿菌



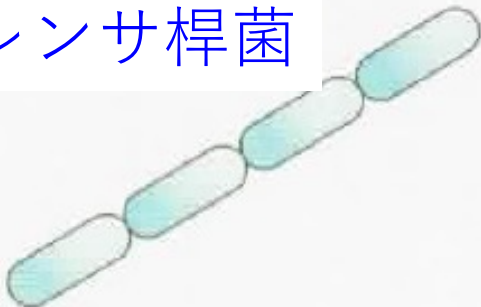
桿菌



双桿菌



レンサ桿菌



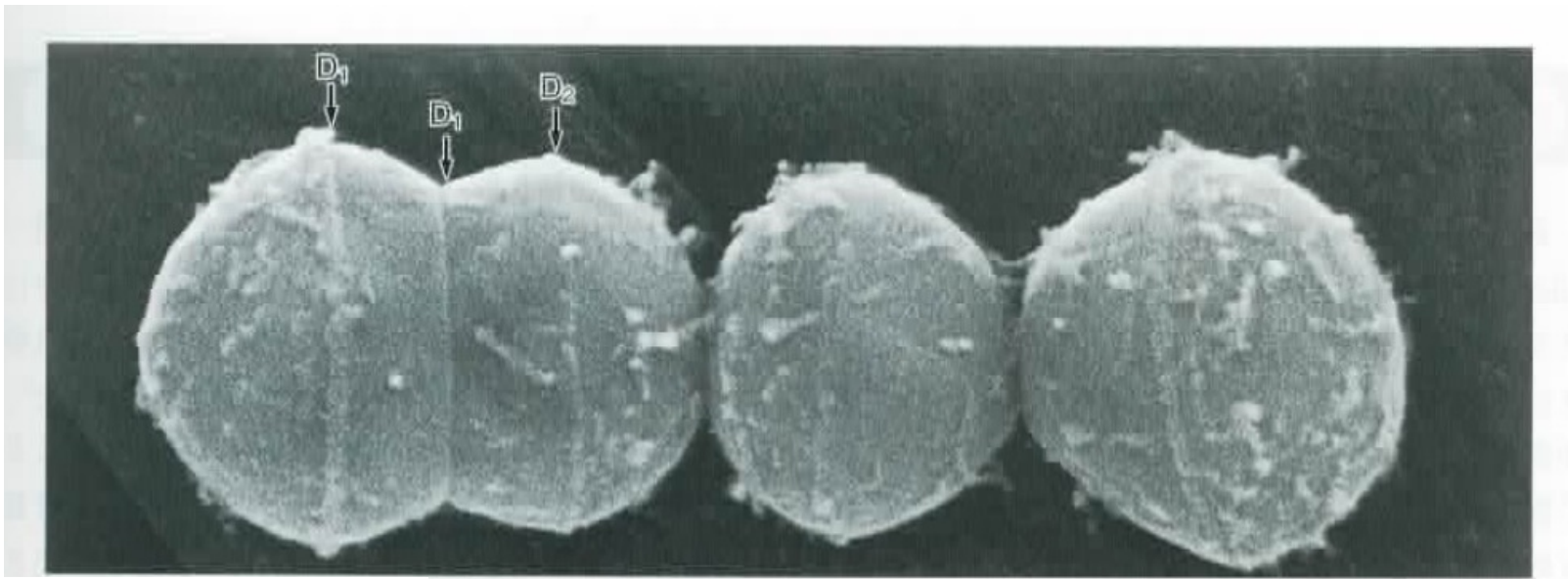
柵状桿菌



連鎖をなす桿菌は、レンサ桿菌ととばれる

戸田新細菌学 「II 細菌学総論、 2 細菌の構造」 南山堂 より

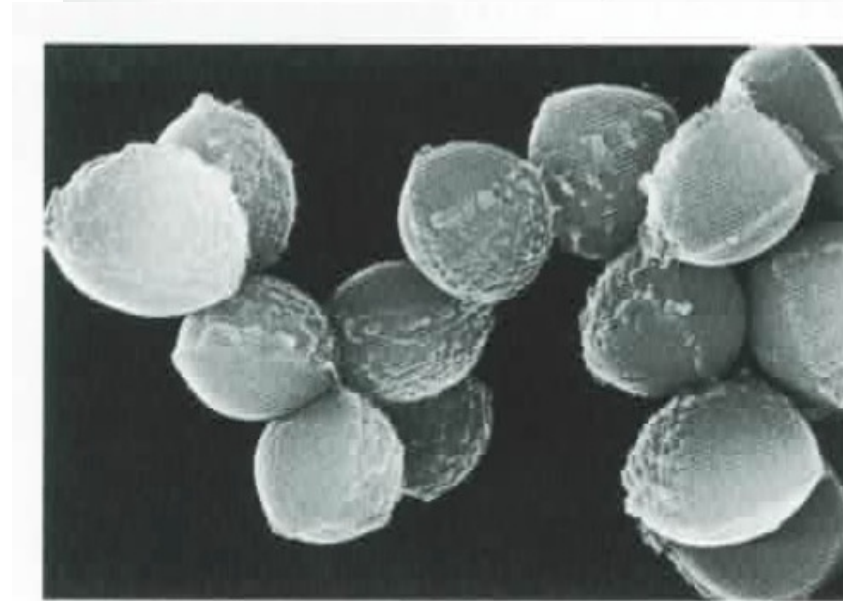
大島泰郎 (2012) 「極限環境の生き物たち」 技術評論社より



化膿レンサ球菌

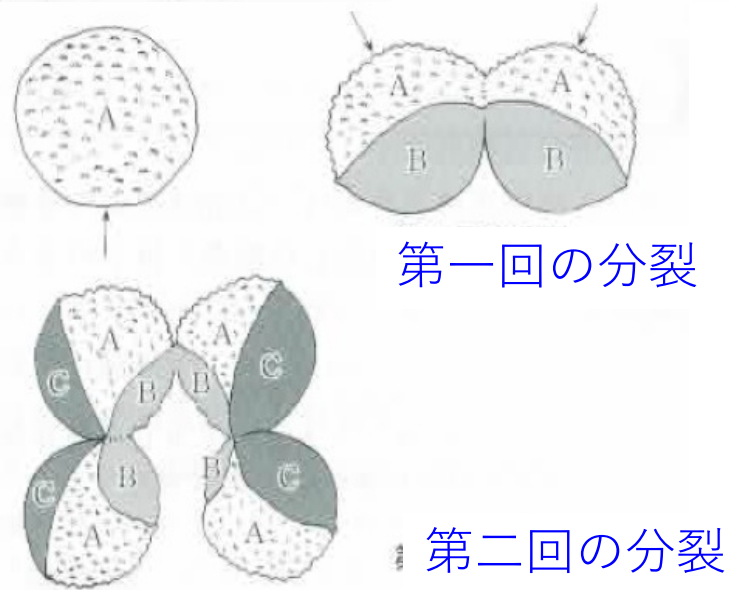
化膿レンサ球菌 *Streptococcus pyogenes* の走査電子顕微鏡像

D₁ : 第1回の分裂軸, D₂ : 第2回の分裂軸



ブドウ球菌

ブドウ球菌の走査電子顕微鏡像



図Ⅱ-2-5. ブドウ球菌分裂の模式図

矢印は分裂が開始する場所を示す。

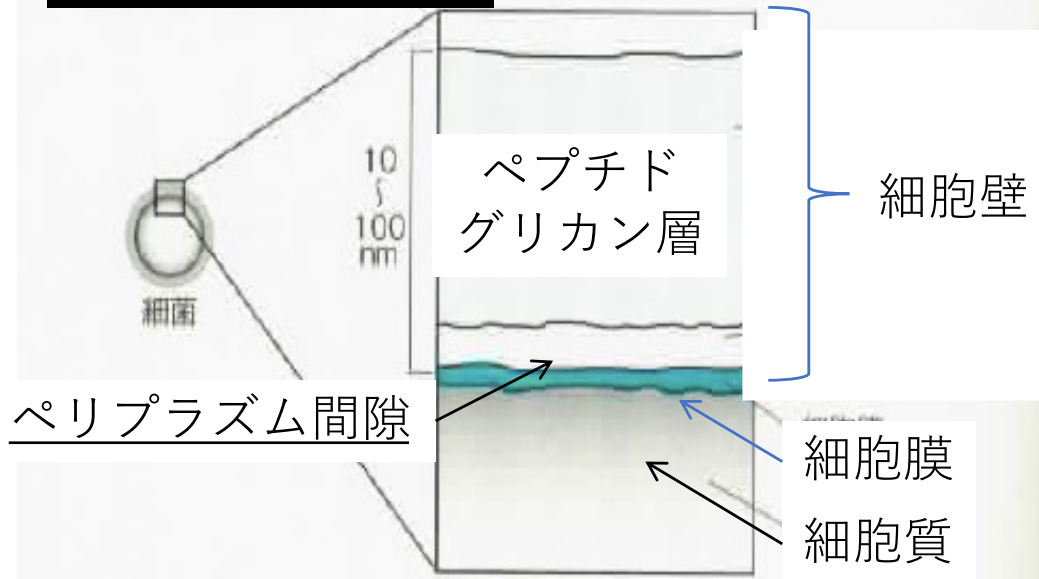
研究手法の開発

純粋分離株(pure culture)を取得する技術の開発

- Petri R. J. (1852 - 1921) : ペトリ皿(Petri dish)の考案
- Hesse W. (1846 – 1911) : 賦形材としての寒天の使用
- Abbe E. (1840 – 1905): 顕微鏡の解像度の改良
- Gram C. (1853- 1928) : グラム染色の考案
- Loeffler F. (1852-1915):鞭毛染色法の開発

駒形和夫 [細菌分類学と Bergey's Manual of Systematic Bacteriology]
Microbiol. Cult. Coll. P.25- 32 (2005)より

グラム陽性菌

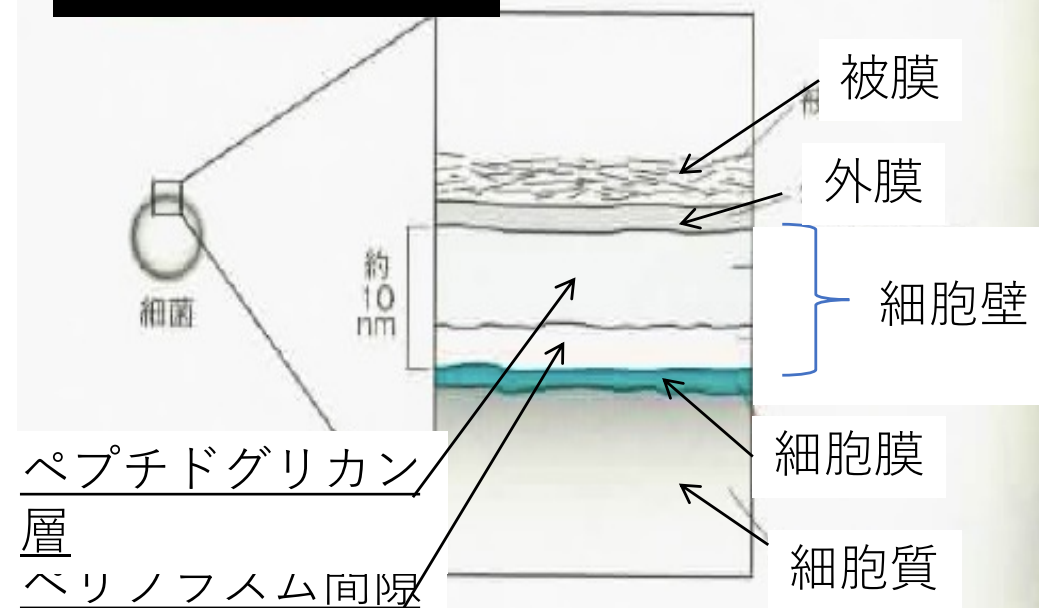


1. 細胞膜
2. 細胞壁：ペプチドグリカンが網状に包み込んだ構造
3. 外膜：細胞壁の外側の構造

細胞を色素で染めた後に、アルコールで洗う

外膜を持たないものは、厚いペプチドグリカンに覆われており、この層が染色されると、アルコール処理でも色が抜けない。-----
→ グラム陽性菌

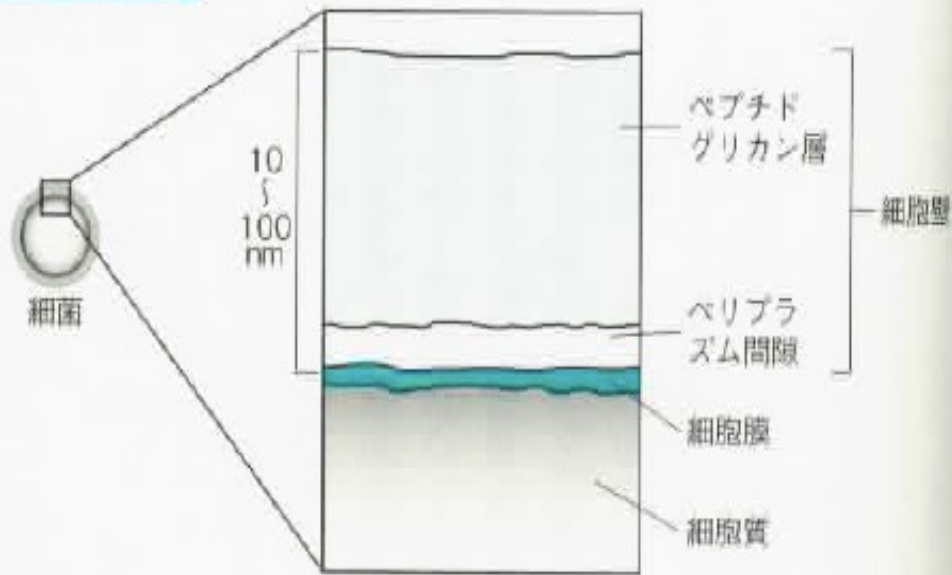
グラム陰性菌



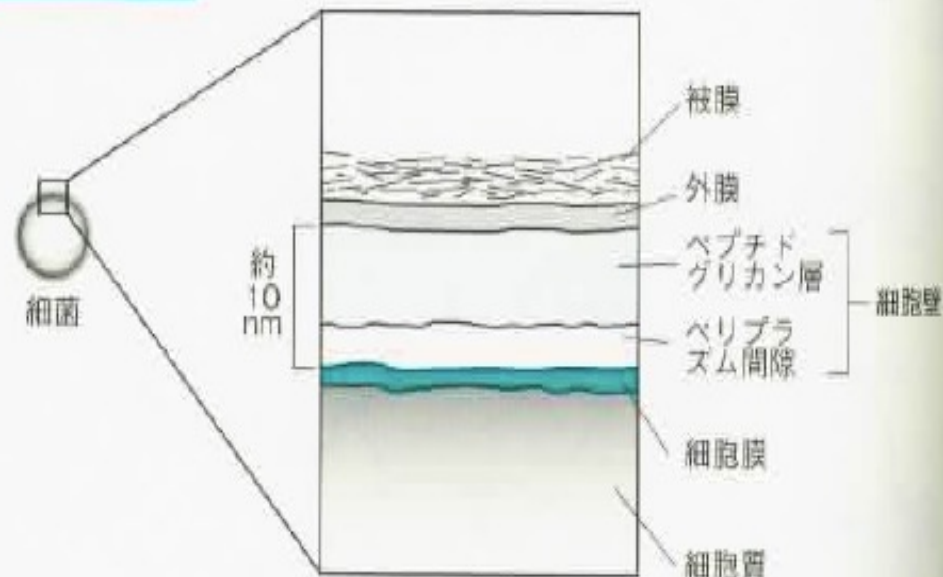
外膜を持つ細菌では外膜が流れてしまい、色が抜ける。-----
-----> グラム陰性菌

大島泰郎 (2012) 「極限環境の生き物たち」
技術評論社より

グラム陽性菌



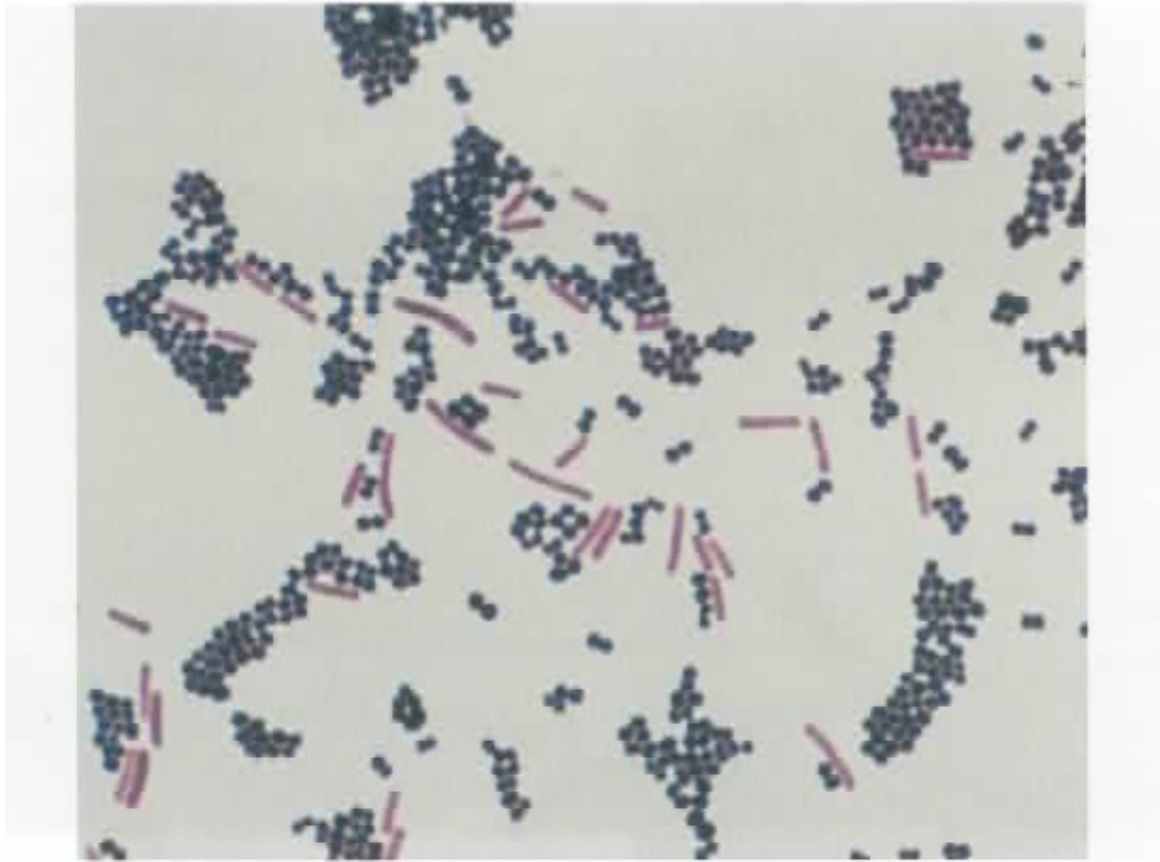
グラム陰性菌



※ 細菌には時期によって染色性が変わったり、どちらか判定できない「グラム不足」と呼ばれるものもある

大島泰郎 (2012) 「極限環境の生き物たち」
技術評論社より

グラム染色の例



図Ⅱ-2-6. ブドウ球菌と大腸菌のグラム染色

Staphylococcus aureus(紫色, グラム陽性), *Escherichia coli*(赤色, グラム陰性)

(神中 寛博士 提供)

真正細菌

- ・ 細菌分類学 (形態、グラム染色)
- ・ 分子分類への移行
 - 16SrRNAの使用と問題点
 - 16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない
 - 水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)
 - MLST解析 上の問題を解決
 - phylogenomics
 - 系統樹から系統ネットワーク
- ・ 光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- ・ グラム陽性菌とグラム陰性菌
- ・ CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

- ・ 古細菌の分類
- ・ 三超界説の形成と外群の利用
- ・ 三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

米国細菌学会

the Society of American Bacteriologists

- 現在の米国微生物学会
American Society for Microbiology
- 1915年 細菌分類システム検討委員会設立
細菌の科と属までの分類を検討
- 1917年 suggested outline of bacterial
classificationを発表
- 種までの分類を検討する委員会を設立
委員長 Bergey, D. H. (1860 – 1937)
- 1923年 Bergey's Manual of Determinative
Bacteriologyとして結果をまとめた初版が出版

駒形和夫 [細菌分類学とBergey's Manual of Systematic Bacteriology]
Microbiol. Cult. Coll. P.25- 32 (2005)より

Bergey's Manual of Systematic Bacteriology

- **Bergey's Manual of Determinative Bacteriology**

初版(1923), 第二版(1925), 第三版(1930), 第四版(1934), 第五版(1939), 第六版(1948), 第七版(1957), 第八版(1974)、第九版(1994)

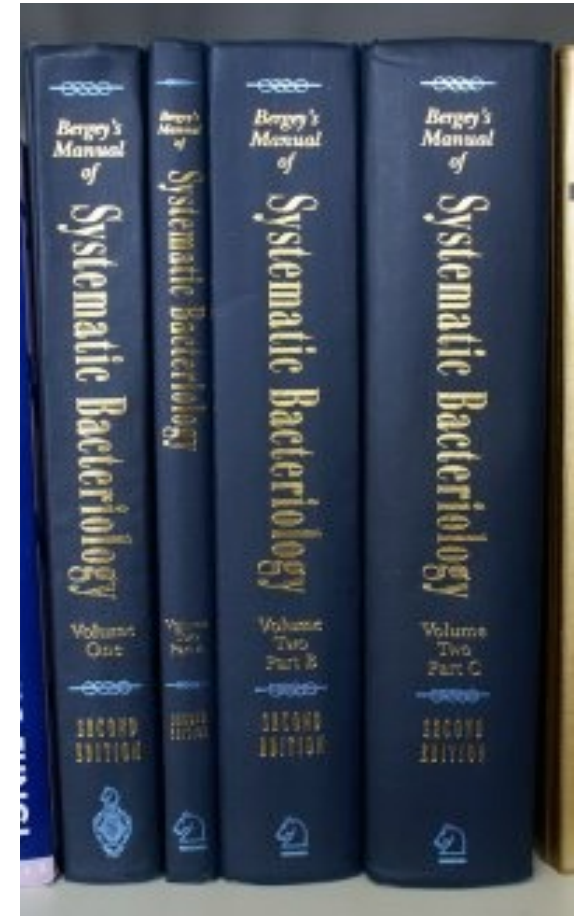
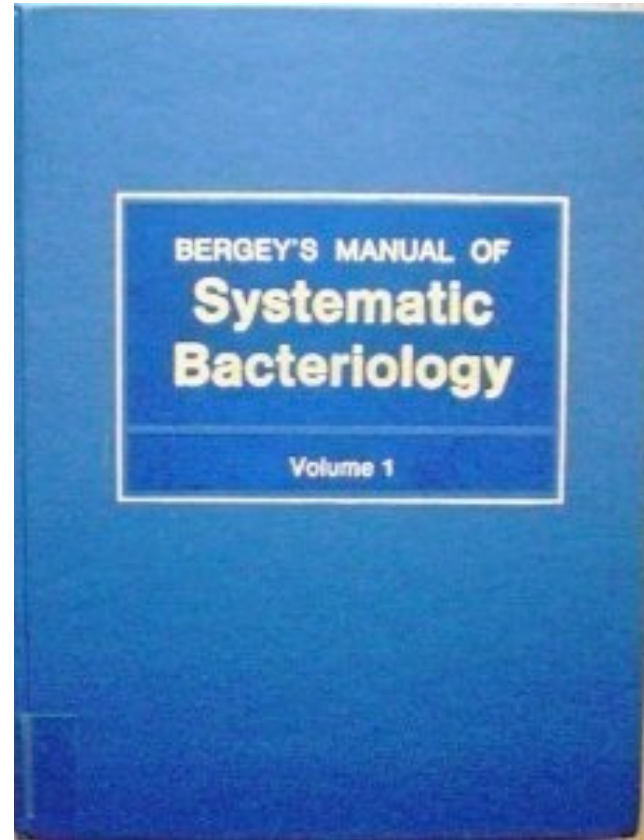
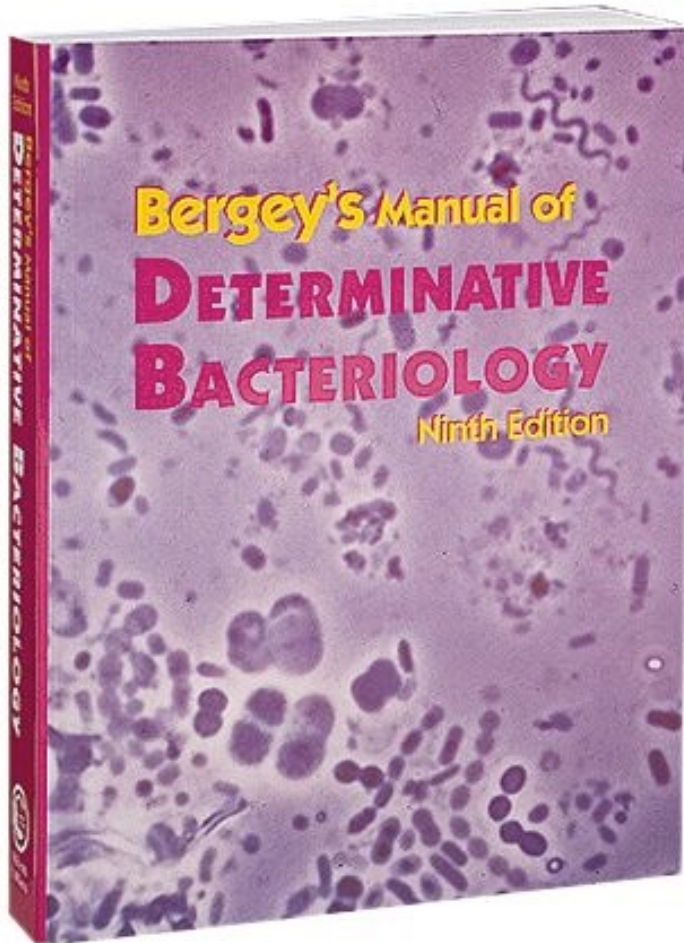
- 第四版から、**Bergey's Manual Trust**が発足され、出版を行う。
- 1984年 細菌の分類学の急速な発展をうけ、Bergey's Manual Trustは内容を一新させ、書名を**Bergey's Manual of Systematic Bacteriology**として、第一巻(1984年)、第二巻(1986年)、第三巻と第四巻(1989年)が発刊

- 第二版は2001年より刊行

この版から、**16S rRNA配列に基づく系統**によって階層的に分類されるようになった

駒形和夫 [細菌分類学とBergey's Manual of Systematic Bacteriology]
Microbiol. Cult. Coll. P.25- 32 (2005)より

Bergey's Manual of Systematic Bacteriology



16S rRNA配列に基づく分類に変更された理由

- 球菌、桿菌、らせん菌といった形態的特徴はしばしば培養条件に左右される。
ex) らせん形であったものが培養していると球形になったり、ストレスによって球状から桿状になる場合がある
- グラム染色性は培養時期によって変化
- 嫌気性、好気性といった生理的特徴も以前は分類の指標として重要であったが、属レベルでもこの指標は分類に反映されない
ex) 同じ属に嫌気性発育種と好気性発育種が混在するものがある。
- 古細菌は細胞壁の構造が真正細菌と異なり、グラム染色性は分類の指標とならない。また、形態も多彩で分類の指標に使えない。

Bergey's Manual と ICSP

- Bergey's ManualはBergey's Manual Trustが発行しているもので、[国際原核生物分類命名委員会](#)(細菌の分類、命名に関する公式の機関、International Committee of Systematics of Prokaryotes, [ICSP](#), 以前はICSB)による出版物ではない
- ICSPの公式な機関誌は、[International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology](#) (IJSEM, 以前はIJSB)
- [Bergey's Manual](#)は細菌分類のバイブル的存在の出版物で、ICSPの専門小委員会の委員も多数執筆に参加しているが、最新の細菌の分類、命名に関する最新の事柄はIJSEMに掲載されている。

駒形和夫 [細菌分類学とBergey's Manual of Systematic Bacteriology]
Microbiol. Cult. Coll. P.25- 32 (2005)より

江崎孝之 「原核生物の系統分類とバクテリアおよびアーキア (1)」
遺伝 Vol 66 No 2 (2012)

16S rRNAによる原核生物の系統分類への批判

- 2000年代 16S rRNAの一致度が**98.5%以上**の菌株の集団を同一種とみなす
(以前のハイブリッド交雑実験に基づく)
- サルモネラ属(*Salmonella*)のチフス菌(*S. typhi*, 腸チフスを起こす)と腸炎サルモネラ(*S. enteritidis*)は、病原菌として区別されるべきだが16S rRNAの配列は**100%**一致していた。
- 大腸菌(*Escherichia coli*)と4種の赤痢菌(*Shigella* spp.)の16S rRNAも**100%**一致
- 16SrRNAは病原菌と非病原菌を区別することができない？

<p>赤痢菌</p> <p>Shigella</p>		<p>感染経路 糞口伝染病の代表的なもので、直接あるいは間接に伝播します。</p> <p>潜伏期間 潜伏期は1～5日、大多数は3日以内です。</p> <p>臨床症状 発熱、腹痛、下痢、ときには嘔吐であり、病変は大腸および直腸の粘膜上皮に局限する急性炎症と潰瘍形成です。</p>
<p>サルモネラ</p> <p>Salmonella</p>		<p>感染経路 ほとんどすべては汚染食品の摂取によって起こります。</p> <p>潜伏期間 通常8～48時間と比較的短い潜伏期で発症します。</p> <p>臨床症状 悪心および嘔吐ではじまり、数時間後に腹痛および下痢が起こります。</p> <p>腹痛は一般には右下腹部あるいはへそ周囲に局限します。</p>
<p>大腸菌</p> <p>腸管出血性大腸菌O157</p> <p>Escherichia coli</p> <p>O157:H7</p>		<p>感染経路 家畜や感染者の糞便に汚染された食品や水の飲食で人に感染します。</p> <p>潜伏期間 潜伏期は2～7日程度で、感染源が特定しにくいのが特徴です。</p> <p>臨床症状 一般的な初期症状は感染後2～7日後に現れるへそから下腹部にかけての激しい腹痛と下痢で、血便になることもあります。</p>
<p>チフス菌</p> <p>Salmonella typhi</p> <p>Salmonella paratyphi</p> <p>A</p>		<p>感染経路 感染者の糞便に汚染された食品や水の飲食で人に感染します。</p> <p>潜伏期間 潜伏期は14日前後と長く、感染源が特定しにくいのが特徴です。</p> <p>臨床症状 39℃以上の高熱を検査・発病後発熱(脈が遅くなる)、バラ疹(バラの花の見える赤い斑)、脾腫(脾臓がはれる)、下痢などの症状を起こします。</p>

ICSP裁定委員会の判断

- 25年の時間をかけてこの問題に取り組む
- サルモネラの2000種を超える種名は菌種(species)を反映しているのではなく、同一菌種の株を区別する血清型につけられた名前として、チフス菌と腸炎サルモネラ菌は同一種とする概念を採択。結果、ほとんどの血清型の名称は*S. enterica*に統一。
- 大腸菌と赤痢菌の命名の課題はまだ解決されていない。

真正細菌

- ・細菌分類学 (形態、グラム染色)
- ・分子分類への移行
 - 16SrRNAの使用と問題点
 - 16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない
 - 水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)
 - MLST解析 上の問題を解決
 - phylogenomics
 - 系統樹から系統ネットワーク
- ・光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- ・グラム陽性菌とグラム陰性菌
- ・ CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

- ・古細菌の分類
- ・三超界説の形成と外群の利用
- ・三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

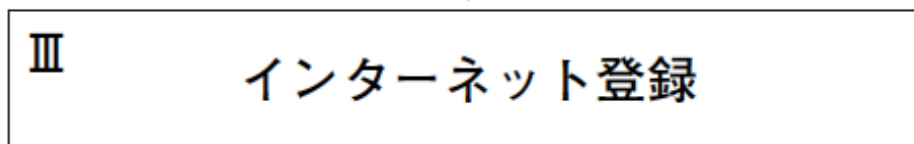
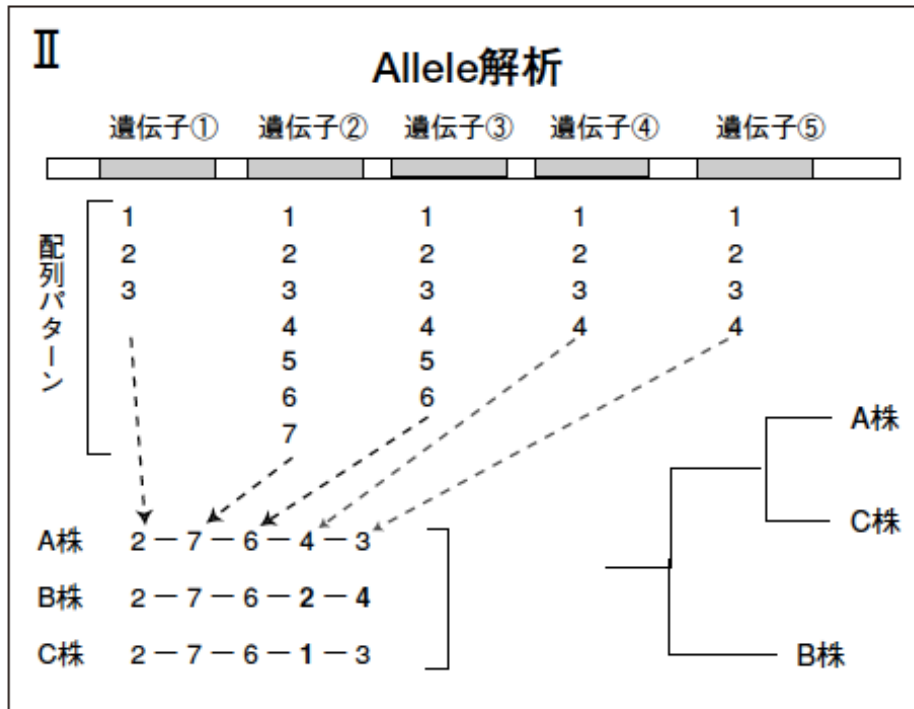
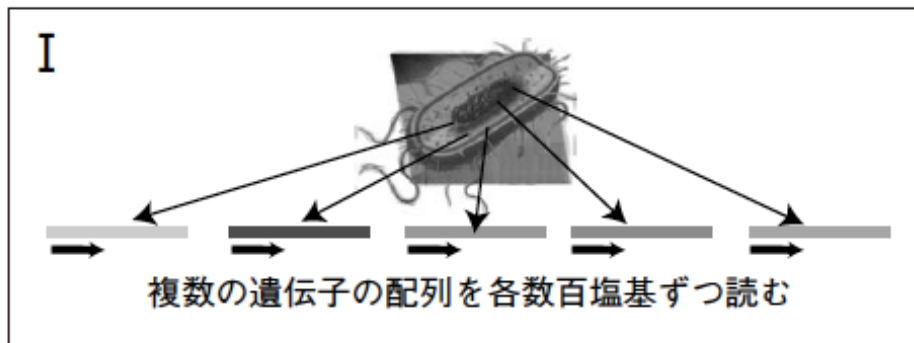
MLST解析

- 16S rRNAでは菌種が区別できないものについて、多種類の遺伝子配列を比較する**MLST(multilocus sequence typing)**解析が利用して種を同定する
- 遺伝子5~10個程度（通常7個以上）について**400bp**程度の配列を決定し、系統樹を構築。
- RNA polymerase、DNA gyrase、heat shock proteinなどの**housekeeping gene**が使用される。

MLST解析

housekeeping geneとは？

多くの組織や細胞中に共通して一定量発現する遺伝子のこと。常に発現され、細胞の維持、増殖に不可欠な遺伝子（「実験医学 online」より）



遺伝子の配列そのものを比べるのではなく、配列パターンの一致でコード化

各原核生物を、コードのセットで記述

コードのセットから系統樹を作成

※ この時、配列が異なる程度は考慮しない。

A株とB株は1塩基の違い、A株とC株は10塩基の違いであっても、A, B, Cは均等に異なるとみなす。

図3 2005～2015年の菌株識別として主流となると予測されるMLST解析の手順

木村凡 「これからの細菌のゲノムタイピングとしてのMLST法」 モダンメディア 52, p209-216 (2006)

何故MLST解析を行うのか？

何故配列の相違度を評価しないのか？

- DNA解析の高速化、低コスト化
- 細菌のゲノム進化に対する認識の変化



細菌集団を **clonal population** ではなく
non-clonal population と捉える。

- **clonal population**

細菌遺伝子の分子進化において、置換、挿入、欠失などの蓄積のみが子孫に伝わっているような細菌集団

- **non-clonal population**

水平伝搬(horizontal gene transfer)による遺伝子の交換が生じた細菌集団

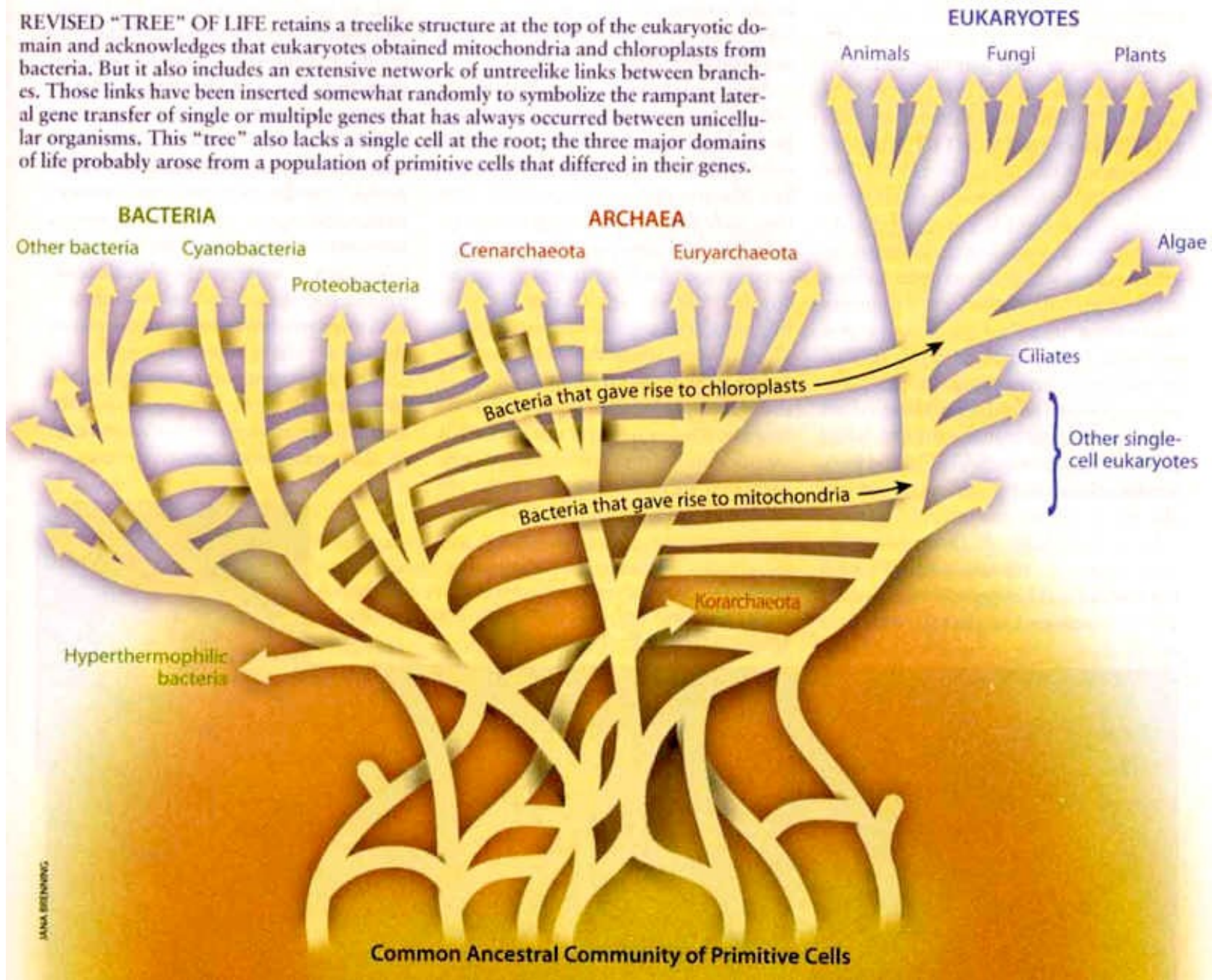
水平遺伝子伝搬

(horizontal gene transfer, lateral gene transfer)

種ごとのDNAが世代から世代へと垂直に伝えられるのに対し、異なる種のDNAが侵入してゲノムに付加されたり、その一部が置き換わったりすることをDNAの水平伝播と呼ぶ。

バクテリアなどのゲノムの全塩基配列を調べると、DNAの水平伝播は、予想されていた以上に頻繁に生じていることがわかってきた。現在我々が見ているバクテリアゲノムは、種々の生物由来のDNAが取り込まれて、モザイク状になっている。

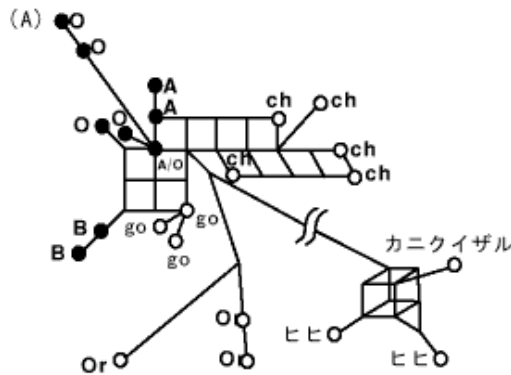
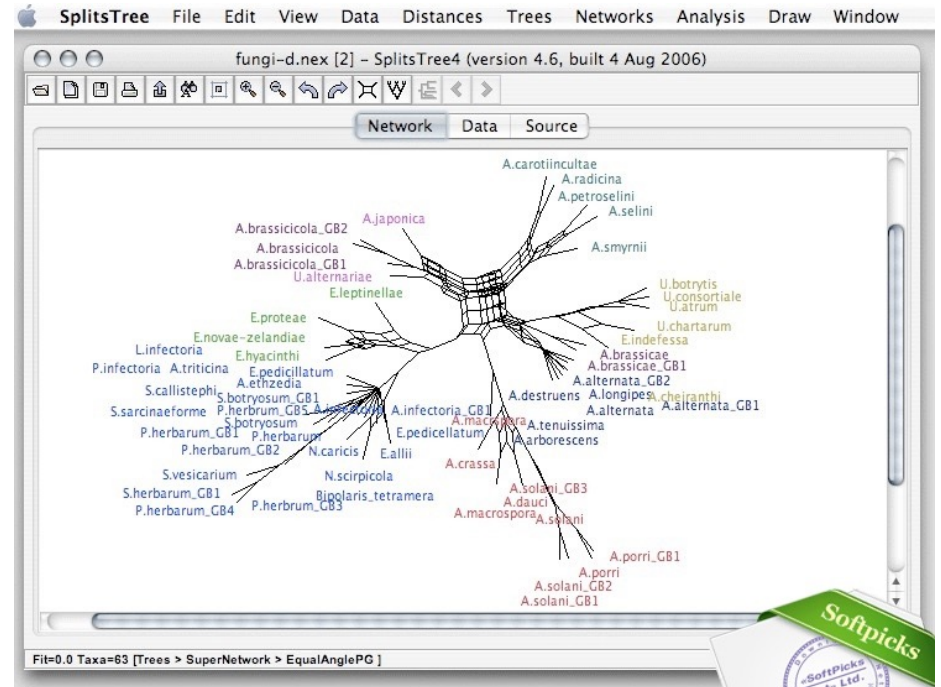
REVISED "TREE" OF LIFE retains a treelike structure at the top of the eukaryotic domain and acknowledges that eukaryotes obtained mitochondria and chloroplasts from bacteria. But it also includes an extensive network of untrelike links between branches. Those links have been inserted somewhat randomly to symbolize the rampant lateral gene transfer of single or multiple genes that has always occurred between unicellular organisms. This "tree" also lacks a single cell at the root; the three major domains of life probably arose from a population of primitive cells that differed in their genes.



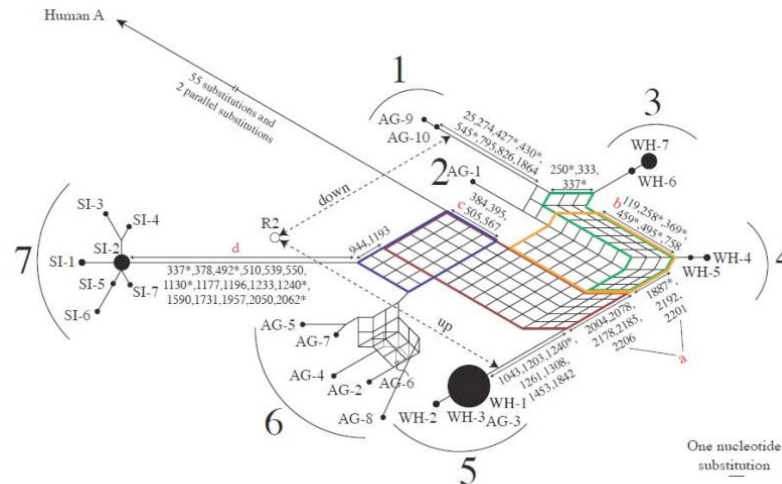
系統樹



系統ネットワーク



(A) 霊長類のABO式血液型遺伝子の系統ネットワーク。
 黒丸はヒト、白丸はヒト以外の遺伝子を表す。
 ch:チンパンジー、go:ゴリラ、or:オランウータン。



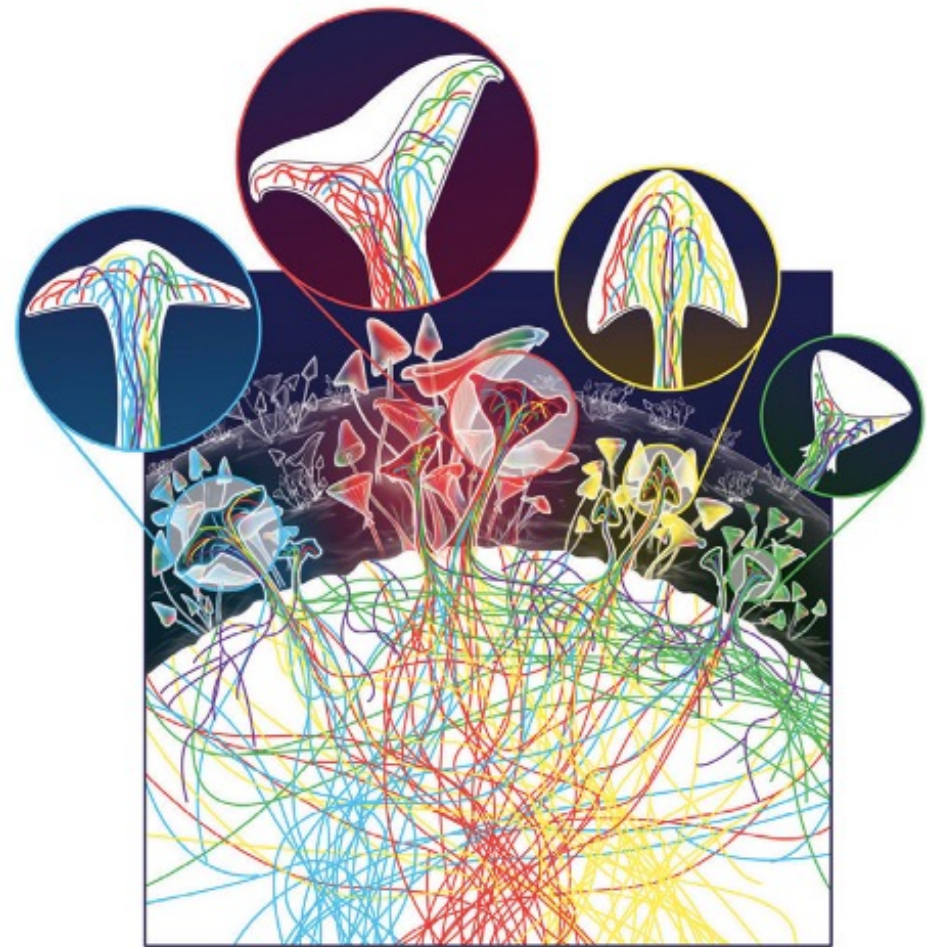
One nucleotide substitution

The post-Darwinist rhizome of life

Raoult D. (2010) *Lancet* 375, 104-105

Rhizome of life

Roots of genes of living species are shown according to current classification of organisms: eukaryotes (red), bacteria (blue), viruses (green), archaea (yellow). In purple are genes without identified origin (ORFans). At the surface, in form of mushrooms, are the current species, containing mixture. Colour of mushroom envelope is determined by origin of core genome of the species.



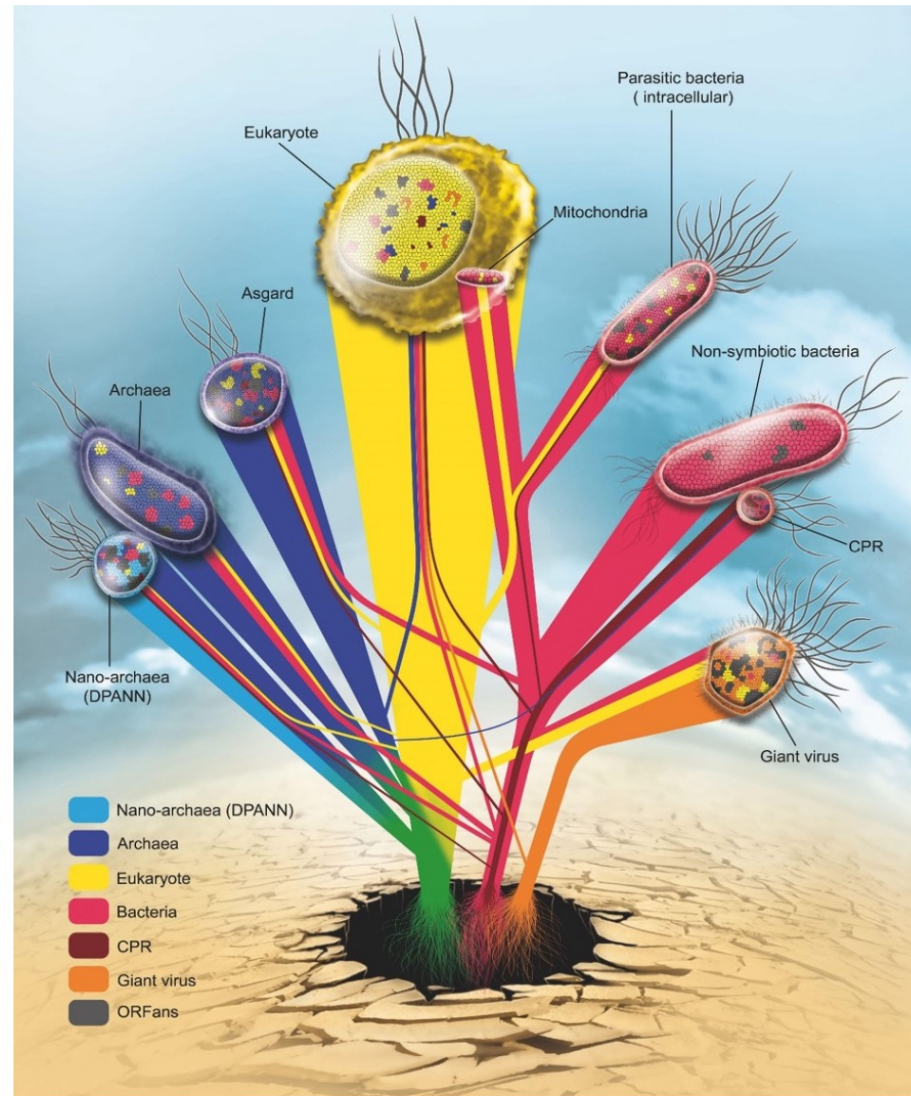
リゾームは、地下茎を意味する**哲学用語**。ツリー（木）構造と対比して語られる。ツリー（木）が、ひとつの根を基礎とし、太い幹に支えられて多くの枝葉を成していく構造をもつものに対して、**リゾーム**は、構造全体の代謝を支える中心をもたず、地中を自在にのび広がって、様々な場所に生成の拠点を形成する。

リゾーム 【(フランス)rhizome】

- 1 根茎。茎でありながら一見根のように見えるものの総称。竹・シダなどに見られる。
- 2 現代思想で、相互に関係のない異質なものが、階層的な上下関係ではなく、横断的な横の関係で結びつくさまを表す概念。

Tree of Lifeのイメージでは、根に**”Last Universal Common Ancestor”**（**最終普遍共通祖先**）、略して**”LUCA”**と呼ばれる全ての生物の共通祖先を想定する。

Tree of Life から Rhizome of Life へ



Rhizome of Life:

Roots of each gene are represented according to the current reclassification of living organisms: Eukarya (yellow), Archaea (blue), Nano archaea (light blue), Bacteria (red), CPR (dark red) Giant virus (orange). In grey are genes without identified origin (ORFans).

Ibrahim *et al.* (2021) Rhizomal Reclassification of Living Organisms. *Int. J. Mol. Sci.* **22**, 5643. Fig.3 より

clonal population

どの遺伝子もオーソロガスな関係にあるので、どれか一つの遺伝子で系統樹を作成しても進化的関係を反映したものが得られる。

nonclonal population

水平遺伝子伝搬がおきた遺伝子を選んでしまうと、進化的関係を反映しない系統樹が得られる。

MLST解析では

- 複数の遺伝子を使用 -----→ 一個の水平伝搬がおきている遺伝子を選んだことによる間違った系統樹を作成する危険を回避
- 配列の差異を用いずに、グループ化すること -----→ 点突然変異による違いも水平伝搬による違いも同程度に扱うことで、水平伝搬が起きた遺伝子が含まれていたとしても、その影響を小さくできる

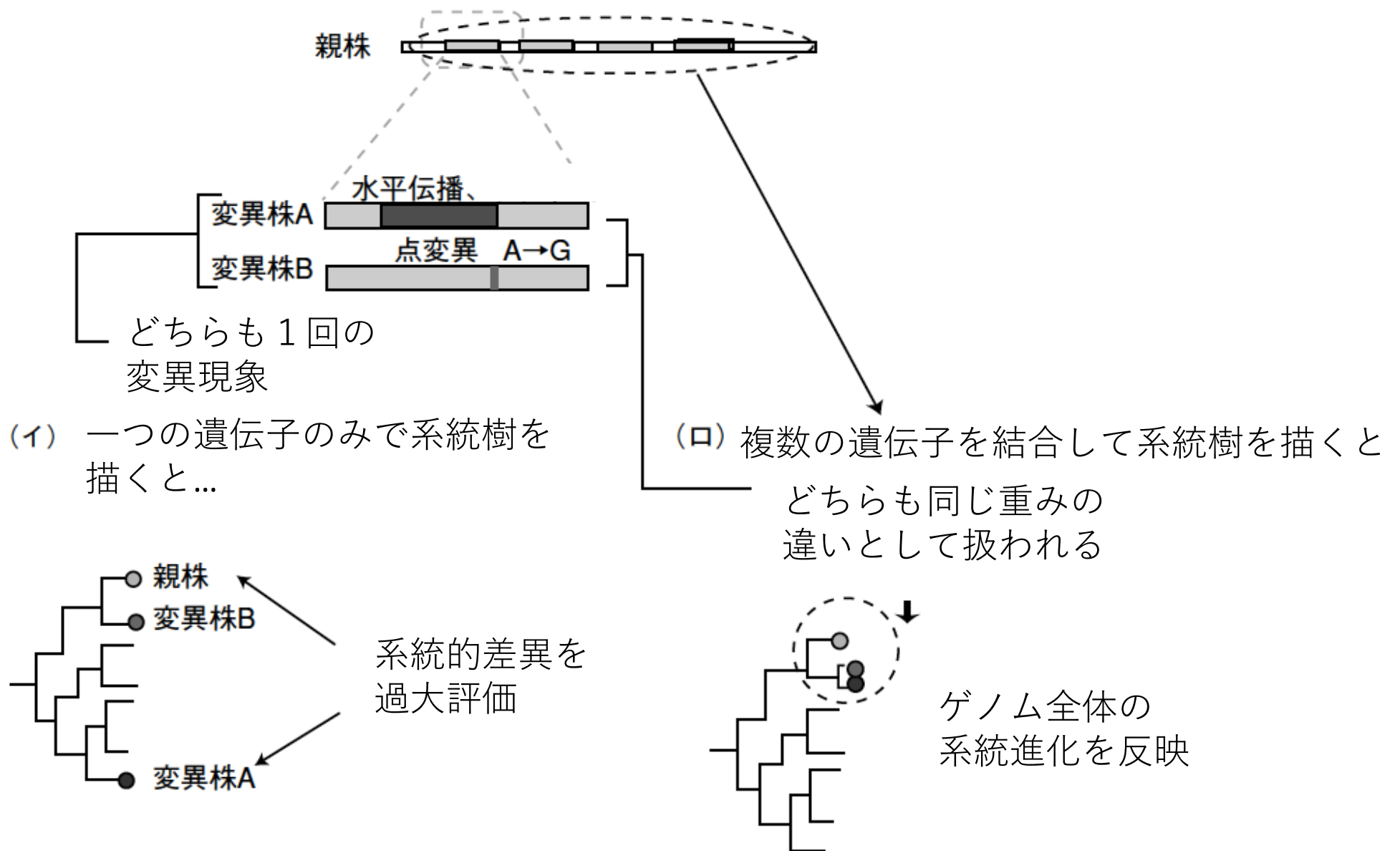


図4 なぜ、multilocus sequence typing解析か？

16SrRNAやMLST解析などの少数の遺伝子にたよるのではなくゲノムの全配列を利用すべきではないか？

- 同一種内の株が全て同じ遺伝子セットを持つわけではない同一菌種内で15～20%の違いがある
- 全ゲノムが利用できるのはまだ1000株程度

(1) 次世代シーケンサの発展により、いずれは全ゲノム配列をもとに種を定義する時代が到来すると期待される。



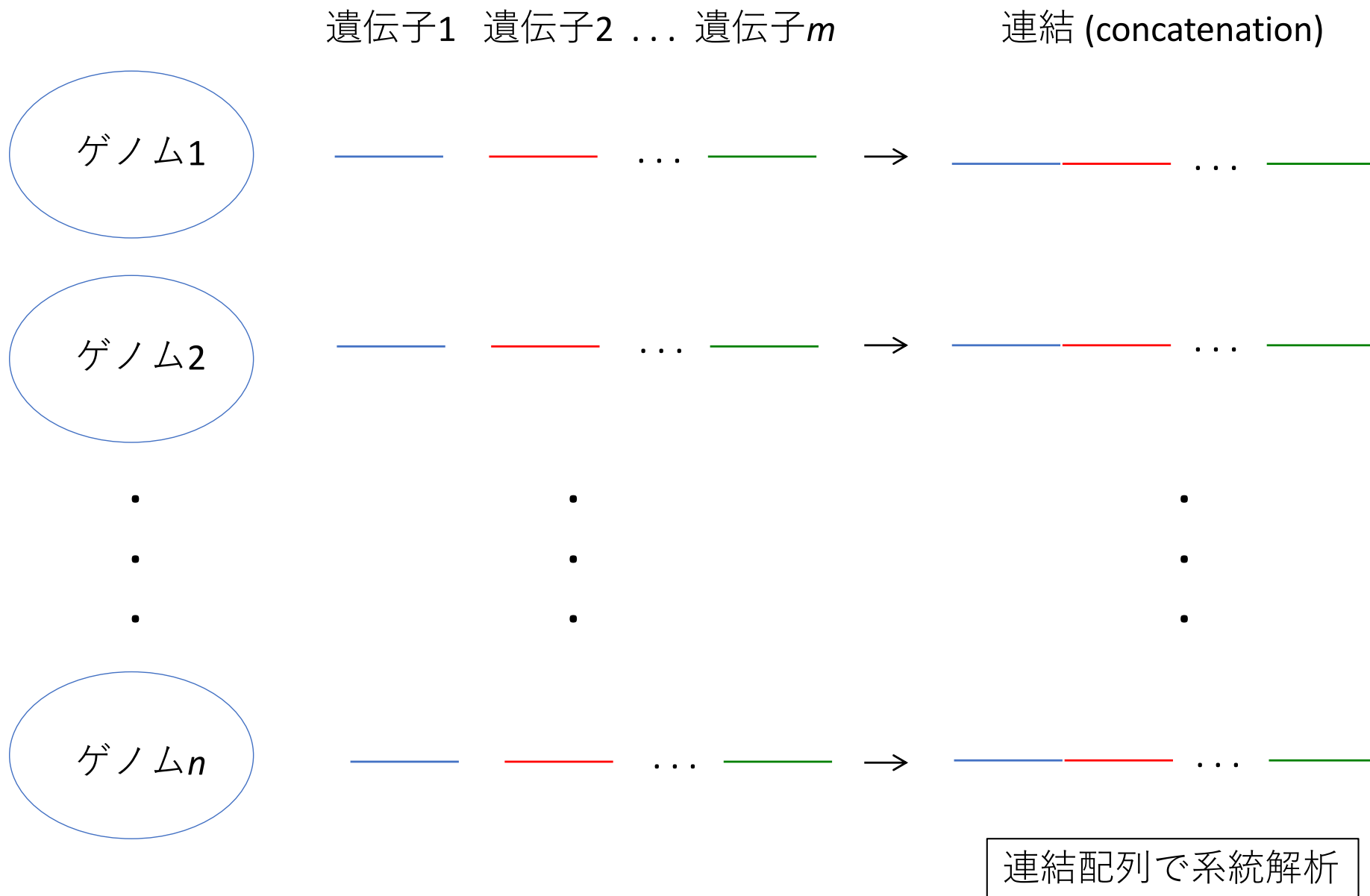
現在、既知のゲノムからオーソロガスな配列を連結した長い配列を利用した分子系統解析が行われるようになってきている:**Phylogenomics**

—————→ 水平遺伝子伝達？

(2) Bergey's Manual of Systematic Bacteriologyでは16S rRNAの配列に基づき、原核生物は約30門に分類されている

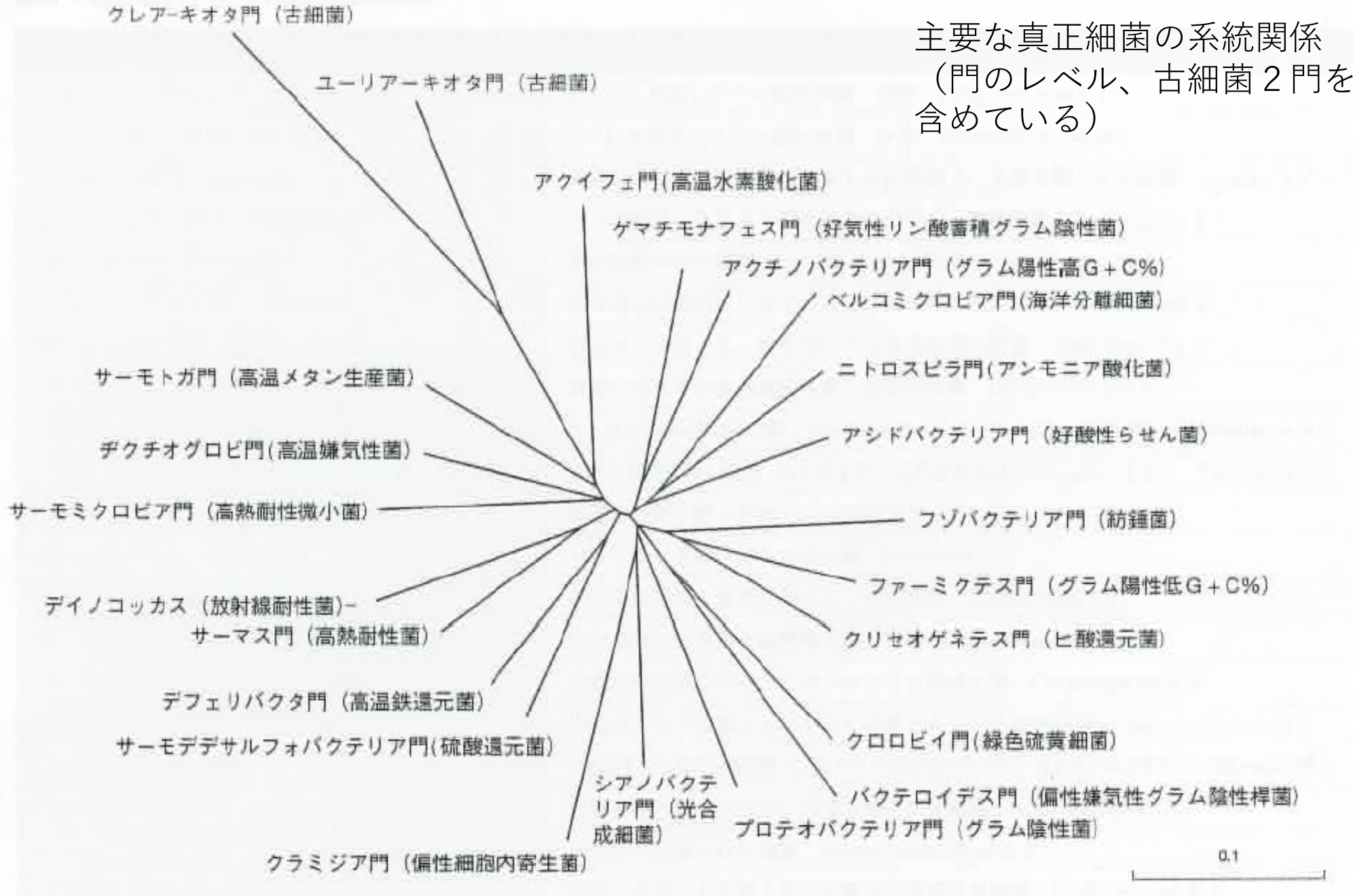


しかし、16S rRNAの違いと属以上の分類(科、目、綱、門)を対応させる明確な基準がある訳ではない



※ 遺伝子ごとの系統解析の結果を統合する方法もある。

主要な真正細菌の系統関係
(門のレベル、古細菌2門を含めている)



門 (phylum)	特 性
アクチノバクテリア門 Actinobacteria	G + C% が高いグラム陽性桿菌・球菌：Streptomyces など
ファーミキューテス門 Firmicutes	G + C% が低いグラム陽性桿菌・球菌：Staphylococcus など
アクイフィケ門 Aquificae	海底火山の噴出口周辺に生息する好熱菌で、水素を酸化する細菌：Aquifex など
バクテロイデス門 Bacteroidetes	ヒトの腸管に生息する偏性嫌気性のグラム陰性桿菌：Bacteroides など
クラミジア門 Chlamydiae	偏性細胞内寄生細菌：Chlamydomphila など
クロロフレクサス門 Chloroflexi	温泉噴出口周辺に生息する高温生息の光合成細菌：Chloroflexus など
デフェリバクタ門 Deferibacteres	石油から分離され、鉄を還元する高温生息の桿菌：Deferibacter など
デイノコッカス-サーマス門 Deinococcus-Thermus	地表に生息する放射線耐性菌と高度好熱菌：Deinococcus など
フゾバクテリア門 Fusobacteria	ヒトなどの哺乳動物の口腔、消化管に生息する嫌気性のグラム陰性桿菌：Fusobacterium など
プロテオバクテリア門 Proteobacteria	グラム陰性球菌・桿菌、光合成を行う紅色硫黄細菌 Chromatium を含む：Escherichia など
サーモマイクロビア門 Thermomicrobia	高温耐性微小菌：Thermomicrobium など
ニトロスピラ門 Nitrospirae	アンモニアを酸化するらせん菌：Nitrospira など
サーモトガ門 Thermotogae	高度高温環境に生息するメタン産生菌群：Thermotoga など
サーモデサルフォバクタ門 Thermodesulfobacteria	高温環境に生息する硫酸還元菌：Thermodesulfobacterium など
クリシオゲネス門 Chrysiogenetes	金鉱山の発掘口排水からみつかったヒ酸還元菌：Chrysiogenes など
シアノバクテリア門 Cyanobacteria	光合成を行う藍藻としてかつて分類されていた藍色細菌：Cyanobacterium など
クロロビウム門 Chlorobi	光合成を行う緑色硫黄細菌で、バクテリオクロロフィル c, d あるいは e をもつ：Chlorobium など
アシドバクテリア門 Acidobacteria	好酸性のミネラルの多い環境で生息する細菌：Acidobacterium など
ベルコマイクロビア門 Verrucomicrobia	海洋から分離された細菌：Verrucomicrobium など
ディクチオグロビス門 Dictyoglomi	高温の温泉から分離された好高温の嫌気性菌細菌：Dictyoglomus など
ゲマチモナス門 Gemmatimonadetes	グラム陰性の好気性菌で、体内にリン酸を蓄積する細菌：Gemmatimonas など

江崎孝之 「原核生物の系統分類とバクテリアおよびアーキア (1)」
 遺伝 Vol 66 No 2 (2012)

真正細菌の代表的分類階級

- 嫌気的光合成細菌とシアノバクテリア
- グラム陽性菌とグラム陰性菌

真正細菌

- ・ 細菌分類学 (形態、グラム染色)
- ・ 分子分類への移行
 - 16SrRNAの使用と問題点
 - 16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない
 - 水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)
 - MLST解析 上の問題を解決
 - phylogenomics
 - 系統樹から系統ネットワーク
- ・ 光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- ・ グラム陽性菌とグラム陰性菌
- ・ CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

- ・ 古細菌の分類
- ・ 三超界説の形成と外群の利用
- ・ 三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

嫌気的光合成細菌とシアノバクテリア

- シアノバクテリア門(Cyanobacteria)

光合成によって酸素を生産

27億年前に出現

- 嫌気的光合成細菌

シアノバクテリアの出現以前に発生した、嫌気的条件下で、酸素を発生しない光合成を行う細菌

嫌気的光合成細菌

初期地球環境

酸素のない還元的環境

嫌気的光合成細菌

硫化水素、硫黄、鉄などの無機還元物質

に満ちた環境で生息

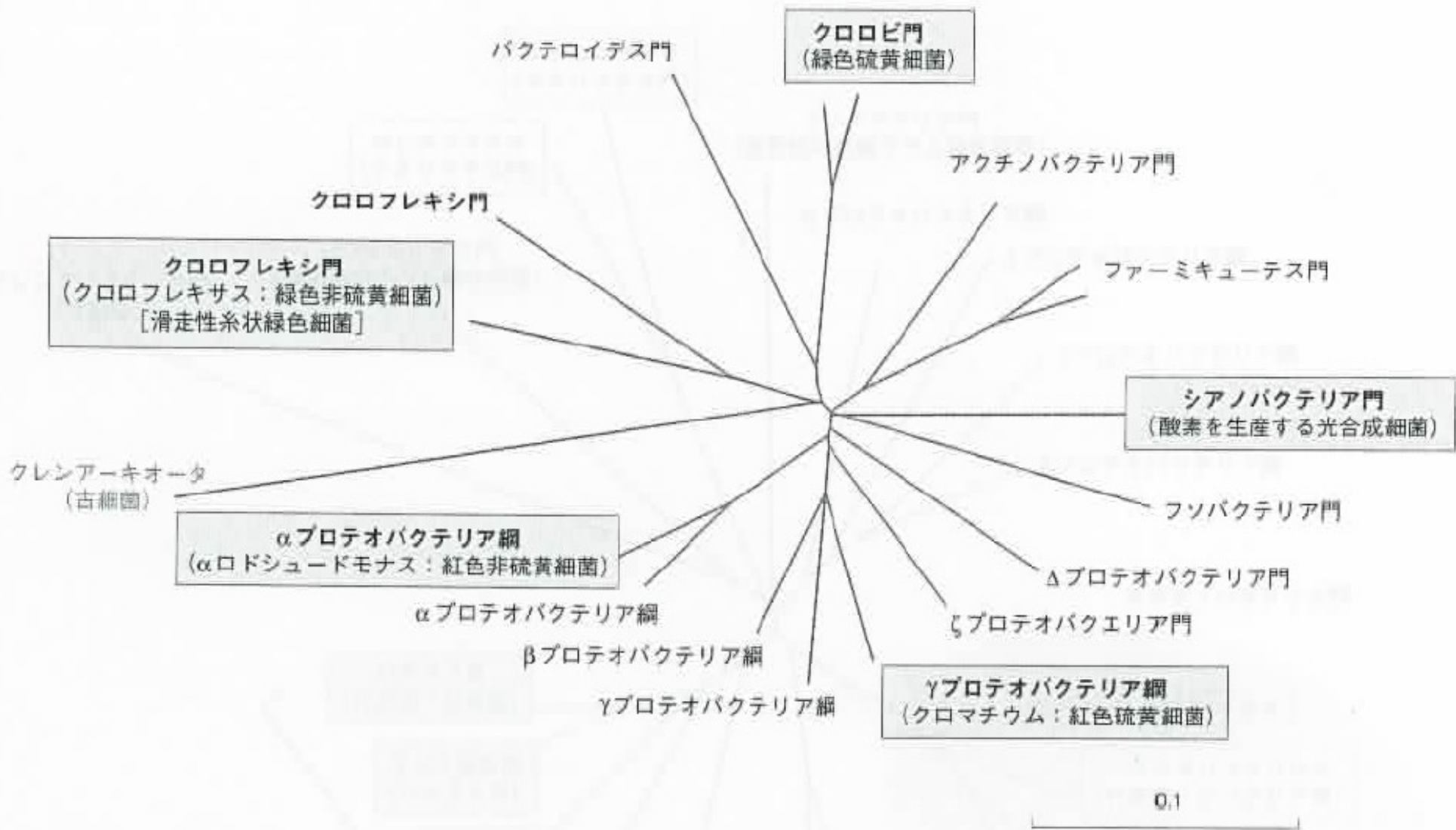
水の代わりに硫化水素を電子供与体として利用して

二酸化炭素を還元

酸素の代わりに硫黄を菌の体内あるいは体外に析出

緑色細菌と紅色細菌が見つかるが、系統的

には異なる門に属している



緑色細菌 (green bacteria)

- クロロフィルc, dあるいはeを含むため緑色ないし褐色に見える。
- 緑色硫黄細菌と緑色非硫黄細菌に分類される。

- 緑色硫黄細菌

クロロビ門(Chlorobi)を形成

光合成独立栄養性であり、炭素源として二酸化炭素、
電子供与体として硫化水素などの硫黄を利用

好氣的条件下では生育できない

緑色細菌 (green bacteria)

- クロロフィルc, dあるいはeを含むため緑色ないし褐色に見える。
- 緑色硫黄細菌と緑色非硫黄細菌に分類される。

- 緑色非硫黄細菌

クロロフレキシ門(Chloroflexi) を形成する

通性嫌気性

有機物を電子供与体として使うが、硫化水素も利用可能

二酸化炭素だけでなく、有機物を炭素源と水素供与体として

利用できる

「滑走性糸状緑色細菌」ともよばれる

45° ~60° のアルカリ温泉に生息

クロロビ門
(緑色硫黄細菌)

バクテロイデス門

アクチノバクテリア門

クロロフレキシ門

ファーミキューテス門

クロロフレキシ門
(緑色非硫黄細菌
滑走性糸状緑色細菌)

シアノバクテリア門
(酸素を生産する光合成細菌)

クレンアーキオータ
(古細菌)

α プロテオバクテリア綱
(α ロドシュードモナス：紅色非硫黄細菌)

フソバクテリア門

α プロテオバクテリア綱

Δ プロテオバクテリア門

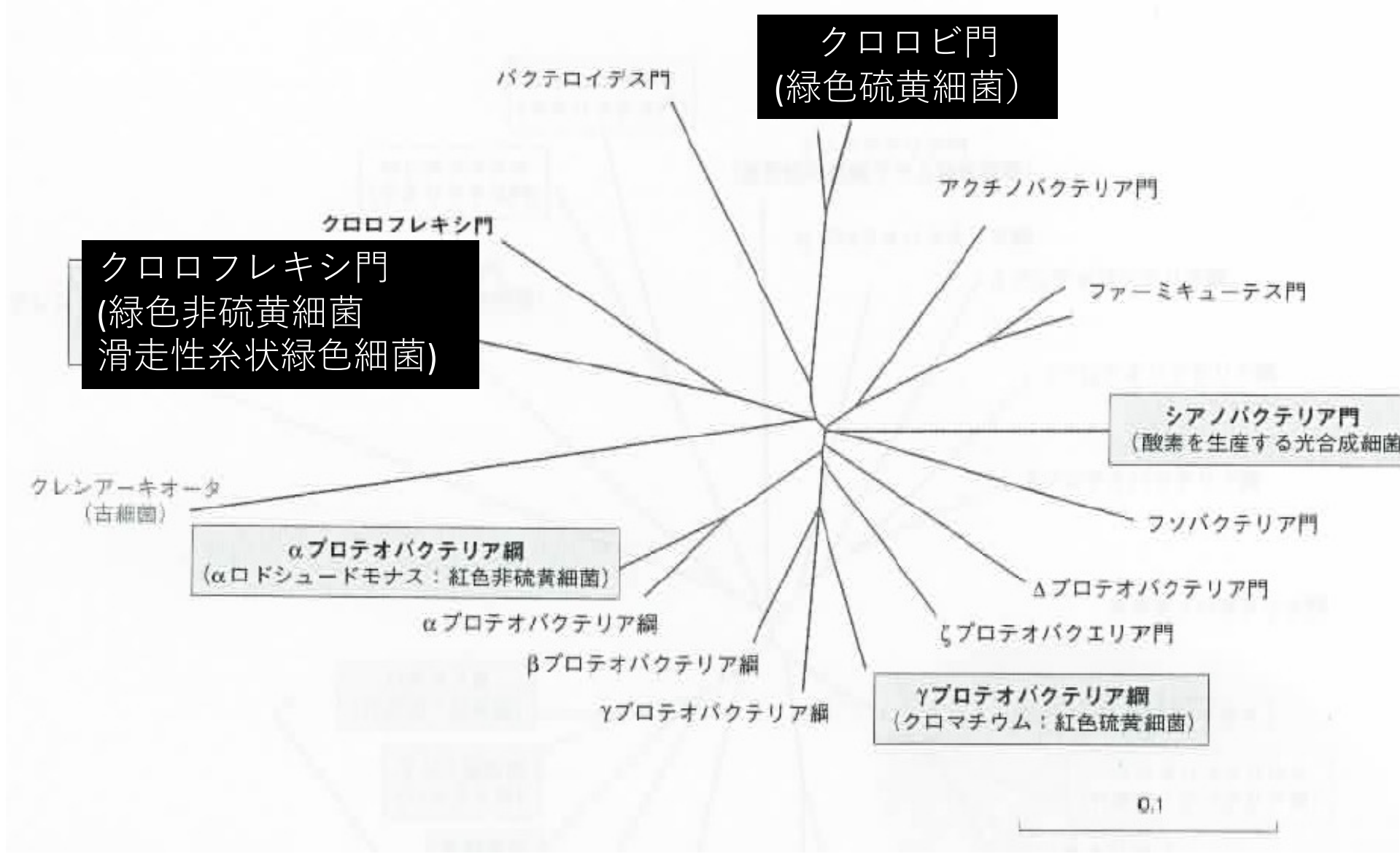
β プロテオバクテリア綱

ζ プロテオバクエリア門

γ プロテオバクテリア綱

γ プロテオバクテリア綱
(クロマチウム：紅色硫黄細菌)

0.1



紅色細菌

- バクテリオクロロフィル **a** または **b** を持つ
- 菌体は赤紫や黄褐色。カロチノイドの色。
- 紅色硫黄細菌と紅色非硫黄細菌に分かれる
- 紅色硫黄細菌
 - 代表的なクロマチウム(**Chromatium**)属は、プロテオバクテリア門のガンマプロテオバクテリア綱に分類
 - 硫黄などの無機物を電子供与体として嫌氣的に光合成を行う光合成独立栄養性
 - 硫黄泉に分布
 - 好氣的条件下では生育できない

紅色細菌

- バクテリオクロロフィル **a** または **b** を持つ
- 菌体は赤紫や黄褐色。カロチノイドの色。
- 紅色硫黄細菌と紅色非硫黄細菌に分かれる
- 紅色非硫黄細菌
 - **ロドシュードモナス属(Rhodopseudomonas)**は、アルファプロ
テオバクテリア綱に分類される。
 - 好氣的条件下で、有機物を炭素源と水素供与体に利用できるように進化した
光合成従属栄養性。
 - 硫化水素は電子供与体として利用できない。
 - 好氣的条件下では光を利用せずに繁殖できる

クロロビ門
(緑色硫黄細菌)

バクテロイデス門

アクチノバクテリア門

クロロフレキシ門

ファーミキューテス門

クロロフレキシ門
(クロロフレキサス：緑色非硫黄細菌)
[滑走性糸状緑色細菌]

シアノバクテリア門
(酸素を生産する光合成細菌)

クレンアーキオータ
(古細菌)

α プロテオバクテリア綱
紅色非硫黄細菌

フソバクテリア門

α プロテオバクテリア綱

Δ プロテオバクテリア門

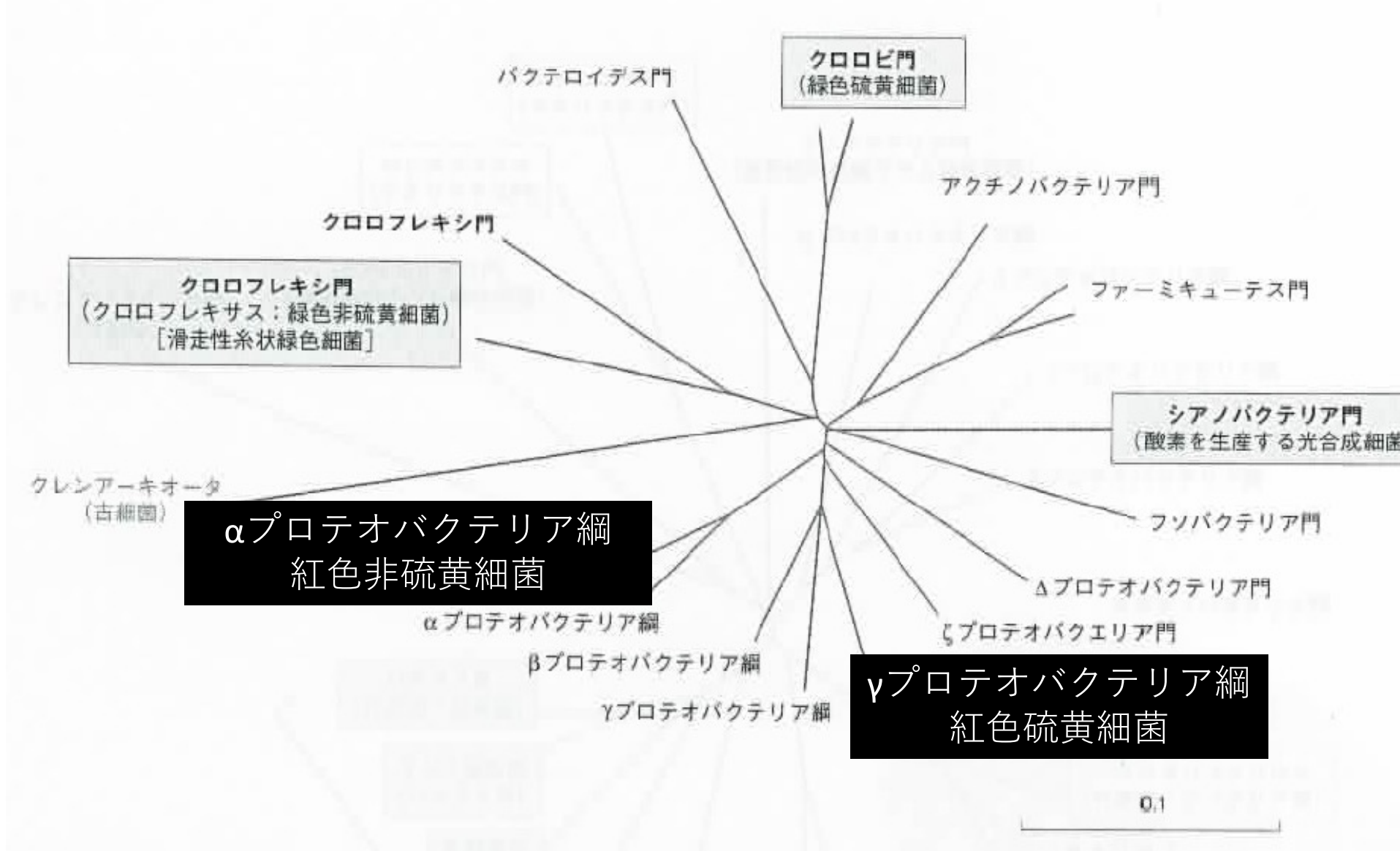
β プロテオバクテリア綱

ζ プロテオバクテリア門

γ プロテオバクテリア綱

γ プロテオバクテリア綱
紅色硫黄細菌

0.1



シアノバクテリアの出現

(1) 光合成によって生成される酸素によって、地球の環境を大きく変化

酸素毒性：酸素から生成される活性酸素は、DNAを損傷し、タンパク質や脂質を酸化してしまう。

それまで嫌気的環境で生きてきた細菌は、酸素の届かない極限環境で現在まで生き延びてきた。また、その中から好気的条件に適応したもの（ex. 緑色非硫黄細菌や紅色非硫黄細菌など）も出現してきた。

シアノバクテリアは、嫌気条件では、硫化水素、水素あるいは有機物を電子源として嫌気的光合成を開始する。

(2) 後に細胞内共生を介して、葉緑体の起源となる。

シアノバクテリアの名前の由来

シアノ (Ciano):ラテン語の青

シアノバクテリアは、クロロフィルa(緑)、フィコシアニン (青)、フィコエリスリン(赤紫)、 β -カロテン (黄色) などの色素をもち、これらを混ぜ合わせると緑青色となり、この色がシアン(cyan)

彼谷邦光 (2001) 「飲料水に忍び寄る有毒シアノバクテリア」 裳華房より

藍藻 (ラン藻) の 藍 (アイ) は、藍色 = くすんだ青色

シアン(cyan)は、寒色の一つで、青緑に近い鮮やかな水色。古代ギリシア語の「暗い青」を意味するcyanosという単語が起源。チアノーゼ(cyanosis)も同じ語源。

アオコってなに？

-ラン藻の大発生についてもっと知るために-



写真1：湖沼に発生したアオコ

1. アオコを正しく見分ける

夏の風の穏やかなよく晴れた日、池や湖沼の水面が緑色の粉をまいたようになることがあります（写真1）。この現象は、「アオコ」と呼ばれ、水中の植物プランクトンが大量に増殖したものです。アオコをつくるのは、植物プランクトンのうち「ラン藻」あるいは「シアノバクテリア」と呼ばれる一群です^{注1}）。

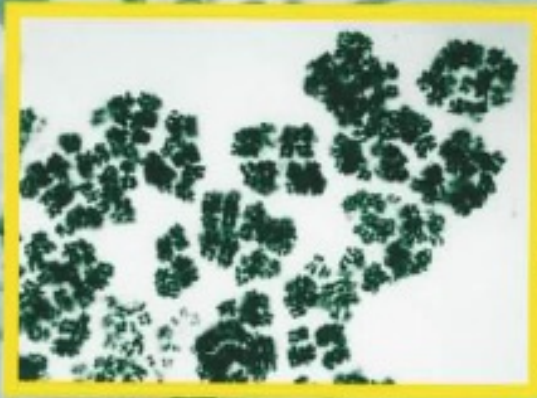
これらの現象とアオコは、専門家でも見間違える場合があります。そこで、この小冊子のはじめにアオコを正しく区別するポイントについて説明します。

まず、その緑色の粉がどこで発生しているのかを見てください。アオコが田んぼで発生することは、ほとんどありません。この理由は明らかではありませんが、ラン藻が増殖するには浅すぎるの

飲料水に忍びよる

有毒シアノバクテリア

彼谷邦光 著



裳華房

シアノバクテリアは、様々な毒素を作り、それらを総称してシアノトキシンとよぶ

東プロシア ケーニッヒスベルグ
Haff(ハッフ) 病
(突発性ミオグロビン尿症)
オーストラリア バーム島の奇病
(突発性肝炎)
上海 肝臓がん多発
カナダ サスカッチワン
家畜や人の中毒

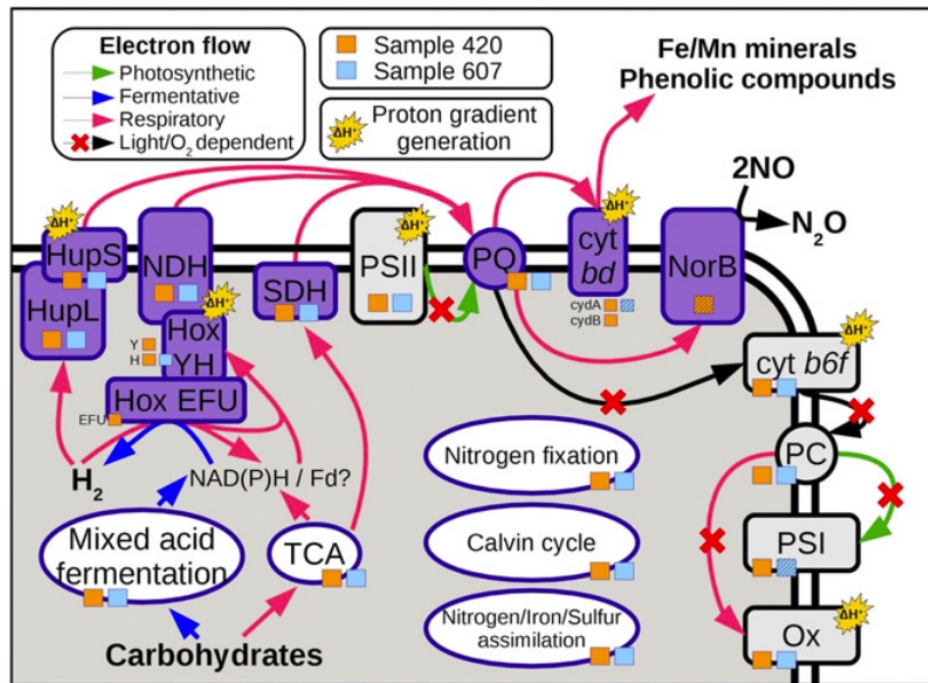
動物ばかりでなく、植物にも被害ミクロシスチン（プロテインホスファターゼ阻害活性）を持つ水のジャガイモ畑への散布によるジャガイモの枯死（イギリス）



Viable cyanobacteria in the deep continental subsurface

Fernando Puente-Sánchez^{a,1,2}, Alejandro Arce-Rodríguez^{b,c,3}, Monike Oggerin^{d,4}, Miriam García-Villadangos^a, Mercedes Moreno-Paz^a, Yolanda Blanco^a, Nuria Rodríguez^d, Laurence Bird^{e,5}, Sara A. Lincoln^e, Fernando Tornos^f, Olga Prieto-Ballesteros^d, Katherine H. Freeman^e, Dietmar H. Pieper^c, Kenneth N. Timmis^b, Ricardo Amils^{d,g}, and Víctor Parro^a

NAS



スペインの廃鉱をボーリング 613mの深さ
日光は届かない (=光合成できない)

シアノバクテリアをはじめとする多くの
細菌が存在

- ・シアノバクテリアは、水素を電子の供与体として利用し、エネルギーを得るための酵素を持っている可能性
- ・シアノバクテリアが存在するところの水素濃度は低い

地下深くに生存するシアノバクテリアは、水素からエネルギーを作り出し、
地下圏の一次生産者としてはたらいっているのではないか？

天狗の麦飯

<http://w1.avis.ne.jp/~murata/tengunomugimeshi1.html> より抜粋



天狗の麦飯の拡大写真です。
接写レンズ使用。

天狗の麦飯は塊ですが崩れやすく、
すぐ小さな粒になります。この写真では
色があまりよく出てはいません。

天狗の麦飯（テングノムギメシ）は、日本の富士火山帯、および、その周囲にのみ見られる。小諸市の味噌塚山（産地として天然記念物に指定）や飯縄山を含め、いくつかのところに自生。南北朝時代(約650年前)には知られていた。江戸時代の天保14年(1843年)発行の善光寺道名所図会などに、飯縄山の天狗の麦飯の記載あり。また、幸田露伴の「魔法修行者」にも記述あり。天狗の麦飯は、昔、飯砂とか味噌土とも呼ばれ、飯縄山は飯砂が取れる山、飯砂山が語源。昔修験道者が食べたといわれる。

天狗の麦飯の正体は**藍藻類**

葉緑素は無く、そのため緑色ではなく薄い褐色をしている。このため、光合成とは違う化学反応で炭酸ガスを同化していると考えられている。天狗の麦飯の自生地では安山岩が多く、この安山岩の酸化分解によるエネルギーを利用している可能性。（この記述に対するオリジナル文献は不明）

地表に近いほど新しく下に行くほど古くなり、この古い部分にはいろいろな細菌やバクテリアが混在。絶滅の危険性大。

イシクラゲ

<https://matome.naver.jp/odai/2148174041428364401>

および <https://modia.chitose-bio.com/articles/37/>より抜粋



イシクラゲ（学名：*Nostoc commune*）は、ネンジュモ属に属する陸棲藍藻の一種で、食用にされることもある

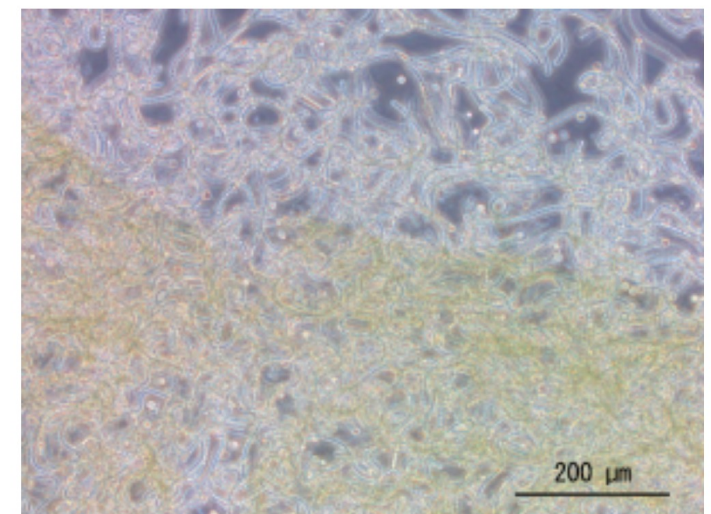
このイシクラゲを顕微鏡で見ると、球状の細胞が数珠状に繋がっている細胞群で構成。この一本一本の細胞群をトリコームと呼ぶ。

イシクラゲは、細くて長いトリコームがたくさん積み重なってバイオマット

状になっている。イシクラゲは細胞外多糖を大量に細胞外に分泌していて、その細胞外多糖が糊の役目となり、トリコーム一本一本がお互いに付着して大きな塊になっている。

藻ガール尾張のわくわく藻探し-道端で発見！つかめる微細藻類「イシクラゲ」-

© 2017年10月20日 □ コラム ◆ タンパク質危機, タンパク質, 色素, 微細藻類 🍄 尾張 智美 Ph.D.



イシクラゲの顕微鏡写真(筆者撮影)

スイゼンジノリ（水前寺海苔）

九州の一部に自生する食用の淡水産藍藻類。
（海苔に色々あることは植物のところで説明）
高級な日本料理の食材として利用されている。

創業寛政五年（一七九三年） 秋月藩献上御用品



合資会社
川茸元祖 遠藤金川堂

トップページ
Top Page

商品紹介
Commodity Info

店舗紹介
Store Info

会社の歴史
History

アクセス
Access

通販
Shop

商品紹介 commodity Info

川茸



朝倉市の黄金川でしか収穫されない高級天然淡水ノリです。学名はスイゼンジノリと呼ばれ、昔から高級珍味とされてきました。良質の炭水化物、蛋白質、ミネラルを含む貴重な自然食品です。
清泉流が育んだ翠色をお楽しみください。

お料理方法

よく水洗いし、一度さっと熱湯にくぐらせた後、三杯酢などでお召し上がりください。山芋、レモンなどを添えれば格別です。お刺身の取り合わせやお吸い物、スープ、蒸し物などにも彩りよく合います。

商品紹介



アクセス



壽泉苔



川茸を昔ながらの製法で乾燥させたノリです。
秋月藩からおめでたい商品名を頂きました。いまでも季節の節目、精進料理、冠婚葬祭の席に使用されています。

また、この壽泉苔は鉄分を豊富に含んでおります。
お好みの形に切っていただいて、一時間ほど水に漬けます。厚さが3mmから5mmくらいに戻りますので、椀物に添えたり佃煮にどうぞ。独特の雅な舌触りをお楽しみいただけます。

ご家庭～料亭・プロの料理人も使用する逸品です。
※保存料・着色料など添加物は一切使用しておりません。

黄金川



こんやくに川茸をちらし、とろっとしたなめらかな食感のおさしみこんやくです。
薄くスライスして「川茸のうま酢」や酢味噌などでお召し上がりください。

<https://www.kawatake-endo.com/commodity.htm> より

光合成細菌以外の細菌の酸素への対応

酸素の存在下で生存できるように適応したものと

酸素の届かない環境に生活圏をもとめたもの

- 酸素の存在下で生存できるように適応

偏性好気性菌(**obligate aerobe, strict aerobe**)

好气的環境でのみ生育

通性嫌気性菌(**facultative anaerobe**)

酸素の有無に関わらず生育

人類の生息する環境で見つかる真正細菌の多くは、**アクチノバクテリア (Actinobacteria)**、**ファーミキューテス (Firmicutes)**、**プロテオバクテリア (Proteobacteria)**で占められるが、これらは偏性好気性か通性嫌気性であり、活性酸素を回避して生き延びる戦略を身につけたものである。

クロロビ門
(緑色硫黄細菌)

アクチノバクテリア門

ファーミキューテス門

シアノバクテリア門
(酸素を生産する光合成細菌)

フソバクテリア門

Δプロテオバクテリア門

ϋプロテオバクテリア門

γプロテオバクテリア綱
(クロマチウム：紅色硫黄細菌)

γプロテオバクテリア綱

βプロテオバクテリア綱

αプロテオバクテリア綱

αプロテオバクテリア綱
(αロトシュードモナス：紅色非硫黄細菌)

クレンアーキオータ
(古細菌)

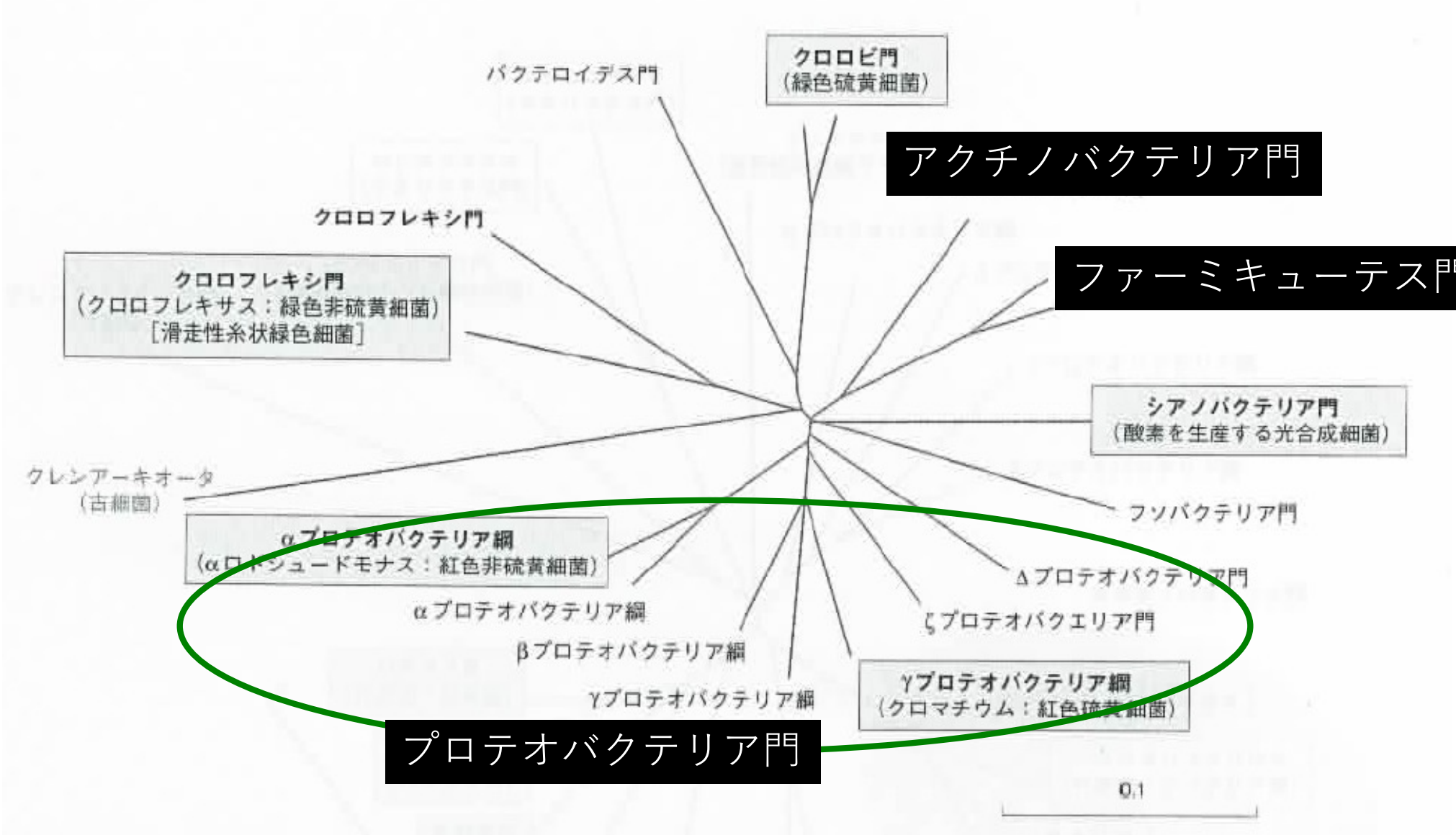
クロロフレキシ門

クロロフレキシ門
(クロロフレキサス：緑色非硫黄細菌)
[滑走性糸状緑色細菌]

バクテロイデス門

プロテオバクテリア門

0.1



光合成細菌以外の細菌の酸素への対応

酸素の存在下で生存できるように適応したものと
酸素の届かない環境に生活圏をもとめる

- 酸素の届かない環境に生活圏をもとめる

偏性嫌気性菌 (**obligate anaerobe, strict anaerobe**)

人の腸内細菌や酸素の届かない土壌、深海、湖底などで生息

※ 16S rRNAによる系統解析では、嫌気性菌と好気性菌が同じ分類群を形成している場合がある。ゲノム解析から、いったん好气的環境に適応した細菌が、特殊な嫌气的な環境に適応し、活性酸素から逃れるための酵素などの遺伝子を失ったと考えられている。

真正細菌

- ・ 細菌分類学 (形態、グラム染色)
- ・ 分子分類への移行
 - 16SrRNAの使用と問題点
 - 16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない
 - 水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)
 - MLST解析 上の問題を解決
 - phylogenomics
 - 系統樹から系統ネットワーク
- ・ 光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- ・ グラム陽性菌とグラム陰性菌
- ・ CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

- ・ 古細菌の分類
- ・ 三超界説の形成と外群の利用
- ・ 三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

グラム陽性菌

- アクチノバクテリア門とファーミキューテス門に大別
- ファーミキューテス門

G+C含量が低い

クロストリジウム属 (*Clostridium*) ガス壊疽菌、破傷風菌

バシラス属 (*Bacillus*) 納豆菌、炭疽菌

MRSA(メチシリン耐性黄色ブドウ球菌)

ラクトバシラス属 (*Lactobacillus*) 乳酸菌の一種、腸内細菌、

ヨーグルト製造に用いられる

ミュータンス菌(虫歯菌)

※ MRSA 院内感染の中でも抗生物質が効かないので特に危険

グラム陽性菌

- アクチノバクテリア門とファーミキューテス門に大別

- アクチノバクテリア門

G + C含量が55%以上

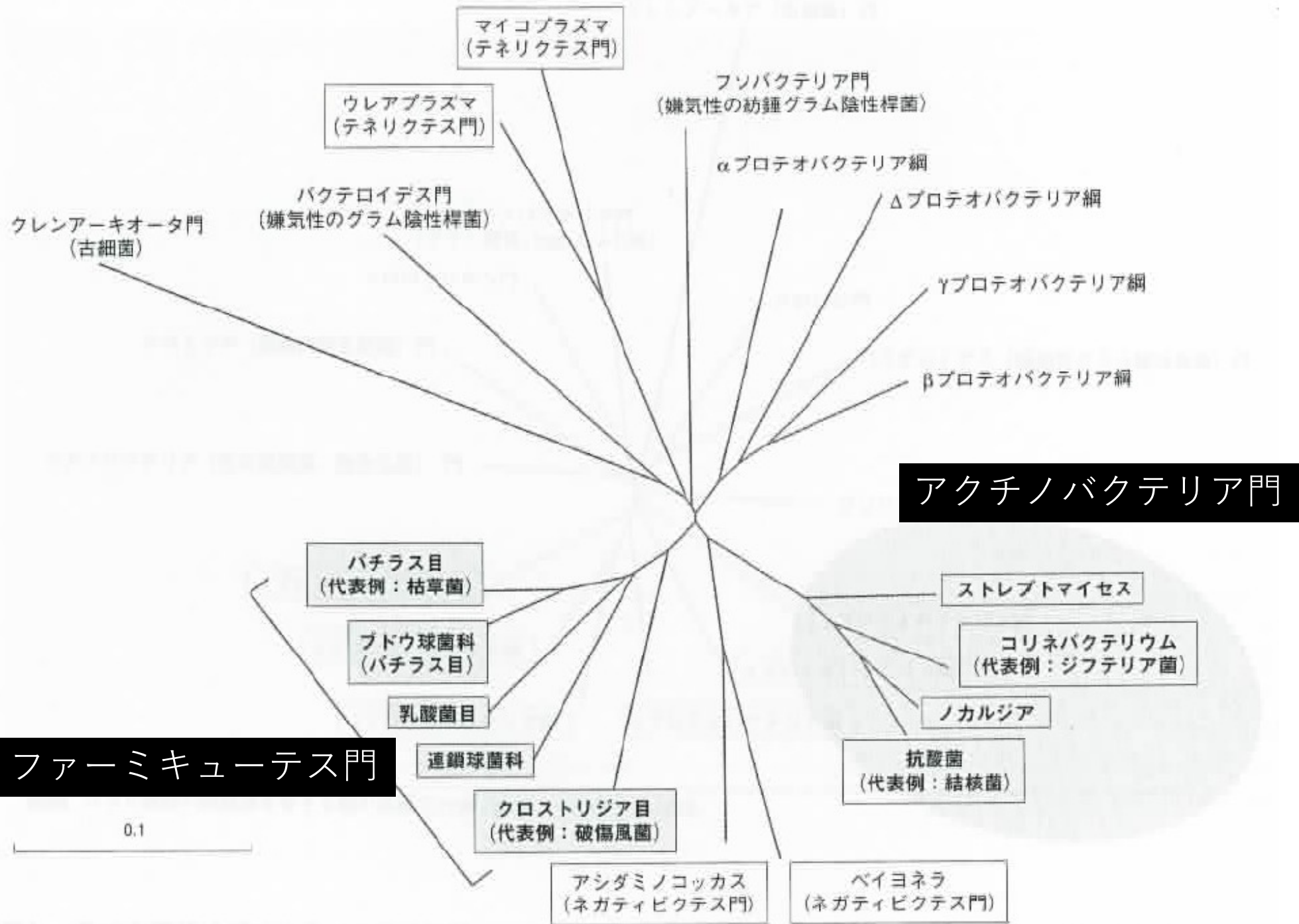
アクチノマイセス属(*Actinomycetes*)

ストレプトマイセス属(*Streptomyces*)

マイコバクテリウム属(*Mycobacterium*) 結核菌、癩菌

以前は放線菌とよばれていた。
抗生物質を生産する。特にストレプトマイセス属 (eg. ストレプトマイシン)





グラム陰性菌

- ほとんどはプロテオバクテリア門だが、嫌気性のフソバクテリウム門、バクテロイデス門など多くの系統に分かれている
- プロテオバクテリア門は、アルファ(α)、ベータ(β)、ガンマ(γ)、デルタ(Δ)、イプシロン(ϵ)、ゼータ(ζ)のプロテオバクテリオ綱に分類される。
- プロテオバクテリア門の菌種の多くは好気性か、通性嫌気性で従属栄養だが例外も多い。紅色細菌は、この門の中で系統を超えて分布している。

クレンアーキア (古細菌) 門

アクチノバクテリア門
(グラム陽性, high G + C%)

クロロフレキシ門

クロロビ門

クラミジア (細胞内寄生細菌) 門

バクテロイデス門
(嫌気性グラム陰性桿菌)

シアノバクテリア (光合成細菌, 酸素生産) 門

フソバクテリア門
(嫌気性紡錘グラム陰性桿菌)

α α プロテオバクテリア綱

β β プロテオバクテリア綱

γ γ プロテオバクテリア綱

プロテオバクテリア門

ϵ ϵ プロテオバクテリア綱

Δ Δ プロテオバクテリア綱

ζ ζ プロテオバクテリア綱

0.1

プロテオバクテリオ門

- **αプロテオバクテリア綱**

リゾビウム(Rhizobium)目 根粒菌としてマメ科植物の窒素固定に関与
リケッチア (Rickettsia) 節足動物を媒介としてヒトに発疹チフスをはじめとする各種リケッチア症を引き起こす。

細胞外では増殖できない偏性細胞内寄生体 (ツツガムシ病)

細胞内共生によってミトコンドリアの起源となった

- **βプロテオバクテリア綱**

ニトロソモナス：亜硝酸菌の一種。アンモニアを酸化して亜硝酸を生成し、植物の窒素固定に重要な役割を演じる

ナイセリア科(Neisseriaceae)：淋菌、髄膜炎菌

プロテオバクテリオ門

• γ プロテオバクテリア綱

腸内細菌科(Enterobacteriaceae)：大腸菌 (*Escherichia coli*)、
サルモネラ菌、チフス菌、ペスト菌(*Yersinia pestis*)

ビブリオ科(Vibrionaceae):人食いバクテリア (*Vibrio vulnificus*)、
コレラ菌

シュードモナス科(Pseudomonadaceae):緑膿菌

好圧菌:深海に生息し、高い圧力がかかっている方が増殖しやすい

Bacterial strain	Properties	Source	Species
Extremely piezophilic bacteria¹			
DB21MT-2	Optimal growth at 70 MPa, 10 ° C No growth at less than 50 MPa	Mariana Trench, at 10,898 m depth	<i>Shewanella benthica</i>
DB21MT-5	Optimal growth at 80 MPa, 10 ° C No growth at less than 50 MPa	Mariana Trench, at 10,898 m dept	<i>Moritella yayanosii</i> *
Piezophilic bacteria²			
DB5501	Optimal growth at 50 MPa, 10 ° C	Suruga Bay, at 2,485 m depth	<i>Shewanella benthic</i>
DB6101	Optimal growth at 50 MPa, 10 ° C	Ryukyu Trench, at 5,110 m depth	<i>Shewanella benthic</i>
DB6705	Optimal growth at 50 MPa, 10 ° C No growth at 0.1 MPa	Japan Trench, at 6,356 m depth	<i>Shewanella benthica</i>
DB6906	Optimal growth at 50 MPa, 10 ° C No growth at 0.1 MPa	Japan Trench, at 6,269 m depth	<i>Shewanella benthica</i>
DB172F	Optimal growth at 70 MPa, 10 ° C No growth at 0.1 MPa	Izu-Bonin Trench, at 6,499 m depth	<i>Shewanella benthica</i>
DB172R	Optimal growth at 60 MPa, 10 ° C No growth at 0.1 MPa	Izu-Bonin Trench, at 6,499 m depth	<i>Shewanella benthica</i>
Moderately piezophilic bacteria³			
DSS12	Optimal growth at 30 MPa, 8 ° C	Ryukyu Trench, at 5,110 m depth	<i>Shewanella violacea</i> *
DSJ4	Optimal growth at 10 MPa, 10 ° C	Ryukyu Trench, at 5,110 m depth	<i>Photobacterium profundum</i> *
DSK1	Optimal growth at 0.1 MPa, 10 ° C	Japan Trench, at 6,356 m depth	<i>Moritella japonica</i> *

¹, Extremely piezophilic bacteria: 50MPa以下で生育できず、100MPaでも良好に生育できる絶対好圧性細菌. ², Piezophilic bacteria: 生育至適圧力が³40MPa以上で大気圧ではほとんど生育できない好圧性細菌. ³, Moderately piezophilic bacteria: 生育至適圧力が³40MPa, 以下にあり、大気圧下でも良好に生育できる好圧性細菌. *, 当研究室において分離された新種の好圧性細菌.

加藤千明、高井研 (2000) 「深海極限世界の微生物 – 好圧菌・超好熱菌から海底下地殻内微生物へ -」
宇宙生物科学 **14**, 341-352



モリテラ・ヤヤノシアイ

Moritella yayanosii

1996年2月に大深度船長調査ROV「かいこう」によるマリアナ海溝チャレンジャー海淵（深度11,000 m）への潜航調査が行われました。このときに得られた底泥サンプルから、500気圧以下の圧力では全く生育できない、超絶対好圧菌「モリテラ・ヤヤノシアイ DB21MT-5株」が分離されました。写真は本菌の電子顕微鏡写真です。バーの長さは1 μmを示しています。

[写真提供＝海洋研究開発機構（JAMSTEC）]

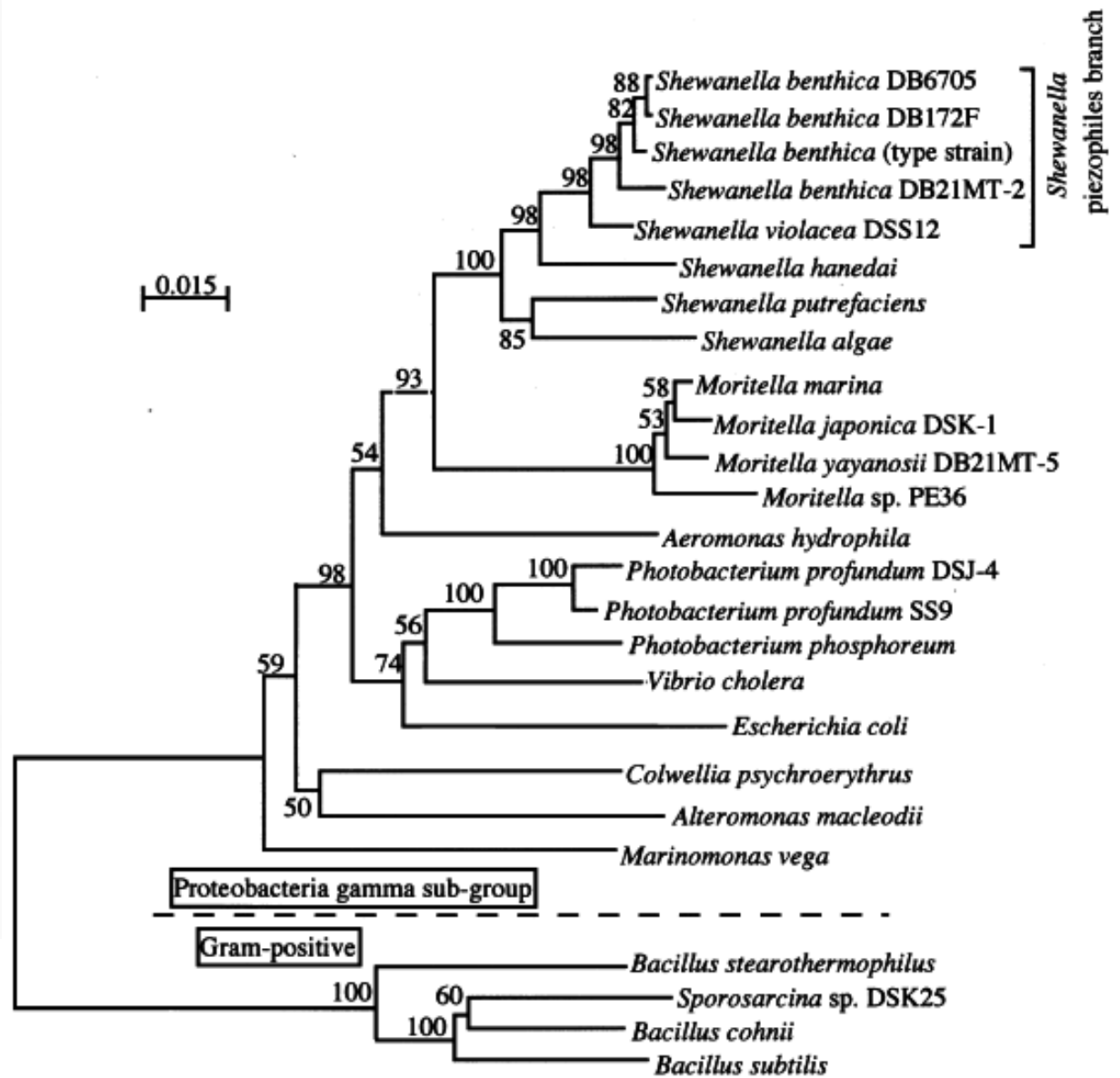


図1 分離された好圧性微生物を含む各微生物の、16S rDNAの塩基配列を基に近隣結合法により作成された進化系。Shewanella属の好圧菌は、属の中で、sub-branchを形成している（Shewanella piezophilic branch）。

プロテオバクテリオ門

- **Δプロテオバクテリア綱**

硫黄還元細菌と硫酸還元細菌の大部分、子実体を作る粘液細菌など

- **εプロテオバクテリア綱**

ピロリ菌 (*Helicobacter pylori*)

- **ζプロテオバクテリア綱**

深海に生息する鉄酸化細菌(*Mariprofundus ferrooxydans*)のみが知られている。

その他のグラム陰性菌

- シアノバクテリア

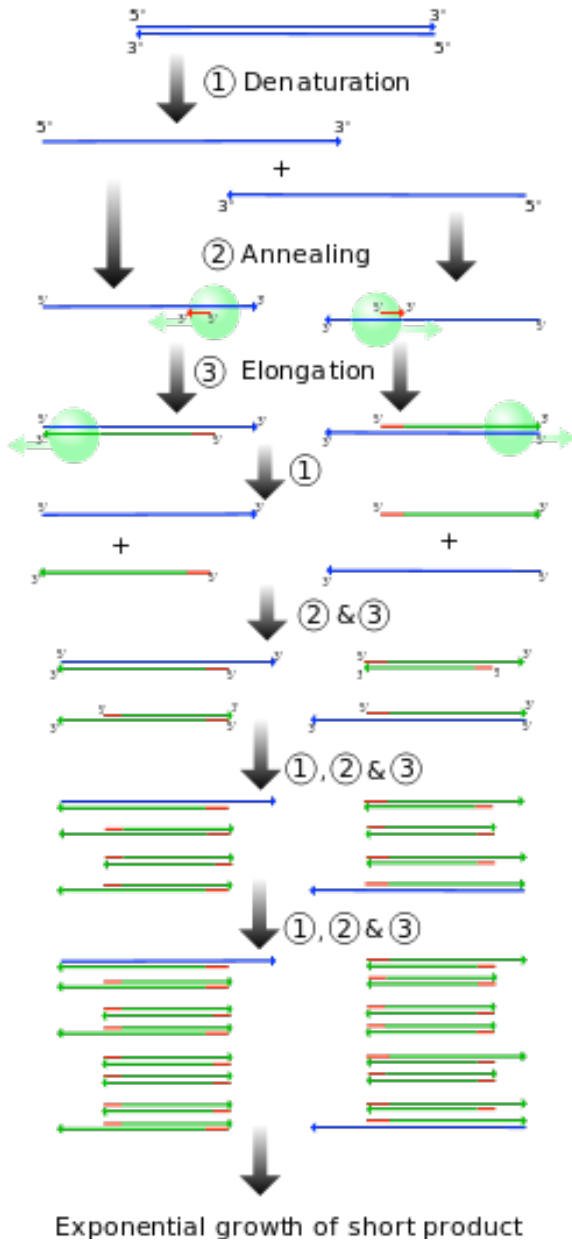
- サーマス属

Thermus aquaticus 熱水噴出孔に生息する好熱菌。そのDNAポリメラーゼ (Taqポリメラーゼ) はPCR (polymerase chain reaction) に使用される標準的な酵素であった。

※ 現在は、超好熱古細菌に由来するKODやPfu、また真正細菌由来だがRNAを鋳型にできるTthなども使われている。

※ PCR法の開発者キャリー・マリスは、この研究で年にノーベル賞を受賞 (マリスの自伝「マリス博士の奇想天外な人生」はハヤカワ文庫NFから出版されている)

ポリメラーゼ連鎖反応 (polymerase chain reaction, PCR)



DNAを増幅させる方法

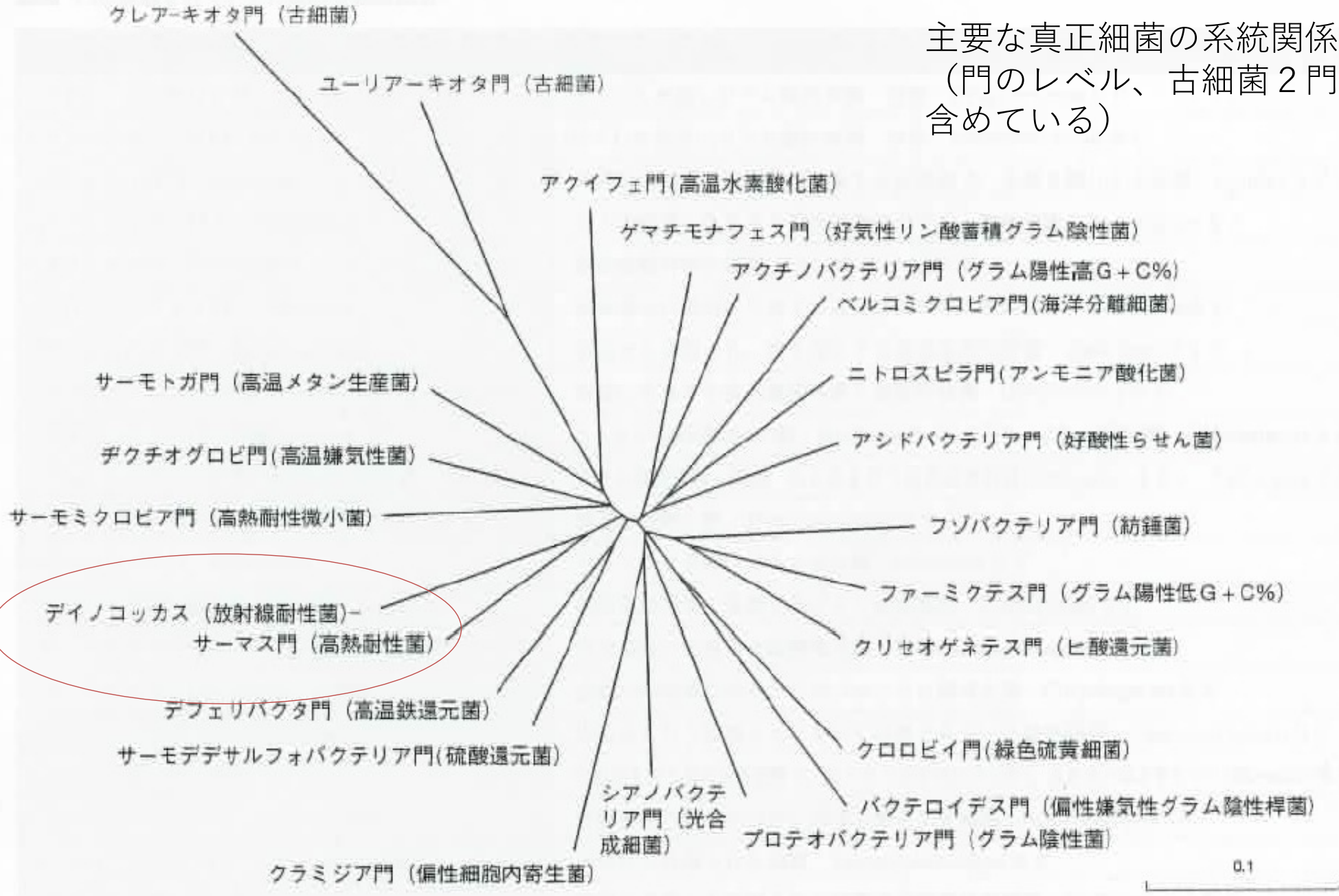
PCRサイクル

反応液を94° C程度に加熱し、30秒から1分間温度を保ち、2本鎖DNAを1本鎖に分かれさせる (図①)。60° C程度 (プライマーによって若干異なる) にまで急速冷却し、その1本鎖DNAとプライマーをアニーリングさせる (図②)。

プライマーの分離がおきずDNAポリメラーゼの活性に至適な温度帯まで、再び加熱する。実験目的により、その温度は60-72° C程度に設定される。DNAが合成されるのに必要な時間、増幅する長さによるが通常1分から2分、この温度を保つ (図③)。

ここまでが1つのサイクルで、以後、①から③までの手順を繰り返していく事で特定のDNA断片を増幅させる。

主要な真正細菌の系統関係
 (門のレベル、古細菌2門を
 含めている)



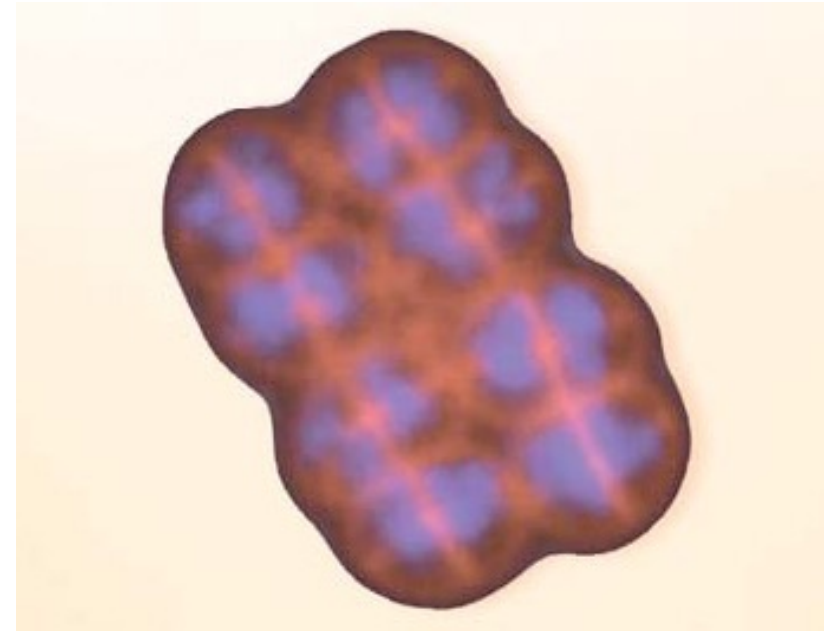
江崎孝之 「原核生物の系統分類とバクテリアおよびアーキア (1)」
 遺伝 Vol 66 No 2 (2012)

Deinococcus radiodurans

放射線耐性菌として有名（ギネスブックに世界で最も放射線に強い細菌として掲載※）

ヒトは10Gy(グレイ)、大腸菌が60Gyの放射線で死ぬが、*D. radiodurans*は5,000Gyを浴びても死滅せず、15,000Gyを浴びても37%は生存。

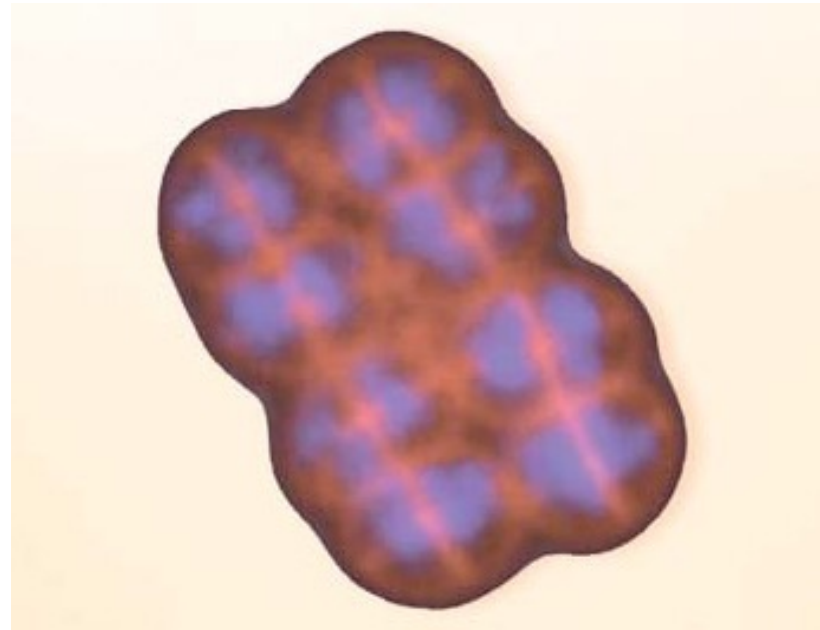
グラム陽性を示すが、系統的にはサーマス属に近縁。しかし、好熱性は示さない。サーマス属も放射線耐性は示さない。



Deinococcus radiodurans

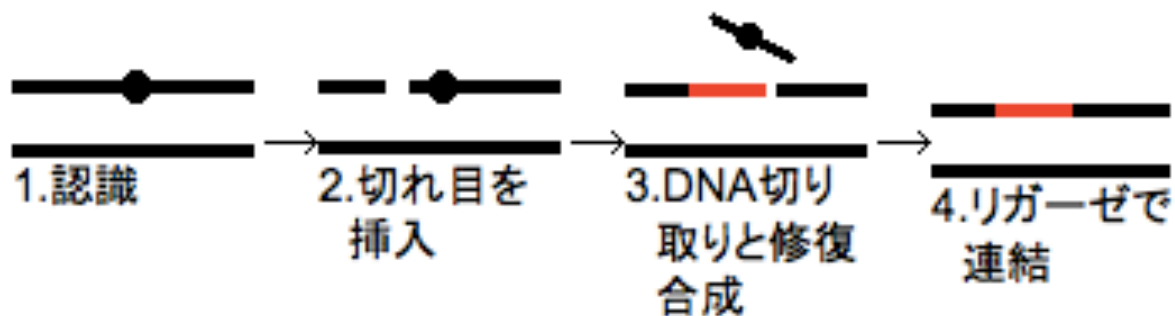
放射線の他にDNA損傷を引き起こす化学物質にも耐性を示す。

1956年、アメリカのオレゴン農業試験場で、肉の缶詰を高線量のガンマ線を照射することで殺菌できるか検証。しかし、それまでに知られていた生物を死滅させるだけの線量の放射線を照射してもなお腐ってしまった缶詰があり、そこから発見された。



*D. radiodurans*ではDNA修復酵素の発現が高く、それが放射線耐性の強さの原因の一つと考えられている。

ヌクレオチド除去修復(nucleotide excision repair, NER)



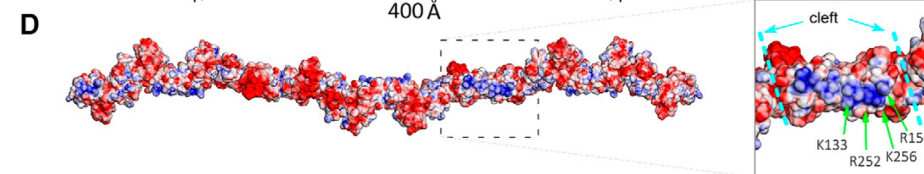
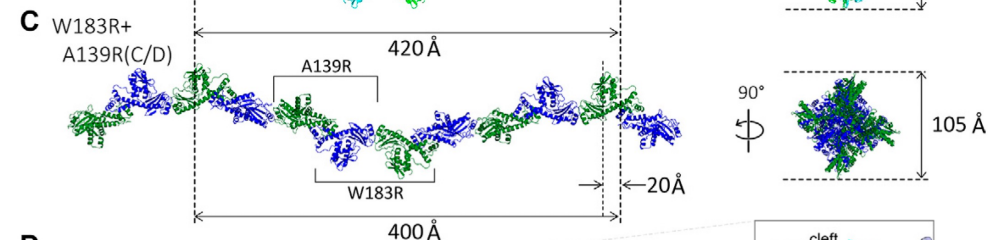
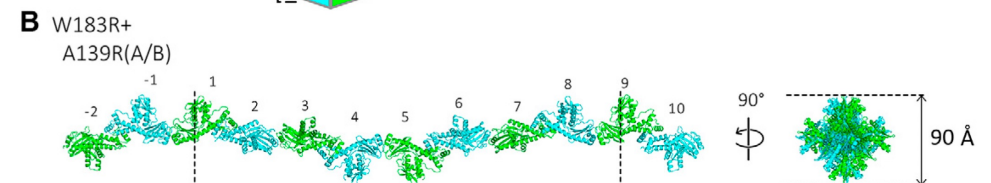
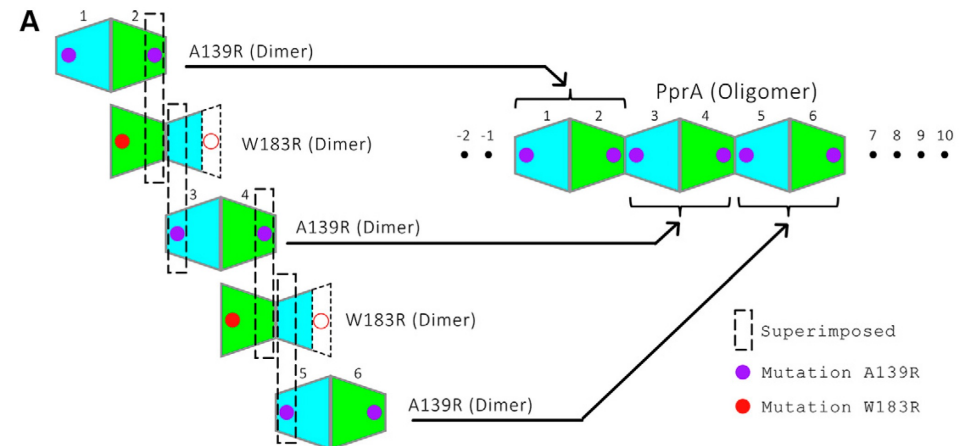
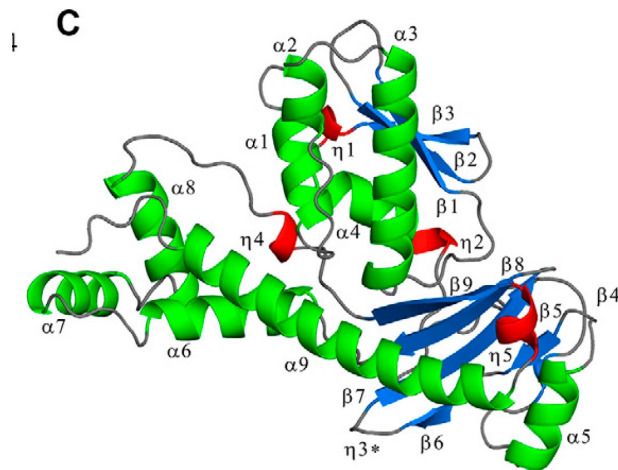
<http://www.sc.fukuoka-u.ac.jp/~bc1/Biochem/repair.htm> より

*D. radiodurans*の放射線耐性は、DNA修復だけでは説明できず、 $+\alpha$ のメカニズムが存在すると考えられている。

Extended structure of pleiotropic DNA repair-promoting protein PprA from *Deinococcus radiodurans*

Motoyasu Adachi,^{*,1} Rumi Shimizu,^{*} Chie Shibazaki,^{*} Katsuya Satoh,[†] Satoru Fujiwara,^{*} Shigeki Arai,^{*} Issay Narumi,^{‡,2} and Ryota Kuroki^{‡,3}

FASEB J 2019 Mar;33(3):3647-3658.



PprAはデिनコッカス属だけにみられるタンパク質
PprAを欠損させると放射線耐性が非常に弱くなる

PprAは互いに逆向きに会合して多量体を形成し
8個を単位とした右巻きらせん構造をとる
らせん構造の中心にはDNA結合に関与する
と思われるアミノ酸(Lys122, Arg150, Arg252,
Lys256)が配置されている

DNA二本鎖を1.5倍の長さに引き伸ばしたものに
結合していると考えられている

真正細菌

- ・ 細菌分類学 (形態、グラム染色)
- ・ 分子分類への移行
 - 16SrRNAの使用と問題点
 - 16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない
 - 水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)
 - MLST解析 上の問題を解決
 - phylogenomics
 - 系統樹から系統ネットワーク
- ・ 光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- ・ グラム陽性菌とグラム陰性菌
- ・ CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

- ・ 古細菌の分類
- ・ 三超界説の形成と外群の利用
- ・ 三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

CPR

Candidata Phyla Radiation

2015年にBanfieldらによってコロラド川上流のライフル地区の地下水から発見

微生物の最小サイズは0.2~0.3 μm

0.2 μm のフィルターで濾し取れるが、このフィルターを通過した地下水のメタゲノム解析を行った。

35門以上に分かれる超微小細菌が見出された。
共通祖先から分岐したもので、真正細菌ドメインに属していた。

Candidata Phyla Radiation (CPR)と呼ばれる。

CPR以外の真正細菌や古細菌のultra-small and filterable bacteria を含めてultramicrobacteria という言い方をすることもある。 cell volume of <0.1 μm^3

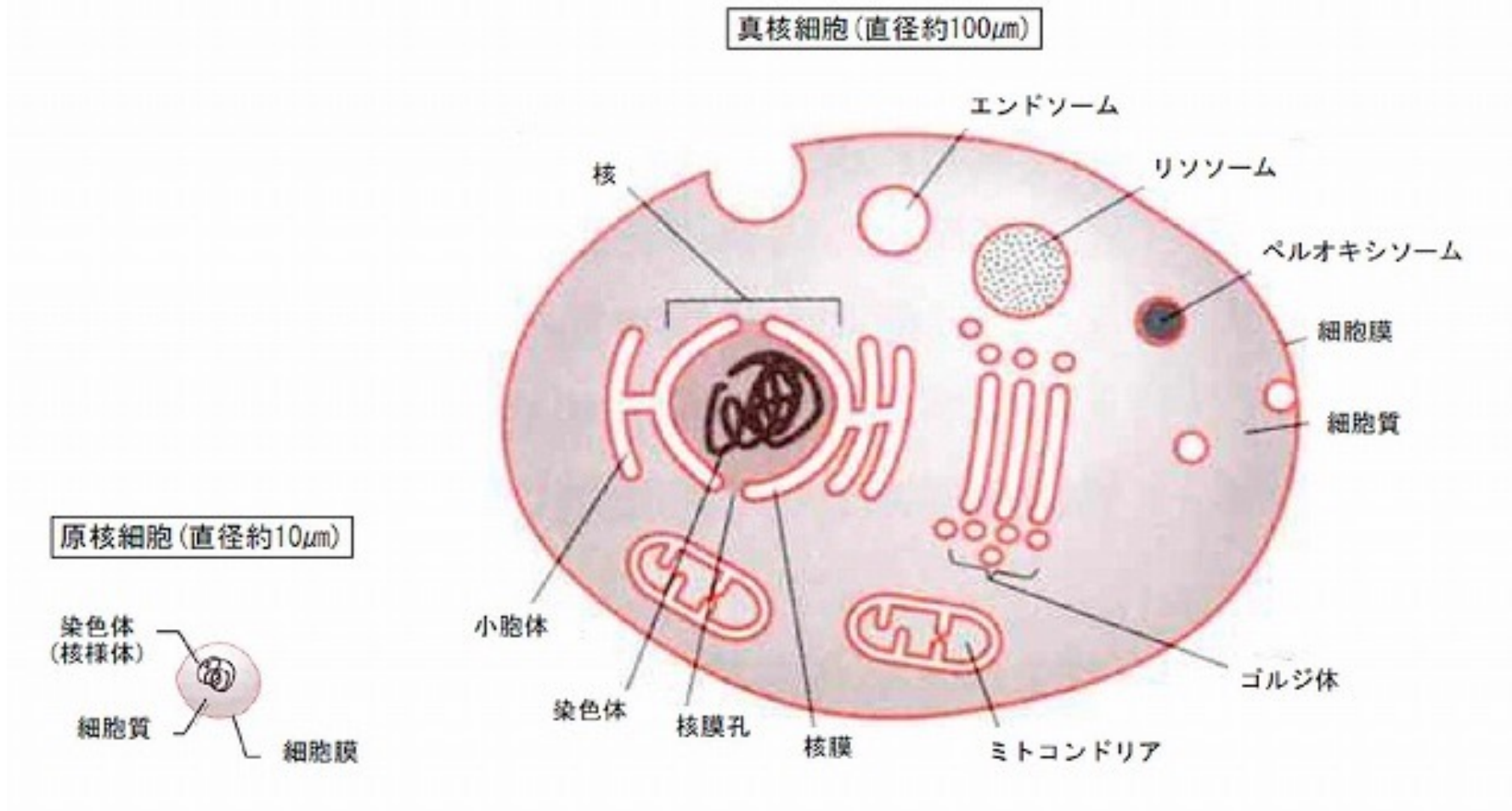
Nakai (2020) Size Matters: Ultra-small and Filterable Microorganisms in the Environment. *Microbe Environ* **35**, ME20025

<https://www.youtube.com/watch?v=VyvSJPGHeTo>

Candidate (Candidatus)

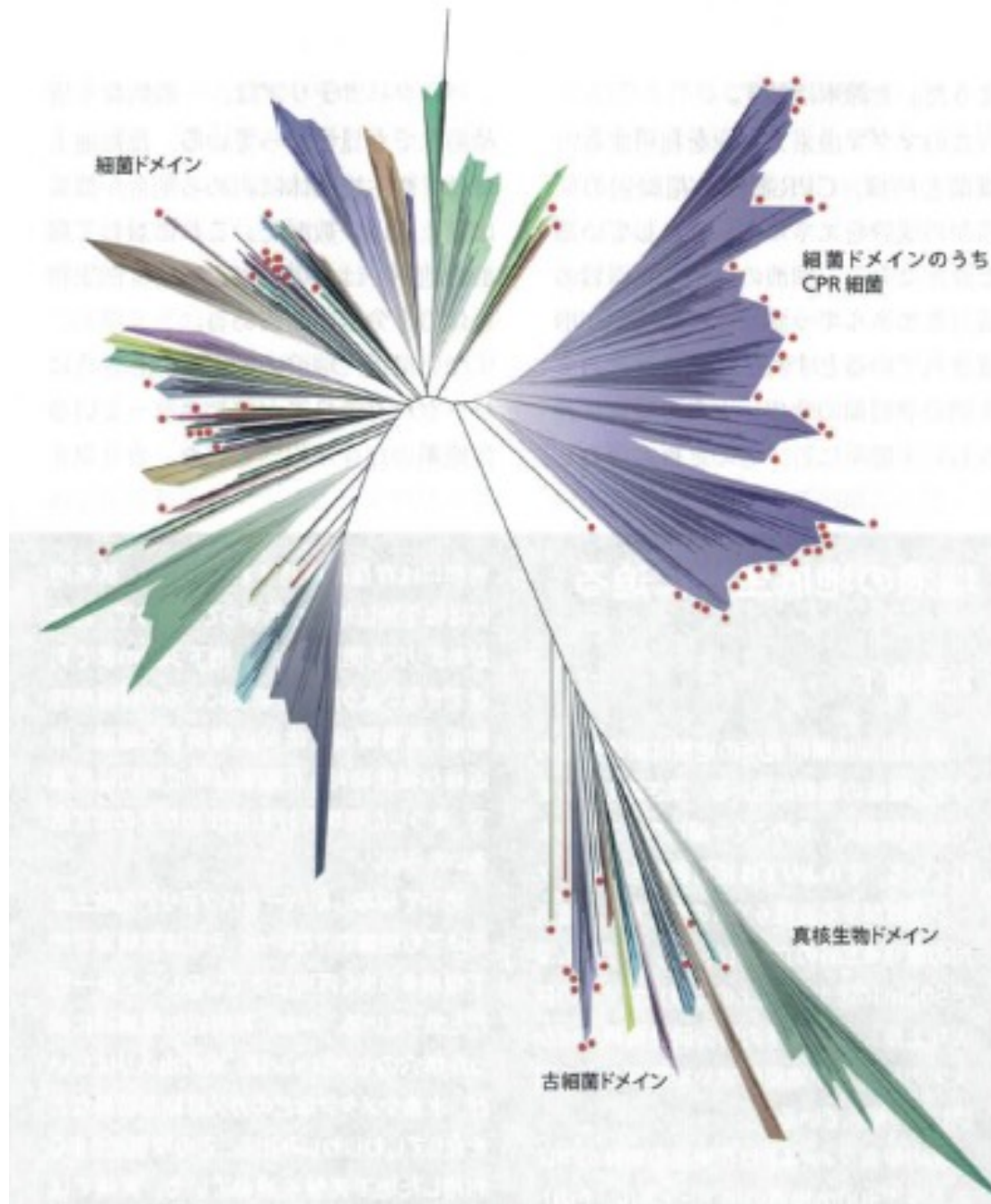
- The term “candidate” refers to an undescribed species or to a single isolate of unknown species for which there is insufficient information for it to be identified as a new species according to the International Code of Bacterial Nomenclature.
- This term can be assigned also to uncultured prokaryotic organisms obtained by metagenomic analyses

真核細胞と原核細胞



<http://www.seibutsushi.net/blog/2007/10/304.html>

より



赤丸はゲノムは解読されているが未培養の細菌

CPRは全て未培養

共通祖先から放射状に発生していることからRadiationと名前に付けられている。

日経サイエンス (2018) 3月号
「地下にいた始原生命体」
中島林彦 p.40 - 49

CPRは、土壌などの一般的な環境では少数派であるが、地下深部世界では多数派

ゲノムサイズは小さく、現時点最小のものは40万bp
(大腸菌は300万bp)

コードされる遺伝子の総数は約400

(生命に必要な遺伝子数は1000程度と考えられている)

ATP合成酵素、電子伝達系、発酵関連、DNAやアミノ酸合成に必要な遺伝子、またリン脂質合成関連の遺伝子の多くは含まれていない

DNAの複製や転写・翻訳の遺伝子と細胞膜合成関連の遺伝子は含まれていた

16S rRNAの遺伝子は、他の生物の2倍のサイズで多くの挿入が見られた

どのようにして細胞膜を形成しているのか？

サンフランシスコ北部のシダーズの泉では、7割はCPRに属すパーク
バクテリアで占められており、その増殖も確認されている（その環境
にいるクロロフレキシ、ファーミキューテスと同じくらいの速度で）

どのようにしてDNAやアミノ酸を合成し、ATPを獲得しているのか？

- CPRが生息する環境ではCPRが多数派で、他の細菌に寄生すること
だけでは無理がある。
- また、生息環境には有機物もほとんど無いので発酵も不可能
- 光は差し込まない環境なので光合成はできない
- 呼吸のための電子供与体として使える水素やメタンはあるが、
電子受容体となりうる酸素、硝酸、硫酸はない。また、シダーズは
強アルカリ環境なので水素は水酸化イオンと化合して水になって
しまい、水素の濃度勾配を作れず呼吸もできない

蛇紋岩表面に張り付いており、その表面での化学反応を利用している？

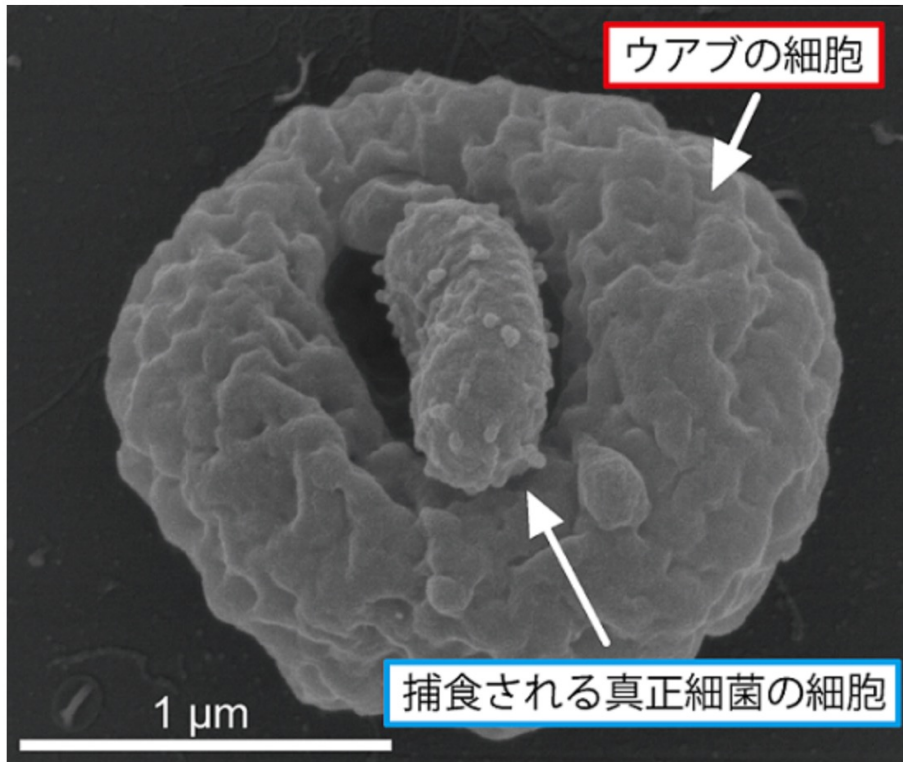
Black Queen Hypothesis (Morris *et al.*, 2012)

The **Black Queen hypothesis (BQH)** is reductive evolution theory which seeks to explain **how Natural selection (as opposed to genetic drift) can drive gene loss**. In a microbial community, different members may have genes which produce certain chemicals or resources in a "leaky fashion" making them accessible to other members of that community. If this resource is available to certain members of a community in a way that allows them to sufficiently access that resource without generating it themselves, these other members in the community may lose the biological function (or the gene) involved in producing that chemical. By accessing resources without the need to generate it themselves, these microbes conserve energy and streamline their genomes to enable faster replication.

The name of the hypothesis—"Black Queen hypothesis"—is a play on the **Red Queen hypothesis**, an earlier theory of coevolution which states that organisms must constantly refine and adapt to keep up with the changing environment and the evolution of other organisms.

Nakai (2020) Size Matters: Ultra-small and Filterable Microorganisms in the Environment. *Microbe Environ* **35**, ME20025

ファゴサイトーシス様の捕食を行う大型真正細菌 *Candidatus Uab amorphum* 1



原核生物でありながら細胞が大きく柔軟で、真核生物に特有の機能であるファゴサイトーシス（食作用）に似た捕食を行う真正細菌

ファゴサイトーシス：大型の粒子や生物を自らの細胞で包み込む。アメーバなどの単細胞生物では餌の取り込みに、ヒトでは免疫系の一つとして白血球が病原体を排除する際などに用いられて

筑波大学生命環境系の石田健一郎教授、同研究員の白鳥峻志博士（現：海洋研究開発機構）、鈴木重勝博士（現：国立環境研究所）らの研究グループが、パラオ共和国のサンプルから5-10 μm程度の大型のバクテリアを発見

図 ウアブがバクテリアを捕食する様子。ウアブは細胞を凹ませることで、バクテリアを細胞内に取り込む。

<http://www.tsukuba.ac.jp/attention-research/p201912111800.html> より

このサイトには捕食の動画もアップされている

ファゴサイトーシス様の捕食を行う大型真正細菌 *Candidatus Uab amorphum* 2



ARTICLE

<https://doi.org/10.1038/s41467-019-13499-2> OPEN

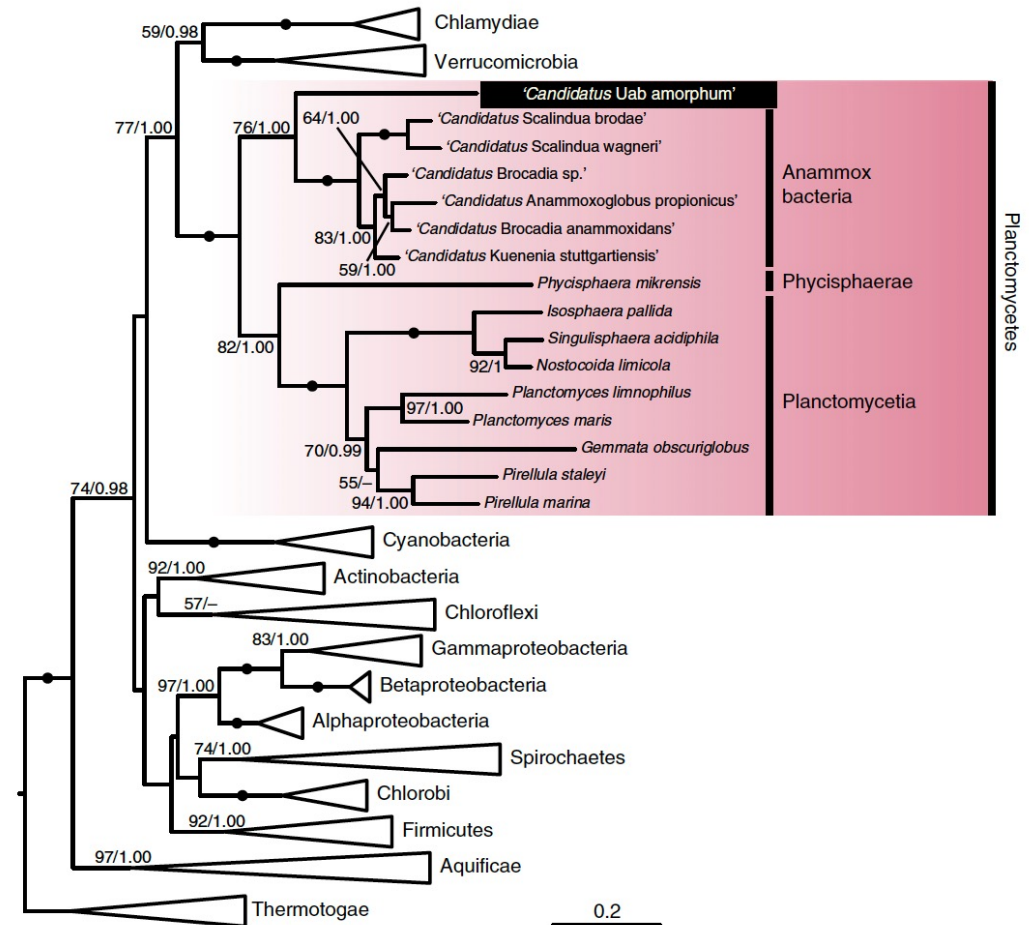
Phagocytosis-like cell engulfment by a planctomycete bacterium

Takashi Shiratori^{1,2,4*}, Shigekatsu Suzuki^{3,4}, Yukako Kakizawa¹ & Ken-ichiro Ishida¹

Nat Commun. 2019 Dec 11;10(1):5529

ウアブは自らの柔軟で大型の細胞を用いて、ファゴサイトーシスのように他の真正細菌や微小な真核生物を包み込んで捕食することが明らかになった。しかし、真核生物の特徴を多く示すにもかかわらず、ウアブのゲノムからは真核生物由来の遺伝子はほとんど見つからなかった。

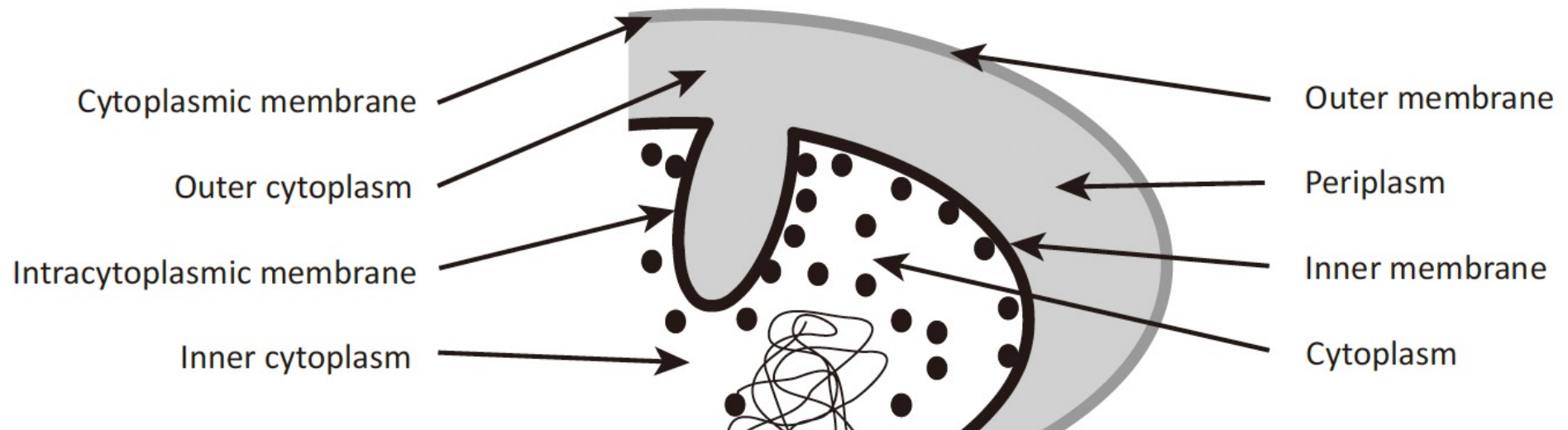
ウアブが真核生物とは独立して真核生物のような特徴を進化させた



Maximum likelihood tree of 'Ca. Uab amorphum' and other bacterial 16S rRNA gene sequences.

PVC bacteria

- Planctomycetes–Verrucomicrobia–Chlamydiae (PVC) bacteria
- Gram negative bacteriaの一種
- complex endomembrane system surrounding their nucleoids



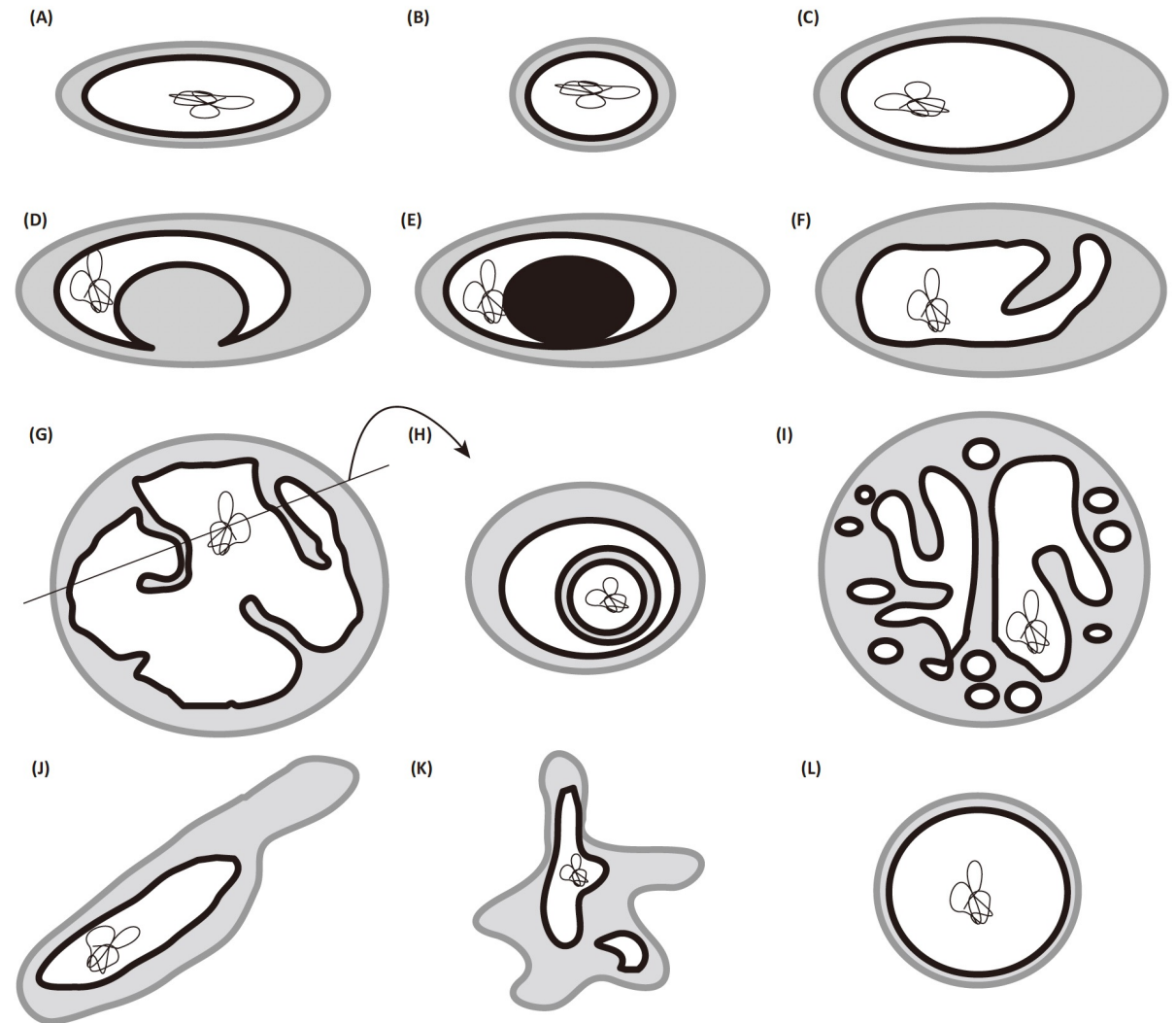
TRENDS in Microbiology

Gram negative bacteriaのcell planのvariation

Devos, D.P. (2014) PVC bacteria: variation of, but not exception to, the Gram-negative cell plan
Trends in Microbiology, **22**, 14 -20.

the evolutionary link between PVC bacteria and the eukaryotes/archaea

The Gram negative bacteria derived PVC cell plan supports the hypothesis of periplasm internalization at the origin of the eukaryotic endomembrane system and suggests possible early intermediate steps



TRENDS in Microbiology

Devos, D.P. (2014) PVC bacteria: variation of, but not exception to, the Gram-negative cell plan
Trends in Microbiology, **22**, 14 -20.

Candidatus Thiomargarita magnifica

A centimeter-long bacterium with DNA contained in metabolically active, membrane-bound organelles

Volland *et al.* (2022) *SCIENCE* **376**, 1453-1458

<https://www.science.org/doi/10.1126/science.abb3634>

グアドループのマングローブで長さ1センチ以上(平均0.9cm, 最大2cm)におよぶ単細胞のバクテリアの発見
人間界で言うならエベレストサイズの背が高い人(肉眼で見える)

Candidatus : 培養に成功していない単細胞生物に暫定的に与えられる呼称

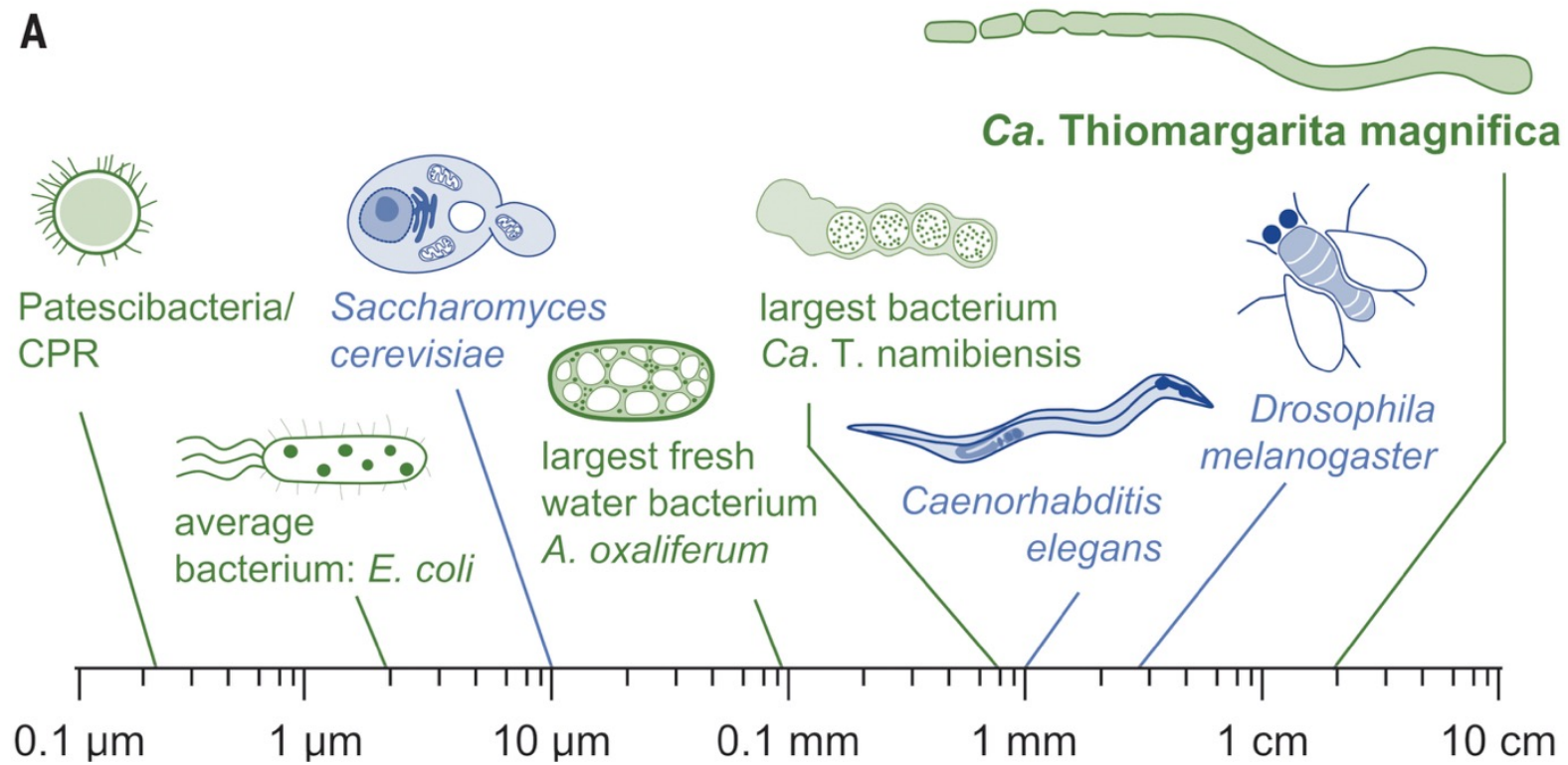
Thiomargarita : チオマルガリータ属

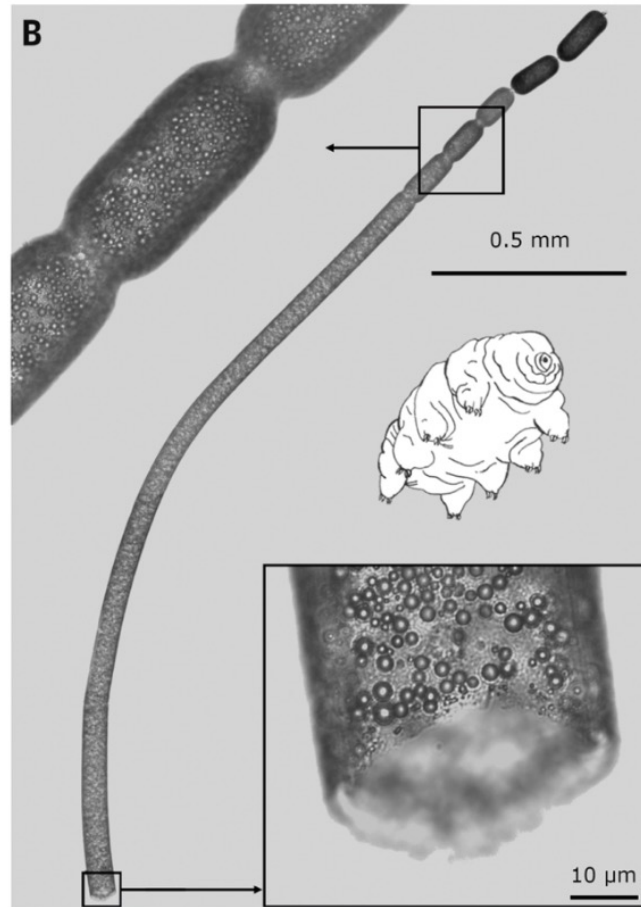
Magnifica : ラテン語で「壮大」

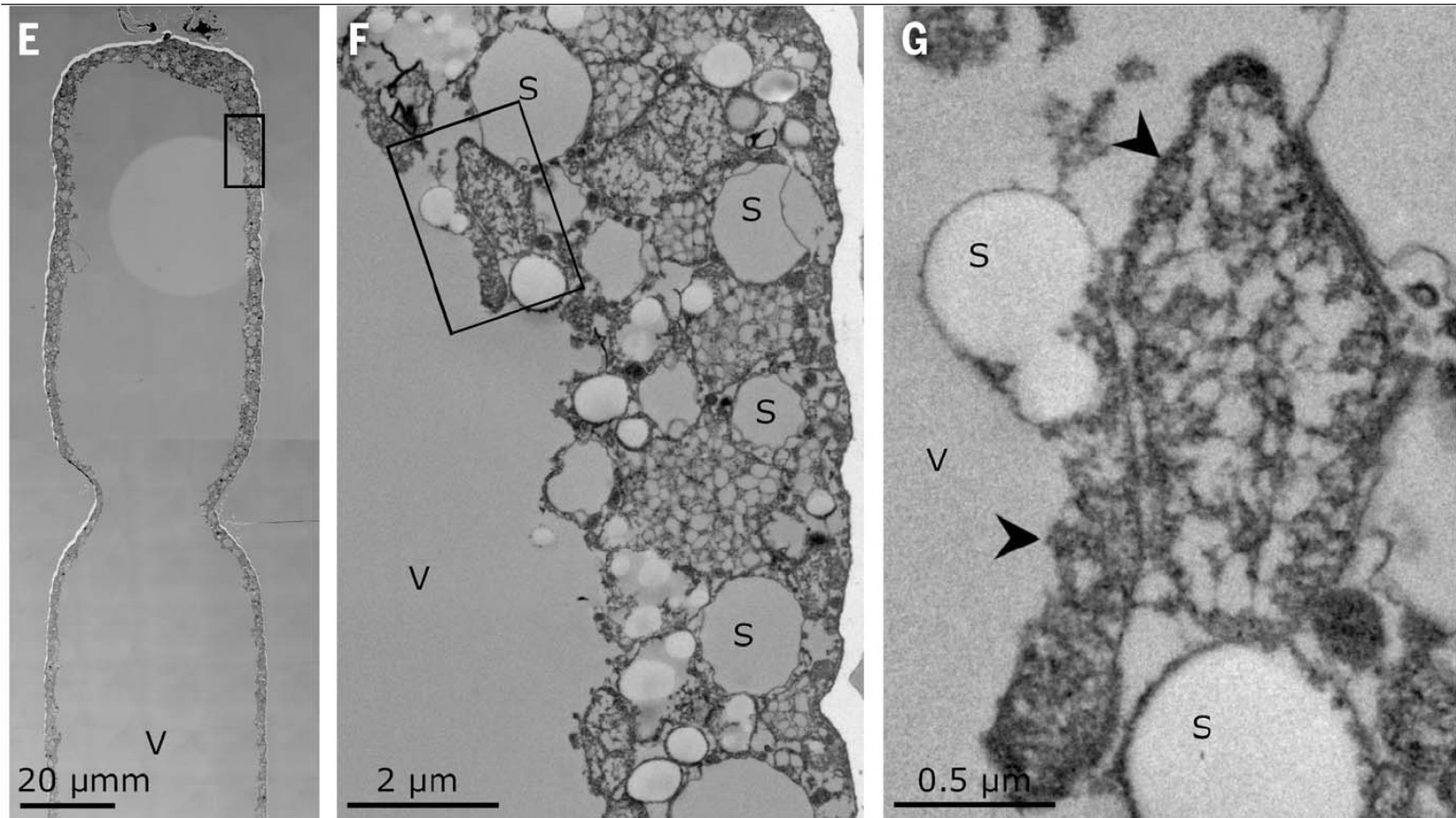
ゲノムサイズも大きい

11,000,000 bp, 11,000 genes

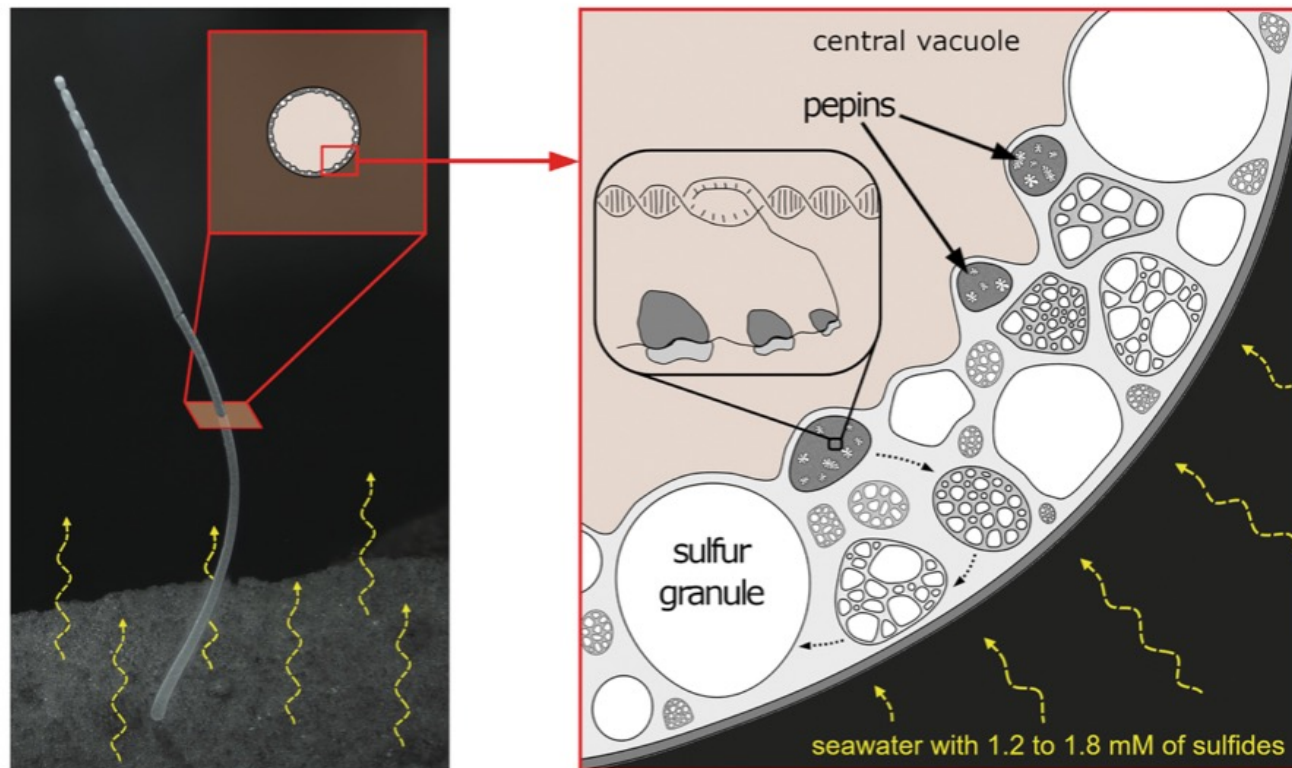
A







V: 液胞 (vacuole)



Light microscopy image and model proposed for the subcellular organization in *Ca. T. magnifica* showing how the pepin organelles might develop into other cellular compartments, resulting in an increase of surface area of the bioenergetic membranes.

ペピン(pepin)：膜構造、遺伝物質とリボソームを格納

Electric Bacteria と 電気合成

Electric Bacteria

有機物を作り出す方法

光合成
化学合成



電気合成

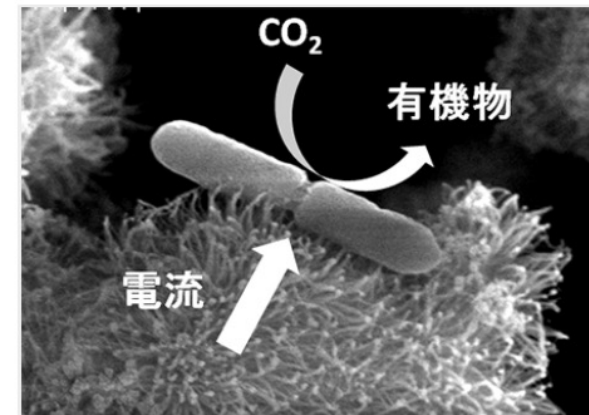
Electric bacteria : 鉄酸化細菌の一種

Acidithiobacillus ferrooxidans

大腸菌と同じγプロテオバクテリアの仲間

深海で湧き出る熱水が岩石に触れると電流が生じる

この電流を使って、CO₂から有機物を合成



深海で電流を通す岩石の周囲に生息する微生物の一種、「鉄酸化菌」は、電気エネルギーを利用して、栄養を作り出している(提供:理研)

Communications

Marine Chemistry

DOI: 10.1002/anie.201003311

Electrical Current Generation across a Black Smoker Chimney**

Ryuhei Nakamura,* Toshihiro Takashima, Souichiro Kato, Ken Takai, Masahiro Yamamoto, and Kazuhito Hashimoto

In environments isolated from solar radiation, diverse microbial populations and ecosystems are sustained by the chemical energy supplied from Earth's interior.^[1] The most outstanding example is a deep-sea hydrothermal vent, which discharges enormous amounts of reductive energy in the form of reduced

a large surface area with the potential of mediating the efficient electron transport.^[18] Herein we therefore examine the electrochemical characteristics of the black smoker chimney and seek to estimate the redox potential between the hydrothermal fluid conduit and ambient seawater across

Cable bacteria

19116–19125 | PNAS | September 17, 2019 | vol. 116 | no. 38

On the evolution and physiology of cable bacteria

Kasper U. Kjeldsen^{a,1}, Lars Schreiber^{a,b,1}, Casper A. Thorup^{a,c}, Thomas Boesen^{c,d}, Jesper T. Bjerg^{a,c}, Tingting Yang^{a,e}, Morten S. Dueholm^f, Steffen Larsen^a, Nils Risgaard-Petersen^{a,c}, Marta Nierychlo^f, Markus Schmid^g, Andreas Bøggild^d, Jack van de Vossenberg^h, Jeanine S. Geelhoedⁱ, Filip J. R. Meysman^{i,j}, Michael Wagner^{f,g}, Per H. Nielsen^f, Lars Peter Nielsen^{a,c}, and Andreas Schramm^{a,c,2}



AMERICAN
SOCIETY FOR
MICROBIOLOGY

Applied and Environmental
Microbiology

July 2016 Volume 82 Number 13

3816-3821

Motility of Electric Cable Bacteria

Jesper Tataru Bjerg,^{a,b} Lars Riis Damgaard,^b Simon Agner Holm,^b Andreas Schramm,^{a,b} Lars Peter Nielsen^{a,b}

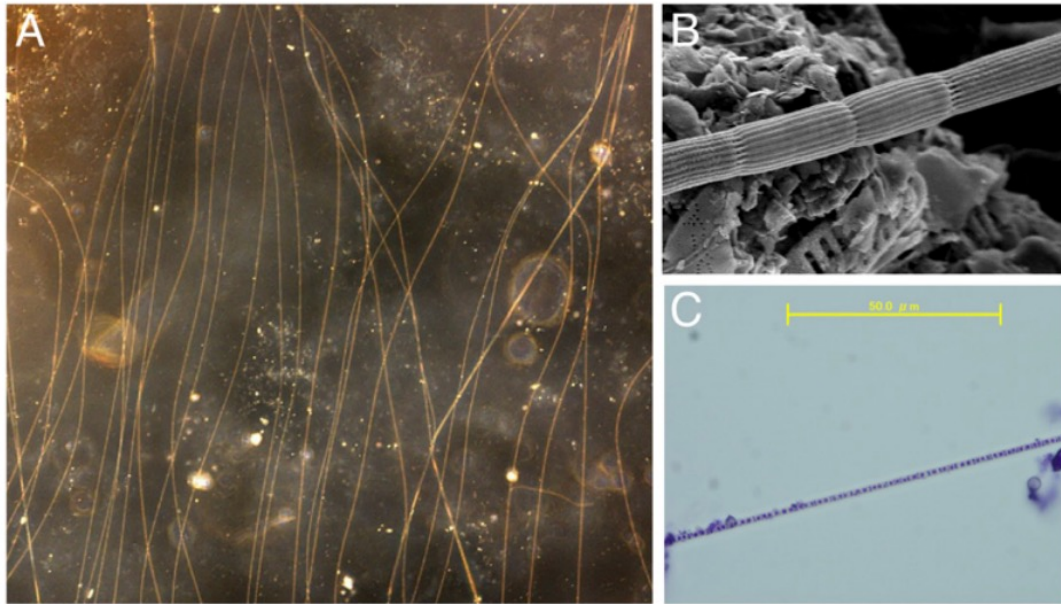
PNAS | September 17, 2019 | vol. 116 | no. 38 | 18759–18761

Cable bacteria, living electrical conduits in the microbial world

Andreas Teske^{a,1}

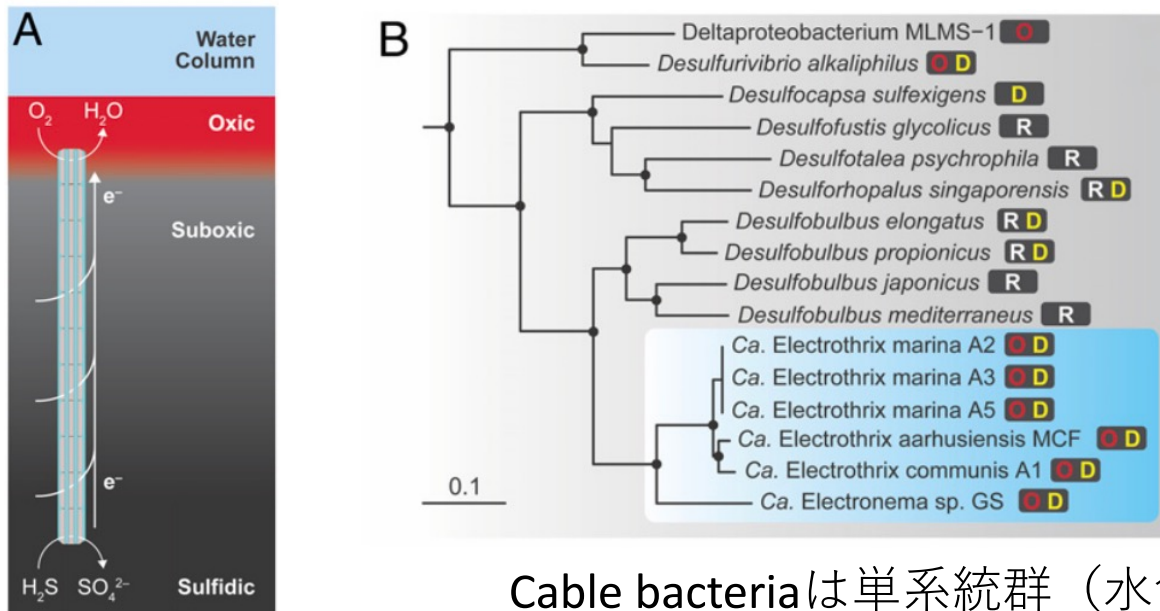
これらのバクテリアを組み込んだ
Self-Powered Useful Devices (SPUD)
の構築が考えられている

Teske (2019) より



Cable bacteria are globally occurring multicellular filamentous bacteria that are **electrically conductive**: they transfer electrons from sulfide oxidation at one end over centimeter distances to oxygen reduction at the other end.

Kjedsen et al. (2019) より



Cable bacteriaは単系統群 (水色)

真正細菌

- ・ 細菌分類学 (形態、グラム染色)

- ・ 分子分類への移行

16SrRNAの使用と問題点

16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない

水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)

MLST解析 上の問題を解決

phylogenomics

系統樹から系統ネットワーク

- ・ 光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- ・ グラム陽性菌とグラム陰性菌
- ・ CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

- ・ 古細菌の分類
- ・ 三超界説の形成と外群の利用
- ・ 三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

Electric Bacteriaと電気合成

古細菌 (Archaea)

古細菌は極限環境から発見されてきた。

極限環境に生息する古細菌には

(1) 高度好塩菌

*Halobacterium*属など。20-25%NaCl濃度で盛んに増殖し、塩湖など非常に塩濃度の高い環境に生息

(2) 超好熱菌

好熱菌は温泉など45° C以上の環境でよく活動する。このうち80° C以上に至適生育温度を持つものを超好熱菌とよぶ。

Methanopyrus kandleri Strain 116は、全生物中最も高温で生育する生物として知られ、122° Cで増殖が可能と報告された¹。温泉や陸上硫黄孔、火山、海底熱水噴出孔などの多様な熱水系に生息する。

古細菌 (Archaea)

(3) 好熱好酸菌

強酸を好む好熱好酸菌は、スルフォロブス目やテルモプラズマ綱に代表され、温泉や硫気孔、ボタ山などから発見される。pH-0.06 (1.2M硫酸溶液下に相当) で増殖する好熱好酸菌 *Picrophilus* が代表的な例。

(4) 高度好塩好アルカリ菌

アルカリ性の塩湖に生息する。pH12で増殖できる高度好塩菌 *Natronobacterium gregoryi* などが知られる。

<http://ja.wikipedia.org/wiki/古細菌> より

極限環境には古細菌ばかりでなく、真正細菌も生息している。

古細菌は、極限環境ばかりでなく、海洋、湿原、土壌、下水、ほ乳動物の腸内などの一般的な環境からも見つかっている。

真正細菌、古細菌、真核生物の特徴の比較

特徴	真正細菌	古細菌	真核生物
大きさ (μm)	1 ~ 10	1 ~ 10	5 ~ 100
組織化	単細胞。まれに群体	単細胞。まれに群体	単細胞, 群体, 多核体, 多細胞
細胞の移動	鞭毛 (フラジェリン), 滑走	鞭毛	鞭毛 (チューブリン), 形状変化
細胞壁	ペプチドグリカンなど	タンパク質など	糖鎖など
細胞膜	エステル型脂質	エーテル型脂質	エステル型脂質
細胞小器官	なし	なし	細胞核, ミトコンドリアなど多数
細胞質	細胞骨格は部分的	細胞骨格は部分的	細胞骨格をもち, 原形質流動がある
エンドサイトーシス	起こさない	起こさない	起こす
DNA結合タンパク	HUタンパク	古細菌型ヒストン	ヒストン
プロモーター	プリブノーボックス (Pribnow box)	プリブノーボックス	TATAボックス
転写開始機構	シグマ因子	シグマ因子	転写開始前複合体
RNAポリメラーゼ	単純	複雑	複雑
mRNA	修飾なし	修飾なし	キャップ構造付加, インtron除去
リボソーム	50S + 30S (ストレプトマイシン感受性)	50S + 30S (ジフテリア毒素感受性)	60S + 40S (ジフテリア毒素感受性)
翻訳開始tRNA	フォルミルメチオニール-tRNA	フォルミルメチオニール-tRNA	メチオニール-tRNA
t-RNA	イントロンなし	イントロンなし	イントロンあり
ATP依存性プロテアーゼ	FtsH	FtsH	プロテアソーム

江崎孝之 「原核生物の系統分類とバクテリアおよびアーキア (2)」
 遺伝 Vol 66 No 3 (2012)

古細菌の分類

- 二つの代表的な門

- ユーリアーキオータ (Euryarchaeota)門**

- メタン菌や高度好塩菌を中心とした分類群

- 形態、表層構造、代謝系の多様性から、ラテン語の eurys(意味は「広い」) にちなんで命名

- クレンアーキオータ (Crenarchaeota)門**

- 好熱菌を中心とした分類群

- Creneはラテン語で泉、源泉を意味する

※ ユーリアーキオータとクレンアーキオータを新たな門とする議論もある。

古細菌の分類

- 古細菌 第三の門

コルアーキオータ門(Korarcheota)

1996年にアメリカアイダホ州イエローストーン公園の74-93°の熱水底泥からBarnsが分離し、系統解析からユーリアーキオータともクレンアーキオータとも異なる新たな門であると主張、Woeseの「古細菌は二界よりなる」という説に大して、「古細菌三界説」を提唱した。

Xenoarchaeotaとも呼ばれている。

koreあるいはkorosは、若い女、若い男を意味する。

*Candidatus Korarchaeum cryptofilum*のゲノム解析からクレンアーキオータと近縁であることが示唆された。

古細菌の分類

- **新たな門**

- アイグアーキオータ(Aigarchaeota)門**

- 2010年に地下320mの金鉱から発見された好熱菌
Caldiarchoaeum subterraneum

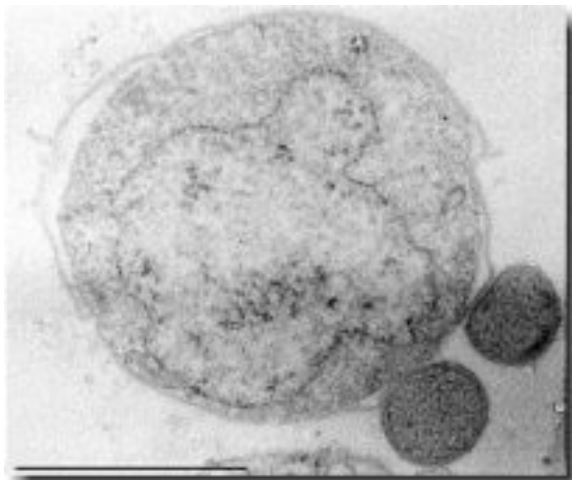
- タウムアーキオータ(Taumarchaeota)門**

- 極限環境ではなく、海洋、土壌に生息するものが中心。
海綿の腸内共生菌も含まれる

- ラテン語の（「不思議な」を意味する）に由来
どちらもクレンアーキオータ門に近縁であると考えられ、

ナノアルカエウム・エクウィタンス (*Nanoarchaeum equitans*)

- 2002年に発見された未記載の超好熱古細菌。古細菌 *Ignicoccus hospitalis* の表面に付着して生育する。16S rRNA系統解析から、門レベルで既存の古細菌とは異なると考えられている (ナノアーキオータ門)
- 完全に *I. hospitalis* に依存している共生体であり、宿主が存在しなければ増殖できない。



ゲノムサイズは49万885塩基対。2006年に *Candidatus* カルソネラ・ルディアイ (15万9662塩基対。細胞内偏性寄生生物) のゲノムが解析されるまでは、最小の生物として知られていた

http://ja.wikipedia.org/wiki/ナノアルカエウム・エクウィタンス#cite_note-Nature2002-1 より

I. hospitalis の表面に付着する *N. equitans* の電子顕微鏡写真

DPANN – 古細菌に属す ultramicrobacteria

Diapherotrites、Parvarchaeota、Aenigmarchaeota、Nanohaloarchaeota、Nanoarchaeotaの頭文字リンケラ(2013)によって提唱され古細菌の分類群

(DPANN群は系統樹構築のアーティファクトである可能性もある)

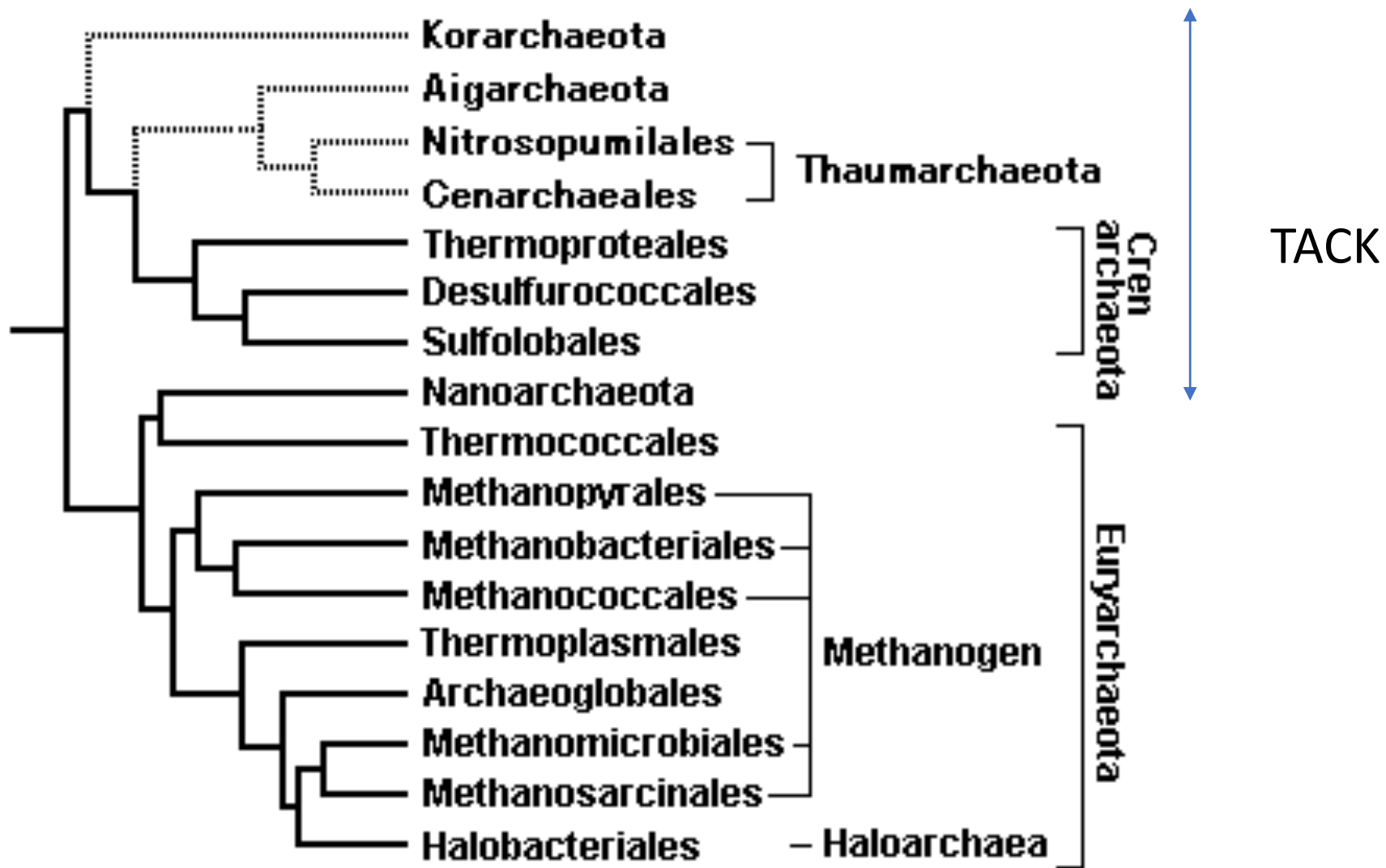
特徴：小さな細胞サイズとコンパクトなゲノム

パルウ古細菌とナノ古細菌は、他の古細菌に付着して増殖する寄生性生物

DPANNに属すMicrarchaeota（ミクル古細菌）とParvarchaeota（パルウ古細菌）は合わせてARMANと呼ばれていた

ユーリアーキオータ門 (Euryarchaeota)	メタノコッカス綱 (Methanococci)		水素またはギ酸からメタンを作る。37~88°Cの領域で増殖する菌が含まれている。海中に分布。従属栄養性の嫌気超好熱菌
	メタノバクテリウム綱 (Methanobacteria)		桿菌から二連球菌の形状で、水素またはギ酸からメタンを作る。55~70°Cで増殖する。沼地、ヒトの歯、シロアリの後腸から分離される。主に淡水系に分布するメタン菌
	メタノミクロビウム綱 (Methanomicrobia)		酢酸とメチル化合物からメタンを生成しない。メタン菌。未培養系統として嫌気性メタン酸化菌を含む
	メタノピラス綱 (Methanopyri)		2,000 mの海底の熱水湧出口から分離された菌で、超好熱性の80~122°Cで生育する
	ハロバクテリウム綱 (Halobacteria)		1.5~5.2 Mの塩の存在下で増殖する好気性の従属栄養性古細菌。世界中の塩湖から分離される
	サーモコッカス綱 (Thermococci)		好熱性古細菌で、至適増殖温度が105°Cと高い菌種が含まれる。海中に分布。従属栄養性の嫌気超好熱菌
	サーモプラズマ綱 (Thermoplasmata)		強酸環境に分布。無細胞壁性の好気性好熱好酸菌。未培養系統として光合成生物を含む可能性がある
クレンアーキオータ門 (Crenarchaeota) [真核生物により近い]	サーモプロテウス綱 (Thermoprotei) [超好熱菌。桿菌。主に熱水鉱床に分布]	アシディロブス目 (Acidilobales)	超好熱菌。主に陸上熱水系。嫌気性超好熱菌
		スルフォロブス目 (Sulfolobales)	好気性好酸性好熱菌。不定型球菌。生育温度は比較的低温、陸上温泉などに分布
		デスルフロコッカス目 (Desulfurococcales)	主に陸上熱水系。超好熱菌。球菌またはディスク状。生育温度が異常に高く、熱水噴出孔などに分布
アイグアーキオータ門 (Aigarchaeota) [新たな門]			水素または一酸化炭素を酸素あるいは硝酸塩、亜硝酸塩で酸化して独立栄養的に増殖
タウムアーキオータ門 (Thaumarchaeota) [新たな門]			海洋古細菌および亜硝酸菌、土壌・海綿に共生するアンモニア酸化菌

江崎孝之 「原核生物の系統分類とバクテリアおよびアーキア (2)」
 遺伝 Vol 66 No 3 (2012)

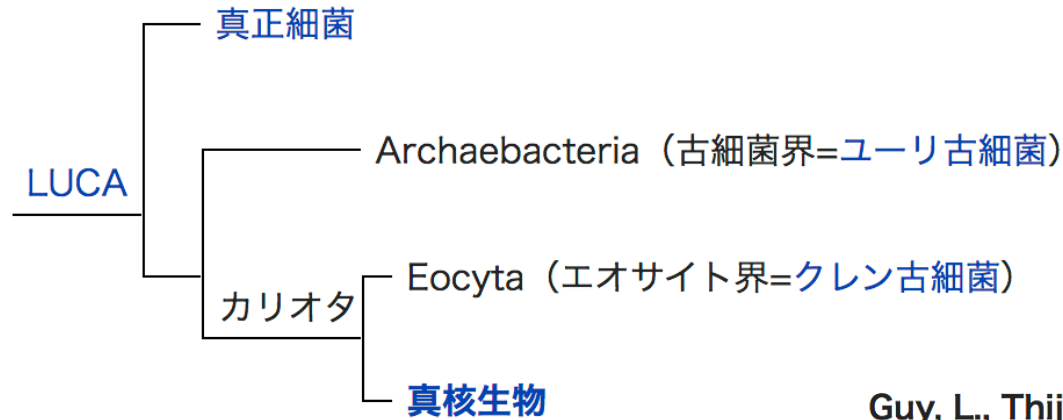


3ドメイン説から2ドメイン説へ

ドメイン (domain) = 超界
界より高次の分類体系
superkingdom, empireとよばれていたこともある

エオサイト説

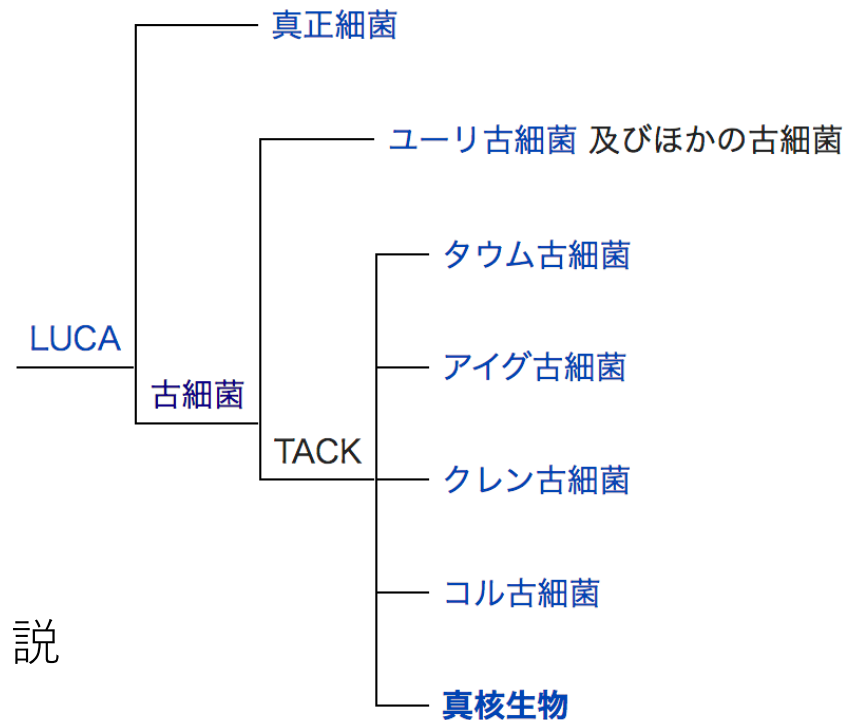
Rivera, M.C., & Lake, J.A., 1992^[8]による系統樹



※ カリオタとは
エオサイト (=クレン古細菌)
と真核生物を合わせた
分類群

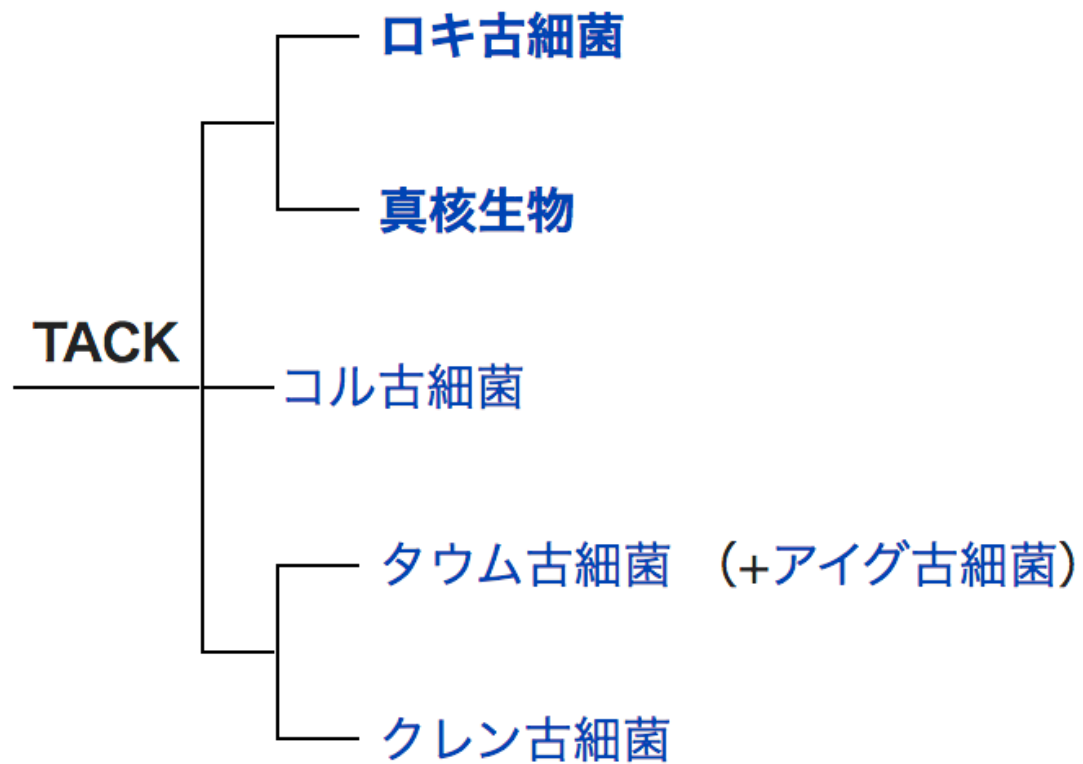
TACK説

Guy, L., Thijs, J.G., 2011による系統樹^[1]



<https://ja.wikipedia.org/wiki/エオサイト説>

Spang *et al.*, 2015による系統樹^[26]



An archaeal origin of eukaryotes supports only two primary domains of life

Tom A. Williams¹, Peter G. Foster², Cymon J. Cox³ & T. Martin Embley¹

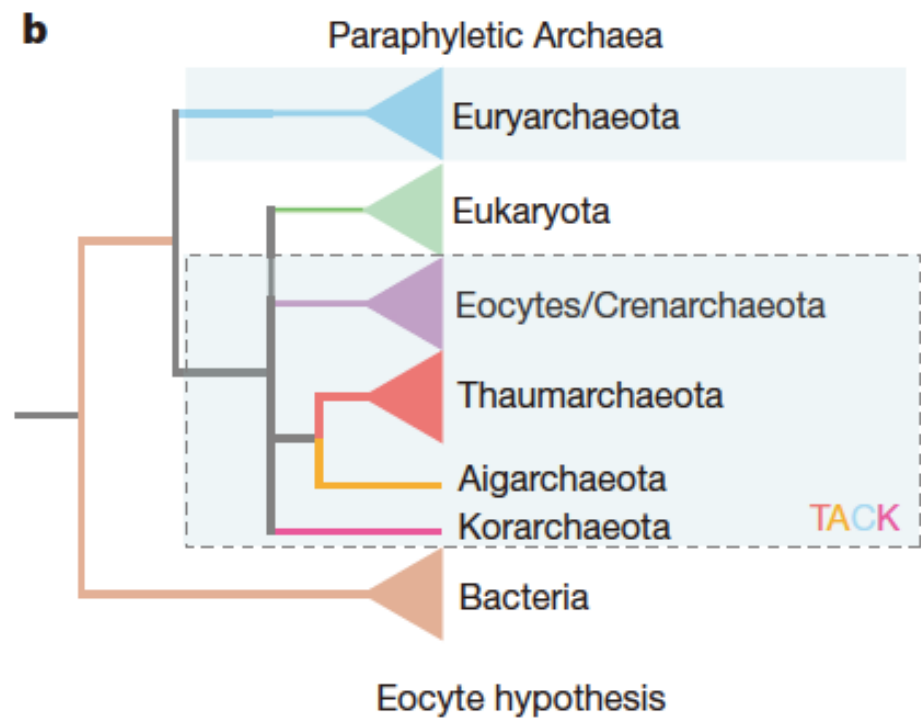
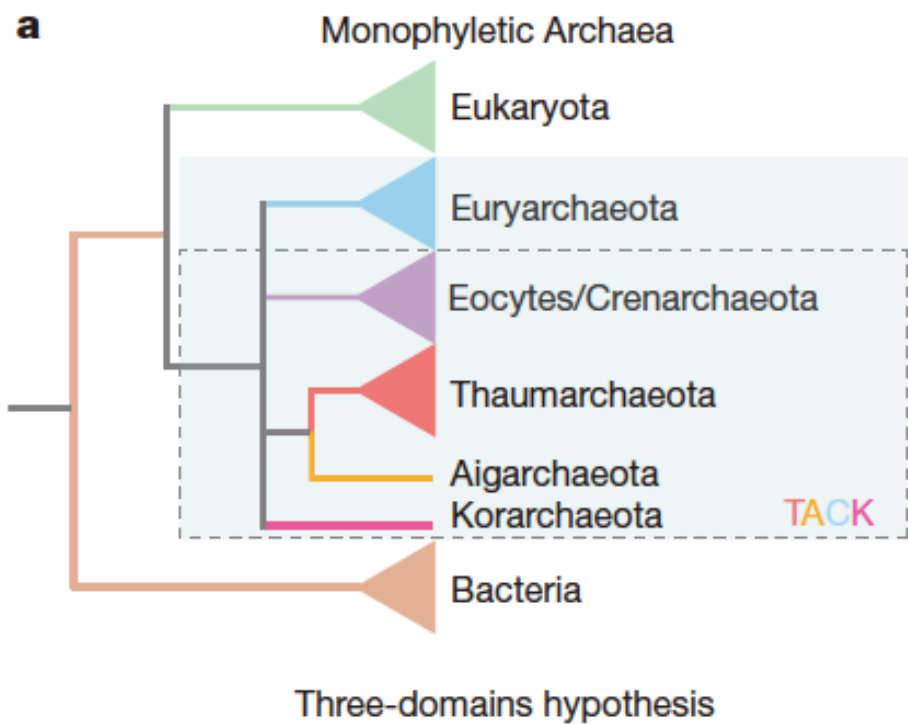
The discovery of the Archaea and the proposal of the three-domains ‘universal’ tree, based on ribosomal RNA and core genes mainly involved in protein translation, catalysed new ideas for cellular evolution and eukaryotic origins. However, accumulating evidence suggests that the three-domains tree may be incorrect: evolutionary trees made using newer methods place eukaryotic core genes within the Archaea, supporting hypotheses in which an archaeon participated in eukaryotic origins by founding the host lineage for the mitochondrial endosymbiont. These results provide support for only two primary domains of life—Archaea and Bacteria—because eukaryotes arose through partnership between them.

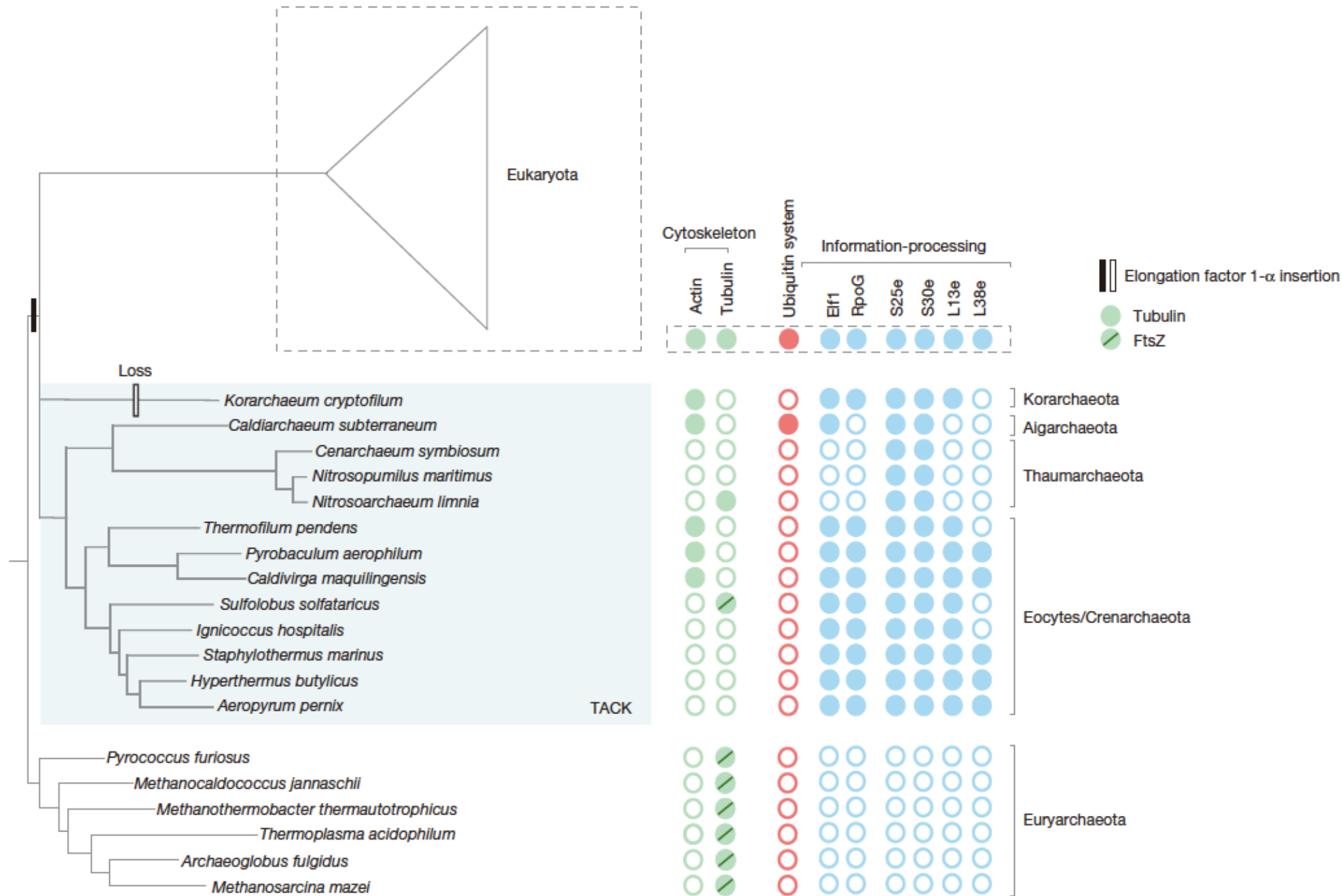
Since their discovery by Carl Woese and his co-workers in 1977, the Archaea have figured prominently in hypotheses for eukaryotic origins^{1,2}. Although similar to Bacteria in terms of cell structure, molecular phylogenies for ribosomal RNA and a small core of genes, that mainly have essential roles in protein translation³, suggested that the Archaea were more closely related to the eukaryotic nuclear lineage; that is, to the host cell that acquired the mitochondrion⁴. The idea that Archaea and eukaryotes are more closely related to each other than either is to Bacteria depends on analyses suggesting that the root of the tree should be placed on the bacterial stem, or within the Bacteria^{5–12}, implying that the

eocytes (or Crenarchaeota¹⁴), one of the major archaeal divisions (Fig. 1). However, the three-domains–eocyte debate remains controversial because different phylogenetic methods have delivered different results, often from the same data¹⁹. This disagreement is due, at least in part, to the difficulties associated with resolving ancient divergences in phylogenetic trees.

Challenges of reconstructing ancient relationships

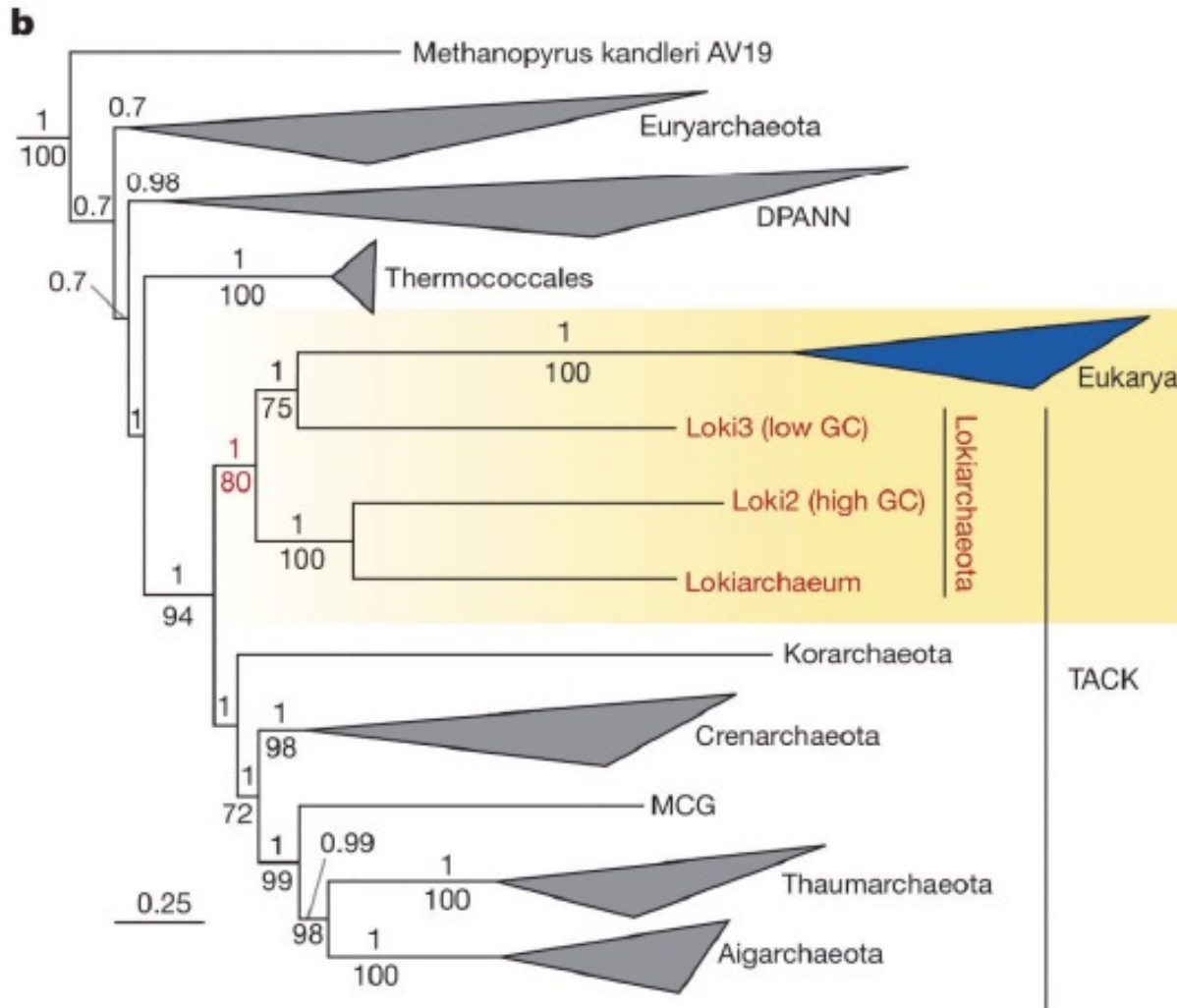
A major issue in reconstructing ancient relationships is the strength and quality of historical signal remaining after the millions of years since the divergence of Archaea and eukaryotes. The earliest fossils identified as





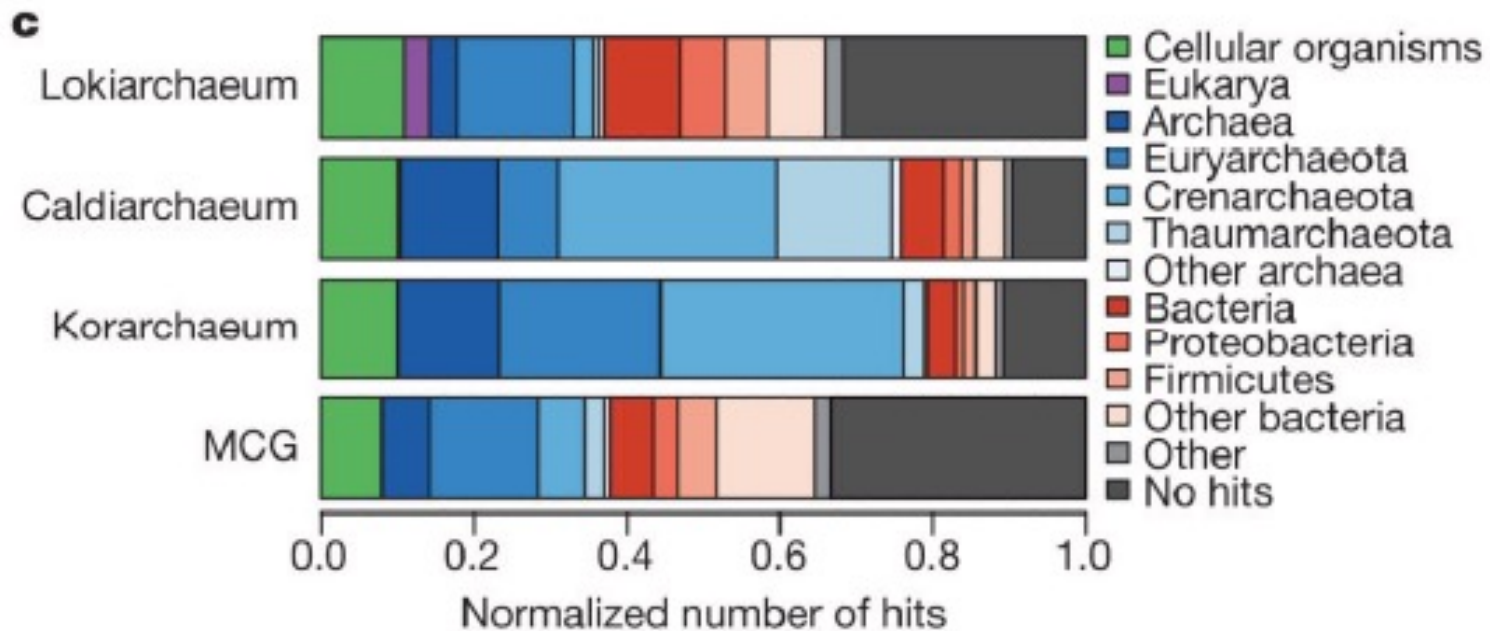
Lokiarchaeotaの発見

Spang et al. (2015) "Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes" *Nature* **521**, 173-179.



北極中央海嶺の
海底熱水系Loki's
castleの試料から
発見、命名

真核生物に近縁な
古細菌



ロキアーキオータは、真核生物特有の遺伝子を他の古細菌より多く含む

- ・アクチン
- ・小胞体輸送複合体の構成要素
- ・ユビキチン修飾系
- ・Ras スーパーファミリーに属すGTP結合タンパク質

----→ 動的なアクチン細胞骨格、小胞輸送能、膜再構築能、エンドサイトーシスやファゴサイトーシスによる環境からの物質の取り込みなどの能力をロキアーキアが持っている可能性 (共生細菌の取り込みに必要な能力)

Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity

Katarzyna Zaremba-Niedzwiedzka^{1*}, Eva F. Caceres^{1*}, Jimmy H. Saw^{1*}, Disa Bäckström¹, Lina Juzokaite¹, Emmelien Vancaester^{1†}, Kiley W. Seitz², Karthik Anantharaman³, Piotr Starnawski⁴, Kasper U. Kjeldsen⁴, Matthew B. Stott⁵, Takuro Nunoura⁶, Jillian F. Banfield³, Andreas Schramm⁴, Brett J. Baker², Anja Spang¹ & Thijs J. G. Ettema¹

The origin and cellular complexity of eukaryotes represent a major enigma in biology. Current data support scenarios in which an archaeal host cell and an alphaproteobacterial (mitochondrial) endosymbiont merged together, resulting in the first eukaryotic cell. The host cell is related to Lokiarchaeota, an archaeal phylum with many eukaryotic features. The emergence of the structural complexity that characterizes eukaryotic cells remains unclear. Here we describe the ‘Asgard’ superphylum, a group of uncultivated archaea that, as well as Lokiarchaeota, includes Thor-, Odin- and Heimdallarchaeota. Asgard archaea affiliate with eukaryotes in phylogenomic analyses, and their genomes are enriched for proteins formerly considered specific to eukaryotes. Notably, thorarchaeal genomes encode several homologues of eukaryotic membrane-trafficking machinery components, including Sec23/24 and TRAPP domains. Furthermore, we identify thorarchaeal proteins with similar features to eukaryotic coat proteins involved in vesicle biogenesis. Our results expand the known repertoire of ‘eukaryote-specific’ proteins in Archaea, indicating that the archaeal host cell already contained many key components that govern eukaryotic cellular complexity.

The origin of the eukaryotic cell is regarded as one of the major evolutionary innovations in the history of life on our planet. Yet, the emergence of the complex and compartmentalized nature of eukaryotic cells represents a major conundrum in modern biology^{1–3}. Most recent insights support symbiogenic scenarios of eukaryotic evolution^{3,4}—that the emergence of the first eukaryotic cell was triggered by a merger between an archaeal host cell^{5–9} and an alphaproteobacterial (mitochondrial) endosymbiont¹⁰. Whereas the alphaproteobacterial provenance of mitochondria is overwhelming, the identity and nature of the archaeal host cell have remained elusive until recently. The identification and genomic characterization of Lokiarchaeota, a clade of archaea found in deep marine sediments, has provided several crucial insights into the archaeal origin of eukaryotes¹¹. First, phylogenomic analyses of carefully selected genomic data sets placed Lokiarchaeota as the most closely related group to eukaryotes, providing further compelling evidence for the two-domain tree of life¹², in which eukaryotes branch from within the archaeal domain. Furthermore, a careful analysis of genome content of the composite Lokiarchaeum genome revealed that it encodes a multitude of genes that were previously regarded specific to eukaryotes¹¹. These so-called eukaryotic signature proteins¹³

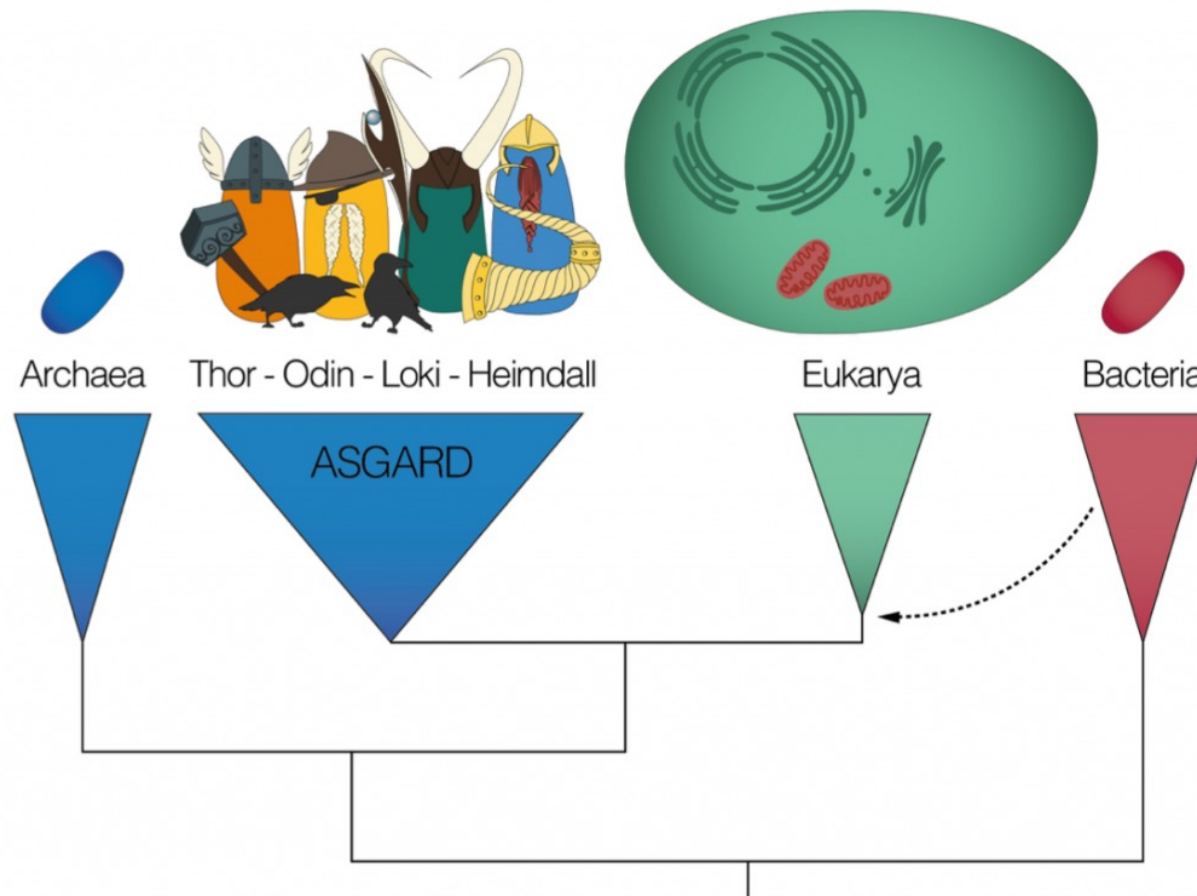
metabolism^{21,22}, leading to renewed efforts to explain the origin and early evolution of eukaryotes. Though insightful, these deductions are preliminary as they are based, so far, on a single genomic data set. Here we describe the metagenomic discovery of the Asgard superphylum, which, as well as Lokiarchaeota, includes several new uncultivated archaeal lineages that reside in a wide variety of environments. We show that these lineages comprise novel phylum-level groups that represent the closest archaeal relatives of eukaryotes. Detailed analyses of their reconstructed genomes provide new insights into the identity and genetic nature of the archaeal ancestor of eukaryotes and the primal stages of eukaryogenesis.

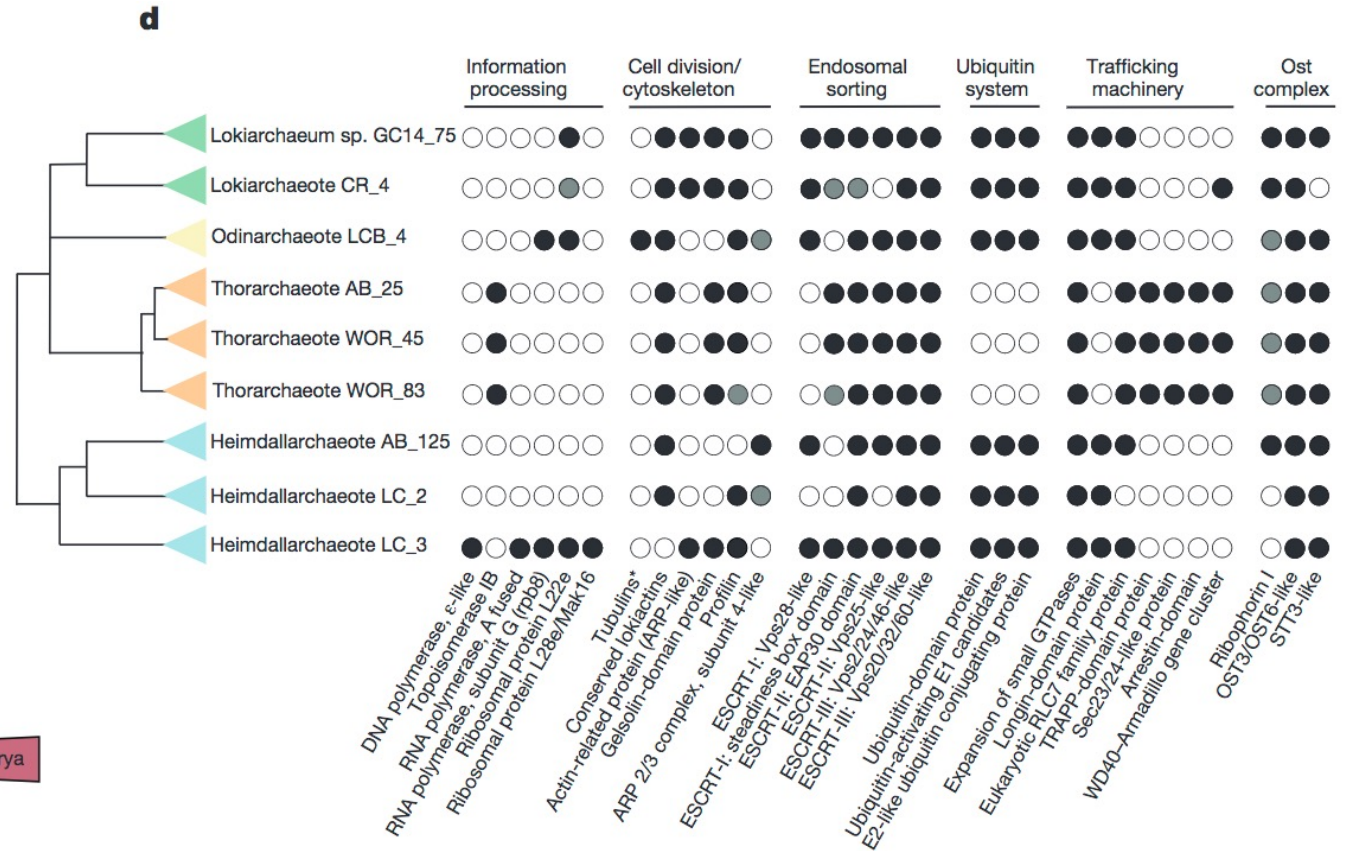
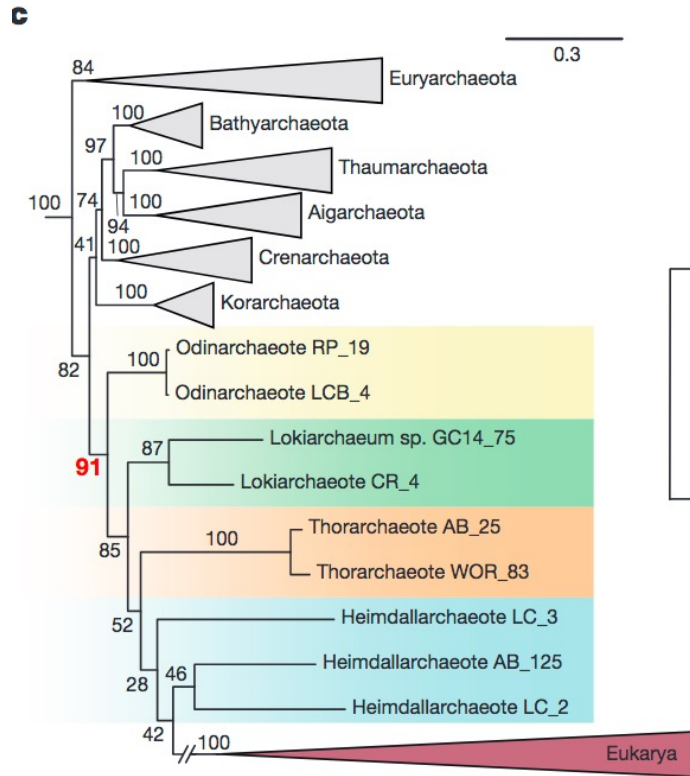
Metagenomic discovery of Asgard archaea

To gain insight into the archaea-to-eukaryote transition, we aimed to identify and characterize novel archaeal lineages related to the recently described Lokiarchaeota¹¹, an archaeal clade that was previously shown to be more closely related to eukaryotes than any other prokaryotic lineage. We sampled aquatic sediments from seven geographically separated sites which differed markedly with respect to their biological and chemical parameters: Loki’s Castle, Yellowstone National Park

Loki古細菌が見つかったロキ熱水噴出孔をはじめ、イエローストーン国立公園、竹富島の熱水噴出孔まで、世界中から集めた水中堆積物に含まれる全てのDNAの配列をメタゲノム解析により解読
真核生物特異的と考えられていた多くの遺伝子を持ち、DNA配列上でもLoki古細菌と真核生物を埋める新しい古細菌を発見

Loki, Thorともに北欧神話の神々の名前で、今回新たに発見された2種類もOrdinとHeimdallという北欧神話の名前がつけられた。そしてLoki,Thorを合わせた群を北欧の神々が棲む世界Asgardと命名



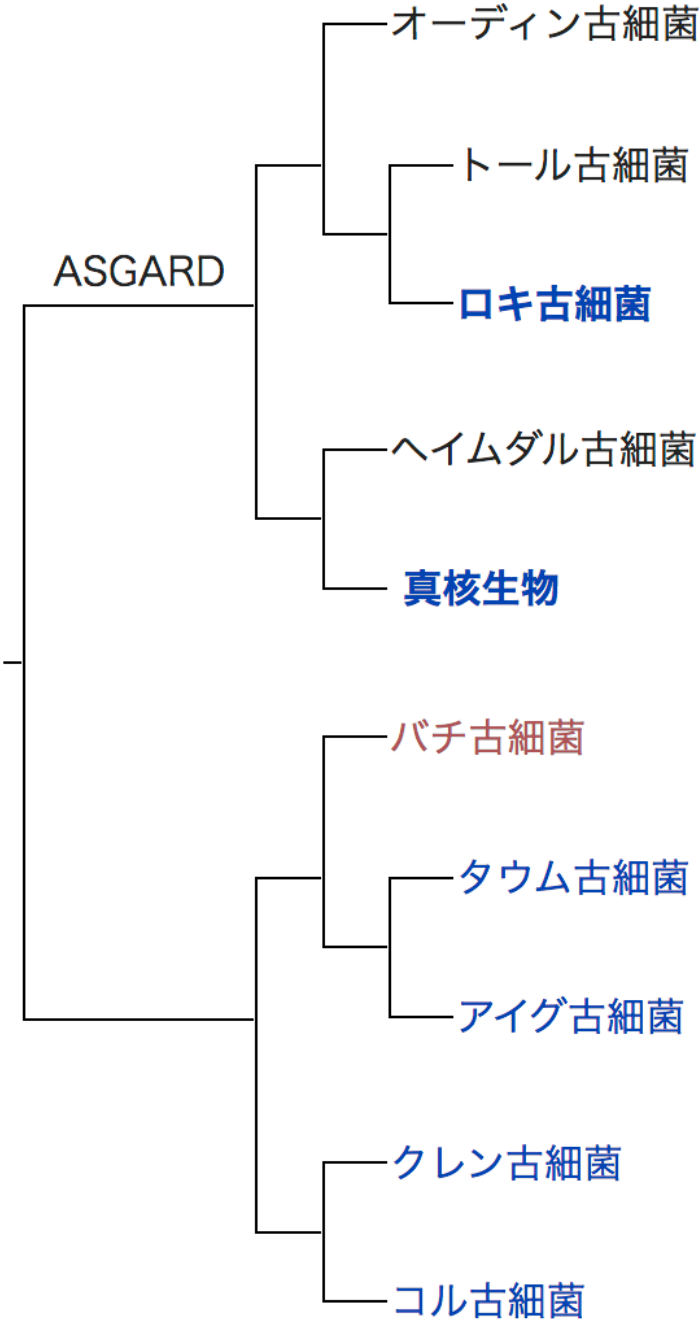


Asgard古細菌群

- 1) ゲノム配列を様々な方法で比べ、**Asgard**古細菌群と真核生物は共通祖先から別れてきた生物で、最も真核生物に近いのが**Heimdall**。
- 2) これまで真核生物特異的とされてきたほとんどの遺伝子群は、**Asgard**群全体を探索すると特定できる事
- 3) 特に、核膜形成、小胞体のゴルジ体への輸送、他の細胞を取り込むために必要な貪食などに関わる、細胞内膜制御分子が揃っている事
- 4) 小胞体輸送に関わる遺伝子群はクラスターを形成してセットになっていること
- 5) これまで探し求められていたチューブリンの相同分子が特定

<http://aasj.jp/news/watch/6362>

Zaremba-Niedzwiedzka K., *et al.*, 2017 による系統樹^[27]



TACK

<https://ja.wikipedia.org/wiki/エオサイト説>

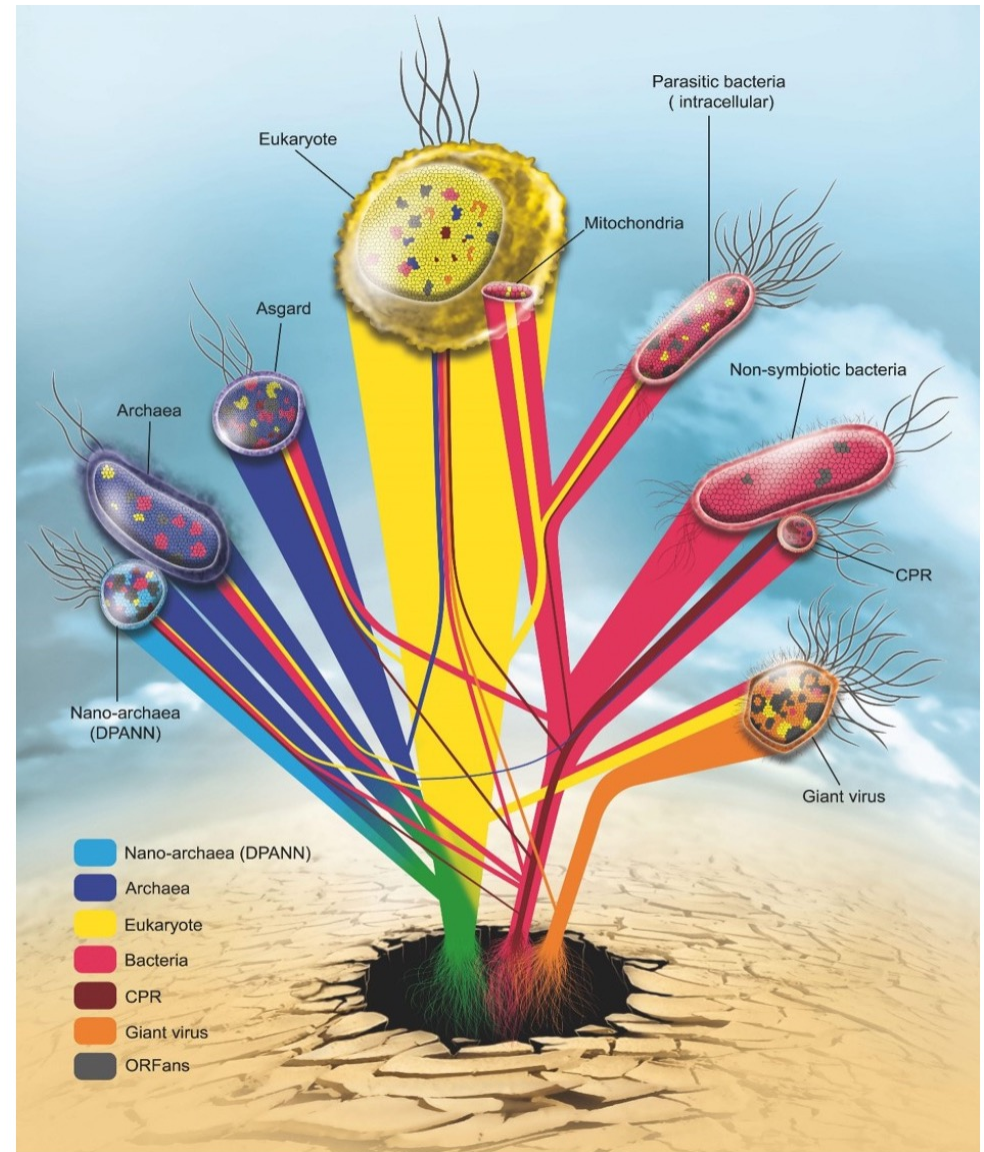
しかし、近年の研究では、Asgard古細菌群が真核生物のオリジンではなく、Asgard古細菌群が持つ真核生物様遺伝子は水平遺伝子伝達で獲得されたものとする説もある。

Liu *et al.* Expanding diversity of Asgard archaea and the elusive ancestry of eukaryotes. *bioRxiv* 2020.

Asgardは他の古細菌に比べ、真核生物様タンパク質を多く持つが、ドメイン構造が異なっている。また、その分布は不規則であることから、真核生物様タンパク質は水平遺伝子伝達で獲得したと考えられる。

MacLeod *et al.* Asgard archaea: Diversity, function, and evolutionary implications in a range of microbiomes. (2019) *AIMS Microbiol.* **5**, 48-61.

RNA polymeraseで系統樹を描くと
3ドメインになる



Rhizome of Life

真正細菌

- ・細菌分類学 (形態、グラム染色)
- ・分子分類への移行
 - 16SrRNAの使用と問題点
 - 16SrRNAだけでは分類の解像度がたりない
 - 水平遺伝子伝達 (clonal populationとnon-clonal population)
 - MLST解析 上の問題を解決
 - phylogenomics
 - 系統樹から系統ネットワーク
- ・光合成細菌と真正細菌の酸素への適応
- ・グラム陽性菌とグラム陰性菌
- ・ CPR, ウアブ, PVC, electric bacteria

古細菌

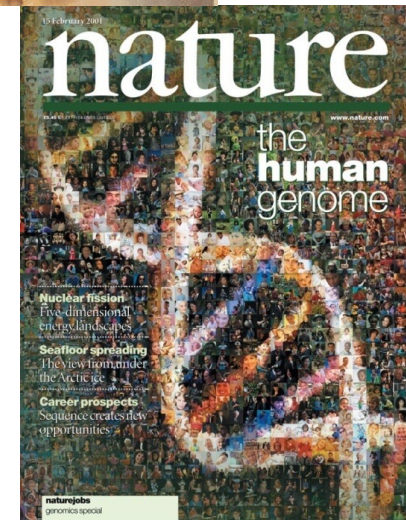
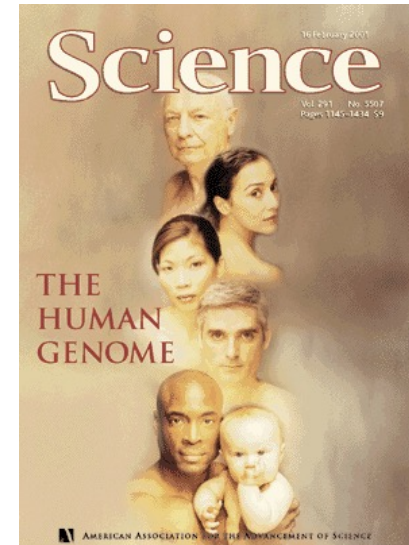
- ・古細菌の分類
- ・三超界説の形成と外群の利用
- ・三超界説から二超界説へ

マイクロビオーム (メタゲノム解析)

ヒトゲノム解読宣言

ヒトゲノム解析の歴史

1953	ワトソンとクリックがDNAの二重らせん構造を発見
1977	DNA配列を解読する方法(サンガー法)が開発される
1983	PCR法が開発される
1986	ヒトゲノム解読計画が本格的に始まる 自動シークエンサーの開発
1990	ヒトゲノム解読の国際計画正式発足
1993	染色体の物理地図が予定より早く完成
1998	米ベンチャー企業(セセラ社)がヒトゲノム解読を表明
1999	国際チームがゲノム概要版の解読を加速 日英を中心に22番染色体のシーケンスが完成
2001	国際チームとセセラ社がヒトゲノム概要版をそれぞれが発表
2003	ヒトゲノム解読完了宣言



二重らせんが明らかになってから、わずか60年弱の出来事

ヒトゲノム 半数体 約30億塩基対

大量のデータの処理のためにコンピュータが必要

- ・最初は断片として決定した配列を連結するため
- ・その後、遺伝子の推定やアノテーション

ゲノム以外のデータも対象とする形でさらに発達

ビッグデータ化する分子生命科学

17年27億ドルかけて読んだヒトゲノム (半数体 約30億塩基対)

現在、一人あたり1日100ドルで

The screenshot shows a webpage from TechCrunch Tokyo 2017. At the top, there is a navigation bar with the TechCrunch logo, a search bar, and social media icons for Facebook, Twitter, LinkedIn, and Google+. Below the navigation bar is a banner for "TechCrunch Tokyo 2017" with a deadline of October 31st. The main article is titled "かつては27億ドルだった費用が今や100ドルーゲノム解析のIlluminaが新製品を発表" (Illumina announces new products, reducing the cost of genome sequencing from 2.7 billion dollars to 100 dollars). The article is dated January 11, 2017, and is by Sarah Buhr. The page features a sidebar with various news items, a large image of a person in a lab coat holding a microarray chip, and a sidebar advertisement for "マーケティングメディア" (Marketing Media) with a call to action to "タレコミ・寄稿お待ちしております!" (We are waiting for tips and guest posts!).

情報提供はこちらから！
トピックス - イベント CrunchBase

フォローする f t B! g+ RSS

検索

For us, programmatic advertising isn't problematic advertising. Find out how www.emerse.com

AdChoices

TechCrunch Tokyo 2017 前売りチケットの販売は10月31日まで!

illumina
ゲノム解析
ヘルスケア
ニュース

かつては27億ドルだった費用が今や100ドルーゲノム解析のIlluminaが新製品を発表

2017年1月11日 by Sarah Buhr

366 List 18

f シェア t ツイート B! はてな

人気

解説アニメ「4分でわかるブロックチェーン」をマイクロソフトが公開、日本語字幕付き
2017年10月25日

月額980円で1日1杯カクテルが無料で飲める「Foobe」が限定リリース
2017年10月25日

マンションの1室から生まれた完全栄養パスタ、ペースフードが1億円調達
2017年10月25日

iPhone Xは11/3からAppleストア店頭にも並ぶーただし品薄で行列は必至
2017年10月25日

マーケティングメディア
創業後7年で年商500億円を突破した企業が明かす、事業を急成長させる秘訣を紹介
さらにアンケート回答者にギフトカードをプレゼント中
詳細はこちら

AdChoices

タレコミ・寄稿お待ちしております!

メールマガジン購読
新着記事を毎日配信します

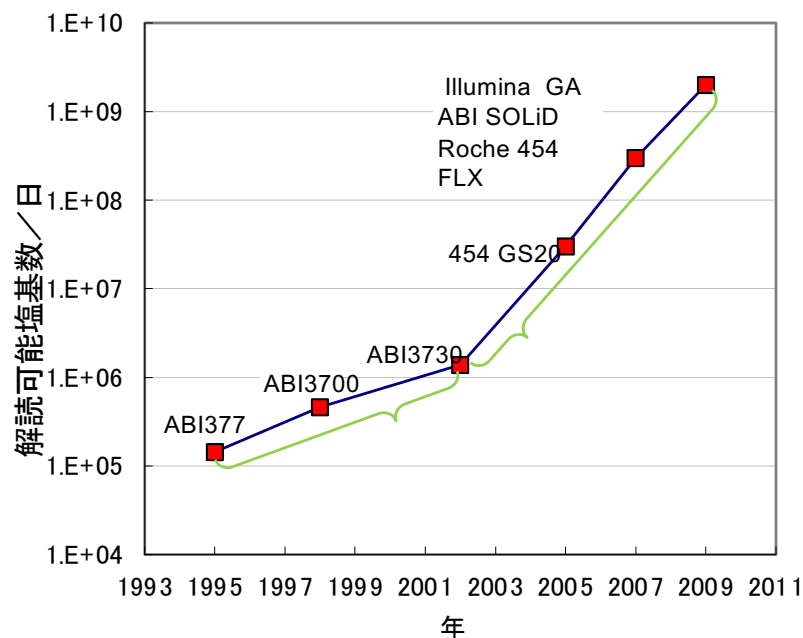
ビッグデータ化する分子生 命科学

17年27億ドルかけて読んだヒトゲノム (半数体 約30億塩基対)

現在、一人あたり1日100ドルで

次世代シーケンサー (Next Generation Sequencer, NGS)

ゲノム解読の高速化



ゲノム解読 8ヵ月で2倍
計算機の性能 1.5年で2倍
4年で10倍の差

- ムーアの法則
“CPUの性能(集積回路上のトランジスタ数)は1.5年で2倍になる”
- 約10倍の個数のCPU並列化でしのぐ



メタジェノミクス(メタゲノミクス)

環境サンプルから直接回収されたゲノムDNAを扱う研究分野である。

従来の微生物のゲノム解析では単一菌種の分離・培養過程を経てゲノムDNAを調製していた。

メタゲノム解析はその過程を経ずに微生物の集団から直接そのゲノムDNAを調製し、そのヘテロなゲノムDNAをそのままシーケンシングする。そのため、メタゲノム解析により従来の方法では困難であった難培養菌のゲノム情報が入手可能となった。

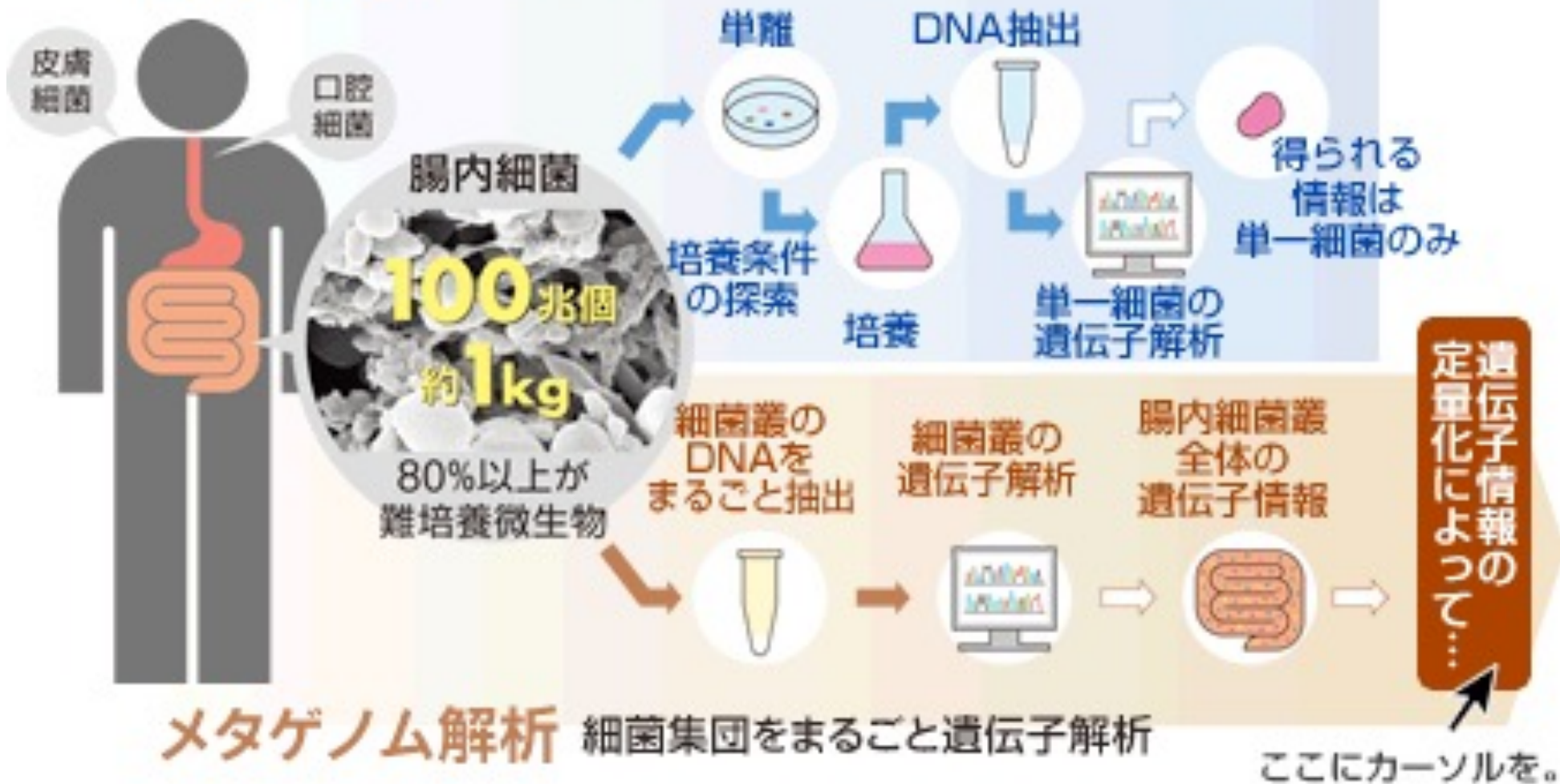
地球上に棲息する細菌の99%以上は単独では培養できない菌種であると推察されており、メタゲノム解析は環境中に埋没する膨大な数の未知の細菌、未知の遺伝子を解明する手法として期待されている。

DNAシーケンシングのコストが年々安価になっていることから、メタゲノミクスは微生物学において、より大規模で詳細な研究が行われることも見込まれる。

ヒトの腸内細菌叢、海中の微生物群、海底の鯨骨細菌群、農場土壌の細菌群、鉱山廃水中のバイオフィルム、メタン酸化古細菌群などを対象としたメタゲノム解析が論文として報告されている。

<https://ja.wikipedia.org/wiki/メタジェノミクス>

従来の方法 単離培養してからDNAを抽出



マイクロバイオーーム

細菌叢、microbiome

次世代シーケンサの登場

難培養性細菌であっても、培養せずに直接ゲノム配列を決定



メタゲノム (ある環境の全構成細菌の集合ゲノム)

土壌細菌叢、海洋細菌叢、鉱山廃液細菌叢、常在細菌叢

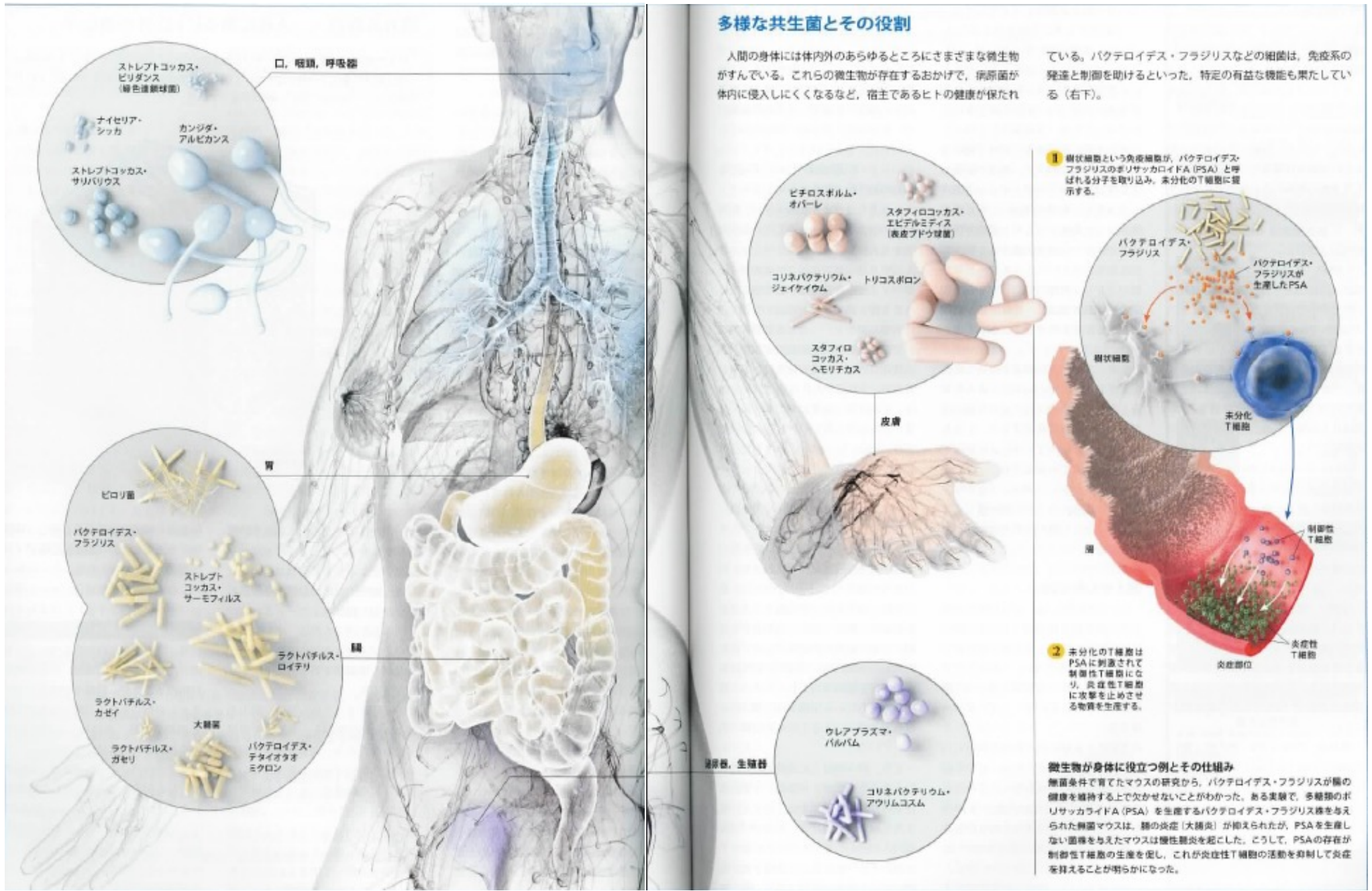
ヒト常在細菌のマイクロバイオーームのメタゲノム解析

疾病のマーカー

特定の病気に関連して増減する細菌を見出して疾患の
予測、診断

機能細菌の探索

免疫能の維持など、宿主との相互作用により特定の機能を発揮
する菌の同定と応用 eg. プロバイオティクス、糞便移植

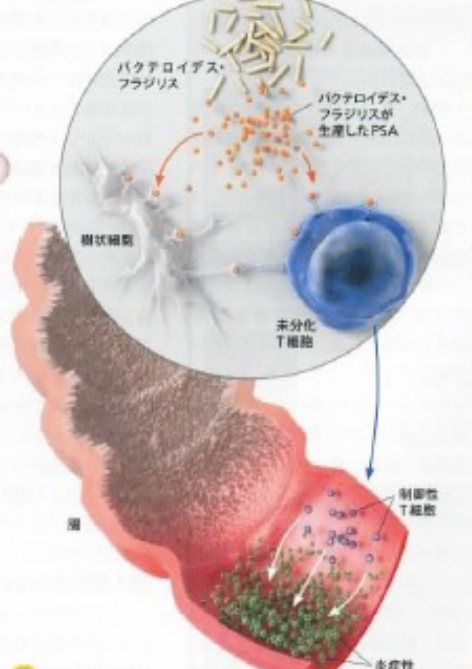


多様な共生菌とその役割

人間の身体には体内外のあらゆるところにさまざまな微生物がすんでいる。これらの微生物が存在するおかげで、病原菌が体内に侵入しにくくなるなど、宿主であるヒトの健康が保たれ

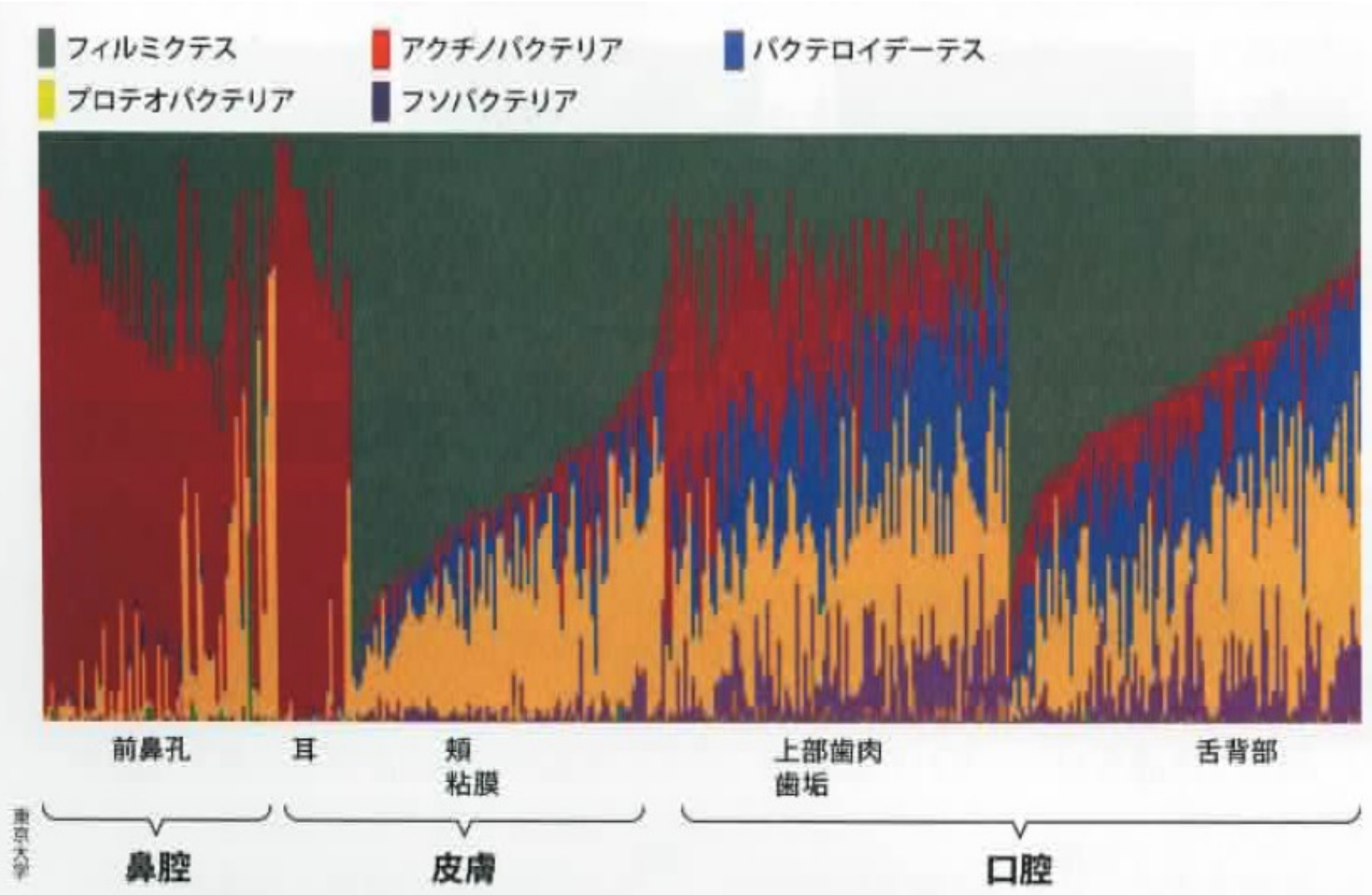
ている。バクテロイデス・フラジリスなどの細菌は、免疫系の発達と制御を助けるといった、特定の有益な機能も果たしている (右下)。

1 樹状細胞という免疫細胞が、バクテロイデス・フラジリスのポリサッカロイドA (PSA) と呼ばれる分子を取り込み、未分化のT細胞に提示する。



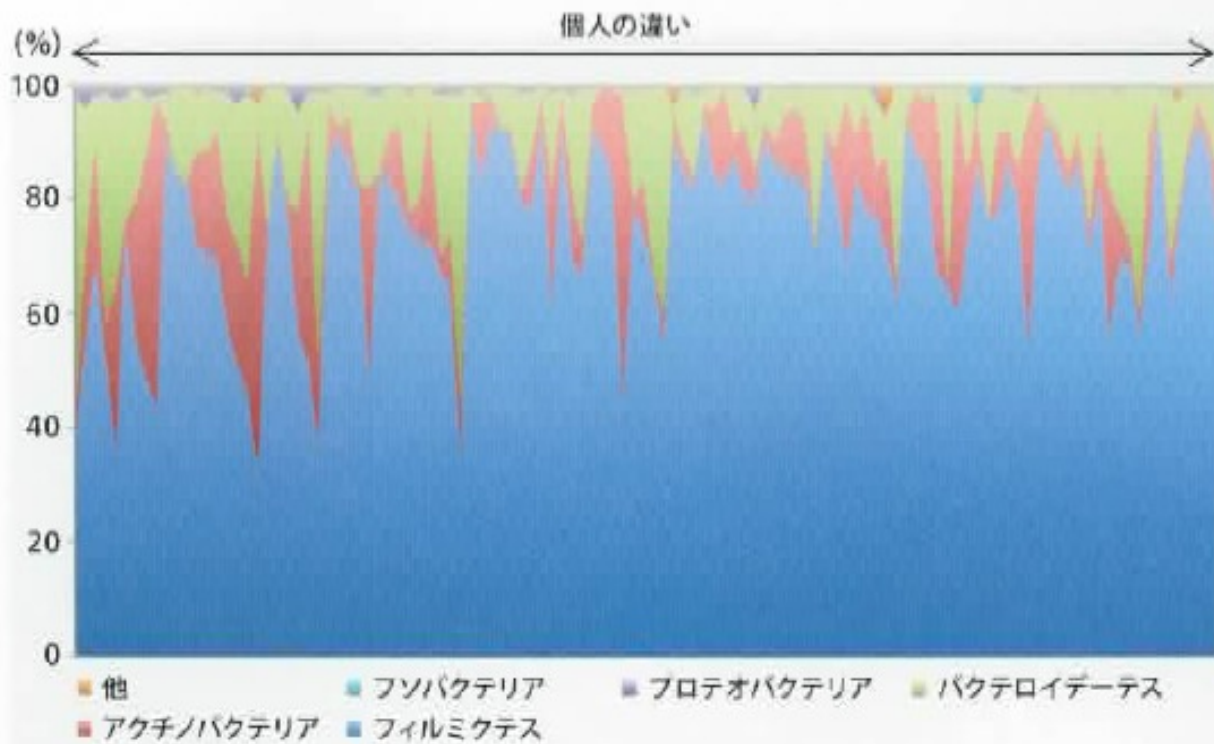
2 未分化のT細胞はPSAに刺激されて制御性T細胞になり、炎症性T細胞に攻撃を止めさせる物質を生産する。

微生物が身体に役立つ例とその仕組み
 無菌条件で育てたマウスの研究から、バクテロイデス・フラジリスが腸の健康を維持する上で欠かせないことがわかった。ある実験で、多量のポリサッカライドA (PSA) を生産するバクテロイデス・フラジリス株を与えられた制御マウスは、腸の炎症(大腸炎)が抑えられたが、PSAを生産しない菌株を与えたマウスは慢性腸炎を起こした。こうして、PSAの存在が制御性T細胞の生産を促し、これが炎症性T細胞の活動を抑制して炎症を抑えることが明らかになった。



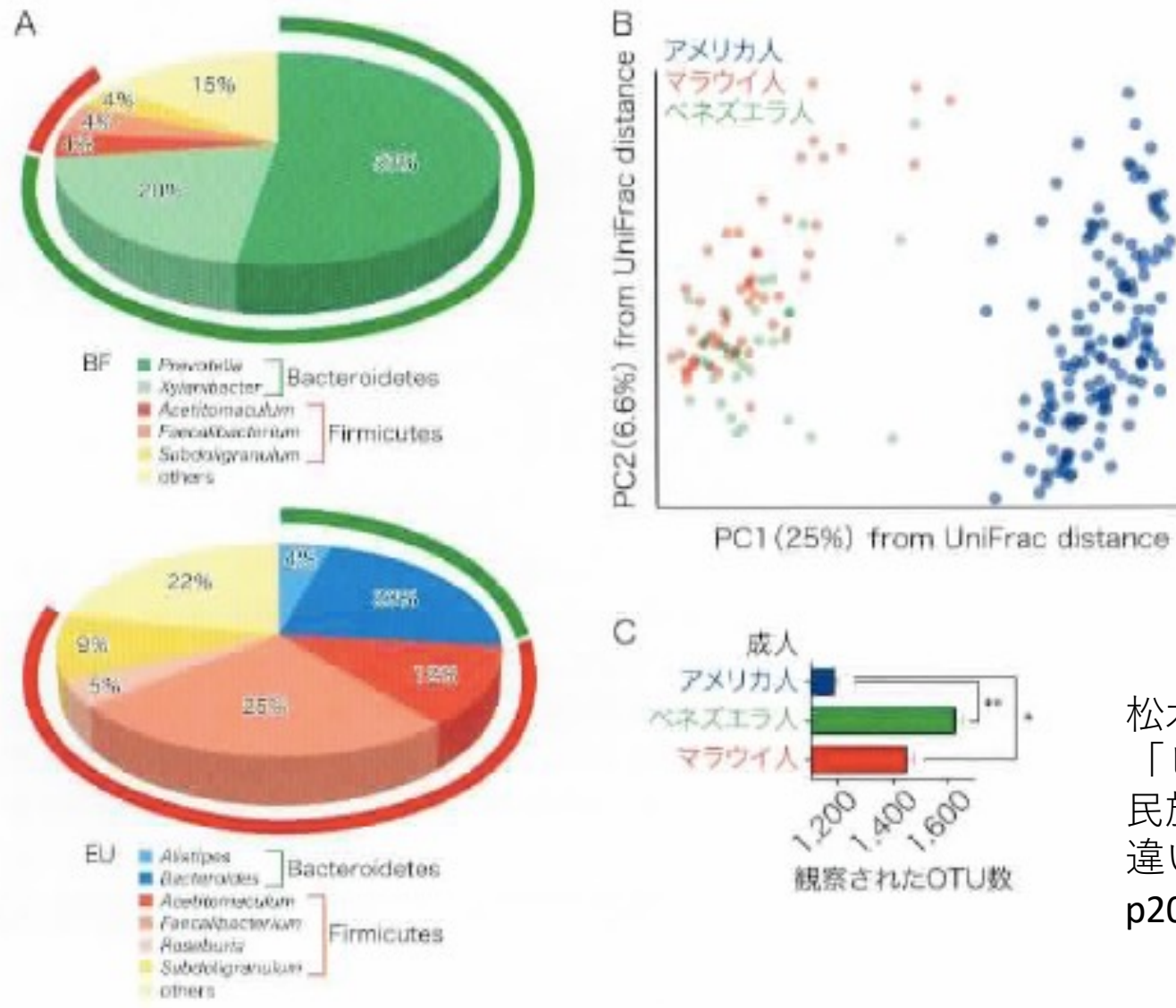
東京大学

ヒト常在細菌叢の部位別の菌種組成 鼻腔ではアクチノバクテリアが、頬の粘膜ではフィルミクテスの比率が高いなど、部位によって菌種の組成が大きく異なる (Nature 誌の図を一部改変・転載)。



菌種と遺伝子機能の分布 ヒト腸内細菌叢の菌種組成(上)と細菌の遺伝子機能組成(下)。横軸が個人の違いを表す。菌種組成は個人によってまちまちだが、遺伝子機能の組成はほぼ同一。

服部正平 (2012)
 「個人差を生むマイクロ
 バイオーム」
 日経サイエンス 10月号
 p.50-57



松木隆広、久代明 (2014)
「ヒト腸内常在細菌叢と民族・食事・年齢による違い」 実験医学 32, p20-24.

図2 国と地域、民族、生活習慣による腸内常在菌叢の構成の違い

A) アフリカ (ブルキナファソ: BF) の子供たちの腸内菌叢はヨーロッパ (イタリア: EU) の子供たちに比べて Bacteroidetes に属する菌が多く、Firmicutes に属する菌が少ない (文献 11 より引用), B) アメリカ合衆国と南アメリカ (マラウイ・ベネズエラ) の成人の腸内菌叢を比較して多変量解析を行うと、両者は2つのクラスターに分かれる (文献 10 より引用), C) アメリカ人1人あたりから検出される OTUs (operational taxonomic units) の数は、マラウイ・ベネズエラ人のものよりも有意に少ない (文献 10 より引用)

メタゲノム：環境中のゲノムDNA

トランスクリプトーム：細胞や組織で発現されるRNAの発現量
RNAseq

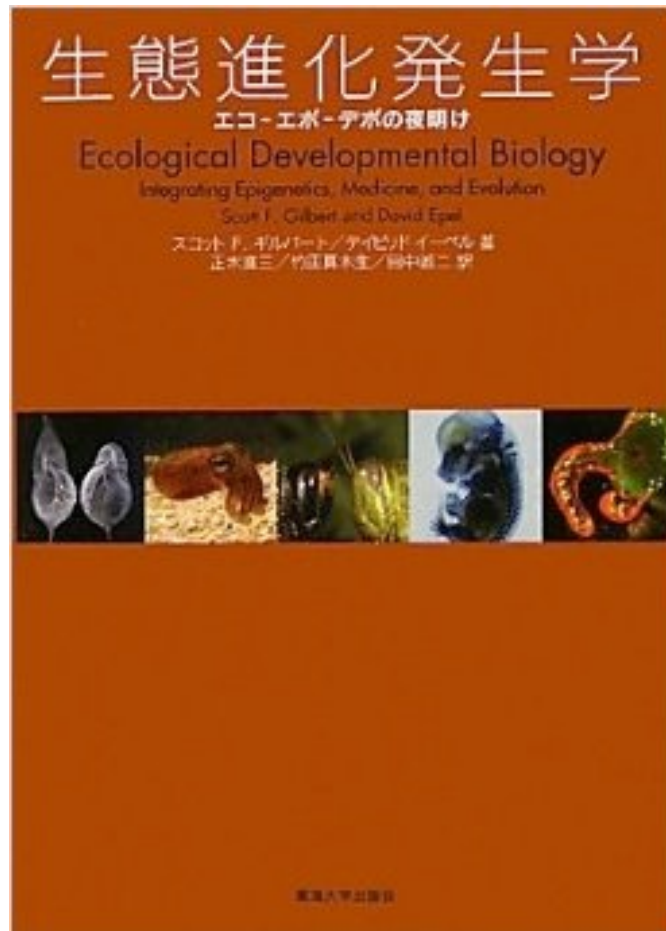
メタトランスクリプトーム：環境中のRNA

メタゲノムでは、その環境中で死んでいるバクテリアのDNAも拾う可能性

生きているバクテリアの環境中の組成を知る

哺乳類の腸内細菌

- 寄主の消化を助ける
- 寄主の腸や毛細血管ネットワーク、免疫系の発達に関与



進化の総合説 (Neo Darwinism)

↓
エボ デボ

Evolutionary Developmental Biology

エボデボ革命

↓
エコ エボ デボ

Ecological Evolutionary

Developmental Biology