


# 系統分類学 第三回

藤 博幸

A grayscale electron micrograph showing numerous rod-shaped bacteria of various sizes and orientations. Some are long and thin, while others are shorter and thicker. The background is a fine, granular 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)

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

(*Actinobacteria*)

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。

# 脂質の違い

## 真核生物 真正細菌 (エステル脂質)

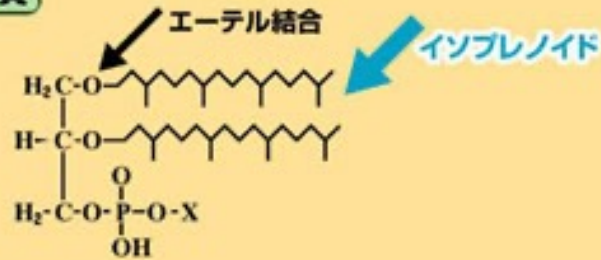
真核生物と真正細菌の主要なグリセロ脂質は2分子の脂肪酸がエステル結合によってグリセロールに結合しているジエステル脂質

## 古細菌 (エーテル脂質)

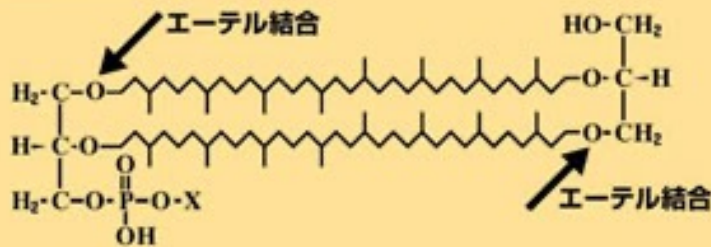
古細菌の極性脂質はこれまでに知られているかぎりでは、すべてエーテル結合を持つグリセロ脂質(リン脂質,糖脂質,リン糖脂質)、すなわちエーテル脂質

## 脂質構成分子の構造

### ジエーテル脂質

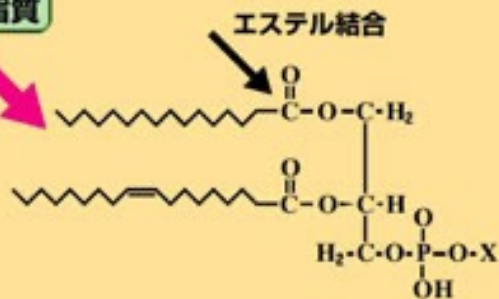


### テトラエーテル脂質



### エステル脂質

脂肪酸



細胞膜や細胞内の膜は脂質分子からできている。真核生物や真正細菌の膜脂質は**エステル脂質**とよばれる脂質であるのに対し、古細菌の膜脂質は**エーテル脂質**とよばれる脂質である。エステル脂質が疎水鎖として脂肪酸を持っているのに対して、エーテル脂質では枝分れのあるアルコールであるイソプレニルアルコールを持っている。グリセロールに疎水鎖が結合している点は同じであるが、その結合がエステル脂質ではエステル結合、エーテル脂質ではエーテル結合である。

<https://www.ls.toyaku.ac.jp/~lcb-7/keywords/etherlipid.html>  
より

エステル結合  $\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{C} \\ \text{O} \end{array}$  に2個の炭化水素が結合

エーテル結合：酸素原子に2個の炭化水素基が結合  $\text{-C-O-C-}$

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。

# 細菌の分類

## 真正細菌

- ・ 嫌気性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
- ・ 新たに発見された真正細菌の巨大分類群CPR
- ・ 真核生物用の性質を持つ真正細菌
- ・ 巨大バクテリア
- ・ 電気合成

## 古細菌

- ・ 極限環境に生息する古細菌
- ・ 古細菌の分類
- ・ 三ドメイン説から二ドメイン説へ

## Tree of Life から Rhizome of Life へ

Rhizome of Lifeから見た二ドメイン説

# 細菌の分類

## 真正細菌

- ・ 嫌気性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
- ・ 新たに発見された真正細菌の巨大分類群CPR
- ・ 真核生物用の性質を持つ真正細菌
- ・ 巨大バクテリア
- ・ 電気合成

## 古細菌

- ・ 極限環境に生息する古細菌
- ・ 古細菌の分類
- ・ 三ドメイン説から二ドメイン説へ

## Tree of Life から Rhizome of Life へ

Rhizome of Lifeから見た二ドメイン説

# 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

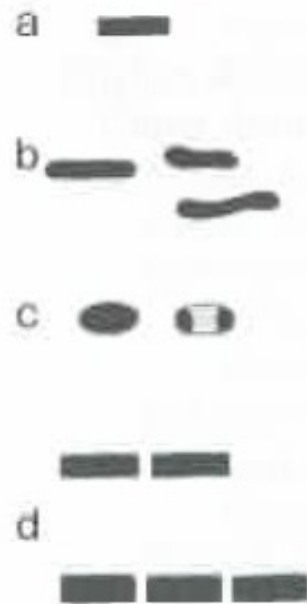
球菌 (coccus) : 球形の形だが、腎臓形、半球形、三角状  
(ランセット形) も含む

桿菌 (bacillus): 桿状あるいは棒状の菌

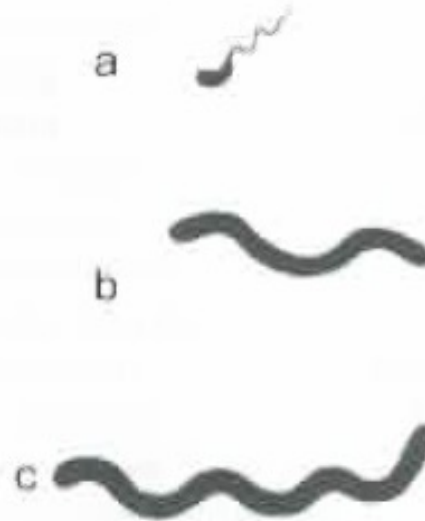
## I. 球菌



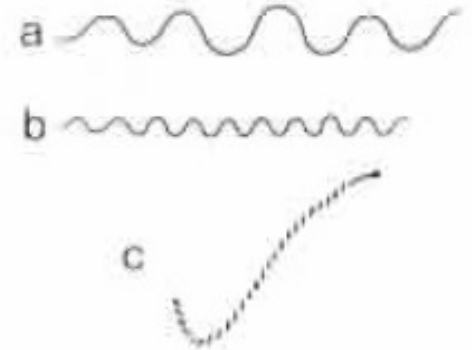
## II 桿菌



## 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

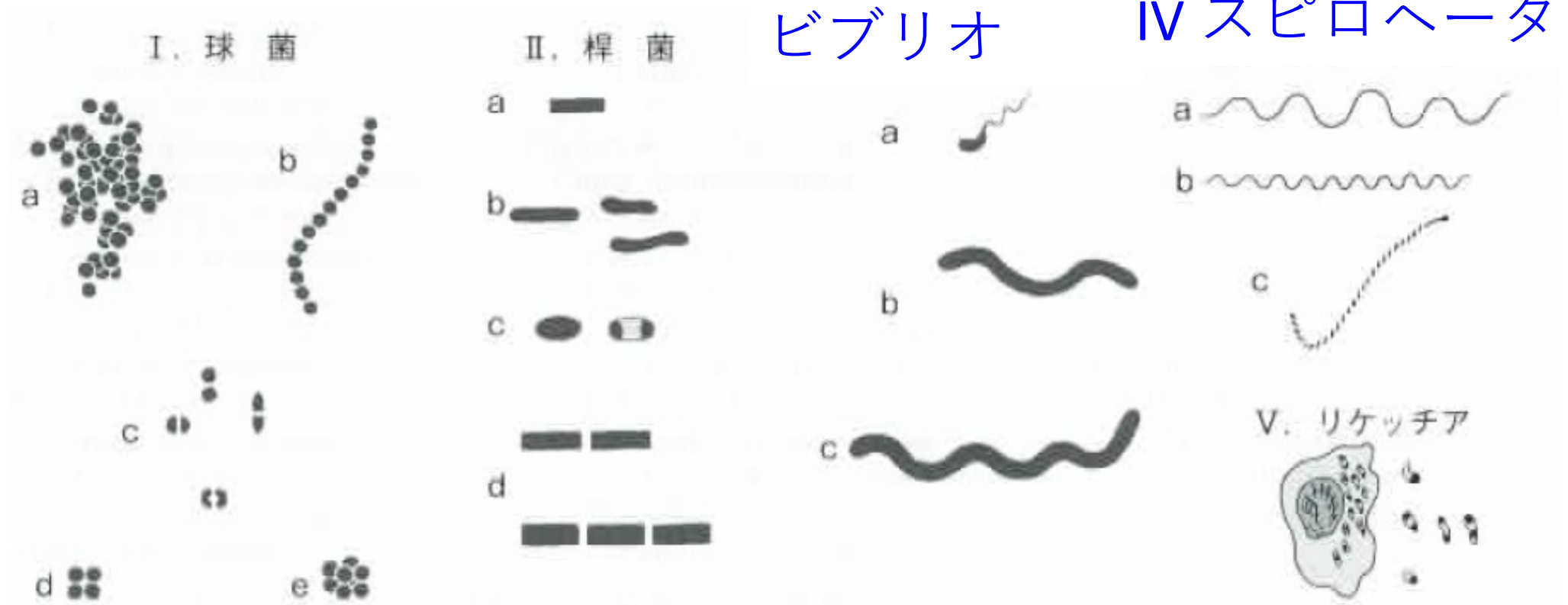


図 II-2-1. 細菌の形の模型図

# 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



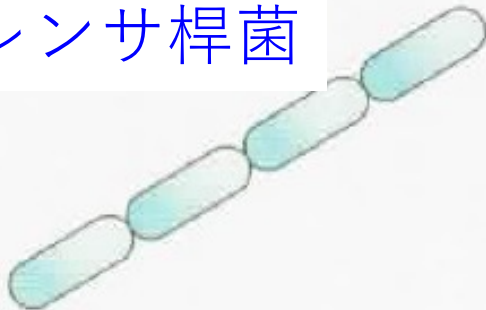
桿菌



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

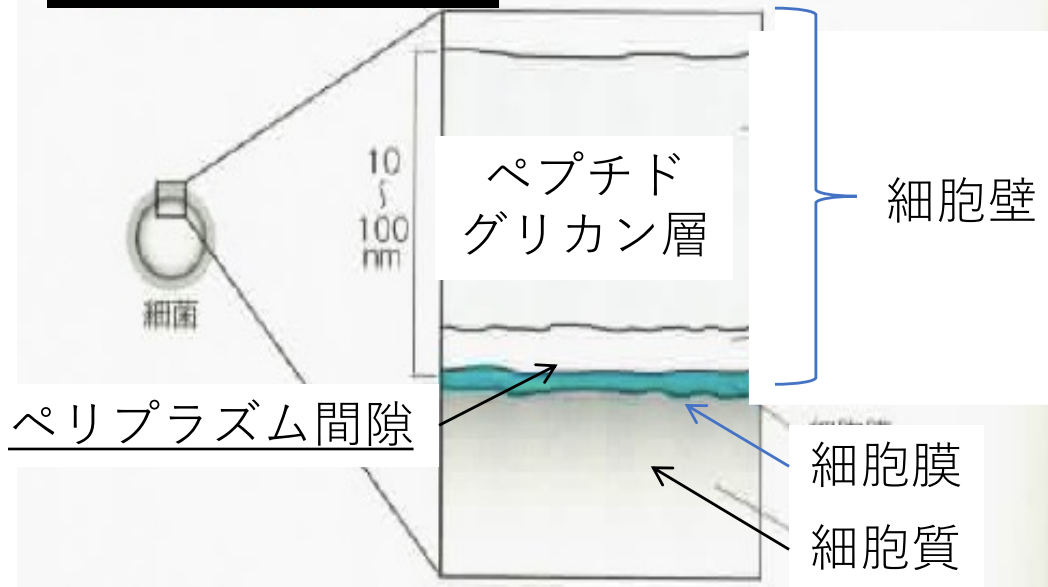
# 研究手法の開発

## 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

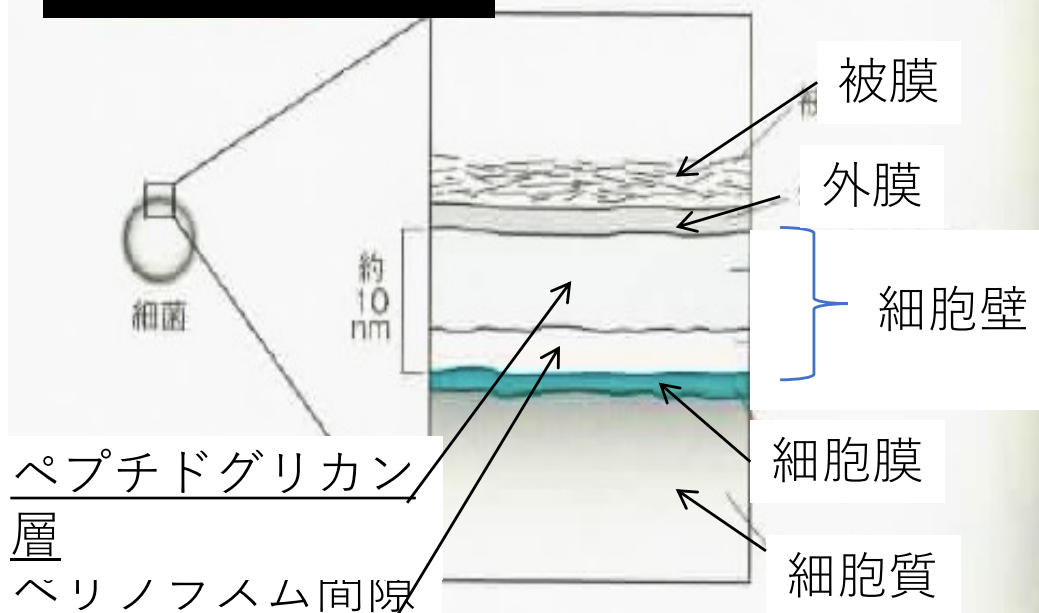
外膜を持たないものは、厚いペプチドグリカンに覆われており、この層が染色されると、アルコール処理でも色が抜けない。-----

→ グラム陽性菌

外膜を持つ細菌では外膜が流れてしまい、色が抜ける。

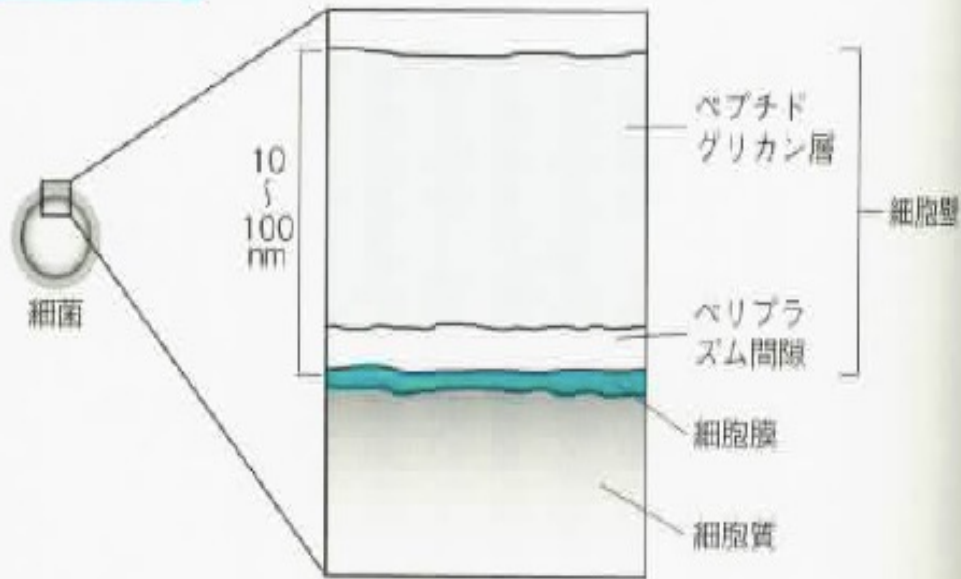
-----> グラム陰性菌

## グラム陰性菌

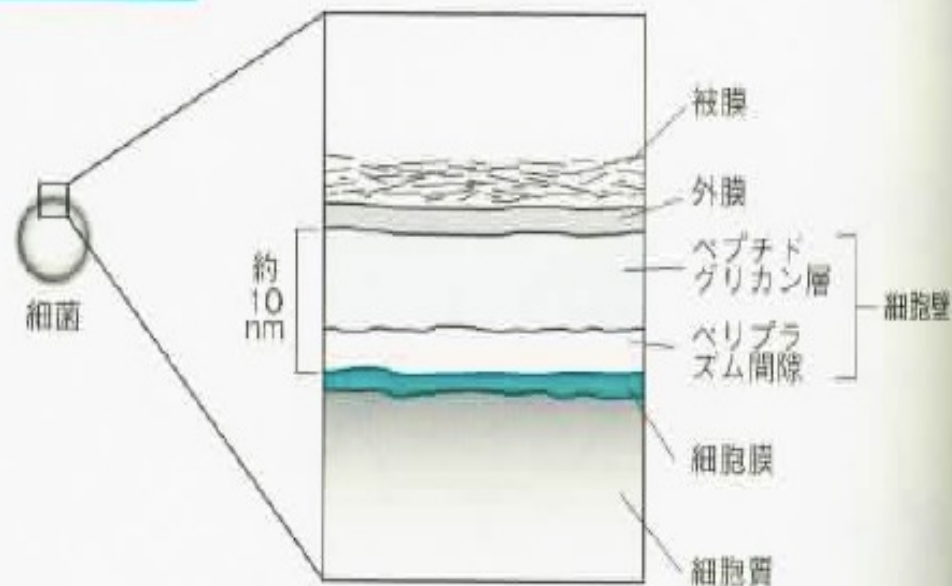


大島泰郎 (2012) 「極限環境の生き物たち」  
技術評論社より

### グラム陽性菌



### グラム陰性菌

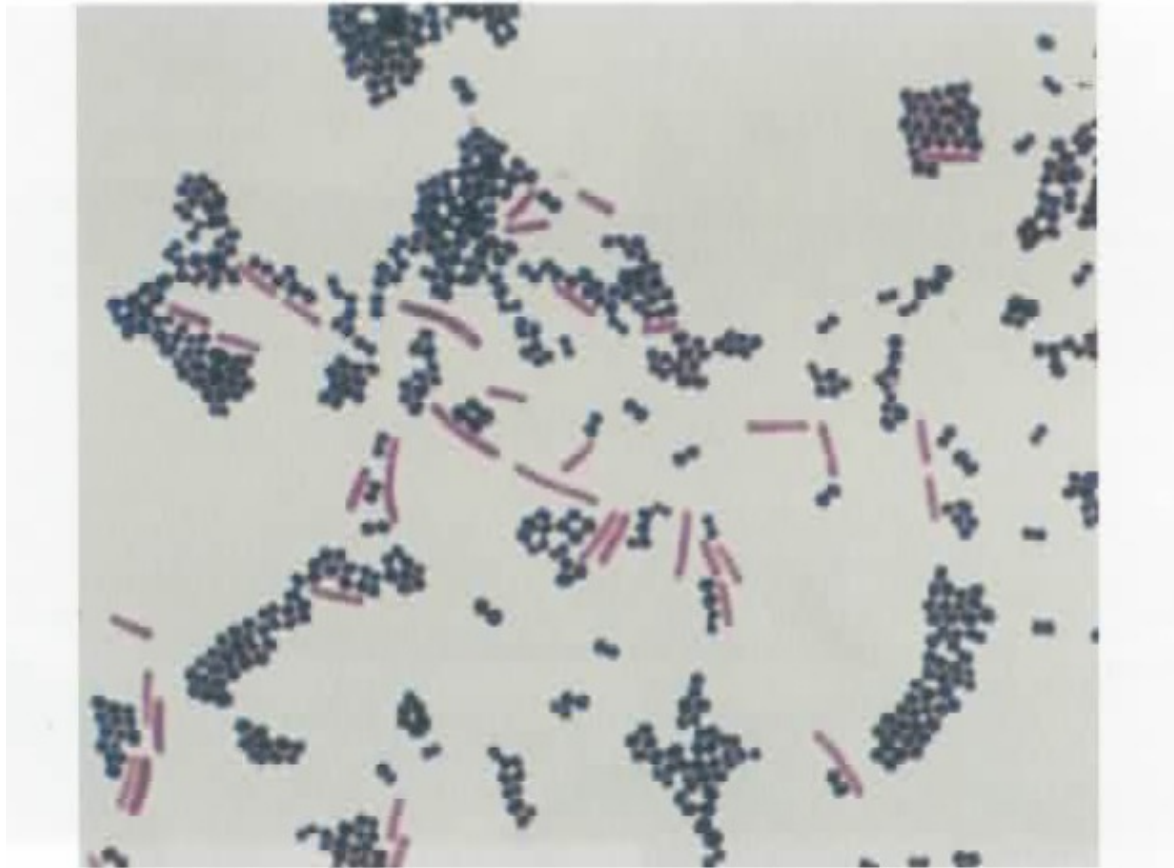


※ 細菌には時期によって染色性が変わったり、どちらか判定できない「グラム不足」と呼ばれるものもある

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)

# 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**

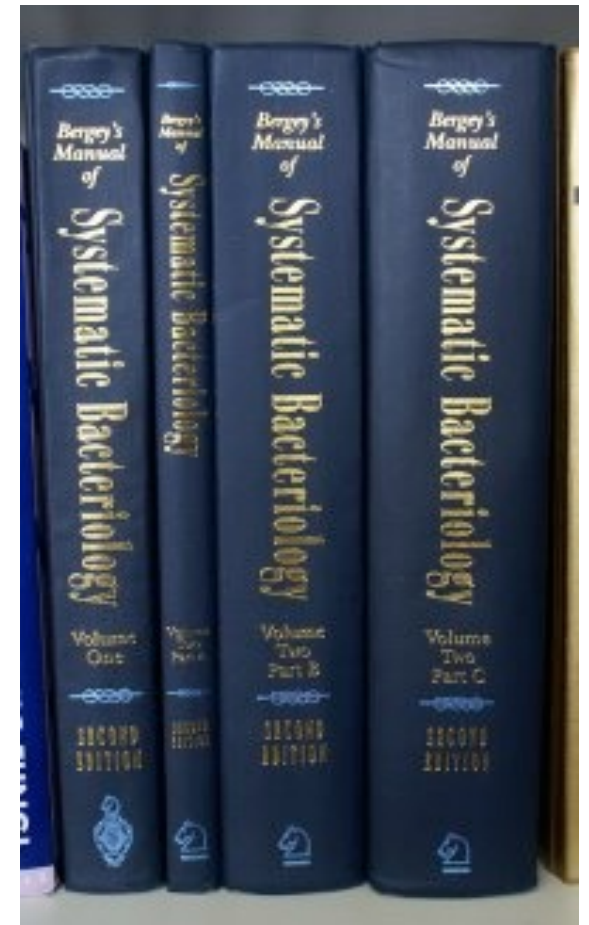
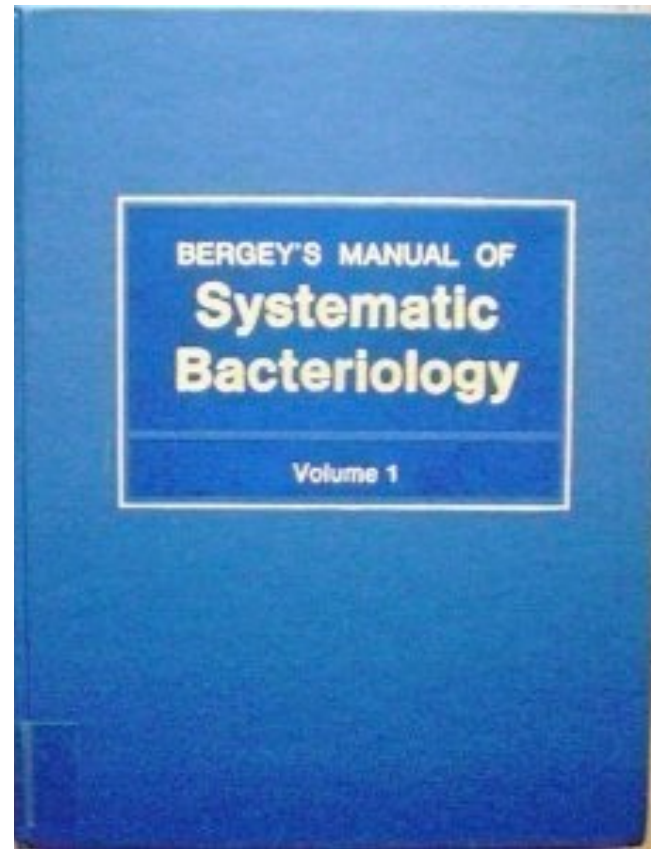
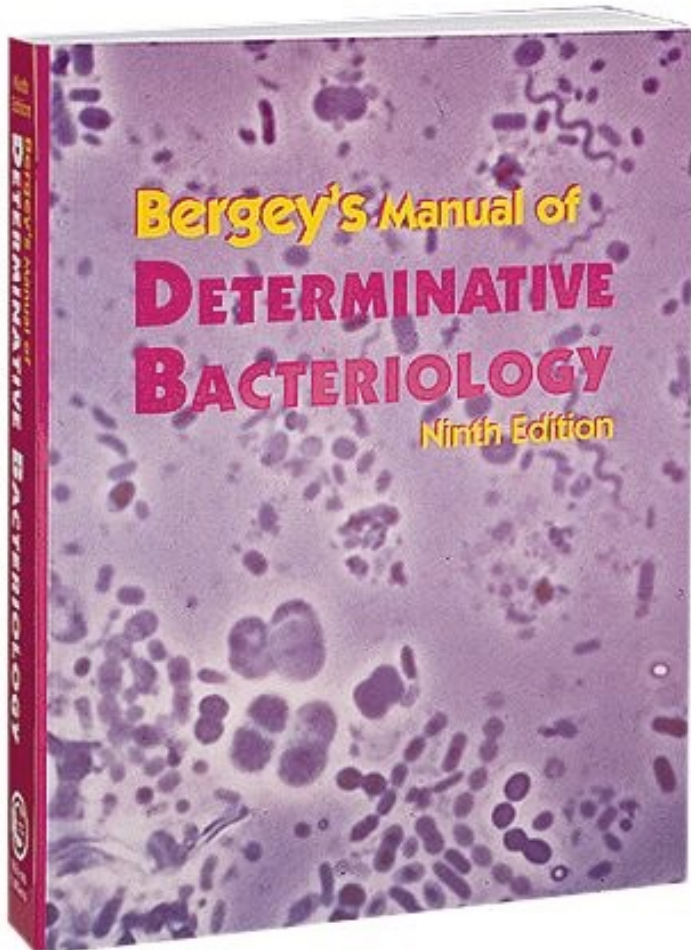
初版 (1923), 第二版(1925), 第三版(1930), 第四版 (1934), 第五班 (1939), 第六版(1948), 第七版(1957), 第八班 (1974)、第九版 (1994)

- 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



# 細菌の分類

## 真正細菌

- ・ 嫌気性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
- ・ 新たに発見された真正細菌の巨大分類群CPR
- ・ 真核生物用の性質を持つ真正細菌
- ・ 巨大バクテリア
- ・ 電気合成

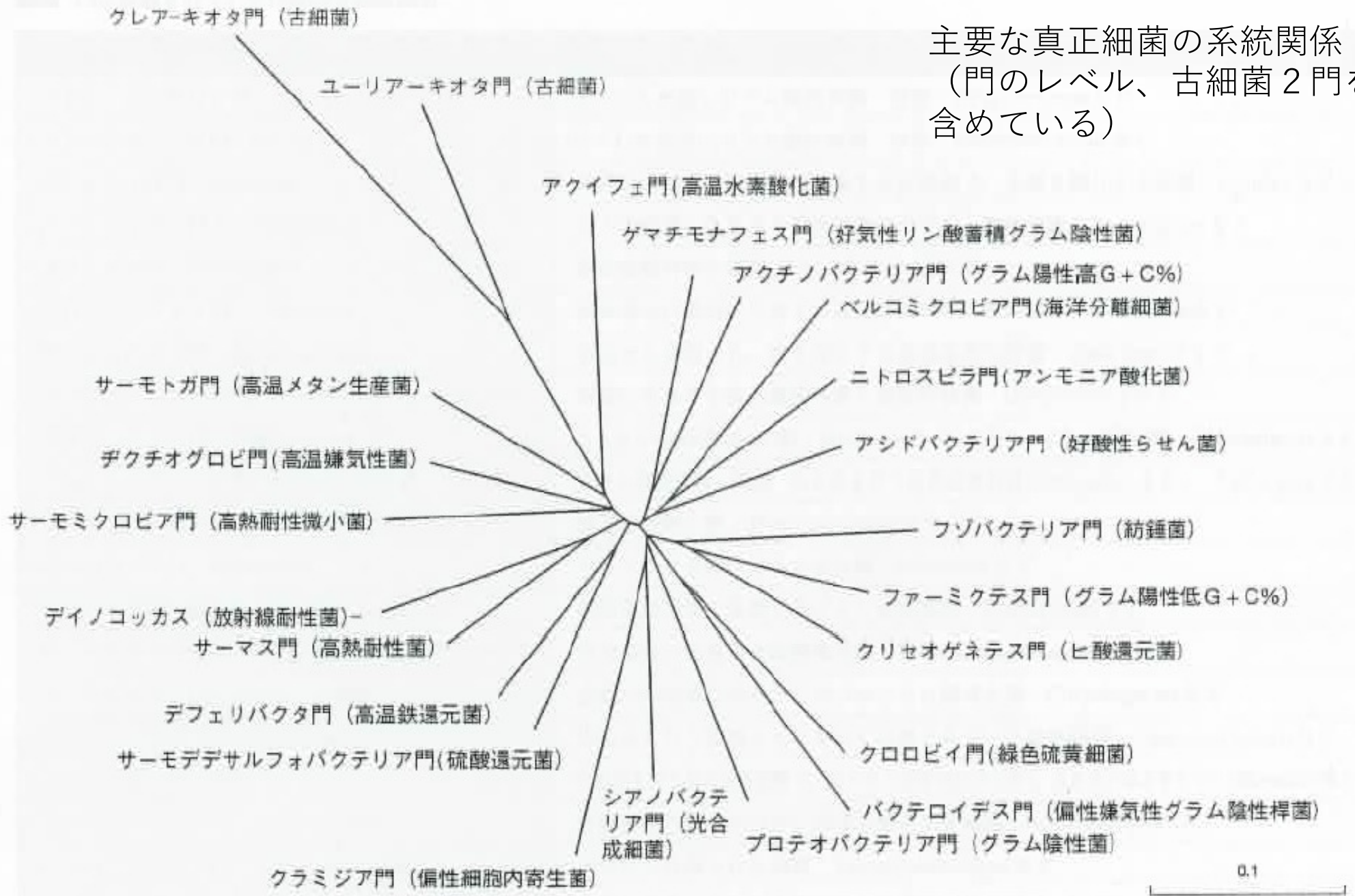
## 古細菌

- ・ 極限環境に生息する古細菌
- ・ 古細菌の分類
- ・ 三ドメイン説から二ドメイン説へ

Tree of Life から Rhizome of Life へ

Rhizome of Life から見た二ドメイン説

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)



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
デインコッカス-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
ベルコムクロビア門 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

# 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

クロロフィルをもつ

- **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

バクテリオクロロフィルをもつ

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しかし、安定な物質である水を分解する反応の困難性から、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。

嫌気的光合成細菌とシアノバクテリア



光合成細菌は、バクテリアの分類上、8つの門に渡って発見

*Chloroflexota* (緑色非硫黄細菌)

*Candidatus Eremiobacterota*

*Gemmatimonadota*

*Pseudomonadota*

*Acidobacteriota*

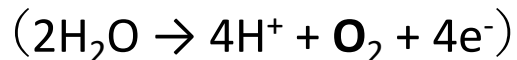
*Bacillota*

*Chlorobiota* (緑色硫黄細菌)

*Cyanobacteria* バクテリアで唯一の**酸素発生型光合成**

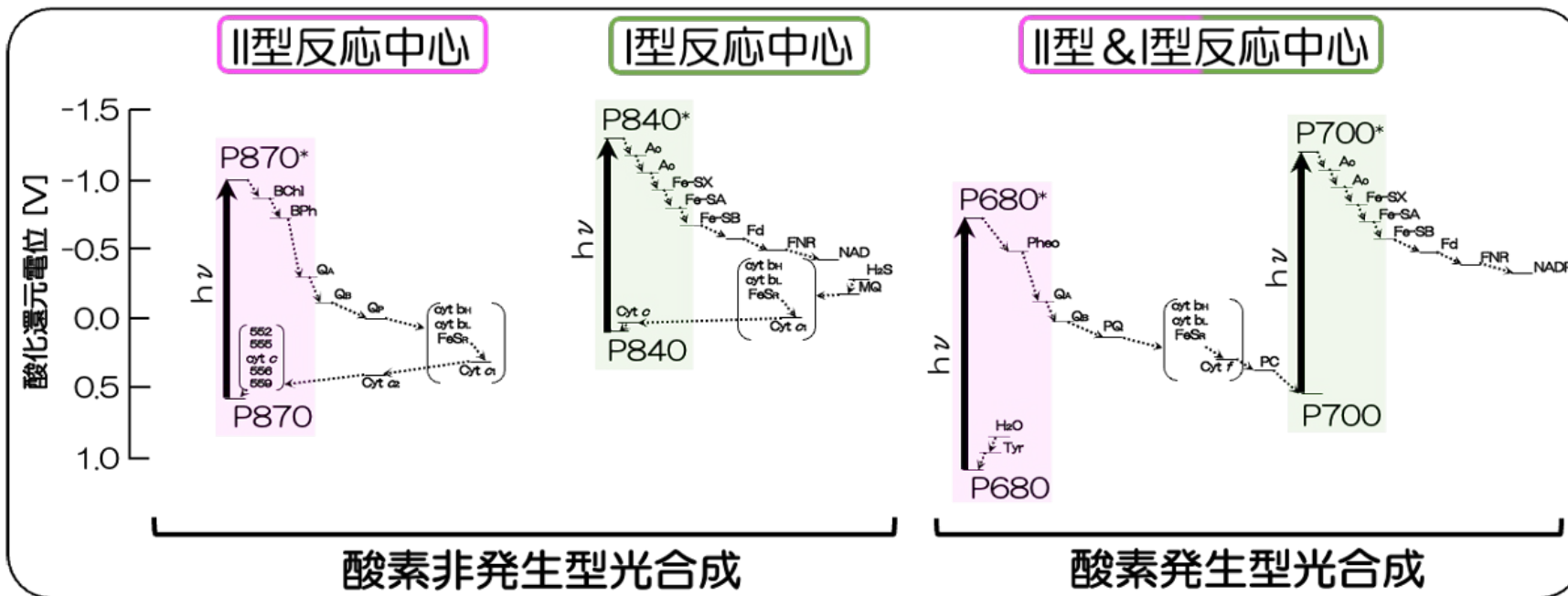
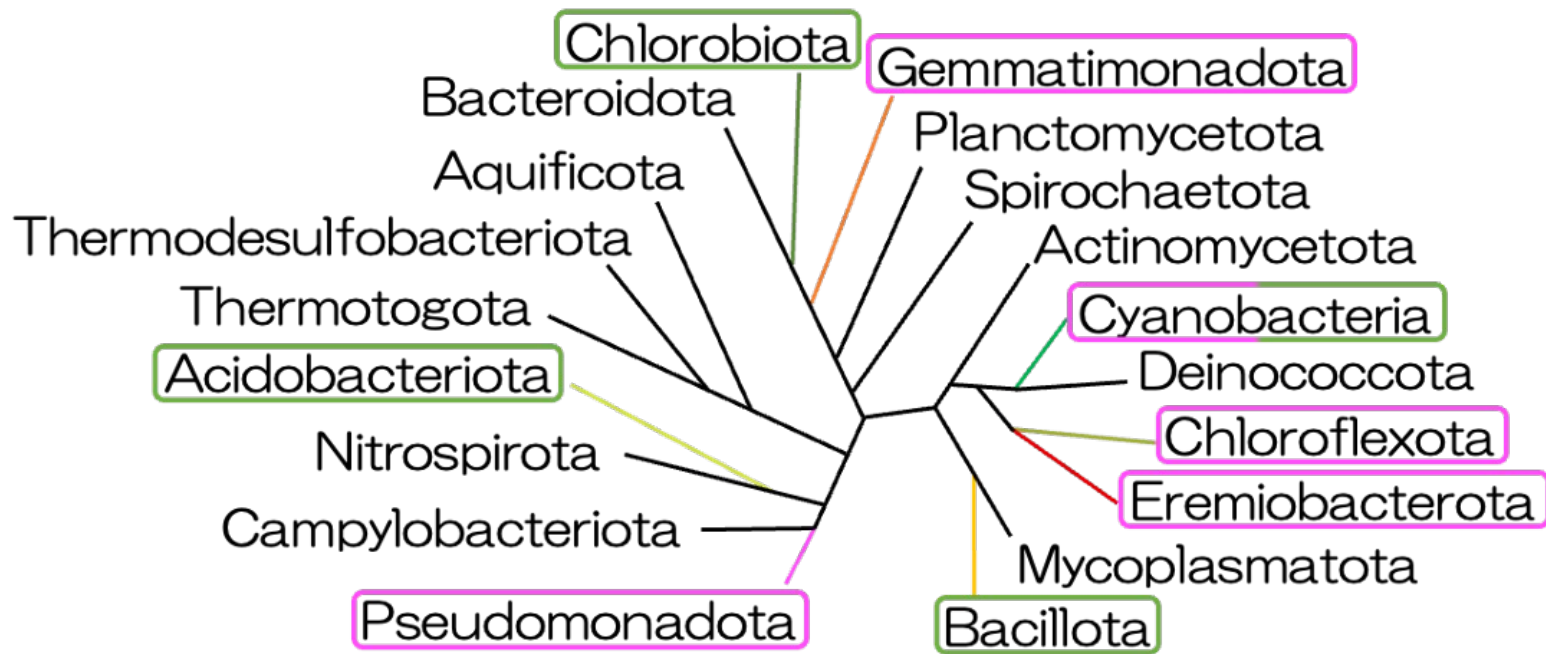
**酸素発生型光合成をする生物**は、光合成電子伝達を駆動させるための電子源として水を利用。

その過程で水が分解され、**酸素を生じる**。



**光合成細菌**は、電子源として水ではなく、硫化物や鉄や有機物などを利用(種によるが)するため、**酸素が発生しない**

光合成細菌はII型とI型いずれかの反応中心を有し、光合成電子伝達様式も異なる



# 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

嫌氣的かつ硫黄が豊富な環境である湖沼や海の深層、温泉などに存在

光合成産物として硫黄粒を細胞内に蓄える

# 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

クロロソーム利用

# クロロソーム

*Chloroflexota*, *Chlorobiota*, *Acidobacterota* に共通するアンテナ器官

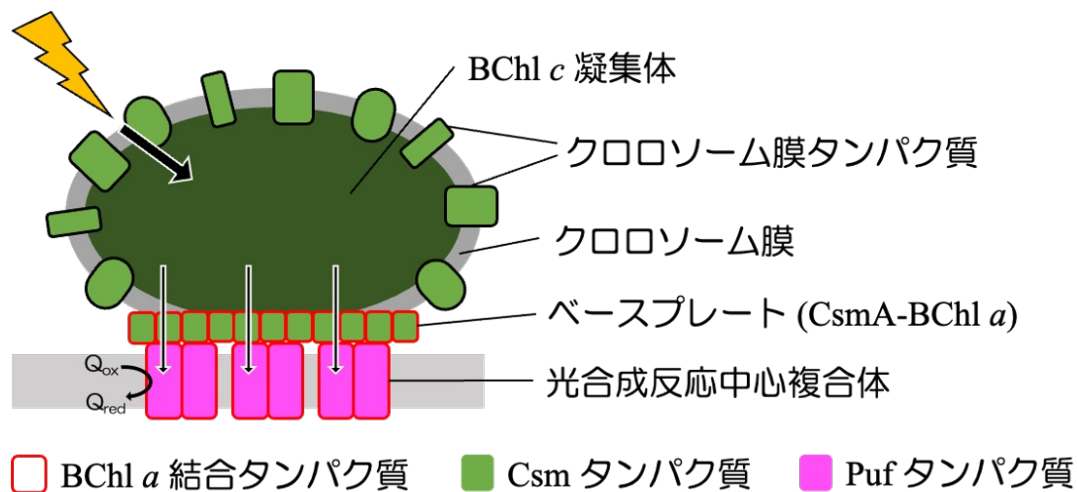
糖脂質とタンパク質の膜で囲われた嚢状

内部にはバクテリオクロロフィルを大量に含む

この光捕集システムは、光合成生物の中でも最も光エネルギー伝達効率が高い

=>微量の光でも光合成を行うことができる

次世代の人工アンテナ装置開発に向けた応用研究も盛んに行われている



## *Chloroflexus aurantiacus*のクロロソーム

*C. aurantiacus*は、次で説明する緑色非硫黄細菌光エネルギーを吸収したBChl *c*はクロロソーム基部のベースプレート等に結合したバクテリオクロロフィル *a* (BChl *a*) を介して光合成反応中心複体にエネルギーを伝達する。矢印は光励起エネルギーの流れを示す。反応中心から放出される電子はキノンを還元し、電子伝達鎖を介したATP合成や生体構成物質の生合成などに利用。

<https://www.jamstec.go.jp/sugar/j/research/20230222/>  
<https://chibanian.info/ryokusyokuioisaikin2024/>

および

より

# 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

# 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。



# ストロマトライト

浅い海に生育するシアノバクテリアには、砂などを巻き込みながら直径が数十 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る。

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、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が考えられる。

菌池公毅 (2018) “初期地球環境の変遷とシアノバクテリア” 生物工学 **96**, 626-629.



西オーストラリア州  
シャーク湾の  
ストロマトライト

<https://econavi.eic.or.jp/ecorepo/go/519>



横倉山自然の森博物館資料 ストロマトライト化石  
<https://www.yokogurayama-museum.jp/collection/chigaku/40000299>



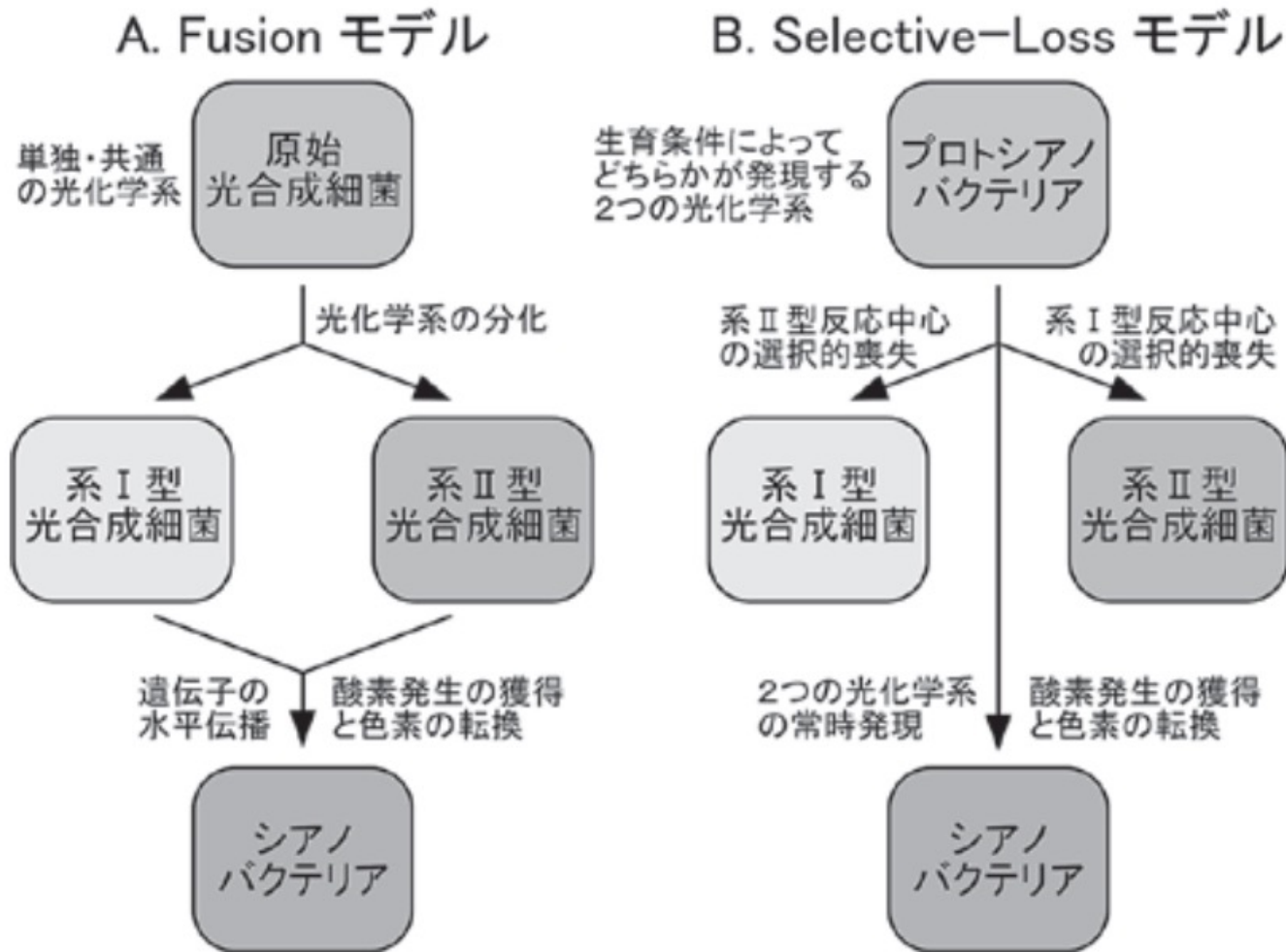


図2. 光化学系の進化に関する2つのモデル. (A) Fusionモデルでは, 単独の光化学系を持つ原始光合成細菌を仮定する. (B) Selective-Lossモデルでは, 条件によりどちらかが発現する二つの光化学系を持つプロトシアノバクテリアを仮定する.

## Fusion モデル

最初に光化学系を 1 種類だけ持つ光合成細菌が進化

系 I 型の光化学系と系 II 型の光化学系を持つものに分岐

遺伝子の水平伝播によって二つが融合した生物が誕生  
これが酸素発生能を獲得してシアノバクテリアに進化

## Selective-Loss モデル

シアノバクテリアの原型ともいべきプロトシアノバクテリアが祖先生物  
プロトシアノバクテリアは、2 種類の光化学系を持つ

一方の光化学系だけを発現する環境条件の制限により、他方の光化学系を完全に失い光合成細菌へと進化

2 種類の光化学系を同時に発現し、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

どちらが正しいかはわからない。

# 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)、 $\beta$ -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-

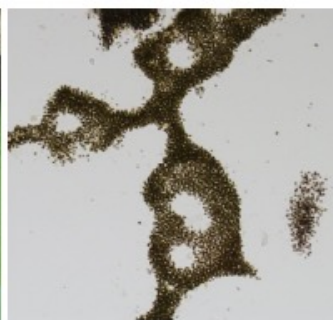


写真1：湖沼に発生したアオコ

## 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<sup>注1</sup>）。

これらの現象とアオコは、専門家でも見間違う場合があります。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。

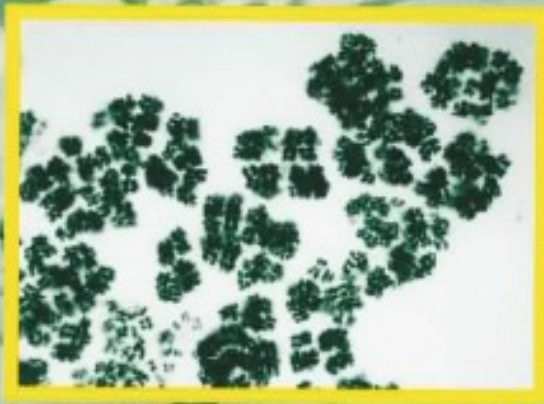
まず、その緑色の粉がどこで発生しているのかを見てください。アオコが田んぼで発生することは、ほとんどありません。この理由は明らかではありませんが、ラン藻が増殖するには浅すぎるの



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

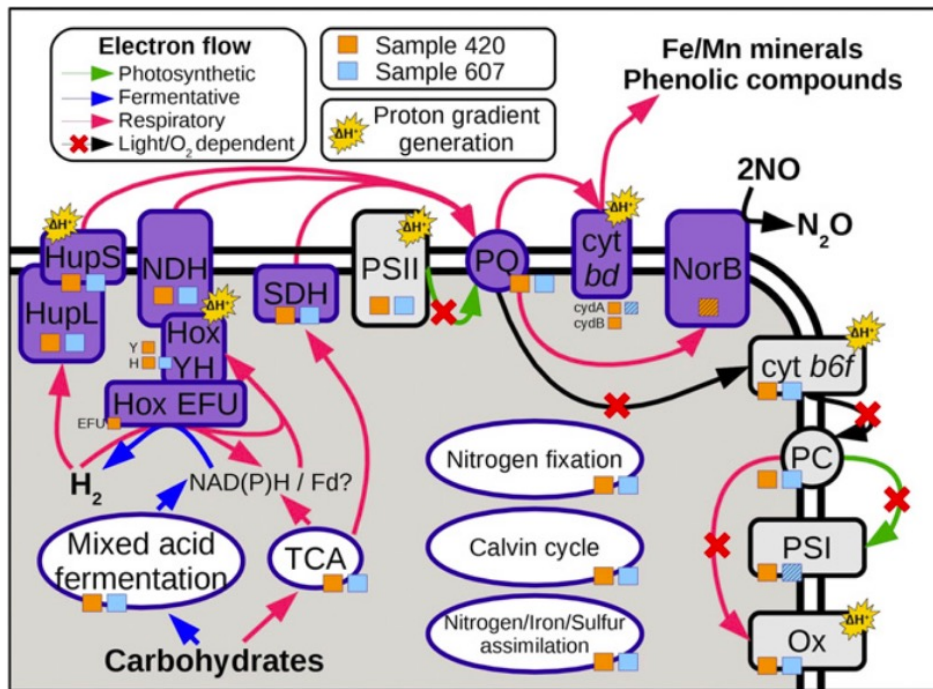
動物ばかりでなく、植物にも被害ミクロシスチン(プロテインホスファターゼ阻害活性)を持つ水のジャガイモ畑への散布によるジャガイモの枯死(イギリス)



# Viable cyanobacteria in the deep continental subsurface

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

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？



# 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

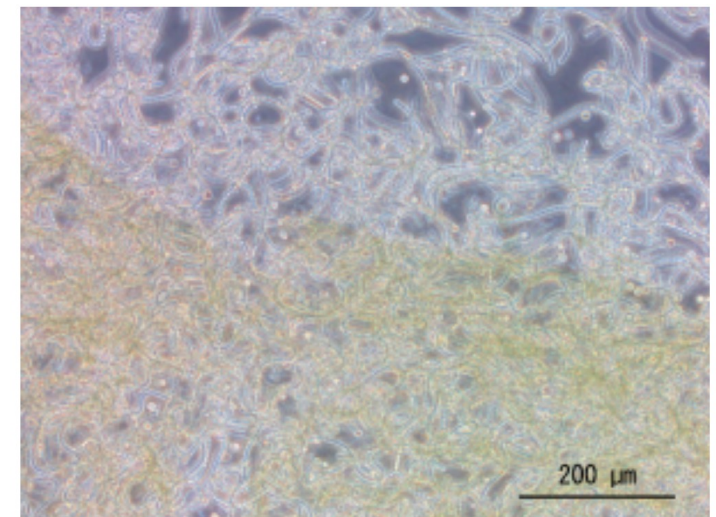
このイシクラゲを顕微鏡で見ると、球状の細胞が数珠状に繋がっている細胞群で構成。この一本一本の細胞群をトリコームと呼ぶ。

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いました。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。

清泉水が育んだ緑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いません。

## 黄金川



こんやくに川茸をちらし、とろ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)

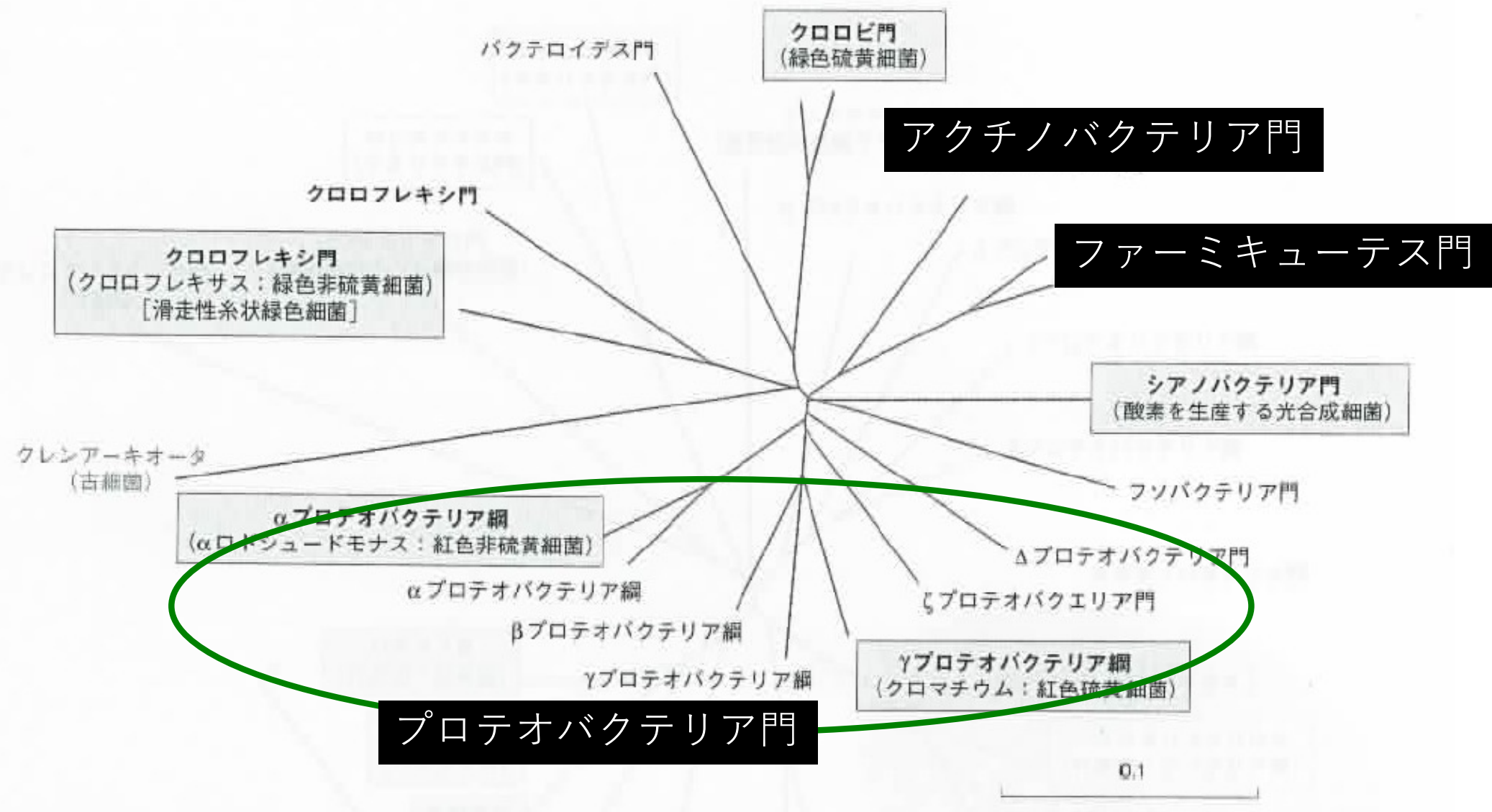
好气的環境でのみ生育

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。





# 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。

グラム陽性菌とグラム陰性菌



# 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

# 納豆菌

枯草菌の1種

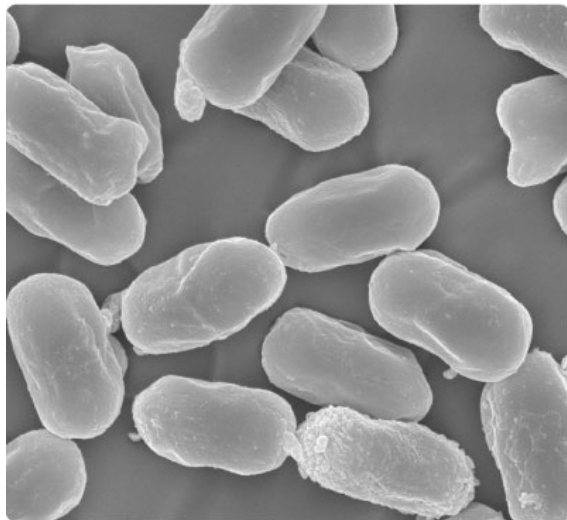
稲わら、枯草、落ち葉などに棲息

高熱や低温、乾燥、栄養不足などの過酷な環境に置かれる

と、**芽胞**と呼ばれる特殊な細胞構造をつくり、**休眠状態**になる。繁殖に適した環境になると、発芽して菌体に戻る。

糸引き納豆の粘りのある物質は、アミノ酸の一種であるグルタミン酸が特殊な繋がり方をした**高分子 poly- $\gamma$ -glutamic acid**

[https://www.maff.go.jp/j/keikaku/syokubunka/traditional-foods/files/user/pdf/japanese\\_hakko\\_part2.pdf](https://www.maff.go.jp/j/keikaku/syokubunka/traditional-foods/files/user/pdf/japanese_hakko_part2.pdf)



# MRSA

**黄色ブドウ球菌**:ヒトや動物の皮膚、消化管内などの体表面に常在する**グラム陽性球菌**。通常は無害であるが、皮膚の切創や刺創などに伴う化膿症や膿痂疹、毛囊炎、セツ、癰、蜂巣炎などの皮膚軟部組織感染症から、肺炎、腹膜炎、敗血症、髄膜炎などに至るまで様々な重症感染症の原因となる。

黄色ブドウ球菌は、**1940**年代に**ペニシリンG**に対し良好な感受性を示し、化膿傷や肺炎などの治療に奏効した。

同じころプラスミド依存性にペニシリナーゼを産生する**ペニシリン耐性株**が出現。ペニシリンの普及と使用量の増加に伴い、世界各地に広がっていった。

これに対抗するため**メチシリン**が開発され、**1960**年ころより欧米で使用間もなくメチシリン耐性黄色ブドウ球菌（**MRSA**）が海外で確認。

その後、各地に徐々に広がり、**1970**年代後半より海外の医療現場で大きな関心事となった。

国内でも**1980**年代の後半より、各地の医療施設で**MRSA**が問題となった。

最近では**MRSA**感染症がマスコミなどで話題になる事は稀となったが、医療現場での**MRSA**による院内感染症は減少していない。

# 虫歯に関わる 2 種類の菌

## ミュータンス連鎖球菌：虫歯の発生

ショ糖を栄養源として不溶性グルカンを作り歯面に付着

同時に酸を産成するためう蝕の初発と関係

※う蝕：食べたり飲んだりした糖分を餌にして、口の中にいる細菌が作り出した酸によって、歯質(エナメル質と象牙質)が溶けた状態

## 乳酸桿菌：虫歯の進行

歯面への付着能がないためう窩にしか住めない。

う窩の中で酸を出し続けう蝕を進行させる。

※う窩(か)：う蝕が進んで歯に開いた穴のこと

# 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**)

# ストレプトマイセス属

抗生物質の多くを産生

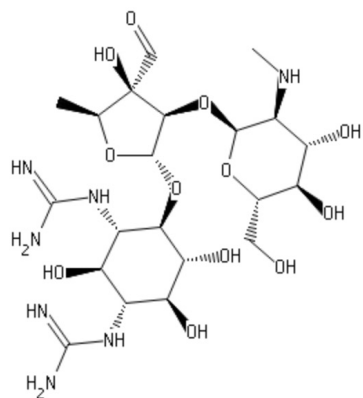
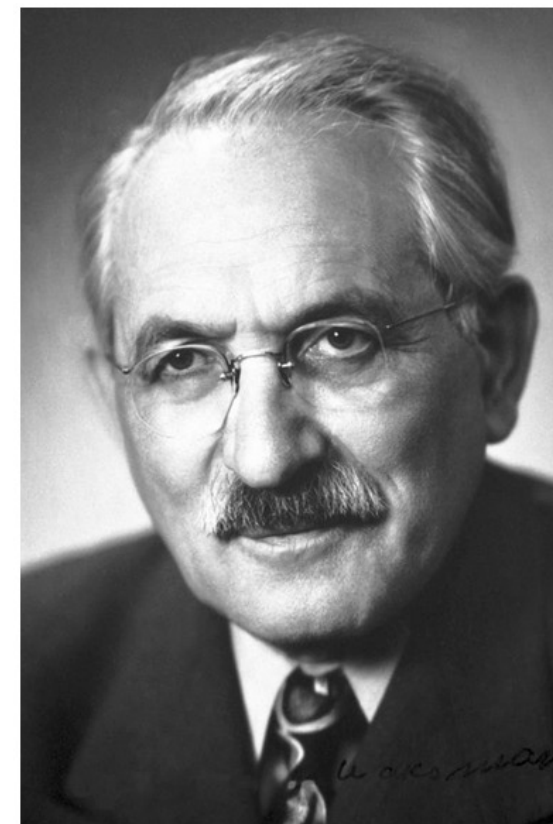
ストレプトマイシン

カナマイシン

ダウノマイシン

アクラシノマイシン

セルマン・アブラハム・ワクスマン



ペニシリンより強力な結核の薬としてストレプトマイシンを発見  
この発見により1952年にノーベル賞受賞



# A new bacterial tRNA enhances antibiotic production in *Streptomyces* by circumventing inefficient wobble base-pairing

Ximing Chen<sup>1,2</sup>, Shuyan Li<sup>3</sup>, Binglin Zhang<sup>2,4</sup>, Haili Sun<sup>5</sup>, Jinxiu Wang<sup>1,2</sup>, Wei Zhang<sup>1,2</sup>, Wenbo Meng<sup>6</sup>, Tuo Chen<sup>2,4</sup>, Paul Dyson<sup>7,\*</sup> and Guangxiu Liu<sup>1,2,\*</sup>

2013年にゴビ砂漠のアルシャー高原で発見されたストレプトマイセス属の細菌は既知の種よりも速く成長する

ストレプトマイセスは、queuosine tRNA アンチコドンの修飾を欠いている。ゴビ砂漠の細菌は、tRNA-Asp-AUCを持っていて、アンチコドン修飾を介した（Wobbleによる）非効率的な翻訳を迂回できる。このtRNAを、従来のストレプトコッカス属の細菌に導入したところ、抗生物質の産生が加速化された

# 結核 tuberculosis

結核菌という細菌による慢性感染症

患者のくしゃみや咳の際に体外に排出された結核菌は微細な大きさのため、なかなか落下せず空気中を漂う。

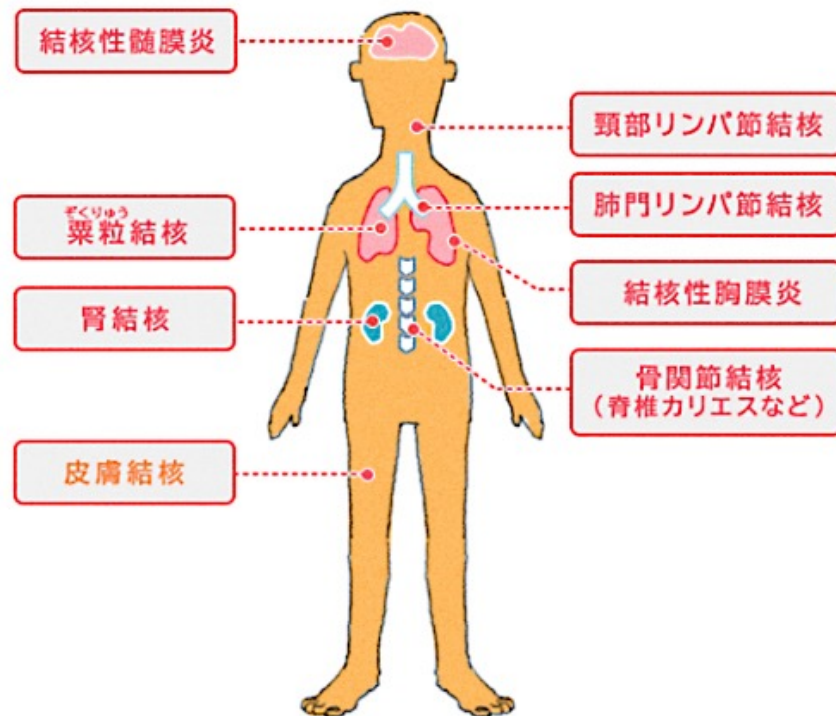
この結核菌を肺の奥深くまで吸い込んで、小さな病変ができて、時には肺の入り口のリンパ節が腫れた段階で感染が成立。

感染が成立しても、多くの場合は人の免疫の力で抑えられるが、吸い込んだ菌が非常に多い場合や、免疫が低下している場合には「結核症」に進む。細い気管支の先端の病変（散布性病変）が集まって組織が融けて空洞（穴が空いた状態）になる。ここから結核菌は気管支を通して肺の他の部分に広がり、リンパ流や血管内に入って全身に広がる。最後には肺の組織の大部分が破壊されて呼吸困難や、他の臓器不全を起こして生命の危機を招く。

[https://www.jatahq.org/about\\_tb/](https://www.jatahq.org/about_tb/)より

結核は肺以外にも病変を作る場合がある。

■ 結核症の全身への進展（模式概念図）



明治時代から昭和20年代までの長い間、「国民病」「亡国病」と恐れられた予防や治療に取り組み死亡率は往時の百分の一以下にまで激減。  
1980年代になって、都市化の進展や高まん延であった時代に感染した人々が高齢化し発病するようになったため、結核罹患率低下が鈍化しました。  
1999年には「結核緊急事態宣言」が発せられ、その後罹患率低下はやや回復。  
欧米の先進国は以前から結核罹患率が人口10万対10以下の低まん延国になっているのに対して、日本は2021年にようやく人口10万人あたり9.2と低まん延国入りを果たした。  
[https://www.jatahq.org/about\\_tb/](https://www.jatahq.org/about_tb/)

# Consumption

Tuberculosisの俗称。消耗性の病気であることから

19世紀の New England 結核患者が多い

体重が落ち、咳に血が混ざり、肌が灰色になって、徐々に死んでいく  
何者かに生命を吸い取られているかのよう

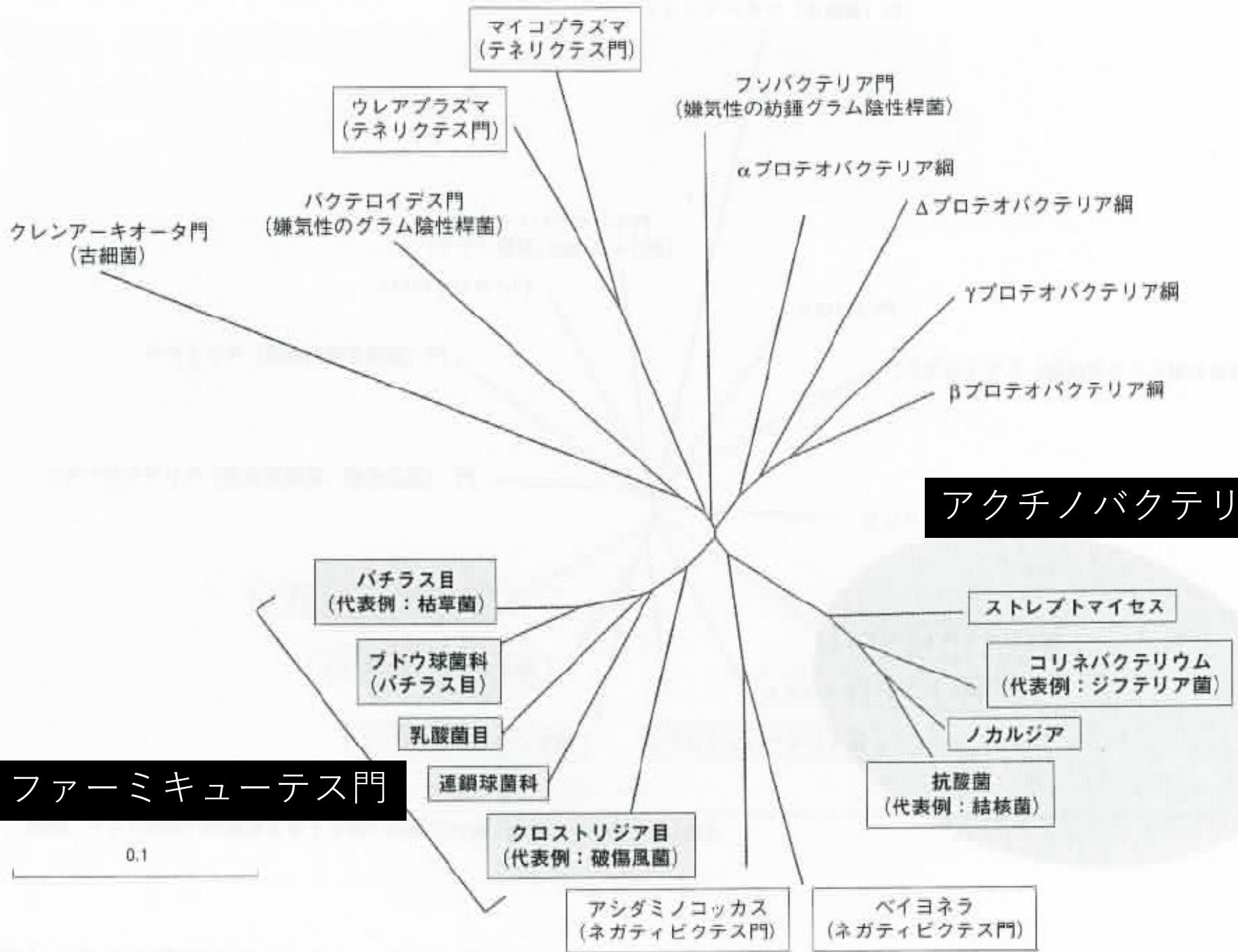
集団ヒステリーの状態：**吸血鬼**の仕業と考えた  
墓を暴いて、吸血鬼と思われる死体（腐っていない、爪や髪が伸びている）

首を切り落としたり、墓から出てくるのを妨げるために足を除去したりした

<https://www.history.com/news/vampires-tuberculosis-consumption-new-england>

Aaron Mahnkeのpodcast “Lore”でもこの事件が紹介されている回(They made a tonic)がある。  
この回はYouTubeでも聞ける

<https://www.youtube.com/watch?v=L8ctP0aHsz4>



0.1

# 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( $\alpha$ )、ベータ( $\beta$ )、ガンマ( $\gamma$ )、デルタ( $\Delta$ )、イプシロン( $\epsilon$ )、ゼータ( $\zeta$ )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。



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)

$\alpha$

$\alpha$ プロテオバクテリア綱

$\beta$

$\beta$ プロテオバクテリア綱

$\gamma$

$\gamma$ プロテオバクテリア綱

$\epsilon$ プロテオバクテリア綱

$\epsilon$

$\Delta$ プロテオバクテリア綱

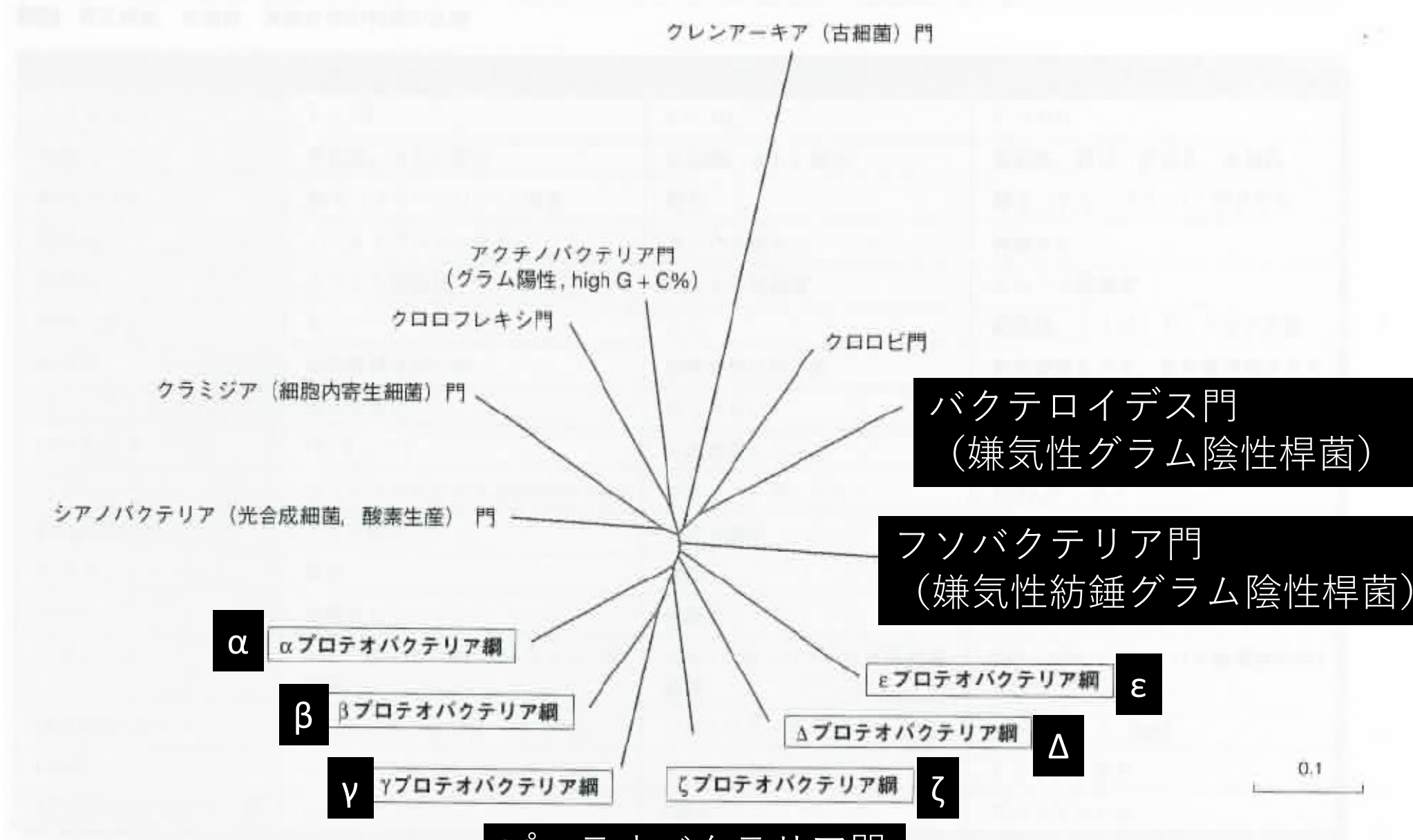
$\Delta$

$\zeta$ プロテオバクテリア綱

$\zeta$

プロテオバクテリア門

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(Neisseriaaceae)：淋菌、髄膜炎菌

# 根粒菌

マメ科植物の根に共生し、根粒を形成

根粒菌：窒素分子を固定してアンモニアを生成→植物へ

植物：光合成による産物（有機物）--→根粒菌へ

根粒 (root nodule): 共生により形成されたコブ状の構造



ダイズの根粒



だだちゃ豆の根粒

# プロテオバクテリオ門

## • $\gamma$ 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

# 大腸菌

通性嫌気性

腸内細菌の一種でヒトの大腸内だけでなく、環境中にも広く分布

下痢、腹痛を起こす大腸菌を**病原大腸菌**とよぶ

大腸菌は5種類に大別

(1) 腸管毒素原性大腸菌 *enterotoxigenic E. coli*

**旅行者下痢症**の原因。2種類のエンテロトキシン(heat labile, heat stable toxins)を分泌。それぞれcAMPあるいはcGMPを上昇させ、腸管内に水を分泌させて下痢を起こさせる

(2) 腸管病原性大腸菌 *enteropathogenic E. coli*

絨毛を破壊し、水を吸収できなくして下痢をおこす。毒素は出さない

(3) 腸管凝集性大腸菌 *enteroaggregative E. coli*

(4) 腸管出血性大腸菌 *enterohemorrhagic E. coli*

(5) 腸管侵入性大腸菌 *enteroinvasive E. coli*

<https://www.pref.aichi.jp/eiseiken/67f/eaggec.html>

<https://www.youtube.com/watch?v=RH3qg49vNAo>、

[https://www.youtube.com/watch?v=l\\_2GYE5-6mE](https://www.youtube.com/watch?v=l_2GYE5-6mE) より

# 大腸菌

通性嫌気性

腸内細菌の一種でヒトの大腸内だけでなく、環境中にも広く分布  
下痢、腹痛を起こす大腸菌を**病原大腸菌**とよぶ

大腸菌は5種類に大別

(1) 腸管毒素原性大腸菌 *enterotoxigenic E. coli*

(2) 腸管病原性大腸菌 *enteropathogenic E. coli*

(3) 腸管凝集性大腸菌 *enteroaggregative E. coli*

免疫不全患者の下痢の原因。2種の毒素( $\alpha$ -hemolysin, heat stable toxin)を出す。

(4) 腸管出血性大腸菌 *enterohemorrhagic E. coli*

(5) 腸管侵入性大腸菌 *enteroinvasive E. coli*

<https://www.pref.aichi.jp/eiseiken/67f/eaggec.html>

<https://www.youtube.com/watch?v=RH3qg49vNAo>、

[https://www.youtube.com/watch?v=l\\_2GYE5-6mE](https://www.youtube.com/watch?v=l_2GYE5-6mE) より



# 大腸菌

通性嫌気性

腸内細菌の一種でヒトの大腸内だけでなく、環境中にも広く分布  
下痢、腹痛を起こす大腸菌を**病原大腸菌**とよぶ

大腸菌は5種類に大別

(1) 腸管毒素原性大腸菌 *enterotoxigenic E. coli*

(2) 腸管病原性大腸菌 *enteropathogenic E. coli*

(3) 腸管凝集性大腸菌 *enteroaggregative E. coli*

(4) 腸管出血性大腸菌 *enterohemorrhagic E. coli*

ベロ毒素（シガトキシン）産生。O157が有名。血液まじりの下痢。

(5) 腸管侵入性大腸菌 *enteroinvasive E. coli*

血液まじりの下痢。赤痢菌と同じように大腸の上皮細胞の中に侵入し、増殖しながら周囲の細胞にも広がり、大腸や直腸に潰瘍(かいよう)性の炎症を起こす

<https://www.pref.aichi.jp/eiseiken/67f/eaggec.html>

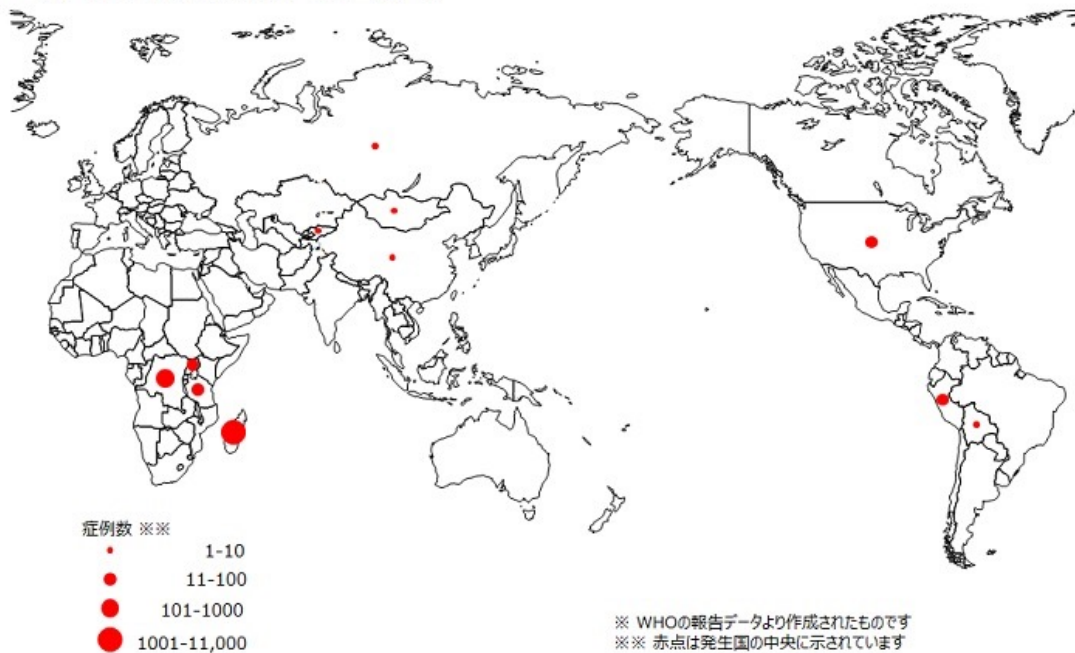
<https://www.youtube.com/watch?v=RH3qg49vNAo>、

[https://www.youtube.com/watch?v=l\\_2GYE5-6mE](https://www.youtube.com/watch?v=l_2GYE5-6mE) より

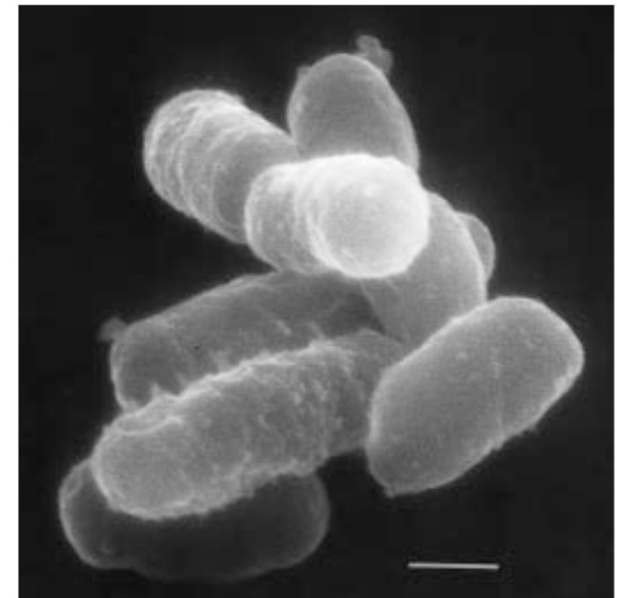
# ペスト菌

ペスト(plague)はペスト菌(*Yersinia pestis*)による感染症で、ヨーロッパで大流行が繰り返され、皮膚が黒くなって亡くなるため、「黒死病」として恐れられてきた。感染したノミに噛まれることでヒトに伝染。肺に感染すると患者の咳によって伝染。ノミはネズミによって運ばれる。

ペストの発生地域 ※2010~2015年のデータ



● 図2 ペスト菌の電子顕微鏡写真



棒線は 0.5 $\mu$ m を示す

渡邊治雄“ペスト”より

<https://www.med.or.jp/kansen/guide/pest.pdf>

厚生労働省検疫所HP

[https://www.forth.go.jp/moreinfo/topics/name37.html#:~:text=ペスト \(Plague\) とは,](https://www.forth.go.jp/moreinfo/topics/name37.html#:~:text=ペスト (Plague) とは,)が報告されています。

# 2つの人喰いバクテリア

## (1) 劇症型A群レンサ球菌 (グラム陽性球菌)

手足の壊死を伴う重篤な疾患を引き起こす

愛知県衛生研究所 [https://www.pref.aichi.jp/eiseiken/67f/streptococcus\\_pyogenes.html](https://www.pref.aichi.jp/eiseiken/67f/streptococcus_pyogenes.html)

## (2) ビブリオ・バルニフィカス (グラム陰性の桿菌)

コレラ菌や腸炎ビブリオと同じ仲間

コレラ菌や腸炎ビブリオは下痢などの腸管感染症を引き起こすが、  
ビブリオ・バルニフィカスは、特有の皮膚症状を伴う原発性敗血症や  
創傷感染症を引き起こす。

本菌による**敗血症** (感染した細菌の増殖により、臓器に障害が引き起こされる  
状態) の症状は劇症型A群レンサ球菌に類似

飲食物あるいは傷口から感染

沖津忠行 ビブリオ・バルニフィカス感染症

[https://www.pref.kanagawa.jp/sys/eiken/005\\_databox/0504\\_jouhou/0601\\_eiken\\_news/files/eiken\\_news\\_093\\_02.pdf](https://www.pref.kanagawa.jp/sys/eiken/005_databox/0504_jouhou/0601_eiken_news/files/eiken_news_093_02.pdf)

# 好圧菌

Bacterial strain	Properties	Source	Species
<b>Extremely piezophilic bacteria<sup>1</sup></b>			
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> *
<b>Piezophilic bacteria<sup>2</sup></b>			
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>
<b>Moderately piezophilic bacteria<sup>3</sup></b>			
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> *

<sup>1</sup>, 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。 <sup>2</sup>, Piezophilic bacteria: 生育至適圧力が<sup>3</sup>40MPa以上で大気圧ではほとんど生育できない好圧性細菌。 <sup>3</sup>, Moderately piezophilic bacteria: 生育至適圧力が<sup>3</sup>40MPa, 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11,000m）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1μmを示しています。

[写真提供＝海洋研究開発機構（JAMSTEC）]

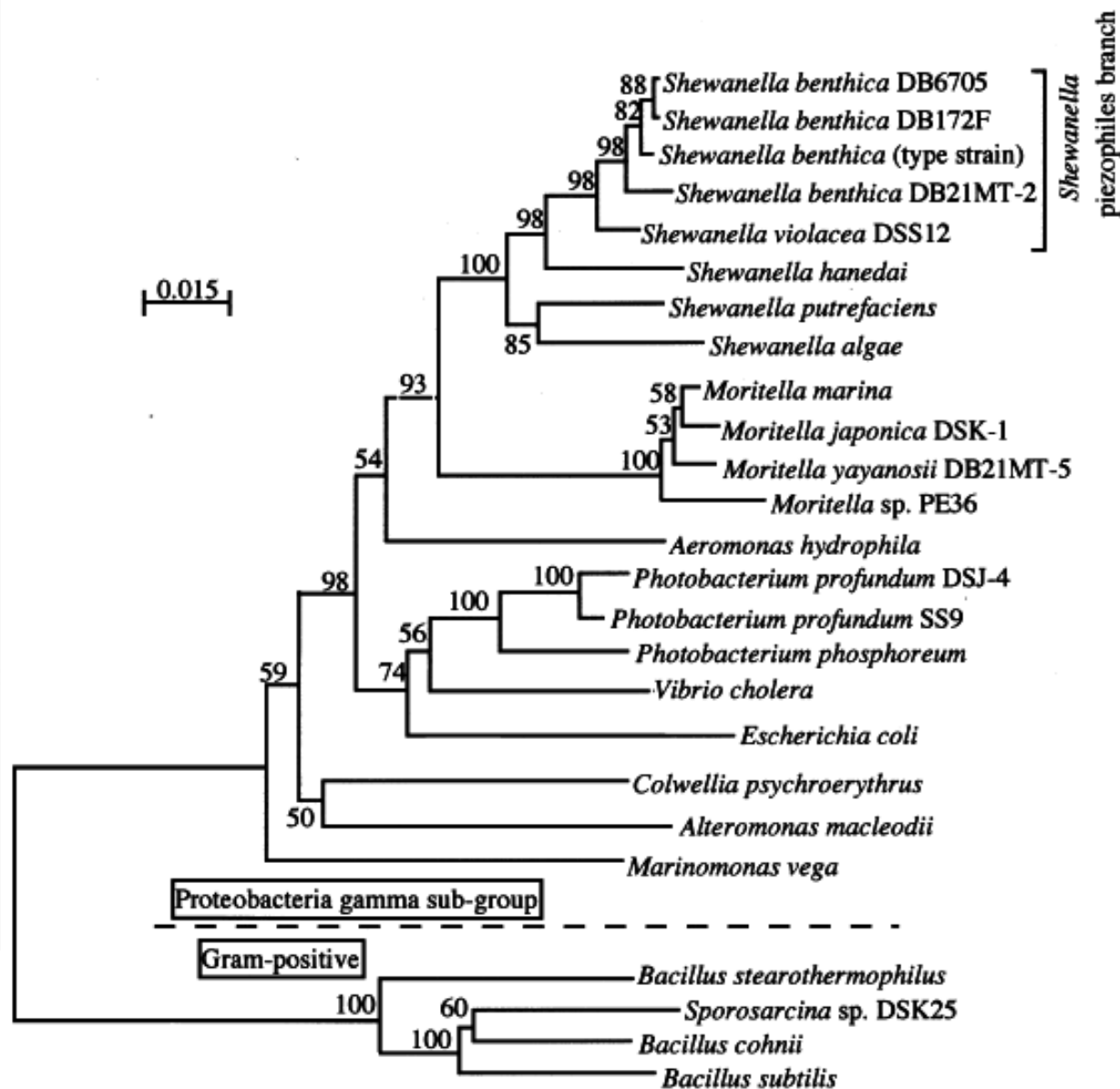


図1 分離された好圧性微生物を含む各微生物の、16S rDNAの塩基配列を基に近隣結合法により作成された進化系。Shewanella属の好圧菌は、属の中で、sub-branchを形成している（Shewanella piezophilic branch）。

# プロテオバクテリオ門

- $\Delta$ 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

- $\epsilon$ プロテオバクテリア綱

ピロリ菌 (*Helicobacter pylori*)

- $\zeta$ 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。



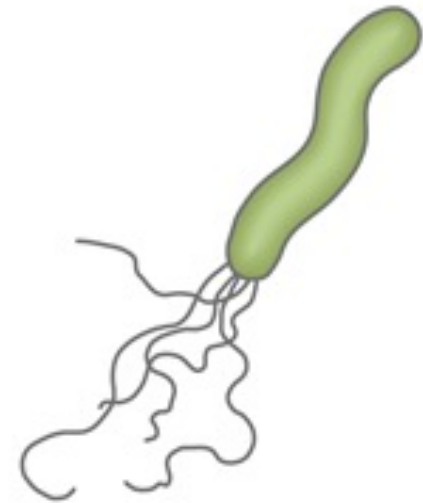
# ピロリ菌

胃粘膜に生息

胃粘膜は、強力な酸である胃酸に覆われているため、従来は、細菌も存在できないと考えられていた

ピロリ菌は、**ウレアーゼ**という酵素を出して、自分の周りにアルカリ性のアンモニアを作り出すことで、胃酸を中和しながら、胃の中に存在

ピロリ菌に感染しているだけでは、症状などは出ないが、胃潰瘍、十二指腸潰瘍、胃炎の患者はピロリ菌に感染している場合が多く、ピロリ菌が胃や十二指腸の炎症やがんの発生に関わっていると考えられている。



# その他のグラム陰性菌

- シアノバクテリア

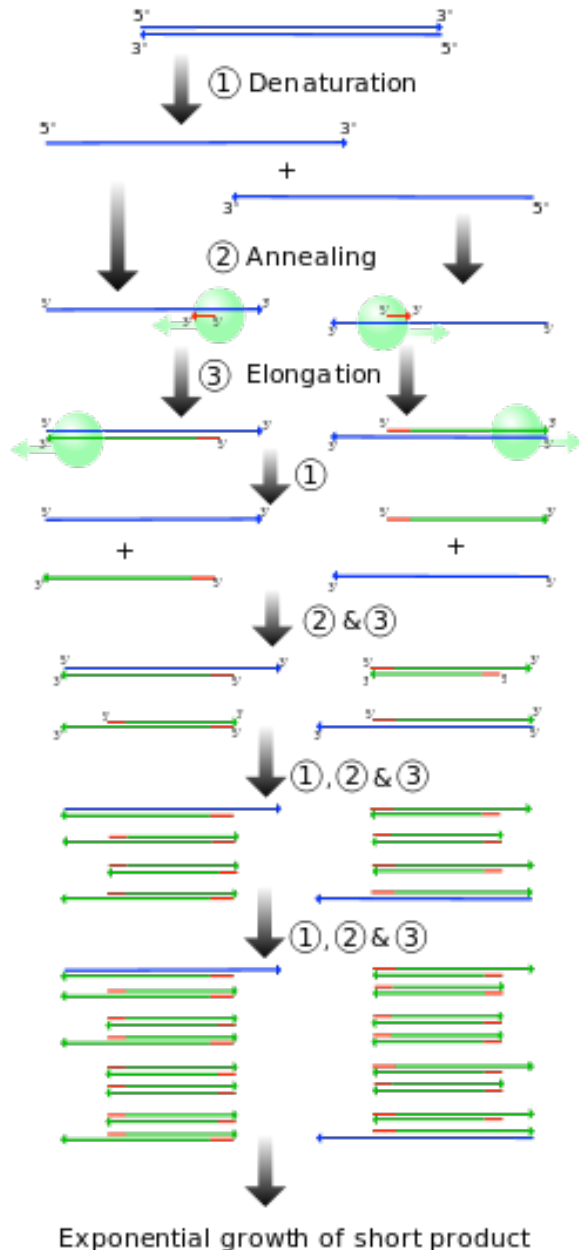
- サーマス属

*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

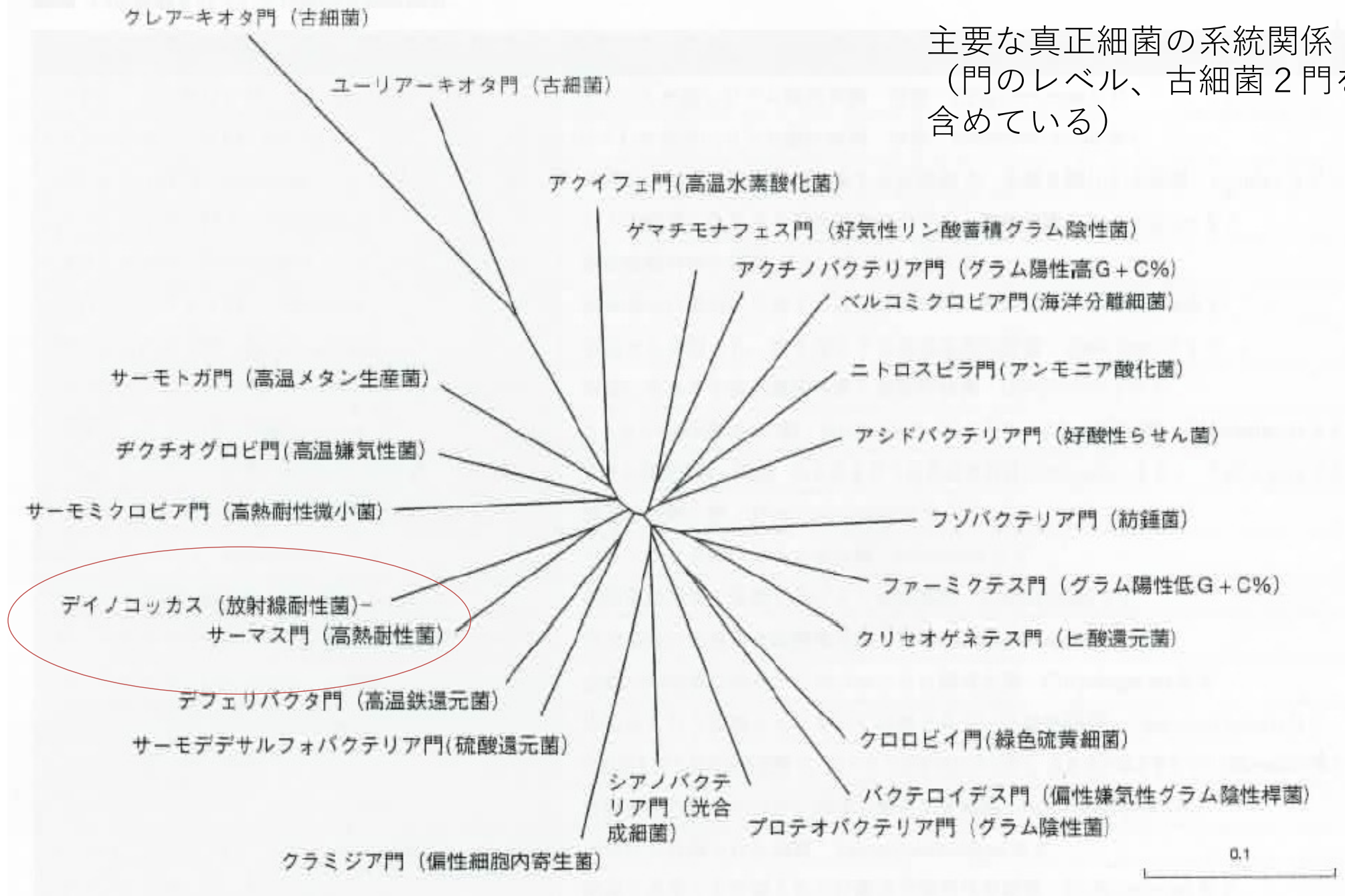
### PCRサイクル

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)。

ここまでの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)



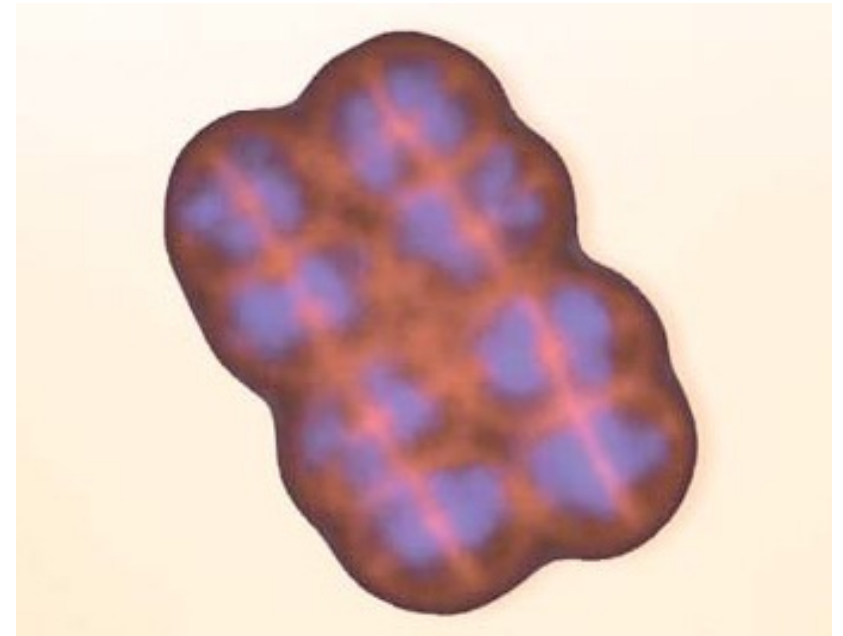
江崎孝之 「原核生物の系統分類とバクテリアおよびアーキア (1)」  
遺伝 Vol 66 No 2 (2012)

# *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。

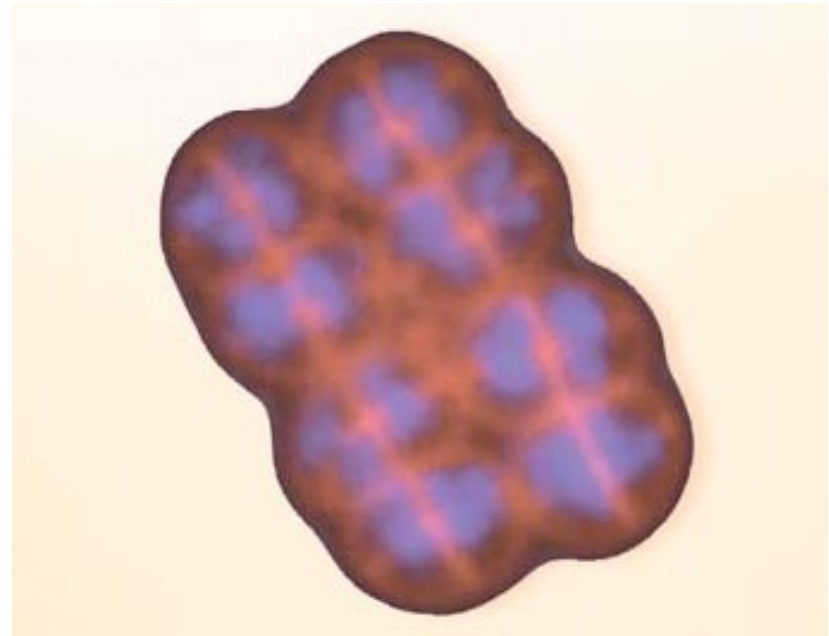
グラム陽性を示すが、系統的にはサーマス属に近縁。しかし、好熱性は示さない。サーマス属も放射線耐性は示さない。



# *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。

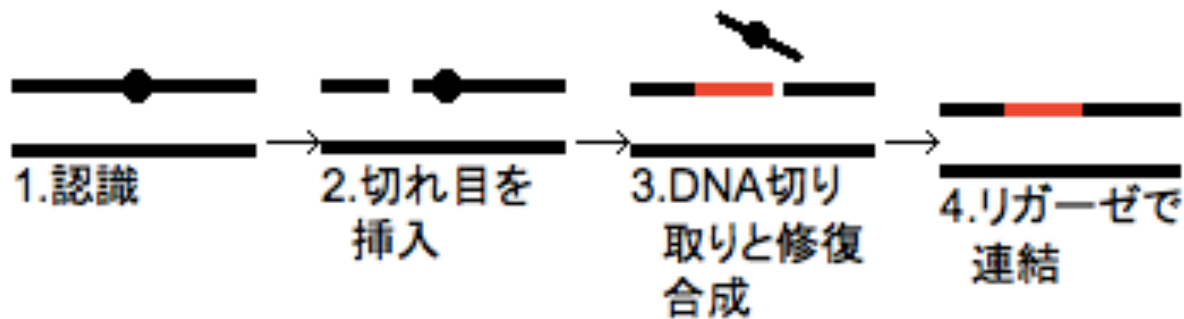
1956年、アメリカのオレゴン農業試験場で、肉の缶詰を高線量のガンマ線を照射することで殺菌できるか検証。しかし、それまでに知られていた生物を死滅させるだけの線量の放射線を照射してもなお腐ってしまった缶詰があり、そこから発見された。





*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)



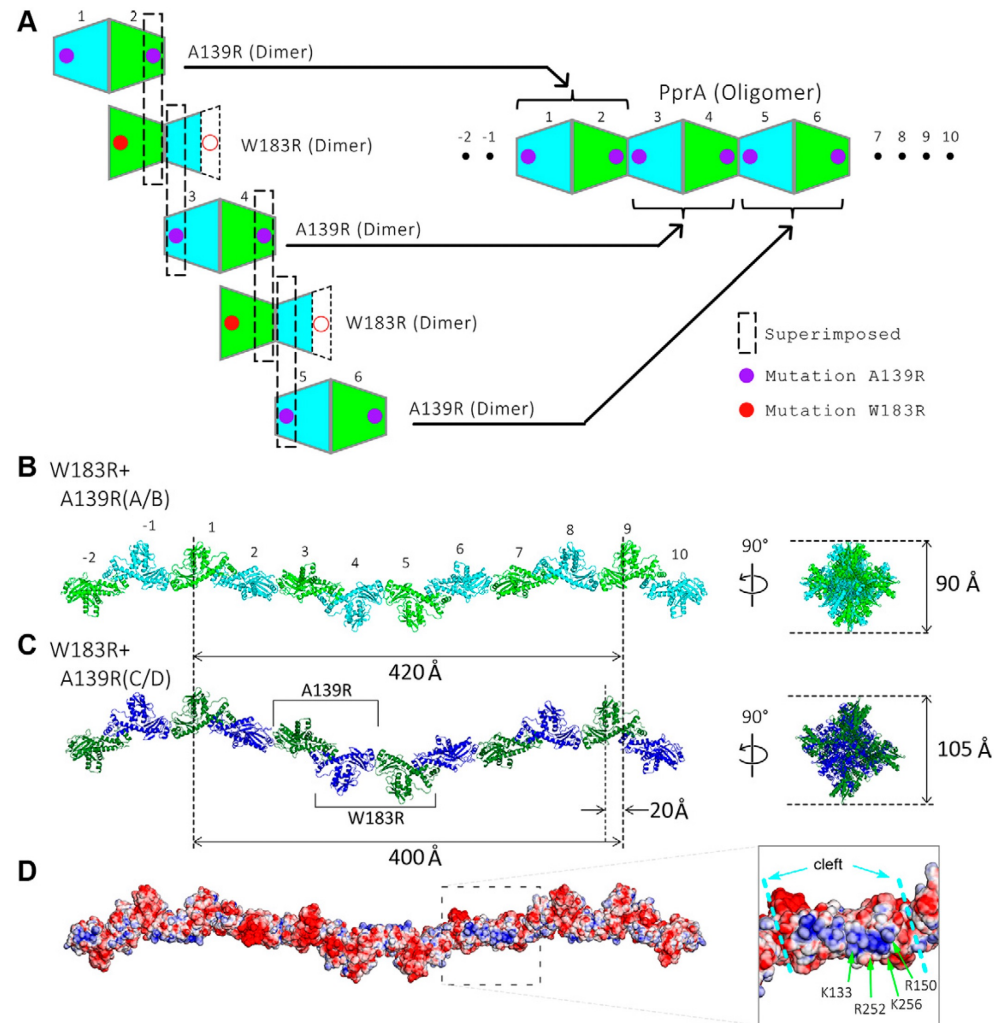
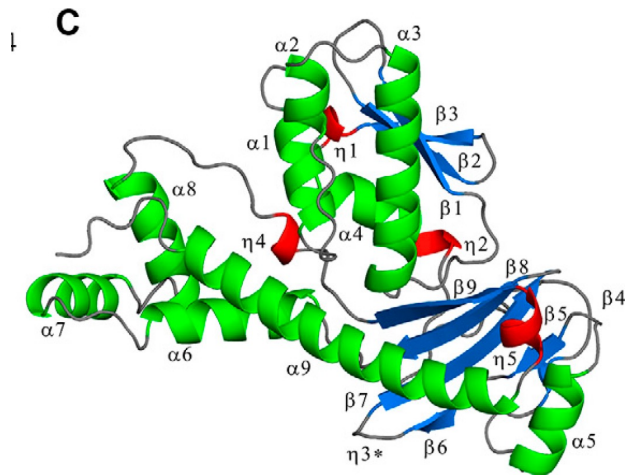
<http://www.sc.fukuoka-u.ac.jp/~bc1/Biochem/repair.htm>より

*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,<sup>\*,1</sup> Rumi Shimizu,<sup>\*,\*</sup> Chie Shibazaki,<sup>\*,\*</sup> Katsuya Satoh,<sup>†</sup> Satoru Fujiwara,<sup>\*,\*</sup> Shigeki Arai,<sup>\*,\*</sup> Issay Narumi,<sup>‡,2</sup> and Ryota Kuroki<sup>‡,3</sup>

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



PprAはデノ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

新たに発見された真正細菌の  
巨大分類群CPR

# 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 $\mu\text{m}$

0.2 $\mu\text{m}$ 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  $<0.1 \mu\text{m}^3$

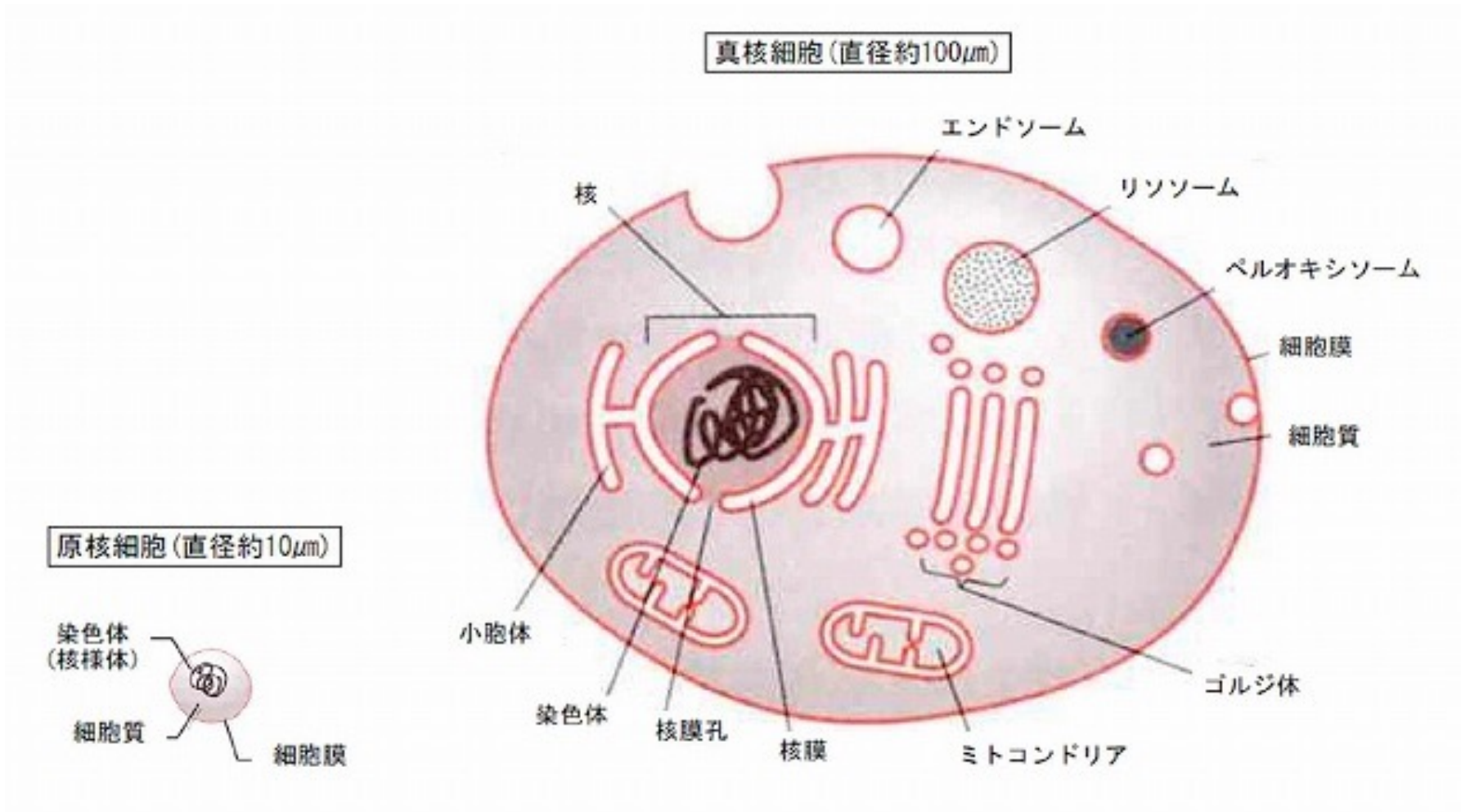
Nakai (2020) Size Matters: Ultra-small and Filterable Microorganisms in the Environment. *Microbe Environ* 35, ME20025

<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

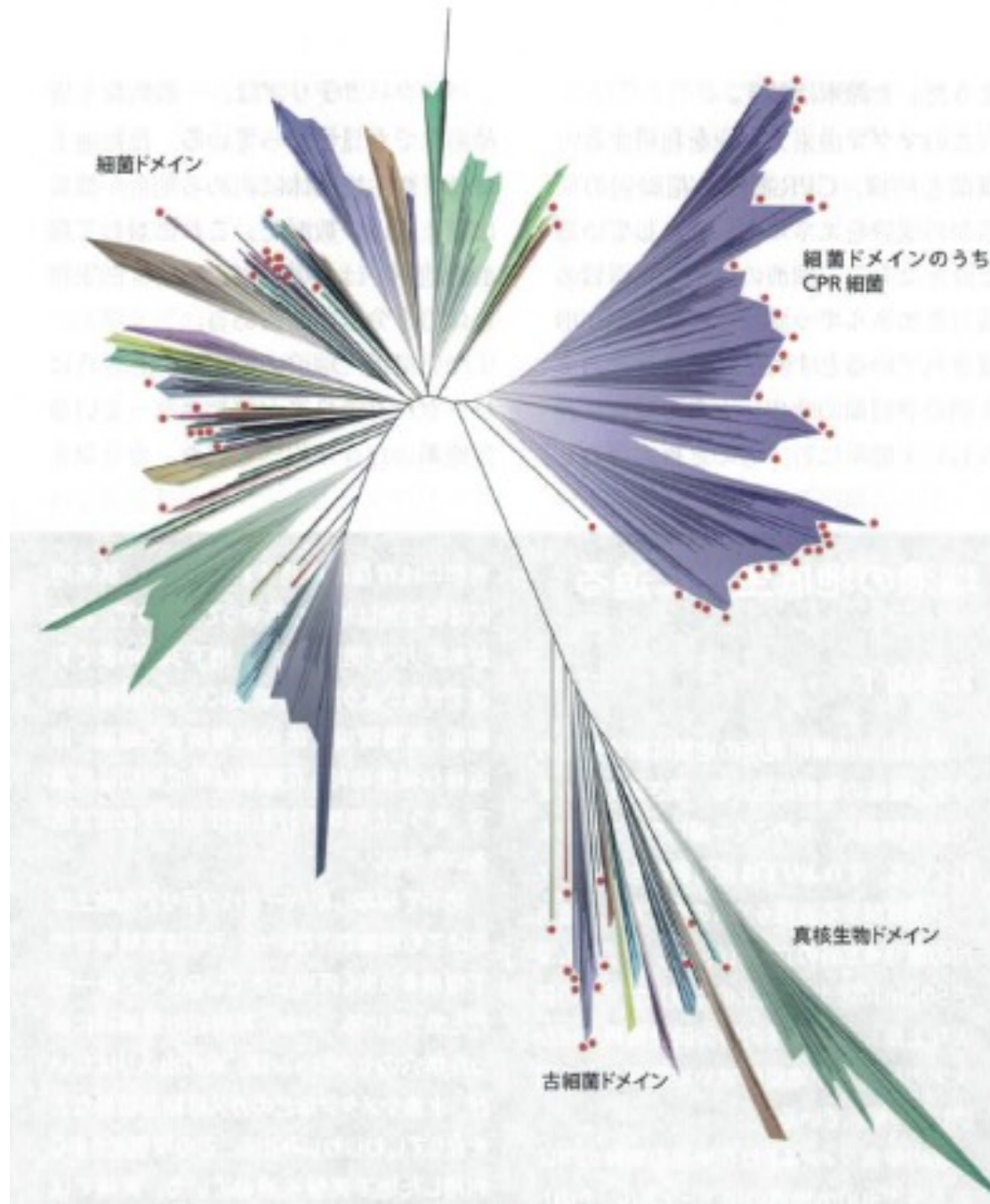
# 真核細胞と原核細胞



<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

# 真核生物用の性質を持つ真正細菌

- (1) ウアブ
- (2) PVC バクテリア
- (3) *Atribacter laminatus*

# 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

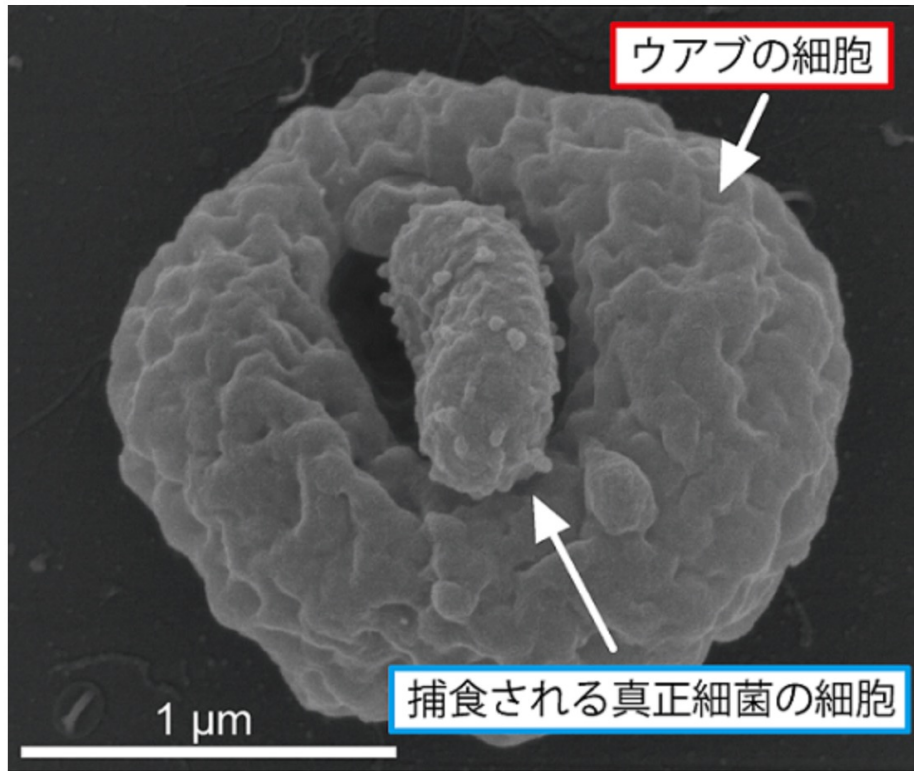


図 ウアブがバクテリアを捕食する様子。ウアブは細胞を凹ませることで、バクテリアを細胞内に取り込む。

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

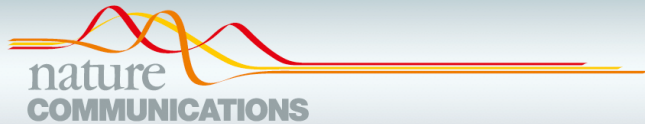
筑波大学生命環境系の石田健一郎教授、同研究員の白鳥峻志博士（現：海洋研究開発機構）、鈴木重勝博士（現：国立環境研究所）らの研究グループが、パラオ共和国のサンプルから5-10 μm程度の大型のバクテリアを発見

<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

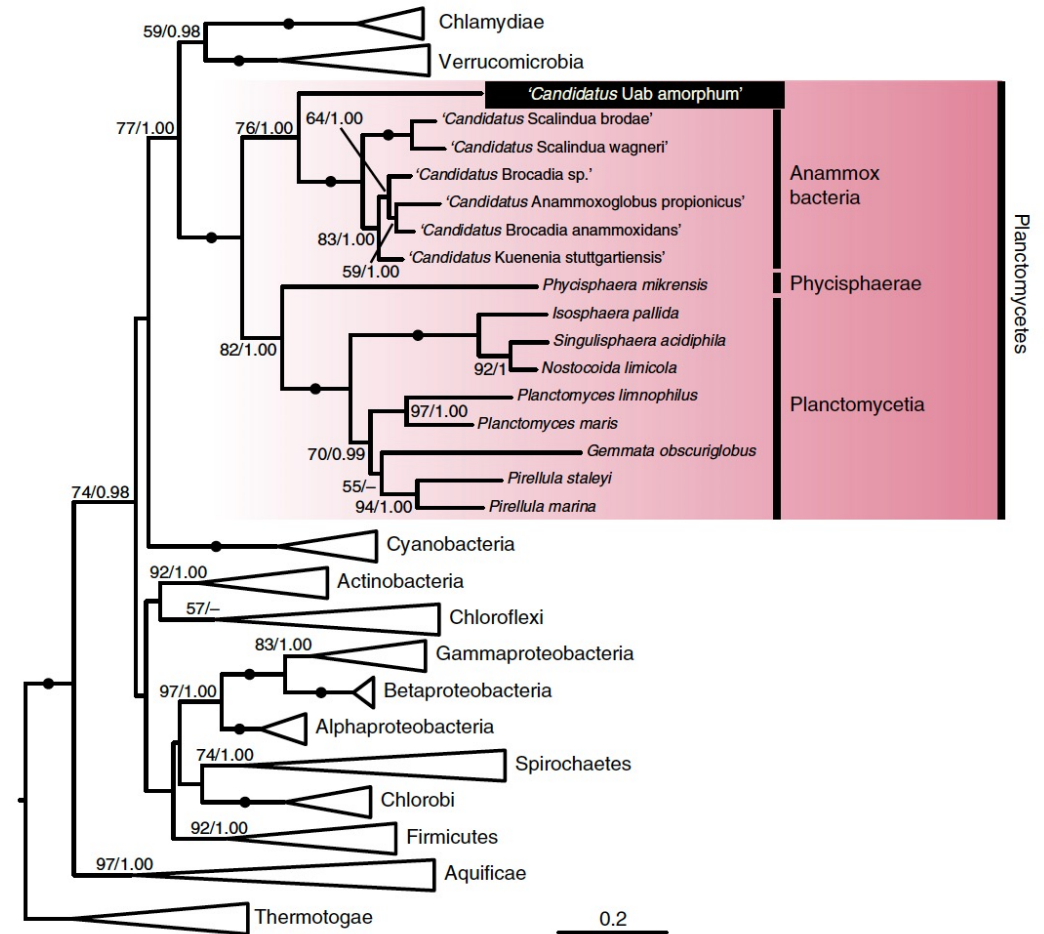
## Phagocytosis-like cell engulfment by a planctomycete bacterium

Takashi Shiratori<sup>1,2,4\*</sup>, Shigekatsu Suzuki<sup>3,4</sup>, Yukako Kakizawa<sup>1</sup> & Ken-ichiro Ishida<sup>1</sup>

*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。

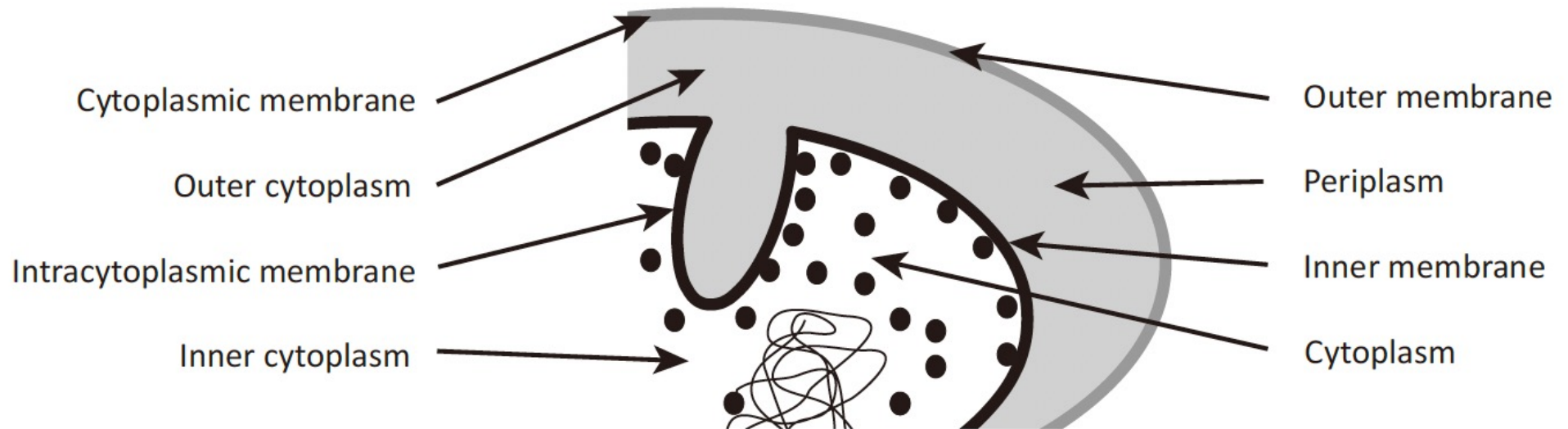
ウアブが真核生物とは独立して真核生物のような特徴を進化させた



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



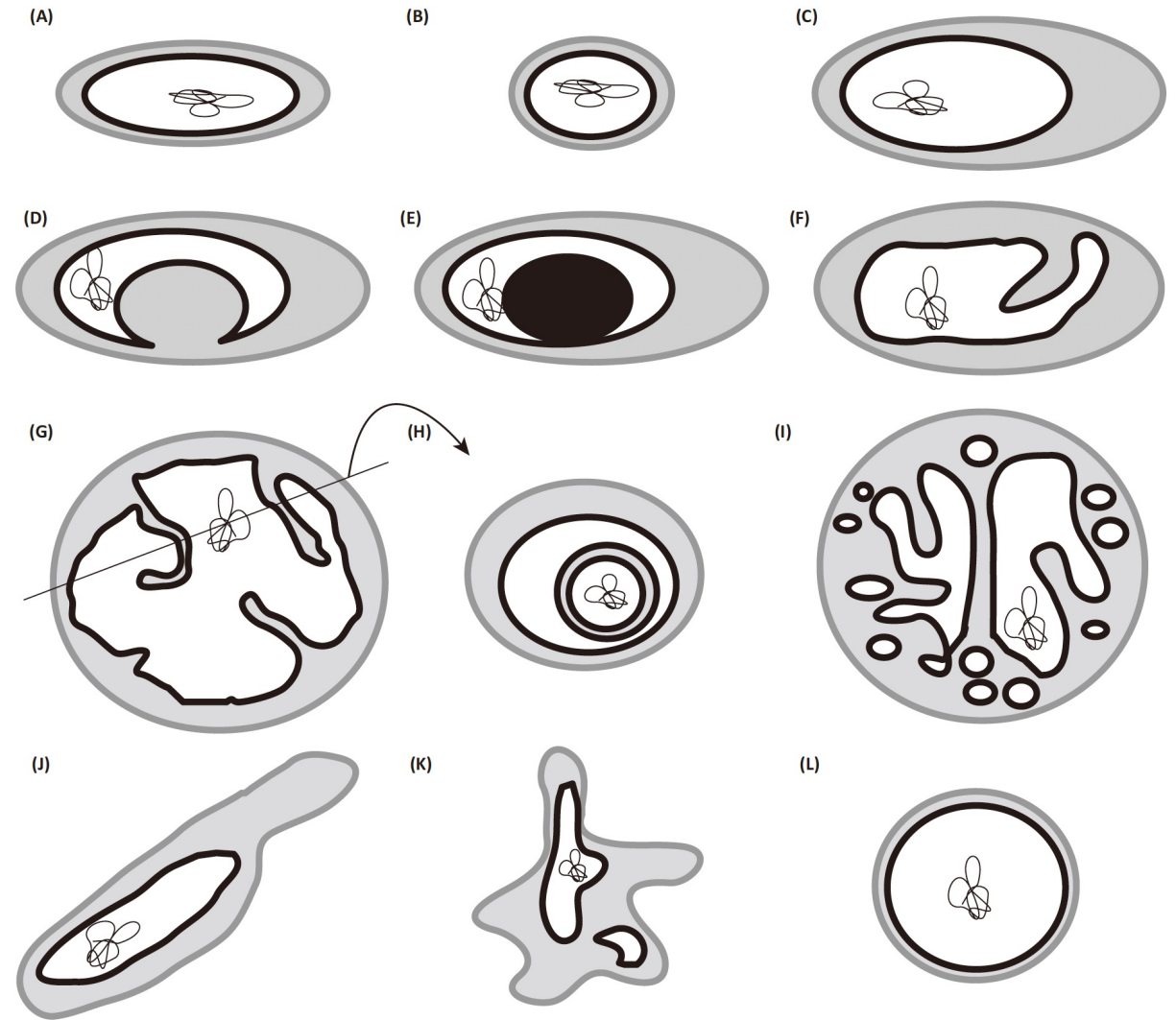
*TRENDS in Microbiology*

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








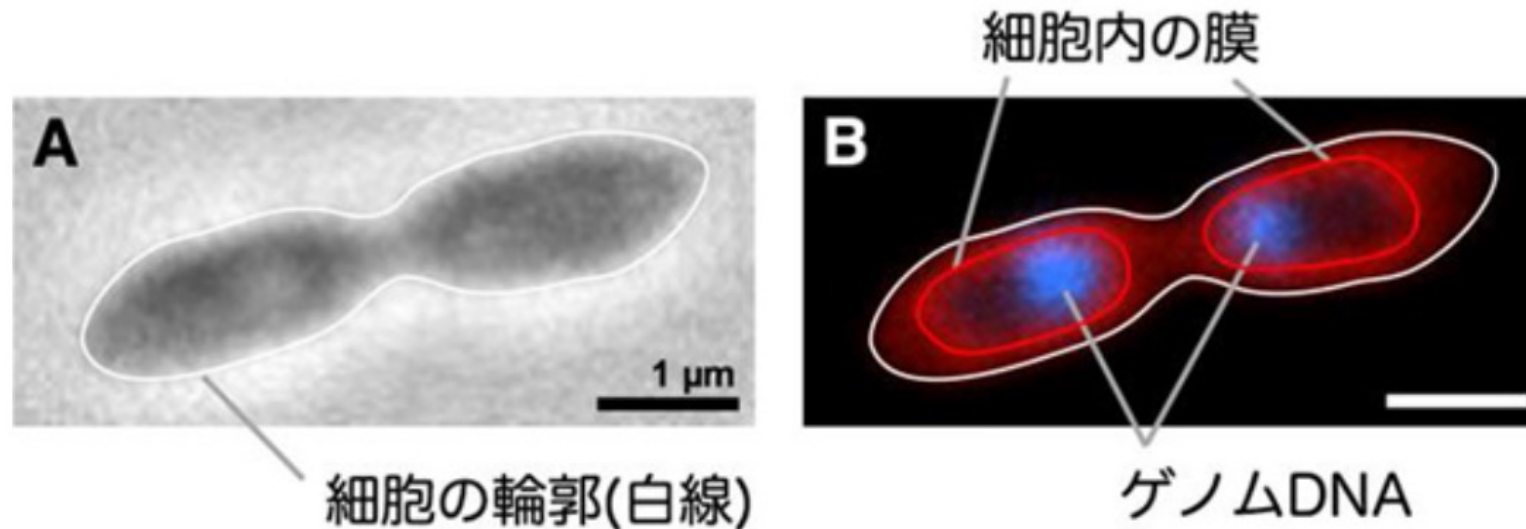
TRENDS in Microbiology

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

# Isolation of a member of the candidate phylum 'Atribacteria' reveals a unique cell membrane structure

NATURE COMMUNICATIONS | (2020)11:6381

Taiki Katayama <sup>1,5</sup>, Masaru K. Nobu <sup>2,5</sup>, Hiroyuki Kusada<sup>2</sup>, Xian-Ying Meng<sup>2</sup>, Naoki Hosogi<sup>3</sup>, Katsuyuki Uematsu<sup>4</sup>, Hideyoshi Yoshioka<sup>1</sup>, Yoichi Kamagata<sup>2</sup>  & Hideyuki Tamaki <sup>2</sup> 



RT761株の細胞に局在するゲノムDNA

(A)分裂中の細胞。細胞膜の位置に相当する細胞の輪郭を白線で示した。

(B)脂質で構成される膜 (赤; 輪郭を赤線で示す) とゲノムDNA(青)を染色した(A)の細胞。

ゲノムDNAが細胞内で「膜」に覆われている

新しい門Atribacterota(アトリバクテロータ)の新種  
*Atribacter laminatus*(アトリバクター ラミナタス)

# 巨大バクテリア

# *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

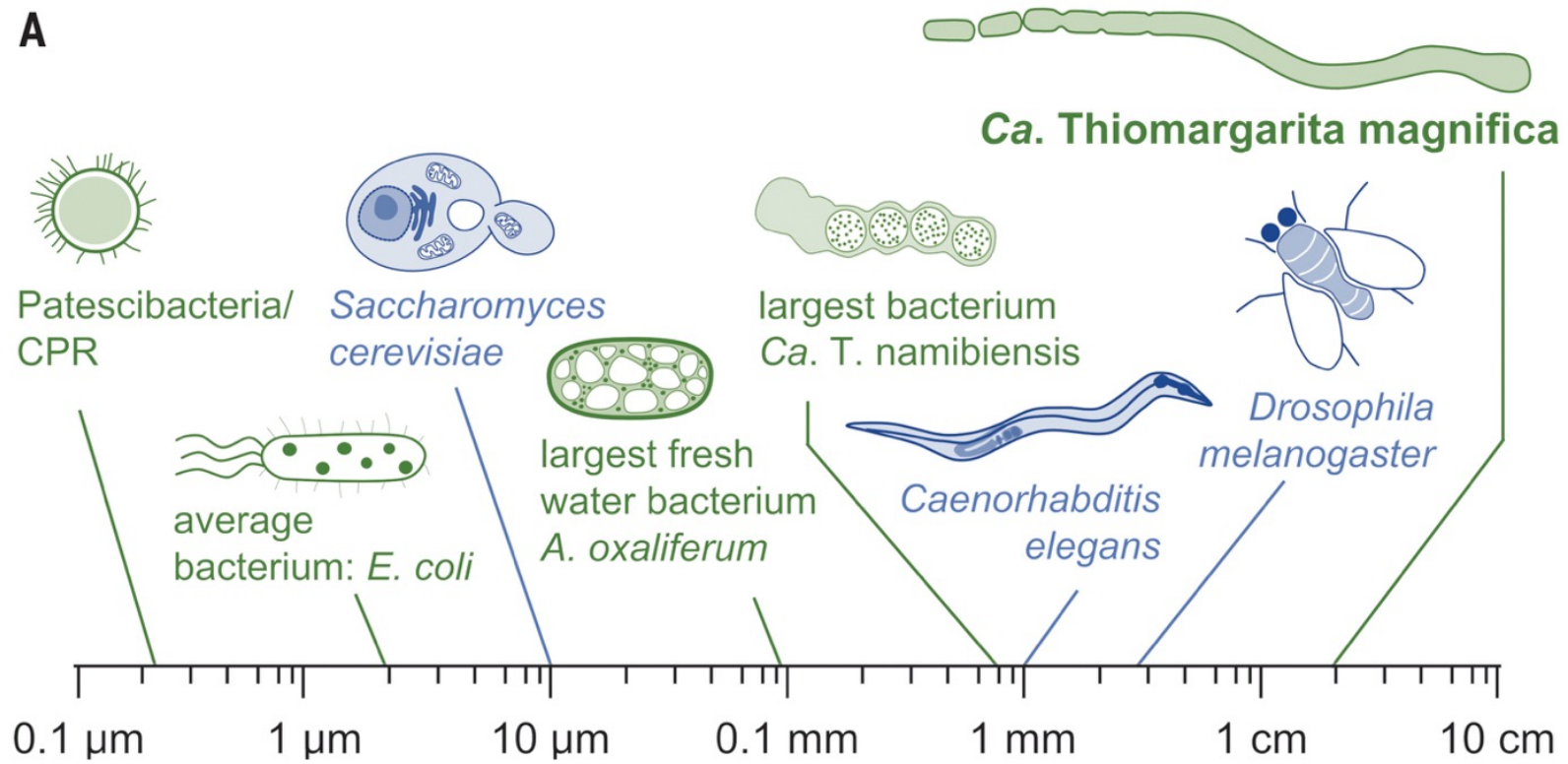
*Magnifica* : ラテン語で「壮大」

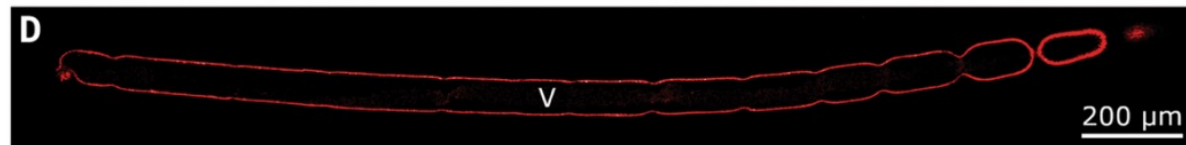
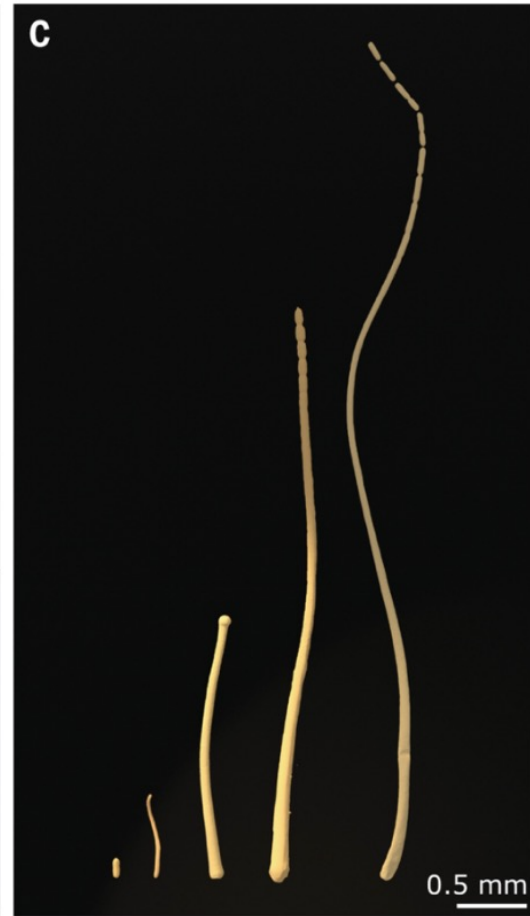
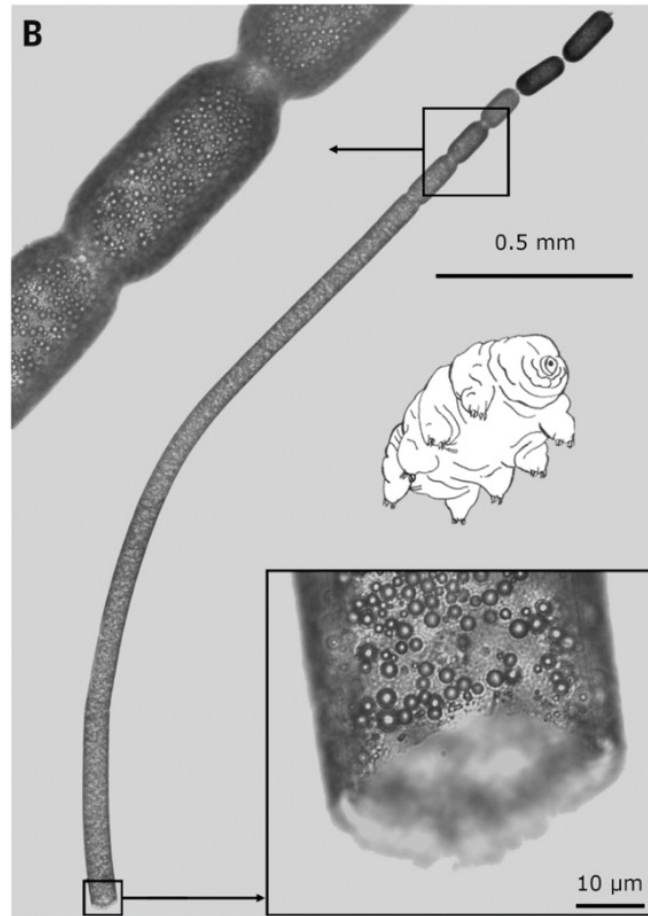
ゲノムサイズも大きい

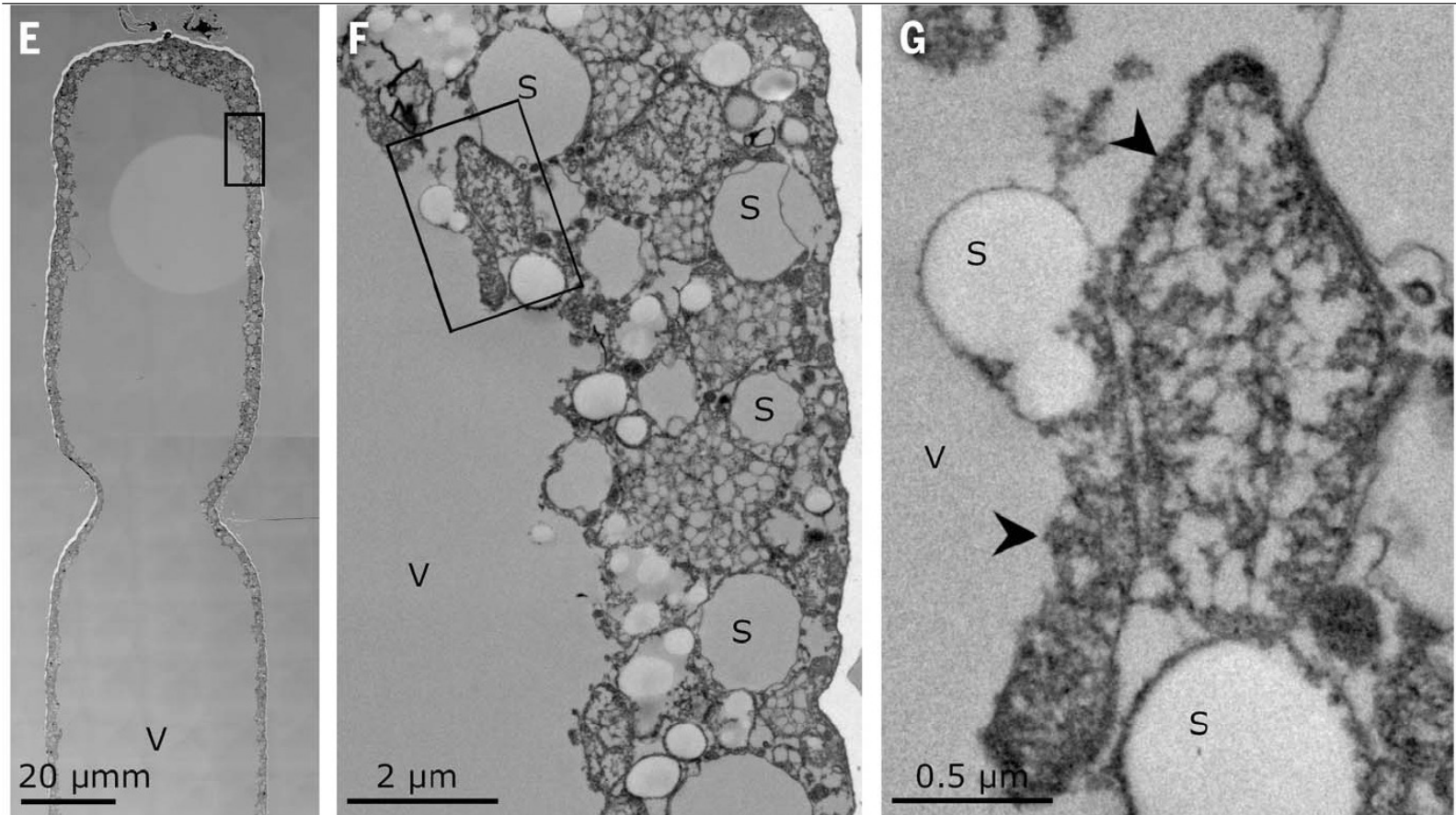
11,000,000 bp, 11,000 genes



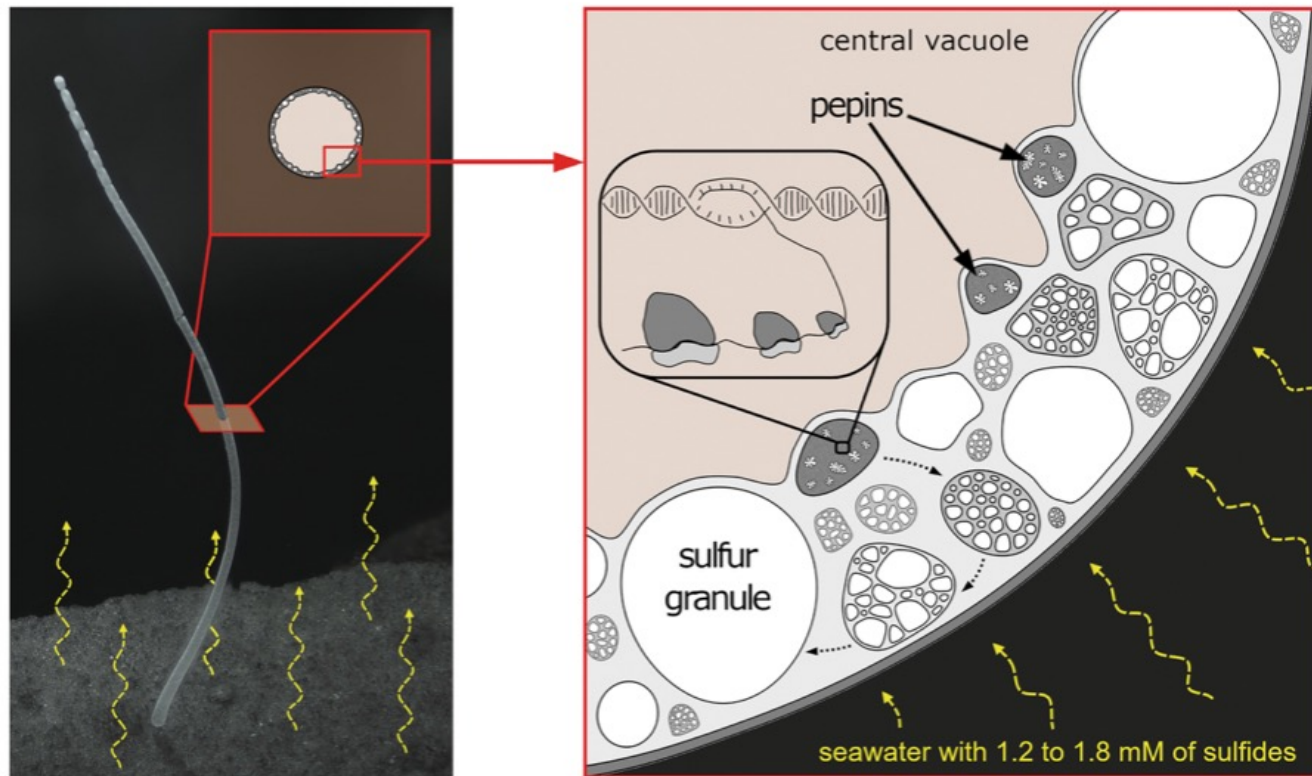
A







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

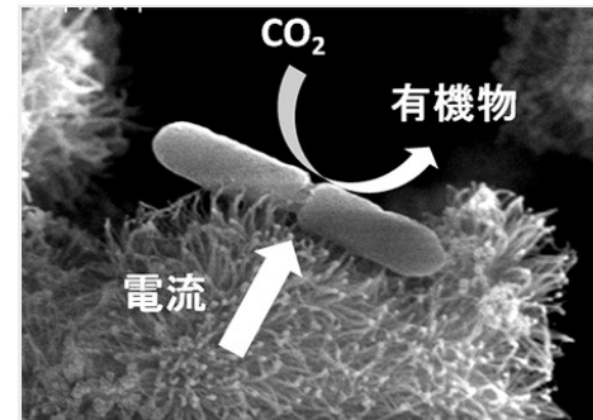
**Electric bacteria** : 鉄酸化細菌の一種

*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、CO<sub>2</sub>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、栄養分を作り出している(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.<sup>[1]</sup> 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.<sup>[18]</sup> 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<sup>a,1</sup>, Lars Schreiber<sup>a,b,1</sup>, Casper A. Thorup<sup>a,c</sup>, Thomas Boesen<sup>c,d</sup>, Jesper T. Bjerg<sup>a,c</sup>, Tingting Yang<sup>a,e</sup>, Morten S. Dueholm<sup>f</sup>, Steffen Larsen<sup>a</sup>, Nils Risgaard-Petersen<sup>a,c</sup>, Marta Nierychlo<sup>f</sup>, Markus Schmid<sup>g</sup>, Andreas Bøggild<sup>d</sup>, Jack van de Vossen<sup>h</sup>, Jeanine S. Geelhoed<sup>i</sup>, Filip J. R. Meysman<sup>i,j</sup>, Michael Wagner<sup>f,g</sup>, Per H. Nielsen<sup>f</sup>, Lars Peter Nielsen<sup>a,c</sup>, and Andreas Schramm<sup>a,c,2</sup>



AMERICAN  
SOCIETY FOR  
MICROBIOLOGY

Applied and Environmental  
Microbiology

July 2016 Volume 82 Number 13

3816-3821

## Motility of Electric Cable Bacteria

Jesper Tataru Bjerg,<sup>a,b</sup> Lars Riis Damgaard,<sup>b</sup> Simon Agner Holm,<sup>b</sup> Andreas Schramm,<sup>a,b</sup> Lars Peter Nielsen<sup>a,b</sup>

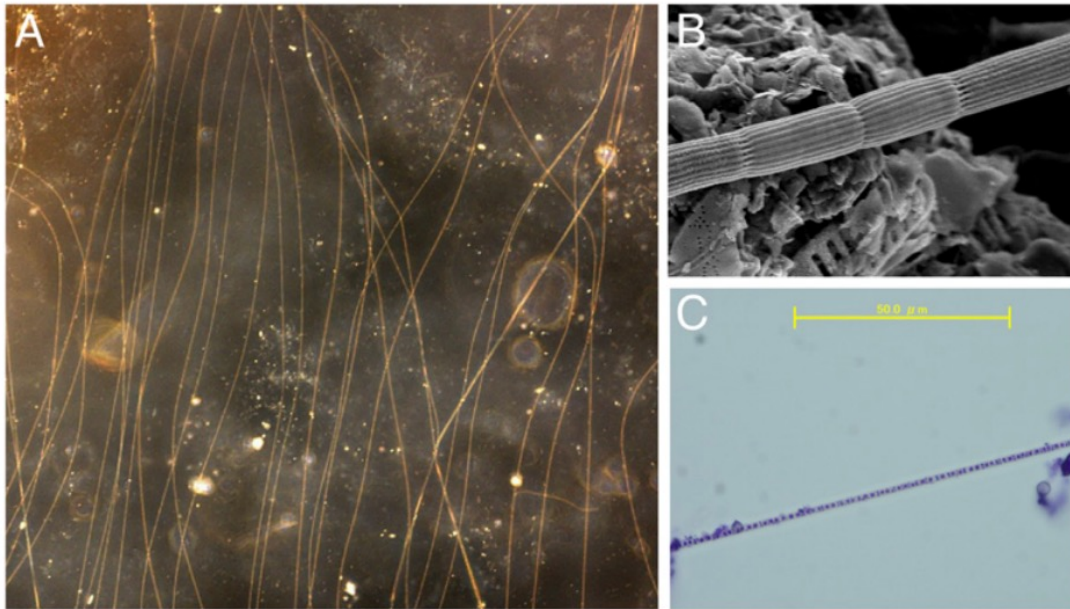
PNAS | September 17, 2019 | vol. 116 | no. 38 | 18759–18761

## Cable bacteria, living electrical conduits in the microbial world

Andreas Teske<sup>a,1</sup>

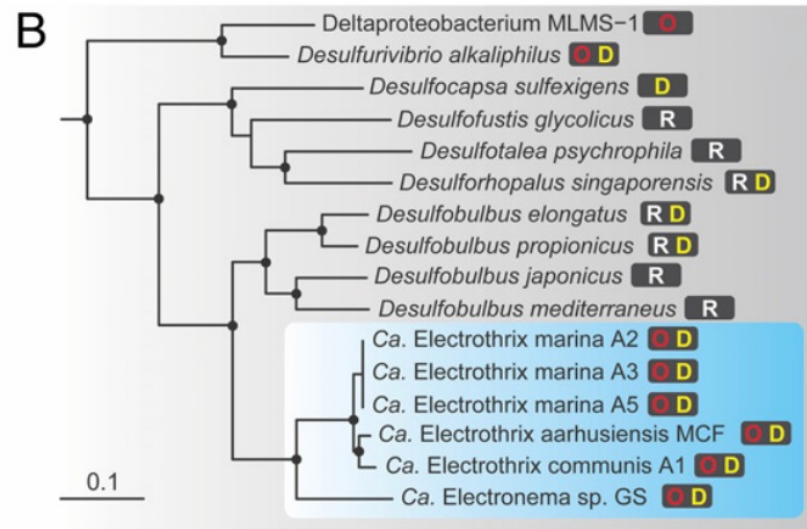
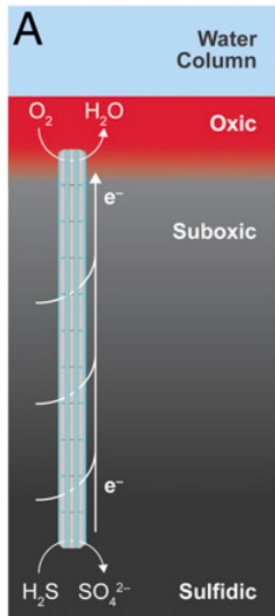
これらのバクテリアを組み込んだ  
Self-Powered Useful Devices (SPUD)  
の構築が考えられている

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)

# 細菌の分類

## 真正細菌

- ・ 嫌気性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
- ・ 新たに発見された真正細菌の巨大分類群CPR
- ・ 真核生物用の性質を持つ真正細菌
- ・ 巨大バクテリア
- ・ 電気合成

## 古細菌

- ・ 極限環境に生息する古細菌
- ・ 古細菌の分類
- ・ 三ドメイン説から二ドメイン説へ

Tree of Life から Rhizome of Life へ

Rhizome of Life から見た二ドメイン説

極限環境に生息する古細菌

# 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<sup>1</sup>。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

# 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  
*Caldiarchaenum subterraneum*

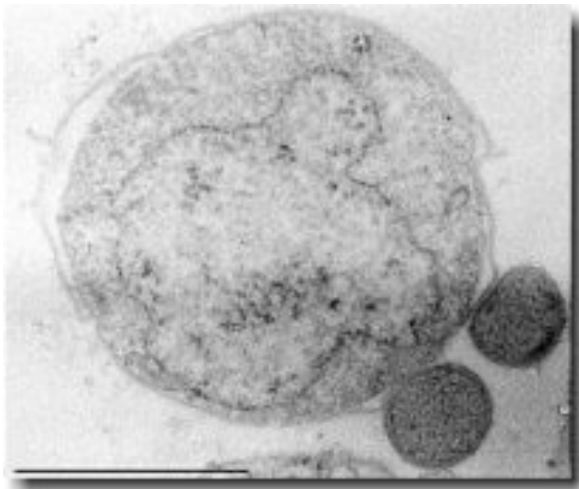
- タウムアーキオータ(Taumarchaeota)門**

- 極限環境ではなく、海洋、土壤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 *thaumas*（「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](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  
リンケら(2013)によって提唱され古細菌の分類群

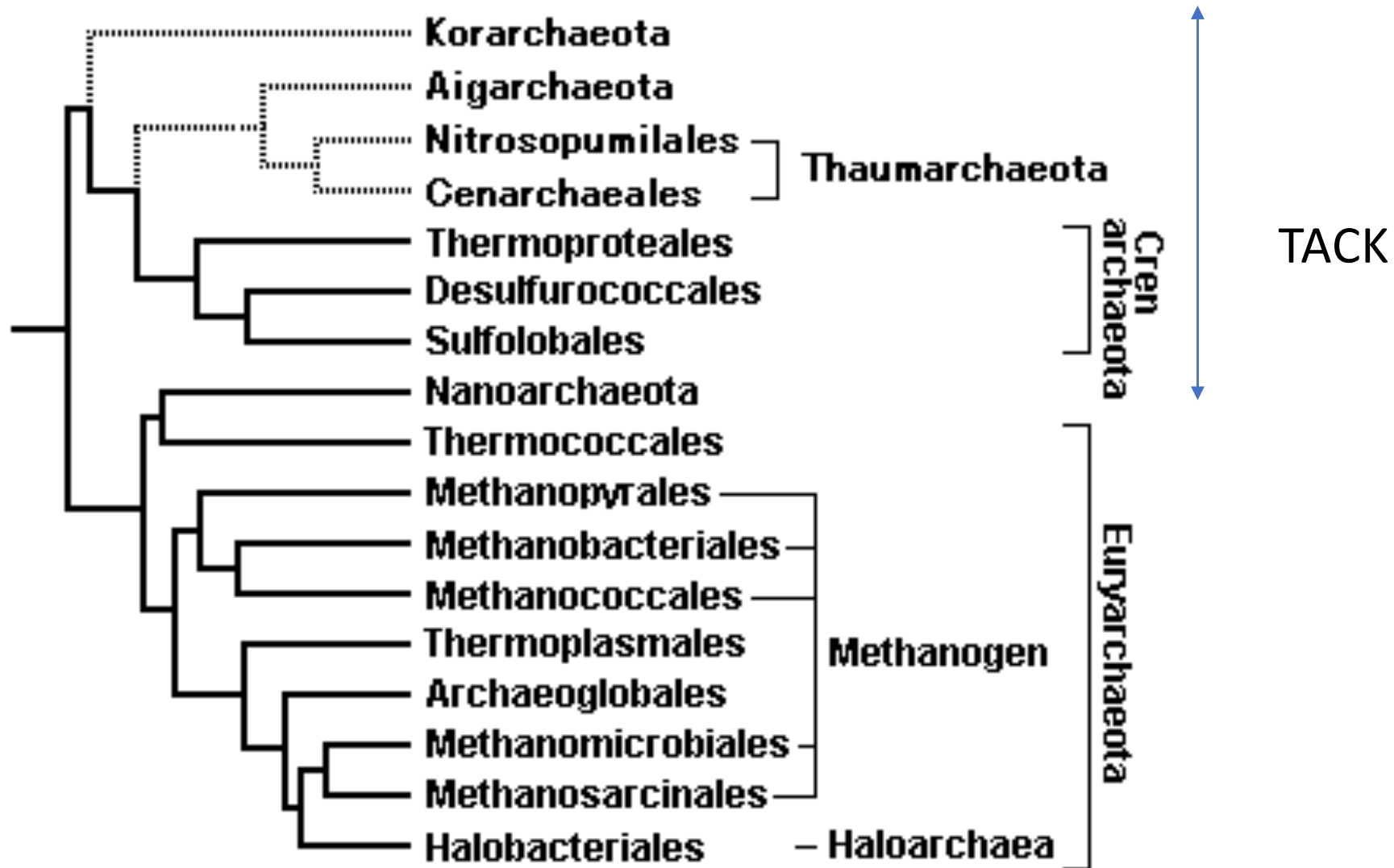
(DPANN群は系統樹構築のアーティファクトである可能性もある)

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
	メタノマイクロビウム綱 (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 (Algarchoaeota) [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

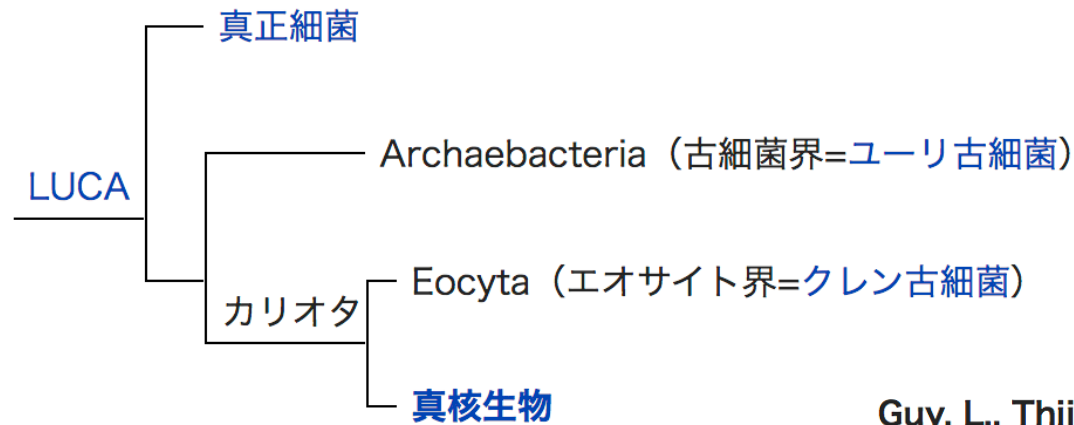


# 3ドメイン説から2ドメイン説へ

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

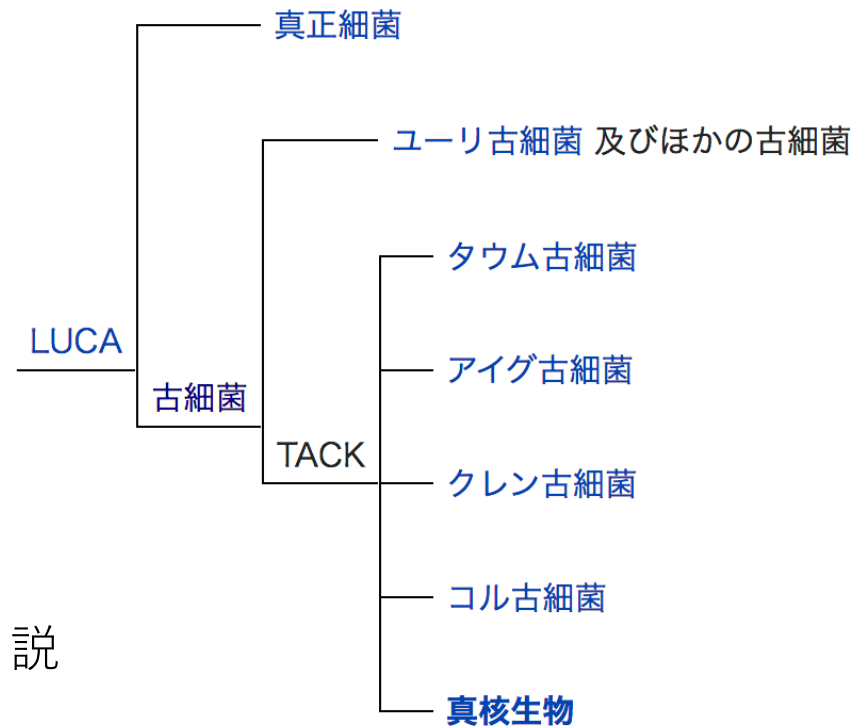
Rivera, M.C., & Lake, J.A., 1992<sup>[8]</sup>による系統樹



※ 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

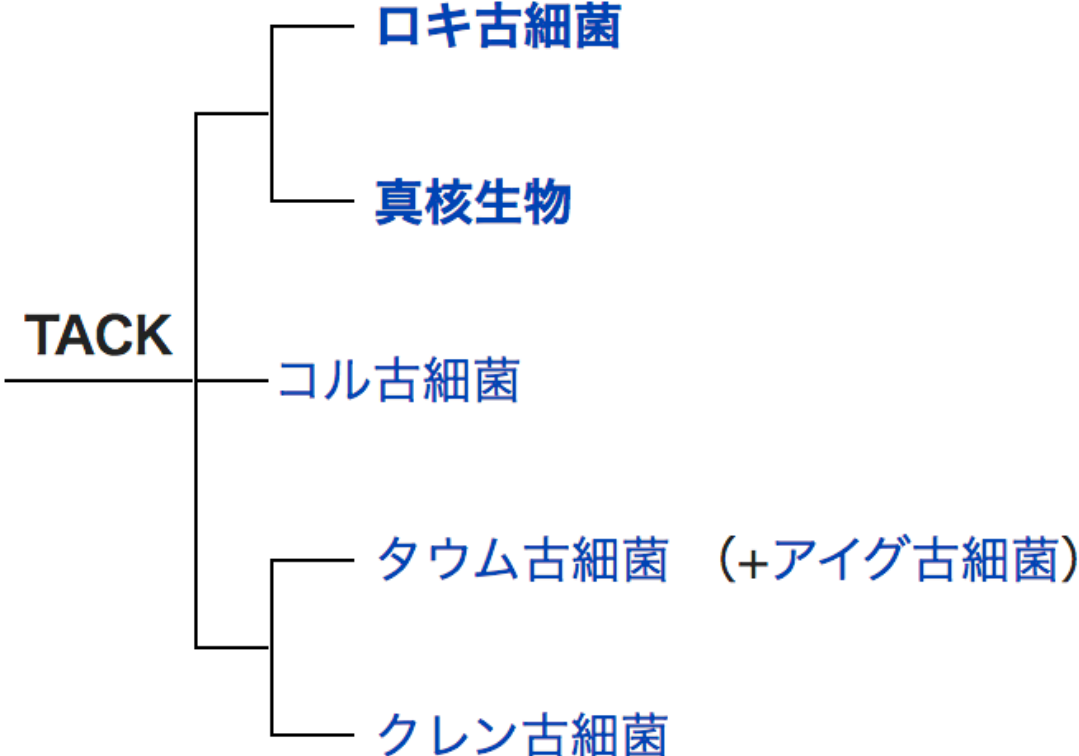
TACK説

Guy, L., Thijs, J.G., 2011による系統樹<sup>[1]</sup>



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

# Spang *et al.*, 2015による系統樹<sup>[26]</sup>





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

Tom A. Williams<sup>1</sup>, Peter G. Foster<sup>2</sup>, Cymon J. Cox<sup>3</sup> & T. Martin Embley<sup>1</sup>

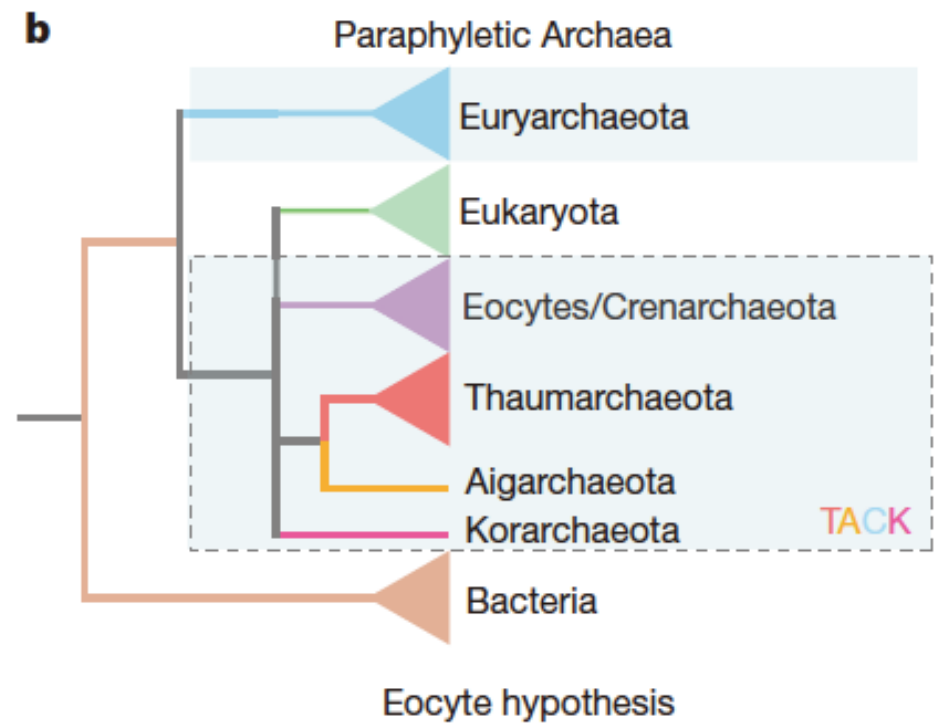
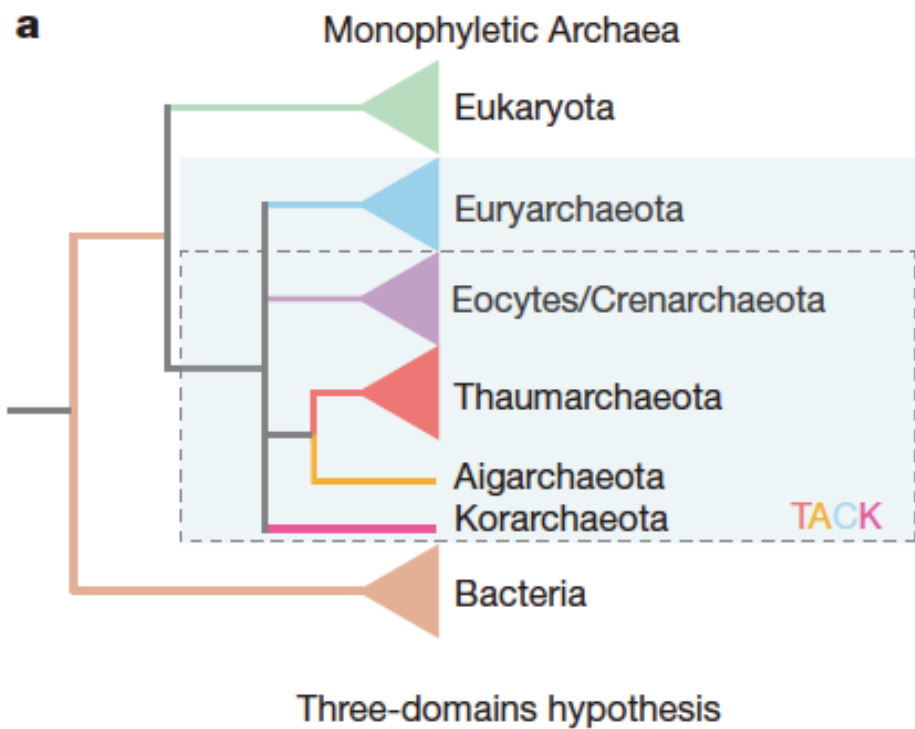
The discovery of the Archaea and the proposal of the three-domains ‘universal’ tree, based on ribosomal RNA and core genes mainly involved in protein translation, catalysed new ideas for cellular evolution and eukaryotic origins. However, accumulating evidence suggests that the three-domains tree may 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.

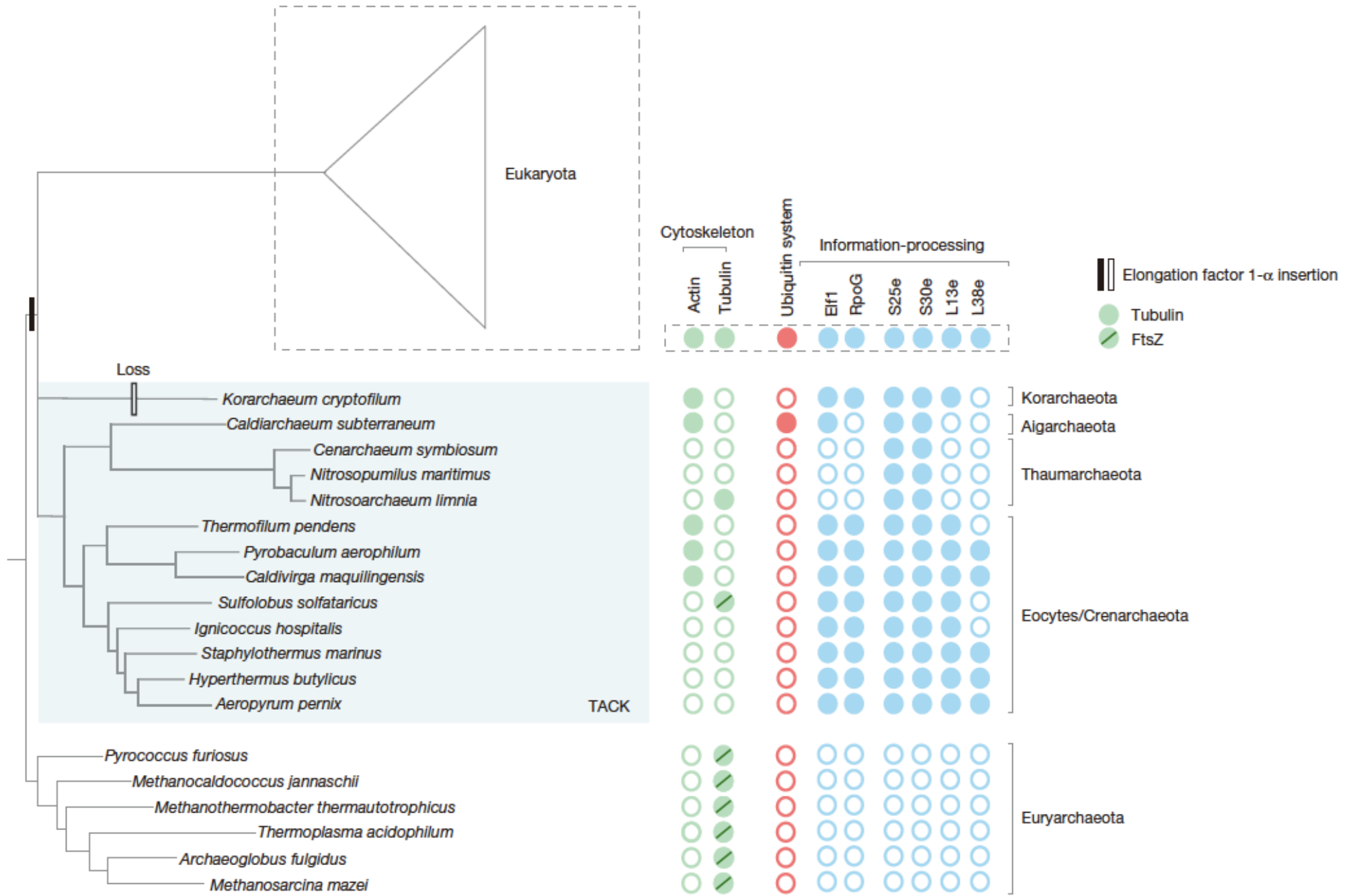
Since their discovery by Carl Woese and his co-workers in 1977, the Archaea have figured prominently in hypotheses for eukaryotic origins<sup>1,2</sup>. Although similar to Bacteria in terms of cell structure, molecular phylogenies for ribosomal RNA and a small core of genes, that mainly have essential roles in protein translation<sup>3</sup>, suggested that the Archaea were more closely related to the eukaryotic nuclear lineage; that is, to the host cell that acquired the mitochondrion<sup>4</sup>. 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<sup>5–12</sup>, implying that the

eocytes (or Crenarchaeota<sup>14</sup>), 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 data<sup>19</sup>. This disagreement is due, at least in part, to the difficulties associated with resolving ancient divergences in phylogenetic trees.

## Challenges of reconstructing ancient relationships

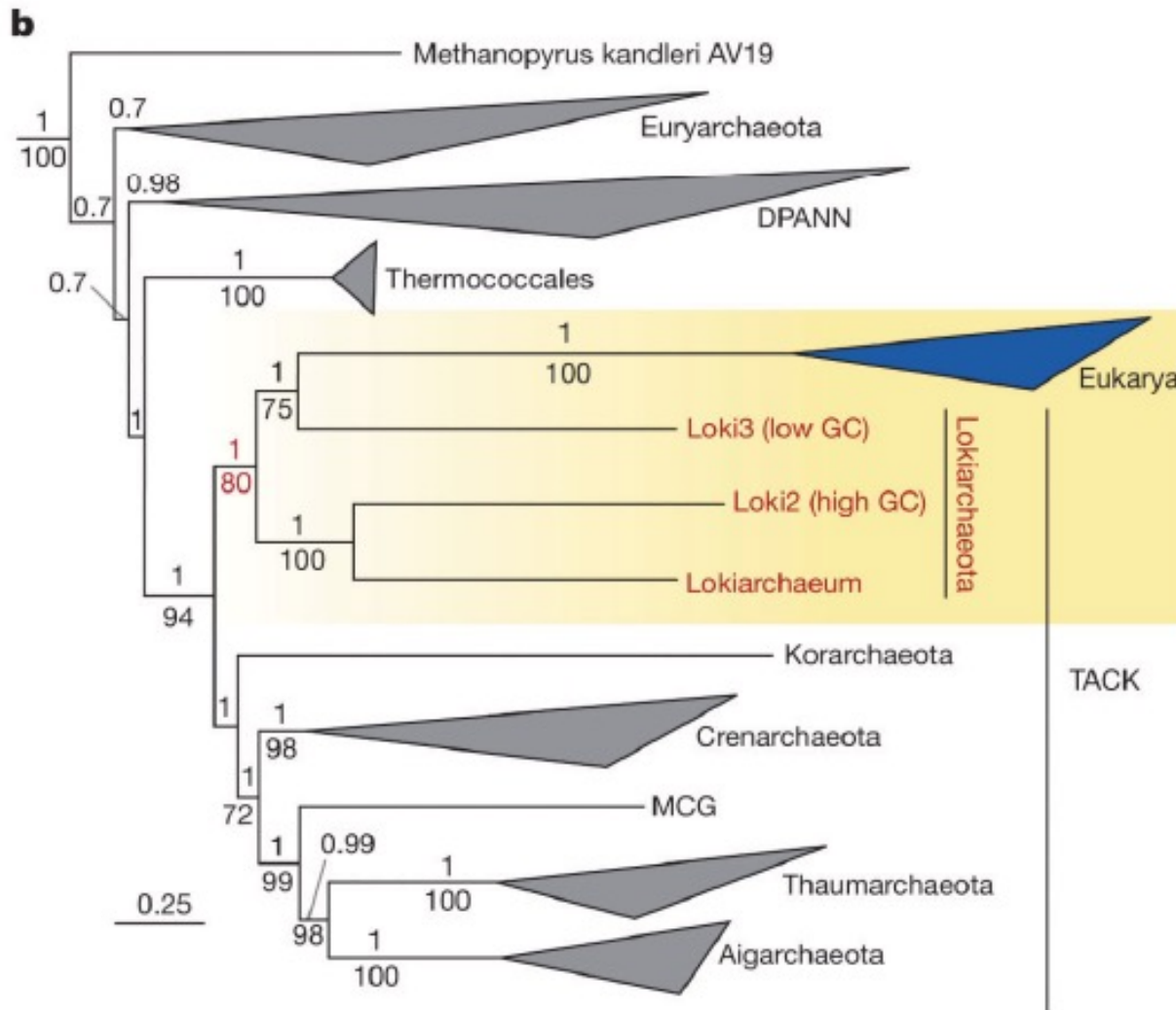
A major issue in reconstructing ancient relationships is the strength and quality of historical signal remaining after the millions of years since the divergence of Archaea and eukaryotes. The earliest fossils identified as





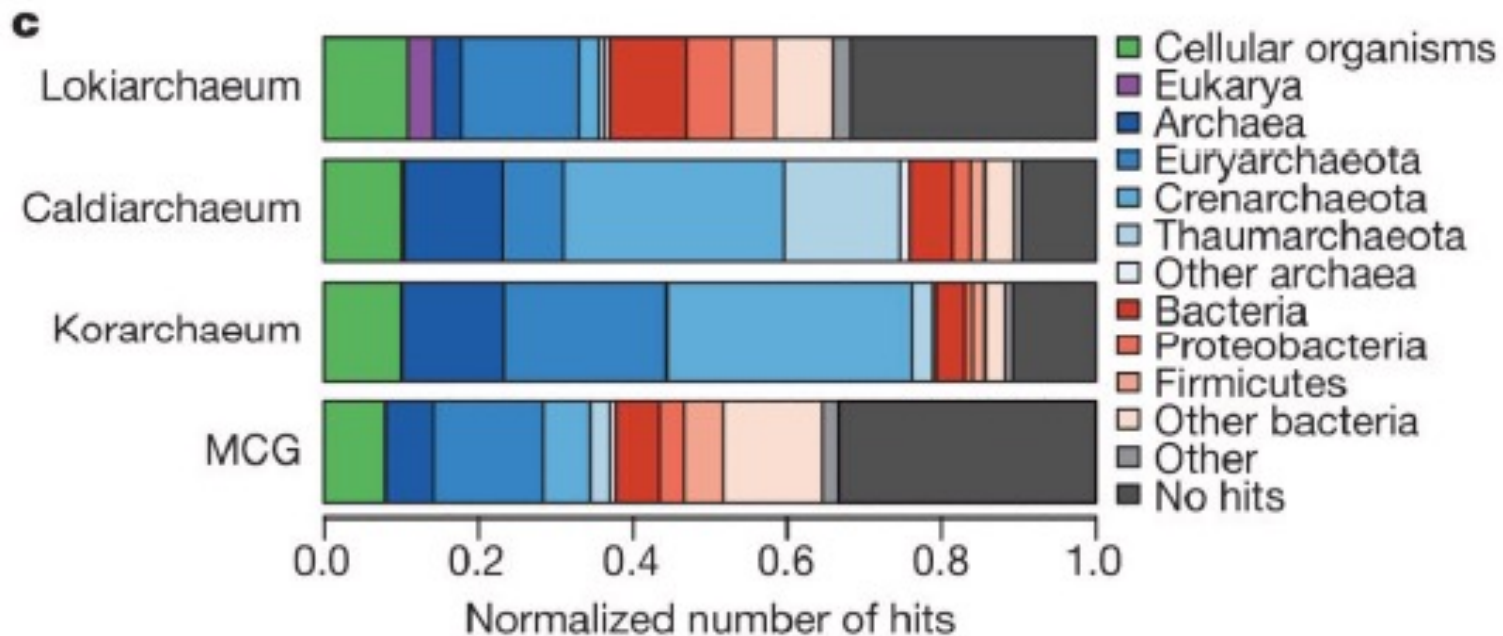
# Lokiarchaeotaの発見

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<sup>1\*</sup>, Eva F. Caceres<sup>1\*</sup>, Jimmy H. Saw<sup>1\*</sup>, Disa Bäckström<sup>1</sup>, Lina Juzokaite<sup>1</sup>, Emmelien Vancaester<sup>1†</sup>, Kiley W. Seitz<sup>2</sup>, Karthik Anantharaman<sup>3</sup>, Piotr Starnawski<sup>4</sup>, Kasper U. Kjeldsen<sup>4</sup>, Matthew B. Stott<sup>5</sup>, Takuro Nunoura<sup>6</sup>, Jillian F. Banfield<sup>3</sup>, Andreas Schramm<sup>4</sup>, Brett J. Baker<sup>2</sup>, Anja Spang<sup>1</sup> & Thijs J. G. Ettema<sup>1</sup>

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<sup>1–3</sup>. Most recent insights support symbiogenic scenarios of eukaryotic evolution<sup>3,4</sup>—that the emergence of the first eukaryotic cell was triggered by a merger between an archaeal host cell<sup>5–9</sup> and an alphaproteobacterial (mitochondrial) endosymbiont<sup>10</sup>. 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 eukaryotes<sup>11</sup>. 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 life<sup>12</sup>, 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 eukaryotes<sup>11</sup>. These so-called eukaryotic signature proteins<sup>13</sup>

metabolism<sup>21,22</sup>, 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.

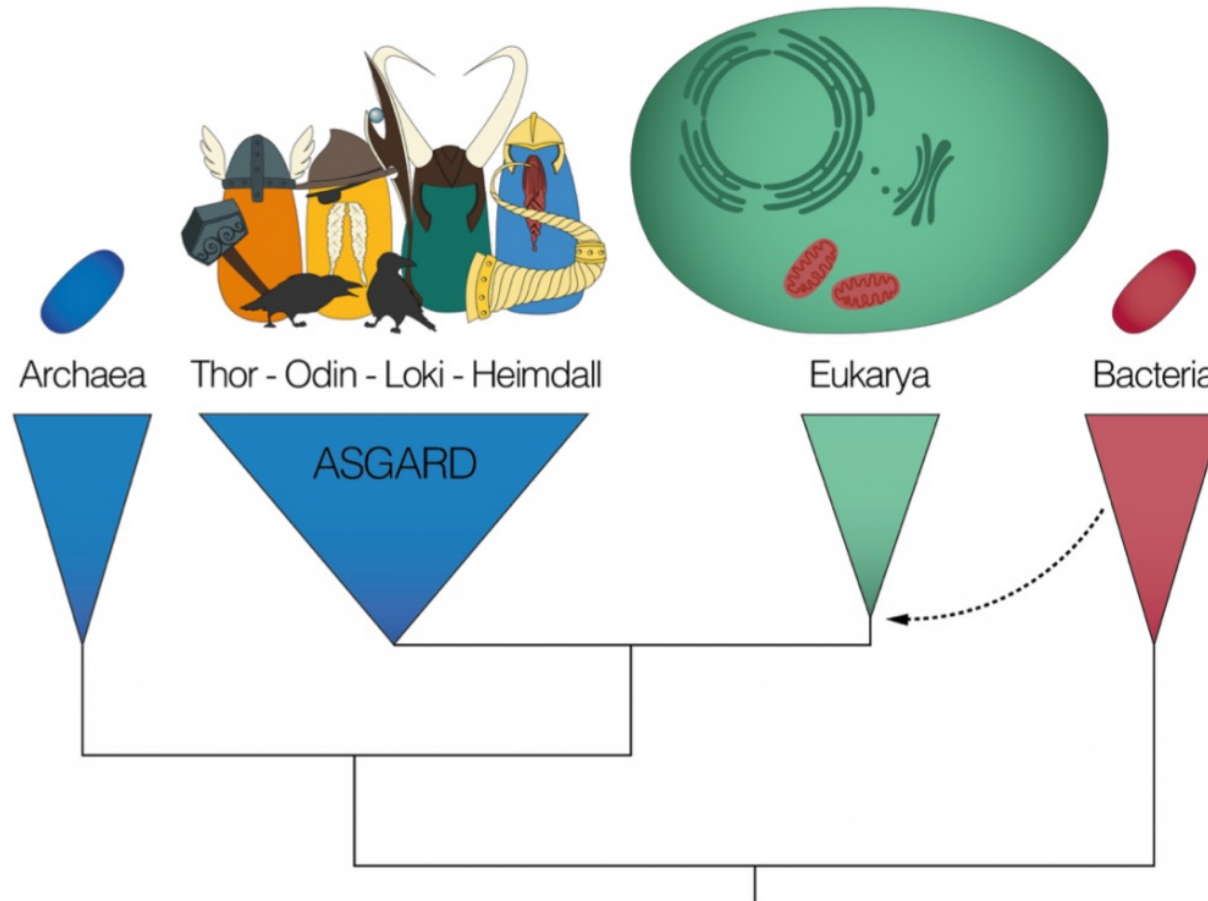
## Metagenomic discovery of Asgard archaea

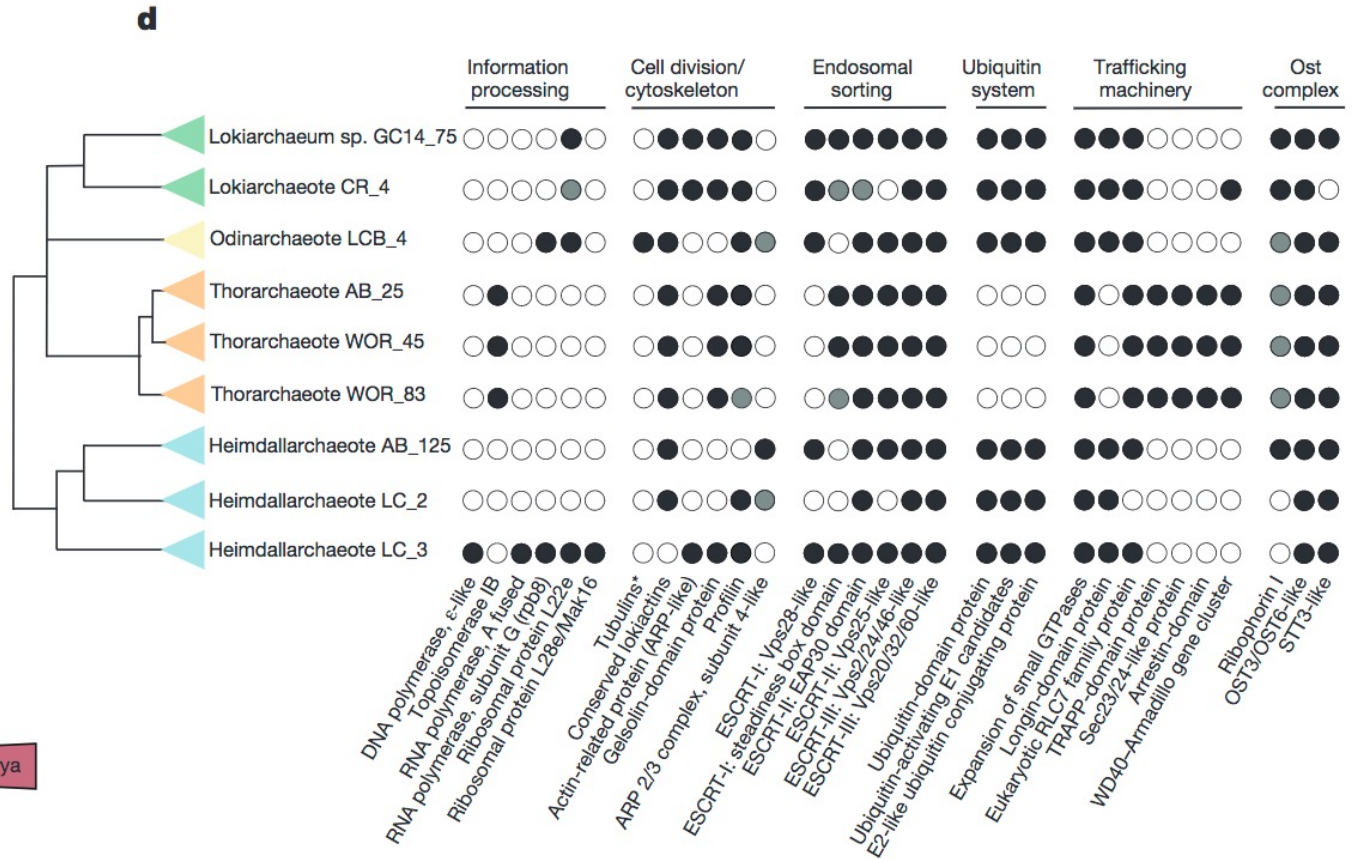
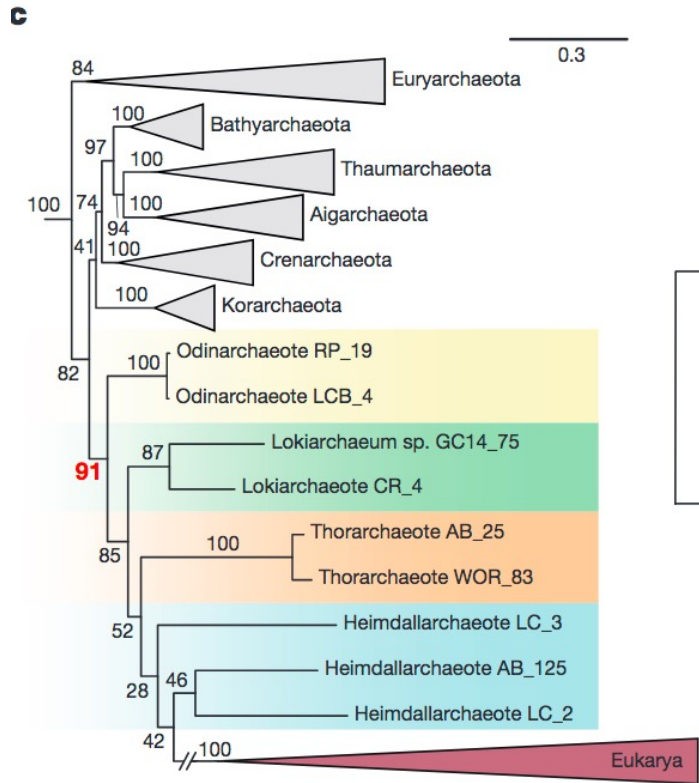
To gain insight into the archaea-to-eukaryote transition, we aimed to identify and characterize novel archaeal lineages related to the recently described Lokiarchaeota<sup>11</sup>, an archaeal clade that was previously shown to be more closely related to eukaryotes than any other prokaryotic lineage. 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

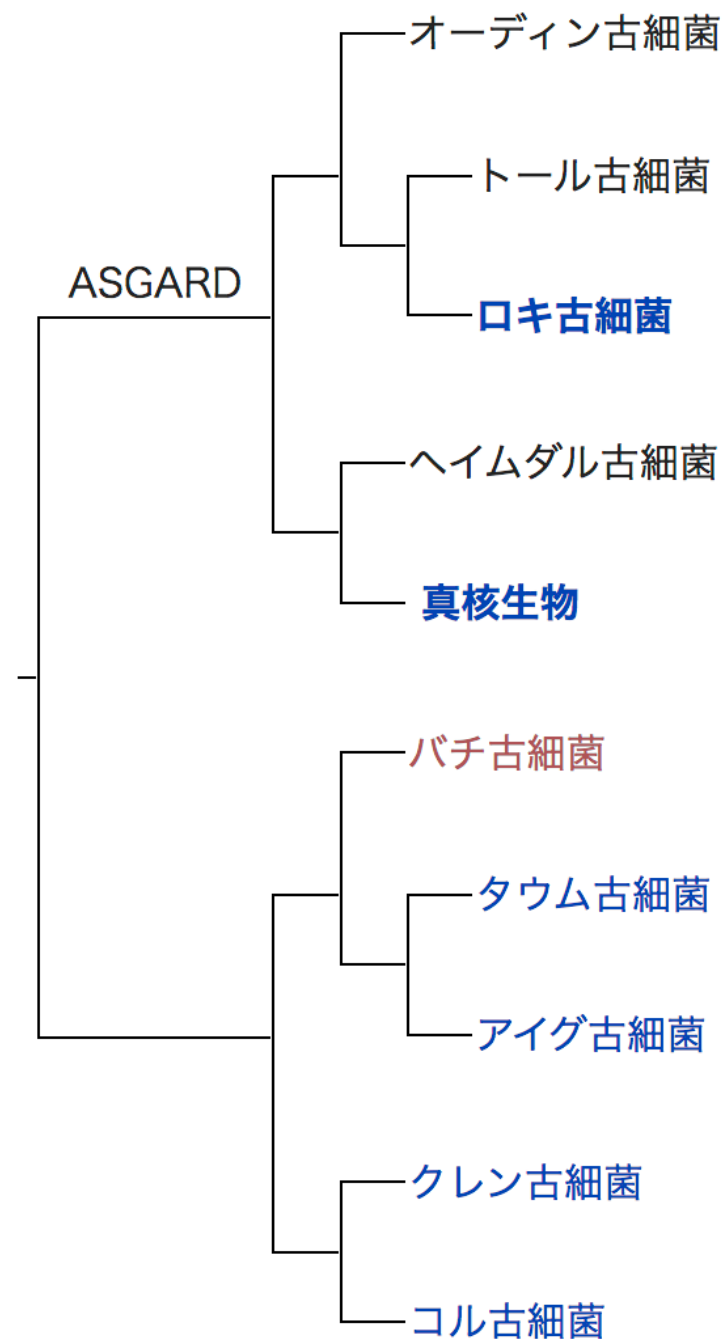




# Asgard古細菌群

- 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>



TACK

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

# 細菌の分類

## 真正細菌

- ・ 嫌気性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
- ・ 新たに発見された真正細菌の巨大分類群CPR
- ・ 真核生物用の性質を持つ真正細菌
- ・ 巨大バクテリア
- ・ 電気合成

## 古細菌

- ・ 極限環境に生息する古細菌
- ・ 古細菌の分類
- ・ 三ドメイン説から二ドメイン説へ

## Tree of Life から Rhizome of Life へ

Rhizome of Lifeから見た二ドメイン説

- **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



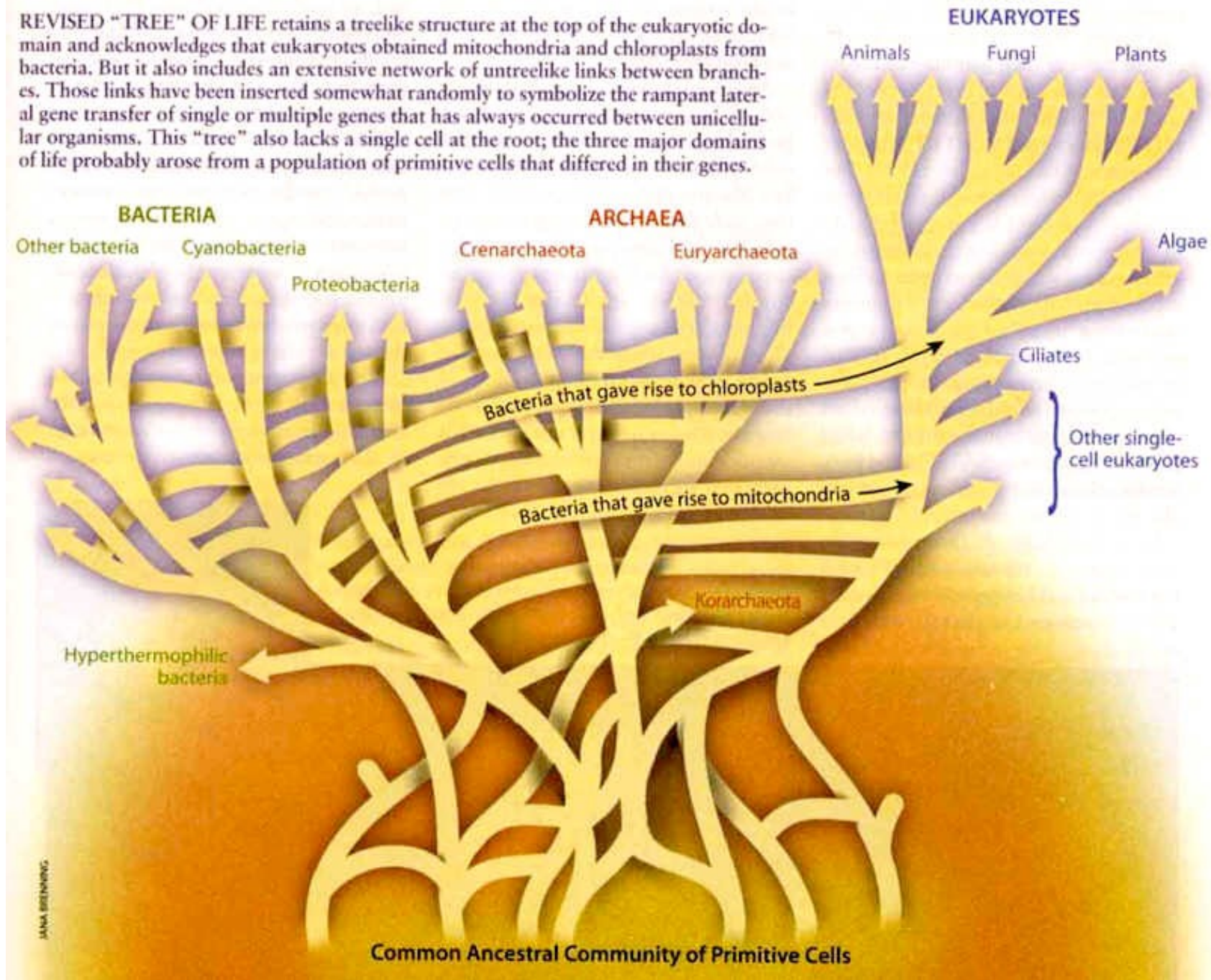
# 水平遺伝子伝搬

(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.

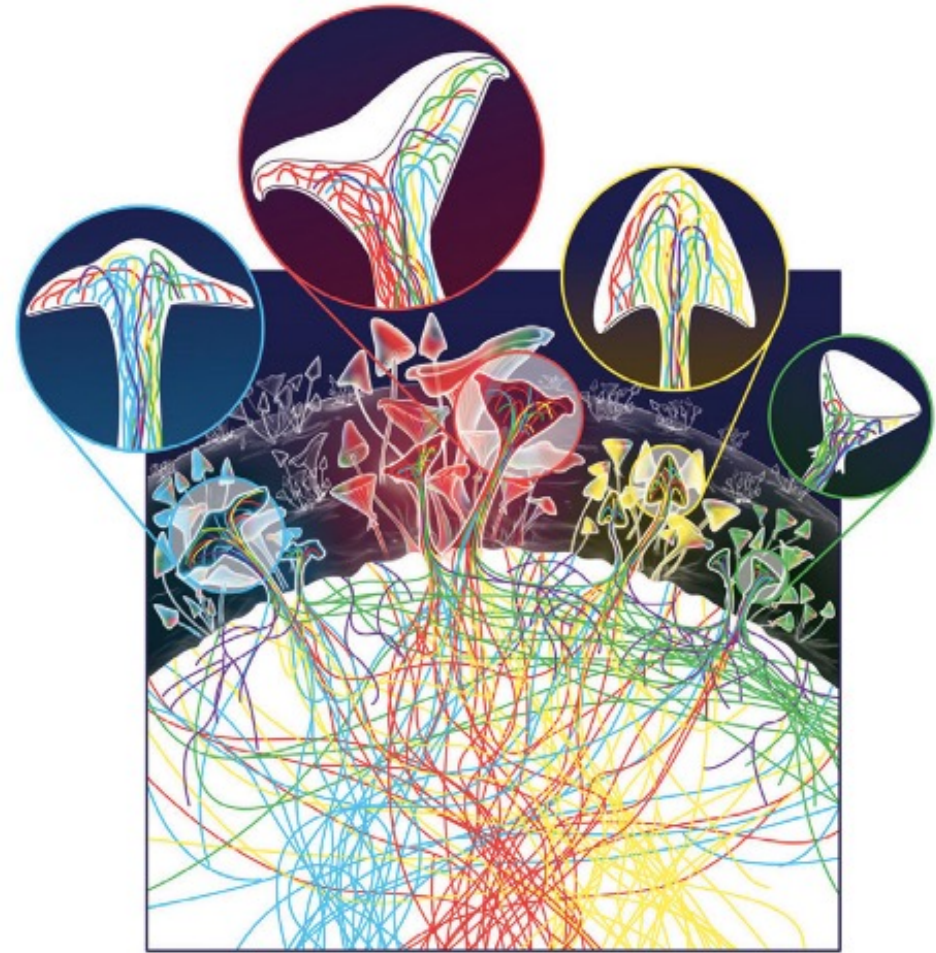


## The post-Darwinist rhizome of life

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.



**ORFans:** ある種に固有の遺伝子で、その起源が不明なもの  
その種に至る系統で新たに形成されたのかもしれないし、いくつかの配列が  
融合してできたかもしれない。あるいは、配列が壊れて生成されたものかもしれない。



**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。

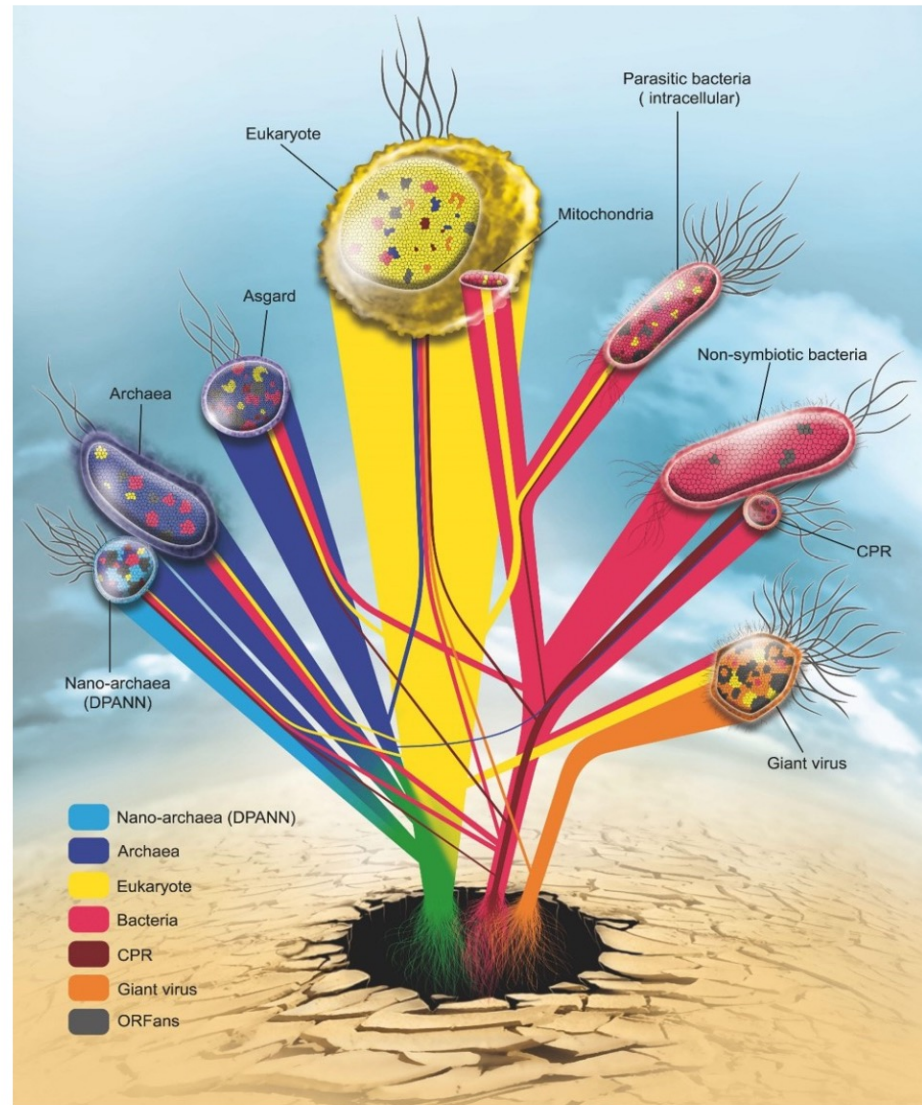
しかし、rhizome of lifeの場合は、LUCAは想定しない

## ミヨウガの根茎



[https://www.boujo.net/handbook/saien/saie-43.html#google\\_vignette](https://www.boujo.net/handbook/saien/saie-43.html#google_vignette) より

# Tree of Life から Rhizome of Life へ



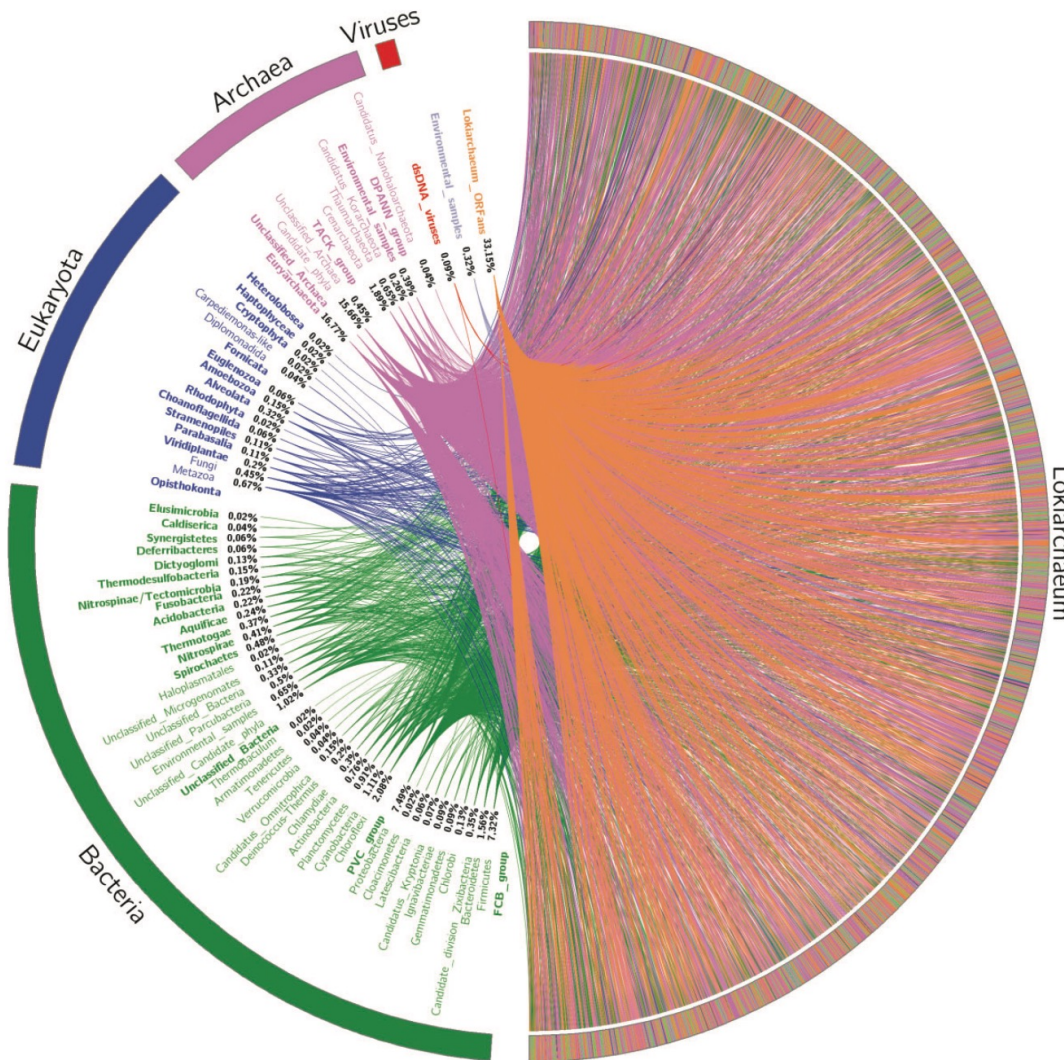
## Rhizome of Life:

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



# Lokiarchaeotaのゲノム



5,384個の遺伝子をもつ  
 1,785個：種特異的  
 1,944個：36.1% 古細菌由来  
 1,509個: 28% 真正細菌由来  
 121個：2.2% 真核生物由来

Lokiarchaeotaのゲノムは  
 主に古細菌と真正細菌由来  
 の遺伝子で構成された  
**モザイク**である。

全ゲノムに普遍的に分布し  
 水平遺伝子伝搬に関与しない遺伝子  
 は、真核生物のプロテオームの0.1%、  
 原核生物のプロテオームの1%しか  
 Tree of Lifeの概念にマッチしない

## The Rhizome of Lokiarchaeota Illustrates the Mosaicity of Archaeal Genomes

Anthony Levasseur<sup>1,2,\*</sup>, Vicky Merhej<sup>1</sup>, Emeline Baptiste<sup>1</sup>, Vikas Sharma<sup>3</sup>, Pierre Pontarotti<sup>3</sup>, and Didier Raoult<sup>1,\*</sup>

*Genome Biol. Evol.* 9(10):2635–2639.

SpangらのTree of Life表現での  
**2ドメイン説は、1%の木に過ぎず**  
**真の進化の描像を表すものではない**