# BIRTH OF LIFE IN UNIVERSE: UNIVERSAL CONSEQUENCE OF PHYSICAL AND CHEMICAL PROCESSES

Ken Takai

Department of Subsurface Geobiological Analysis and Research (D-SUGAR), Japan Agency for Marine-Earth Science & Technology (JAMSTEC) 2-15 Natsushima-cho, Yokosuka 237-0061, Japan (Received: 30, July, 2017 Acceted: 10, October, 2017)

#### Abstract

Development of astrophysics, astronomy cosmochemistry in the last two decade has widely provided a certain realistic perception of existence of extraterrestrial life in the Universe and even in our solar system. Progressive synthetic biology has also enabled substantially to testify possible materials, configurations and evolutions of living systems, which are truly existing, or realistically and theoretically existable in the Earth or even in the elsewhere. These disciplines have opened a new era of universal biology, called as astrobiology, and the integrated knowledge and perspective has been renewing how to tackle one of the most fundamental questions in science, origin of life (OOL). Before the emergence of integrated astrobiology, the crucial goal in multiple disciplines of OOL studies was to give satisfactory solutions to the question: when, where and how our first ancestral life was generated in the early Earth. To this end, roughly speaking, one succeeded event, even if it is a miracle crystal of many low-probability processes but is logically consistent, may become a true answer. In the current astrobiological context, however, one possible episode for origin of earthly life is no more satisfactory scientific solution to substantial OOL. The likelihood of occurrence and connection though the OOL processes in the case of Earth should be justified by theoretical. mathematical and experimental methods, and the rarity or ubiquity of the whole and/or partial processes of earthly life under the conditions of possible extraterrestrial environments should be addressed in terms of the integrated astrobiological context. Here, for stepping into the next stage of OOL research, I briefly overview the several significant issues and disputing points raised through the outstanding works so far. I hope that this overview would shed light on our present standpoints to challenge OOL from astrobiological aspects in future.

(Keywords) Origin of life, Astrobiology, Polyphyletic origin of life, Monophyletic origin of life, Origin of earthly life, Origin of extraterrestrial life, Feedstock materials, Building block materials, Energetic habitability and sustainability, Privileged function for life origination and hatchery, Privileged place for life origination and hatchery

宇宙における共通物理・化学現象としての 生命の誕生 高井 研 (海洋研究開発機構 深海・地殻内生物圏研究分野)

### はじめに

2017年3月30日に九州工業大学飯塚キャンパスで行われた生命の起源および進化学会第42回学術講演会での「アストロバイオロジーネットワーク」シンポジウムにおいて、著者は「宇宙における共通物理・化学現象としての生命の誕生」というタイトルの招待講演を行った。その講演の骨子を以下に簡潔にまとめる。

- (i) これまでの「生命の起源(origin of life research: OOL)」研究は、「生命の本質としての優先的機 能」 (privileged function) 、 つまり代謝 (metabolism) · 自己(情報)複製(self replication) · 自 由エネルギー利用性(energy availability)・区切り (compartment )といった機能の中で最も優先さ れるべき機能、の成立が生命の誕生における前 提条件であると捉え、その「生命誕生のセント ラル・ドグマ」と呼べる優先的機能の起源や生 成プロセスを明らかにすることに焦点を当てて きた。何を優先的機能と捉えるかは研究分野や 研究者によって大きく異なる。これまでの OOL 研究は、その研究分野や研究者間で異なる優先 的機能の成立シナリオを重視しすぎたあまり、 その他の機能や生命の誕生を通じた時・場・プ ロセスについてはあくまで優先的機能の成立を 補完する後付けとして考えられてきた傾向があ る。その結果として、「確率的にはゼロではない」 数多の OOL シナリオを列挙してきた。しかし そのシナリオを構成するプロセスそれぞれの確 率論的な「起こりやすさ」や「安定性」、「結び つきやすさ」、さらにはシナリオ全体の確率論的 な「可能性の大きさ」(likelihood)を客観的に評 価・比較する試みはほとんど行われてこなかっ
- (ii) 一方近年の宇宙物理学、天文学および宇宙化学 分野における研究進展は、宇宙空間において生 命の誕生に結びつく可能性のある多様なエネル ギー源や有機物の逼在、あるいは生命存在可能 条件(habitability)を満たすような惑星・衛星環境 の存在、を明らかにし、宇宙での地球外生命の 誕生・存続・移動の可能性やその認識を大きく 拡張してきた。
- (iii) またゲノム解析・編集や超高感度生体分子検

出・操作のような革新的研究技術の開発に伴う生命科学分野の発展も、生物構成分子やサブシステムの交換や再構成、新規分子やサブシステムの合成、といった人工的生命システムの実験的研究を可能にする新しい研究領域=合成生物学(synthetic biology)の創成をもたらした。その研究成果は、現存する地球生物だけでなく、それ以外の生命システムの可能性やその原理についての画期的な理解に結びつつある。

- (iv) これらの新しい研究分野や分野横断型の研究 成果は、「我々が唯一認知している生命システム (地球における単系統起源生物)が宇宙に実在す る唯一の生命システムなのか?あるいは実在し うる多くの生命システムの最適解として必然的 に選択され存在しているのか単なる偶然として 存在しているのか?」や「実在する生命システ ム(地球生物)、現実に存在しえたあるいは存在 しうる生命システム、理論的に存在可能な生命 システムがあるとした場合、そこに共通の原理や法則性は存在するのか?」といったような新 しい科学的問いを生み出すとともに、それに対 する現実的な科学的検証やアプローチが可能で あることも提示した。その結果として、地球生 物に対する記述・博物学的な理解を目指してき たこれまでの生物学を超えて、このような新し い生命観に基づいた普遍的生命システムや生命 システムの可塑性に対する理解を目指す学術領 域=アストロバイオロジー(astrobiology)が創成 され、世界的に広がりつつある。
- (v) そのアストロバイオロジー的文脈から地球生命の誕生を見直すと、「それが宇宙における共通物理・化学現象の結果として必然的に起きるものか」あるいは「宇宙における地球という(もしくは地球に類似した)惑星の持つ特殊な条件のみが創り出した偶然に近いものなのか」という本質的な問いが描像される。その解明に向けた取り組みこそが、OOL研究の新しい目標であり、また宇宙における生命の誕生・存続・移動の理解を導く鍵となる。

このような骨子を説明しつつ、講演ではいくつ かの客観的な科学的根拠と直観的な解釈に基づい た以下のような著者の作業仮説を紹介した。「地球 生命は約 40 億年前の普遍的な深海熱水環境 (Hadean deep-sea hydrothermal systems)において、原 始大気・海洋・熱水によってもたらされる単純な 化合物(feedstock materials)から生体高分子(building block materials)を供給する定向的化学代謝進化 (directed chemical and metabolic evolution)を通じて、 ほぼ同じような原始中心代謝経路(proto central metabolic pathways)と生理を備えた代謝特化生命 (metabolic cellular life)が誕生・存続していった。そ の代謝特化生命が熱水から供給されるエネルギー を利用して長期間存続するという担保が準備され たことが前提条件となって、深海熱水環境におい て後発的に、より複雑な生命機能や情報を担う同 じような単系統的遺伝システムを有した (monophyletic)遺伝特化生命(genocentric cellular life) が、代謝特化生命とは独立的にあるいはその中か

ら誕生した。代謝特化生命と遺伝特化生命は、熱 水-熱水鉱物沈殿物環境で共存しながら (progenote)、それぞれの機能と実体の相互作用と融 合の試行錯誤を繰り返した。その成功が共通祖先 (last universal common ancestor)の誕生を導き、 LUCA から派生した微生物生態系は地球規模での 熱水環境や深海環境に持続・伝播・適応・進化(early dispersal, survival and evolution)していった。この-連の生命誕生から LUCA に至るプロセスは、決し て偶然の積み重ねではなく、原始地球の深海熱水 環境における物理・化学現象から必然的かつ規則 的に生み出される物理・化学プロセスとして説明 できる」。講演ではさらに、「その作業仮説に従え ば、我々の太陽系に存在する氷衛星の内部海 (extraterrestrial ocean)には、深海熱水活動からもた らされるエネルギーと電気合成や化学合成独立栄 養生命体に支えられた肥沃な生態系(extraterrestrial dark energy ecosystem)の誕生と存続を予想するこ とができ、また近未来のアストロバイオロジー宇 宙探査によってその存在が実証されることによっ て、作業仮説を検証し、修正を通じてより確から しい地球生命や宇宙における生命の誕生シナリオ を確立することが可能となる」と続けた。

しかし本稿では、その作業仮説や地球外生命の 存在に対するモデルの概説および科学的根拠の例 示による議論、を行うことは差し控える。いまだ 論理的飛躍が多分に残る作業仮説やモデルの整合 性を従来のシナリオとの比較検討を通じて説明す るには、これまでの研究例やシナリオを詳述した 上で、それぞれの作業仮説やシナリオ間の有利点 や問題点を洗い出す長大な議論が必要となり、紙 面の都合上、本稿での解説は不適当であろう。ま た作業仮説やモデルに関する多くの実験や理論モ デルによる検証研究は現在進行形で行われており、 論理的飛躍や主観的な直観に基づいた仮説やモデ ルの細部は日進月歩の研究成果によって適宜更 新・修正される必要がある。よって、上に述べた 生命の誕生・存続についての作業仮説および地球 外生命の存在やその検証に向けた取り組み、に対 する概説や議論については書籍等、本稿とは別の 機会に譲りたい。むしろ本稿では、アストロバイ オロジー的な文脈から生命の誕生を考える上で重 要な鍵となる、これまでの OOL 研究において未 解決のまま残された7つの事象・事項について簡潔に概説しておくことによって、本稿が今後の OOL 研究の方向性を見渡す上での指針的資料と なることを期待したい。

## 【1. 生命の定義】

生命でない物質やシステムから生命が誕生する事象を解明しようとする OOL 研究において、創り出されるべき対象となる「生命」の本質を定義することは必要不可欠である。しかし OOL に限らずとも、「生命とは何か」を記述する試みはアリストテレスに始まる科学史を通じて行われてきた一級の科学的挑戦である。この科学史における「生命の本質の定義」の変遷を最もわかりやすく簡潔にまとめた年表が 2009 年に発表された解説で示されている[1]。ウイルス研究者である著者ら(Moreira

and Lopez-Garcia)はこの解説において、巨大ウイル スの発見[2]によって復興しつつある「ウイルスは 原始生命の生き残りであり、OOL と LUCA の誕生 を結びつける存在であった」という生命の起源= ウイルス仮説(virocentric OOL theory)を否定する理 由として、ウイルスが科学史上いかなる「生命の 本質の定義」にも適用できないことを指摘した。 Moreira and Lopez-Garcia による年表を改変した図 を Fig. 1 に示す。それぞれの研究分野や研究者に よって「生命の本質としての最小限の機能」 (minimum set of functions)の概念が異なるため、す べての科学者がコンセンサスに至るような「生命 の本質の定義」は極めて難しく、またより新しい 概念がより客観的かつ広範な「生命の本質の定義」 であるとは限らない。例えば著者は、Joyce[3]や Ruiz-Mirazo ら[4]の定義は地球生物を簡潔かつ的 確に記述していると評価するが、アストロバイオ ロジー的な文脈から考える生命の定義としてはde Duve の定義[5]が最も妥当であると考える。長期に わたって安定した非平衡状態の環境が維持される 場合においては、一定期間なんらかの生命活動が 存続することに必ずしもダーウィン型進化 (Darwinian evolution)や進化能(evolution capacity)は 必要でないだろう。一方地球の生物の本質を考え る際には、ダーウィン型進化や進化能が最も重要 視されてきた傾向があり、その認識の相違はこれ までの OOL 研究を混乱させてきた一つの大きな 原因となってきたと言える。

## 【2. 生命の材料となる有機物の起源】

後述する【4. 最初に誕生した生命は従属栄養か 独立栄養か】章での論点とも関連するが、生命の 誕生に至るあらゆるステップにおいて材料として必要な有機物(feedstockからbuilding blockに至る有機物)がすべて無機物から定向的(あるいは on demand)かつ内因的に作られたとは考えられない。多かれ少なかれ、生命の誕生には非生物学的に作られた外因性の有機物が不可欠であり、それに対する依存性の強弱によって従属栄養 OOL 説と独立栄養 OOL 説が議論されているに過ぎない。その生命材料となる有機物がどのように生成・運搬・濃縮されたかについて考えることは、Garrison ら[6]および Miller[7]の先駆的化学進化実験以降、OOL 研究における最も重要な研究対象であった。

生命材料となる有機物の起源として大局的に見 た場合、「宇宙起源説」と「地球起源説」がある。 Garrison ら[6]および Miller[7]に続く化学進化研究 は、原始地球大気や水圏において雷放電、紫外線・ 宇宙線、隕石衝突、熱水活動のエネルギーによっ て存在する無機物や単純な有機物(feedstock)から 様々な有機物が生成し得ることを示し、地球生命 は地球上で非生物学的に生成された有機物を材料 として生まれたとする強固な「地球有機物起源」 学説(OOL from terrestrial organics)が形成された。 方、生命が誕生したと考えられる約 40 億年の冥王 代原始地球大気についての研究が進むにつれ、当 時の地球には大気化学進化で想定されてきた還元 型大気(主成分  $CH_4+NH_3+H_2$ )ではなく、酸化的大 気(主成分 CO2+N2)が存在していたことが示され [8]、現在ではその主組成はほぼ間違いないと考え られている[see a review 9]。酸化的原始大気下の化 学進化実験ではアミノ酸や核酸塩基のような含窒 素有機物を生成する効率や収量が劇的に低下する。 やや勢いを失った「地球有機物起源」説に代わる

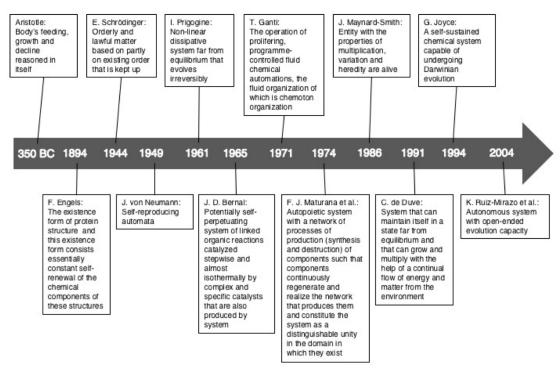


Figure 1. Examples of definition of life in the history of philosophy and science. The figure is modified from Moreira and Lopez-García in 2009 [1].

かのように、望遠鏡天文観測や隕石化学の研究成 果[10, 11]に導かれた星間有機物や太陽系内有機物 の存在やそれら宇宙有機物地球への供給プロセス や量論についての知見に基づいて、地球生命は宇 宙から供給された有機物を材料として生まれたか もしれないとする「宇宙有機物起源」説(OOL from extraterrestrial organics)が提唱され、科学界[12-16] のみならず一般社会にも認知が広がりつつある (Fig. 2)。しかし、これまでの研究に基づく見積も りを精査した場合、宇宙有機物が地球生命の誕生 に及ぼす影響は量的にも質的にも過大評価されて いるとする指摘[9]もある。おそらく地球生命の誕 生や存続のための材料としては、宇宙有機物はそ れほど(少なくとも量論的には)大きな役割を果た すことがなかったであろう。しかし、地球生命の 誕生や存続におけるなんらかのボトルネック材料 やプロセスとして、宇宙有機物が決定的な補助因 子となった可能性は否定できない。またアストロ バイオロジー的な文脈から考えた場合、地球以外 の惑星や衛星における生命の誕生において宇宙有 機物が極めて重要な材料となった可能性も否定で きない。

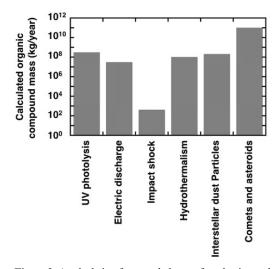
地球の生命誕生において原始地球環境で生成さ れた有機物が重要な役割を担ったと考えた場合、 当然、何がどこでどのように生成されたかを考え ることが必要となる。これについては現在に至る まで60年以上の化学進化研究の歴史があり、その すべてを網羅的に説明するのは容易いことではな い[see a review 17]。鍵となる有機物の生成プロセ スについては、後述する【4. 最初に誕生した生命 は従属栄養が独立栄養か】、【5. 生命誕生のセント ラル・ドグマ】および【6. 生命誕生の場】章での 論点において簡単に解説することとする。ここで 言及すべきことは、地球での非生物学的有機物合 成には、原始地球に豊富に存在した無機物や単純 な有機物(feedstock)から徐々に生成される有機物 の生成量は高分子・複雑化とともに漸減するとい う共通法則があること、そして生命の構成部品 (building block)は複雑な高分子有機物なので、単な る化学反応の繰り返しだけでは必要な構成部品が 供給されることはなく、特定の反応や生成物を選 択・濃縮するプロセスと化学反応が必ず相互作用 する必要があること、の二点である。つまり、あ る特定の場における限られた物理・化学条件での 反応の積算だけでは、必要な特定の building block を必要量生成・供給することは不可能であるとい う点である。

いずれにせよ、原始地球に存在した最大のfeedstock プールは原始大気と原始海洋であり、大気と海洋表層における光化学反応(紫外線や宇宙線)、放電現象や隕石衝突、および深海と海底における熱水活動、が卓越した初期有機物生成エネルギー源かつプロセスであったことは間違いない。その量論的生成ポテンシャルは、紫外線による光化学反応と海底熱水活動での熱化学反応が最も大きく、放電現象は一桁および隕石衝突は数桁ポテンシャルが減少すると試算されている(Fig. 2)[15]。しかしそれぞれのエネルギー源とプロセスについて、化学進化実験で生成される有機物の種類や収

量は大きく異なり(例えば無機窒素から窒素含有 有機物を生成する反応や特性)、その実験条件や触 媒の有無およびエネルギー源やプロセス間相互作 用によっても劇的な影響を受ける。また光化学や 放電に比べ、海底熱水活動や隕石衝突はこれまで 圧倒的に実験的検証が困難だったため、その初期 有機物生成プロセスはほとんどよくわかっていな い。今後、より厳密に原始地球の環境条件や反応 プロセスを再現した実験と数理モデルによるシミ ュレーションを統合した新しい化学進化的研究に よって、生命の誕生に必要な building block がどこ でどのように生成されたかを明らかにしてゆく必 要があろう。

# 【3. 地球生命は多系統的起源か単系統的起源か?その問いが意味するもの】

地球における生物は我々が知る唯一の生命シス テムである以上、1920 年代の Oparin[18]や Haldane[19]の「生命は有機物のスープから生まれ た」という着想に始まる近代 OOL 研究の本質は 「どのように地球生物が誕生したのか」を明らか にすることであった。そのため「地球で我々単系 統的起源生物以外の生命システムが実在したのか、 あるいは実在しえたのか」や「我々以外の生命シ ステムが実在したとして、我々の祖先は必然的に 選択されて唯一のシステムとして生き残ったのか、 あるいは単なる確率論的偶然として生き残ったか」 といった本質的な問いに対して、形而上学的な概 念として議論されることはあったかもしれないが、 科学的に検証すべき対象として考察・議論した研 究例(論文)はほとんどない。Lane はその著作の冒 頭でそれを「生物学の中心に存在するブラックホ ール」と呼んでいる[20]。おそらく後の生命科学の 発展や方向性に決定的な影響を及ぼした Darwin の観察に基づく「現存する地球生物がすべて単系



**Figure 2.** A calculation for mass-balance of production and influx of organics in the Hadean Earth 4.0 Ga. The data are based on Ehrenfreud et al. in 2002 [15].

統である」という直観的な予言[21]が実証される段階を経て初めて、地球生命が多系統的起源(polyphyletic OOL)なのかについての科学的議論は可能となったといえるだろう(Fig. 3)。そのような観点から言えば、Oparin[18]や Haldane[19]の考えた「有機物のスープ」説は、本来生命の多系統的起源を内包する概念であったにもかかわらず、あくまで Darwin の考えた単系統地球生命の誕生を準備した化学進化プロセスとしての着想の域を超えるものではなかった(Fig. 3)。

地球生物がすべて単系統である科学的実証は、 Woese and Fox による 16S ribosomal RNA の類縁関 係を用いた全生物界の系統関係の解明によって切 り開かれた[22, 23]。Woese and Fox は、現存する生 物の共通祖先が実在することを明示するとともに、 それを祖先型原始細胞生命集合体(progenote)と名 付けた[24]。ただしこの progenote が意味するとこ ろは、化学進化から生命の誕生を経て現存するす べての地球生物の共通祖先への全プロセス、つま りそれぞれの生命サブシステム(代謝、複製、翻訳、 区切り)の誕生からその相互作用の成立と進化を 経て生命が誕生し共通祖先に至る一連のプロセス、 を包有する抽象的な概念であった(Fig. 3)。Woese の progenote に対する考え方は時代と共に少しず つ変わっていったが、文献を追う限り、「生命の誕 生」と「共通祖先の誕生」を明確に区分けしない、 さらに言うと「生命の誕生」と「共通祖先の誕生」 がシステムの試行錯誤(翻訳システムや原始ゲノ ムの進化)を経た時間的隔たりや多少の多様性は 生じるものの直接的な繋がりがあること、つまり 「生命の誕生」と「共通祖先の誕生」の混在的単 系統起源、を想定するものだった。しかし、その 後様々な研究者によって提唱された cenancestor、 last common ancestor(LCA), last universal common ancestor (LUCA)および commonote といった現存す る生物の共通祖先に対する概念は、現在ではバク テリアとアーキアに分岐する以前の生命の有する 遺伝的形質(遺伝型)の集合体であると捉えられて おり、「生命の誕生」と「共通祖先の誕生」を明確 に区別する[25, 26]。つまり、現在ではその接続性 についてはさておき、「生命の誕生」と「共通祖先 の誕生」は異なる時空間次元の事象として捉えら れている(Fig. 3)。

この観点から見れば、現在のOOL 研究における最大の未解明空白領域が明らかとなる(Fig. 3)。OOL に対するボトムアップアプローチとしての「化学進化」研究とトップダウンアプローチとしての「共通祖先」研究は、それぞれその到達点として、生命を構成するほぼすべての building block やサブシステムが「確率的にゼロでない実際に起こりうる化学反応のネットワーク」を通じて非生物学的に再構成できることを実証した[see a review 17]だけでなく、実在したであろう LUCA の仮想ゲノム(遺伝子セット)の再現とその表現型の予想までを可能にした[27]。しかし「化学進化」と「共通祖先の誕生」を繋ぐ領域、特に「生命の誕生」を跨ぐ領域、については大きな空白が残されている。その「生物学のブラックホール」[20]の中

心にさらに、地球生命が多系統として誕生しながら単系統(LUCA)が選択されたのか、そもそも単系統として誕生しLUCAに至ったのかという謎が横たわっている(Fig. 4)。

その謎に初めて真正面から取り組んだのは Raup and Valentine であった。Raup and Valentine は、 ある系統の生命システムが絶滅する確率(地球で 実際起きた系統群の絶滅確率を参考)を想定する ことによって、仮に地球に10系統の祖先生命シス テムが1回毎誕生したとしても、確率論的に単一 系統生命システムが選択・存続する可能性を示し た[28]。この研究は、地球に単系統生物のみが存在 するという事実が単一系統の生命システムの誕生 と存続による結果と限らないこと、つまり地球に 多様な生命システムが誕生していた可能性や LUCA に至る系統の生命システムが何度も繰り返 された可能性、を初めて具体的な定量的指標とと もに明示したという点で画期的であった。にもか かわらず、その後の OOL 研究において多系統・多 重的生命起源の可能性が議論されることはほとん どなかった(Fig. 4)。

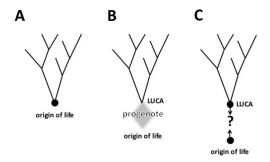
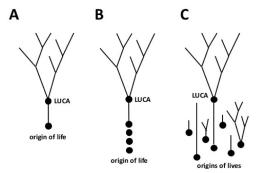


Figure 3. Schematic illustration of relationship of origin of life, progenote and last universal common ancestor. (A) Darwin's concept of origin of life [21]. (B) Woese's concept of origin of life and progenote [24]. (C) Modern consensus of origin of life and last universal common ancestor.



**Figure 4.** Schematic illustration of concepts of origination of earthly living forms. (A) Concept of single monophyletic origin of life. (B) Concept of multiple monophyletic origin of life. (C) Concept of multiple polyphyletic origins of lives.

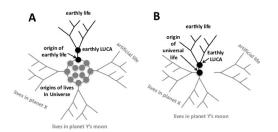
一方 1990 年代になると、米国航空宇宙局 (NASA)を中心に Viking 計画に続く火星生命探査 計画の機運が高まり、1996 年に火星由来の ALH 84001 隕石中に微小生命の活動の証拠が見つかっ たという報告[29]もあり、一気に「地球外生命の可 能性およびその科学的探査」に向けた universal biology=astrobiology という学術領域が一般化する ようになった。astrobiology の研究対象には、従来 の OOL 研究も内包されていたが、より宇宙での普 **遍的な現象としての「生命の誕生と存続」につい** ての概念やアプローチが求められるようになった。 例えば 1997 年に発表された「地球における OOL シナリオから考える火星での生命の誕生と存続の 可能性」について論じた論文においては、地球の OOL シナリオの中にある本質を抽出し、地球生命 以外の生命誕生シナリオや生命存在条件が議論さ れている[30]。つまり astrobiology においては「ど のように地球生物が誕生したのか」ではなく「ど のように生命は誕生し、存続しうるのか」が重要 であり、むしろ研究の大前提として多系統・多重 的生命起源の可能性を想定していた(Fig. 5)。

さらに 2000 年以降には、合成生物学(synthetic biology)という生物構成分子やサブシステムの交 換や再構成、新規分子やサブシステムの合成、を 用いて人工的生命システムの実験・モデル研究を 可能にする新しい研究領域が広がった。合成生物 学では、現存する地球生物の構成分子やサブシス テムの交換や非生物材料を用いた人工的生命サブ システムや人工的細胞の構築とその実験を通じて、 生命システムの相互作用や誕生や進化のプロセス やダイナミズムの理解を目指している[31]。この合 成生物学の隆盛の背景には、従来の OOL 研究の目 標であった「どのように地球生物が誕生したのか」 を明らかにすること以上に、実在する生命システ ムと現実に存在しうる生命システム、あるいは理 論的に存在可能な生命システム、の間にどのよう な原理的共通性や多様性が見られるのか?といっ たようなより普遍的かつ一般的な生命の本質に対 する理解欲求がある。

このような新しい学術領域の広がりの中でOOL研究は新しく捉え直されつつある。今後のOOL研究において、地球生命が多系統的起源あるいは単系統的起源なのかを含めて、地球生命の誕生が宇宙における共通物理・化学現象の結果として必然的に起きるものか、あるいは地球という特殊な環境条件のみが創り出した偶然に近いものなのか、を明らかにしてゆくことが重要な方向性となろう(Fig. 5)。

## 【4. 最初に誕生した生命は従属栄養か独立栄養か】

既に述べたように近代 OOL 研究は 1920 年代の Oparin[18]や Haldane[19]の「生命は有機物のスープから生まれた」という着想に始まる。地球起源有機物か宇宙起源有機物かはわからないが原始地球で供給された有機物が海洋もしくは水圏に蓄積・濃縮し、その有機物スープから原始的な細胞様小胞(coacervate)・代謝・遺伝子等が化学進化した結果、周りの有機物からエネルギーや栄養を得るこ



**Figure 5.** Schematic illustration of concepts of universal origination of living forms in the astrobiological context. (A) Concept of different and flexible origins of lives specific to various mother bodies in our universe and in the artificial worlds. (B) Concept of almost identical and decisive origin of life in our universe including the earth.

とで存続可能な原始生命が誕生した、とするシナ リオであり、この仮説の拡大最新版はBada らによ ってまとめられている[32,33]。生命の誕生に必要 な有機物(building block)は、誕生以前にすべて場に 準備されており、かつ生まれたのがその有機物を エネルギー・栄養源として利用して増殖・存続す る従属栄養生命であった、という点が重要な概念 であり、それゆえ従属栄養 OOL 説と呼ばれる。 Garrison ら[6]および Miller[7]の先駆的化学進化実 験以降の化学進化研究の多くは、「有機物のスープ」 の存在を想定するかどうかは別として、基本的に はこの従属栄養 OOL 説を実証しようとする文脈 に基づいたアプローチであった。 そしてその化学 進化研究の到達点は、都合の良い様々な環境や条 件を単純につなぎ合わせただけとはいえ、40億年 前の地球において実際に起こりうる非生物学的な 化学反応のネットワークとして生命の誕生に必要 な building block やサブシステムの再構成を可能に するに至った[see a review 17]。つまり、化学進化 から生命を作り得る全行程の一つを初めて見いだ したと言える。

「有機物のスープ」説に代表される従属栄養 OOL 説は、building block を濃縮した局所的な場に おける、サブシステム(代謝・複製・翻訳・区切り 等)の成立から生命の誕生に至る漸進的ダーウィ ン型化学進化(progressive Darwinian chemical evolution)を前提としている(Fig. 6)。その漸進的ダ ーウィン型化学進化の結果として必然的に単一系 統的な生命およびLUCA を生み出した可能性を否 定することはできないが、むしろサブシステム間 多重相互作用と自然選択という漸進的ダーウィン 型化学進化によって多系統的生命の誕生とその後 のダーウィン型進化による LUCA の選択を導いた と考える方が遙かに整合的である(Fig. 6)。 言い換 えれば、従属栄養 OOL 説では、必要十分な building block を集積する適切なプロセスと場という点に おいても、その後の生命の誕生と存続においても、 さらにはLUCA の誕生と伝播・適応・進化という 点においても、あらゆる点において偶然・偶発を 想定している。

それに対して Wächtershäuser は、生命は building block がすべて揃っていた状態から誕生したのではなく、必要な有機物や building block さらにはサ

ブシステム、が一連の生命誕生プロセスの中で feedstock(特に無機炭素)から非酵素的原始代謝に よって定向的に合成されていったとする独立栄養 OOL 説を主張した(Fig. 6)[34]。 その着想の基にな ったのは、深海熱水活動域に普遍的に見られる金 属硫化鉱物沈殿物(特に硫化鉄)の表面触媒能であ り、理論的・実験的アプローチによって硫化鉄と 硫化水素と二酸化炭素から簡単な有機物が非生物 学的に生成されることを示した[35]。この金属硫化 鉱物の触媒能による定向的な原始エネルギー獲 得・炭素固定代謝が起きることによって生命の誕 生に至るプロセスが始まった、とするシナリオは 「パイライト表面代謝」説と呼ばれた[36]。「パイ ライト表面代謝」説は、生命誕生が原始的代謝の 成立に起因するという点において後述する「メタ ボリズム・ファースト」説であり、金属硫化鉱物 が豊富に存在する環境はほぼ深海熱水域に限られ るという点では後述の「生命誕生の場=深海熱水」 説に組み入れられる。しかし現在では、これらの シナリオはすべて不可分な相補関係にあり、深海 熱水活動域における多様な硫化金属鉱物が、定向 的かつ自己触媒的な様々な非酵素依存原始代謝、 それが自己組織化された非酵素依存原始代謝ネッ トワーク、さらにそれを雛形とした酵素依存原始 的代謝、を創り上げていったとする「深海熱水メ タボリズム・ファースト」シナリオとして統合さ れている[20,37-50]。 つまり独立栄養 OOL 説とは、 現在では統合「深海熱水メタボリズム・ファース ト」シナリオのことを指す。従属栄養 OOL 説と比 べた場合、この独立栄養 OOL 説では、必要な有機 物や building block さらにはサブシステムが定向的 かつ自己触媒的に生み出されること、逆に言えば 非酵素依存原始代謝によって創り出される有機物 や化学反応の種類や量論に依存した building block やサブシステムが必然的に成立すること、を想定 する。その結果として、生命の誕生自体が定向的 かつ必然的な現象と解釈でき、さらに単系統・多

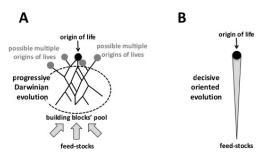


Figure 6. Schematic illustration of heterotrophic origins of lives theory and autotrophic origin of life theory. (A) Heterotrophic OOL theory substantially represents multiple polyphyletic origins of lives based on the progressive Darwinian evolution of informative and functional organic molecules from building blocks that would have been produced by chemical evolution. (B) Autotrophic OOL theory substantially represents identical monophyletic origin of life from feedstock materials through the decisively-oriented configuration of metabolism and compartmentalization at first and genetic system later.

重的起源としての生命の誕生とLUCAへの進化を 想定するものと言える。ただし、前述したように 原始地球における光化学や放電に比べ海底熱水活 動を模した実験が極めて困難であったこともあり、 いくつかの単純な有機物の合成やその代謝プロセスを除き、定向的かつ自己触媒的非酵素依存原始 代謝プロセスの実験的検証は、従属栄養 OOL 説の 化学進化プロセスに比べて圧倒的に少ないのが現状である。今後「深海熱水メタボリズム・ファースト」シナリオ全体の確率論的な「可能性の大き さ」(likelihood)を客観的に評価・比較するためには、 40億年前の冥王代地球の深海熱水環境条件における実験および数理モデルに基づいた多くの検証が必要となる。

## 【5. 生命誕生のセントラル・ドグマ】

生命誕生のセントラル・ドグマとは何かを考えることは、「生命の本質の定義」に基づいて生命の誕生・存続においてどのような機能がどのような順序・優先度(priority)で準備・成立する必要があったかを考えることに他ならない。これまでのOOL研究の歴史において、コンセンサスに辿り着かない多くの論争が現在まで続いてきたことの背景には、この生命誕生のセントラル・ドグマに対する捉え方の相違がある [51]。最も古くからある例として、生命の誕生とは遺伝の誕生(nucleocentric OOL and genetics first OOL)なのか代謝(および区切り)の誕生なのか(cytoplasmocentric OOL and metabolism first OOL)、という論争を挙げることができる[52]。

1924 年には Oparin[18]が、1929 年に Haldane[19] が「有機物のスープ」状の状態から生命は誕生し たという最初のアイデアをそれぞれ独立に提示し た。「有機物のスープ」仮説は嫌気発酵のような代 謝を行う細胞様区切りを有した生命の誕生を想定 しており、遺伝を司る本質がまだ未知だった時代 においては「細胞のような区切りを有した小胞が 誕生し、代謝によって維持・再生・持続すること」 が生命誕生のセントラル・ドグマであると考えら れた。一方 1929 年には、Muller は「遺伝子(=ウ イルス。当時はタンパク質と考えられていた)が最 初の生命である」という発表を行っている[53]。こ の OOL 研究の黎明から始まる「生命の本質や誕生 が遺伝と代謝のどちらに帰するのか」という歴史 的論争は、今なおその決着がついていないだけで なく、生命誕生におけるおそらくもっとも本質的 な空白領域、つまり地球生物の代謝と遺伝を結び つける機能がどのように成立したのかという未解 明問題、として残されたままである。

遺伝、あるいは自己(情報)複製(self replication)、を「生命の本質としての優先的機能」(privileged function)として捉え、その成立を生命誕生のセントラル・ドグマとする考え方として、「RNA ワールド」仮説(RNA world model)[54-58]や「クレイワールド」仮説(clay world model)[59,60]が提唱されている。【1. 生命の定義】の章で述べたように、生命の本質にダーウィン型進化能が絶対必要であると仮定するならば(現存する地球生物の本質であることは間違いない)、自己(情報)複製は生命の誕生

自己触媒 RNA(ribozyme)が自らの触媒作用で自身を複製するだけでなく、いくつかの基本的な代謝を触媒する機能も有していることが明らかとなった現代版「RNA ワールド」仮説では、定向的かつ自己触媒的な代謝能と複製機能を有した RNA によるダーウィン型進化能を備えたシステム=「RNA ワールド」、が生命誕生のボトルネック段階として存在していたと想定する(Fig. 7)。ただし最近では、「RNA ワールド」を RNA のみからなる相互作用と進化のステージとして考える原理主義的「RNA ワールド」仮説[54, 56, 57]よりむしろ、

以前に必ず成立すべき優先的機能と考えられる。

的「RNA ワールド」仮説[54, 56, 57]よりむしろ、他の building block(タンパク質や細胞様脂質膜小胞)と協調しながら、定向的かつ自己触媒的な自己(情報)複製とダーウィン型進化においてRNAが中心的な役割を果たしたと考える汎「RNA ワールド」仮説、あるいは「統合化学進化 OOL」説、の立場が主導になりつつある(Fig. 7)[61-67]。

一方「クレイワールド」仮説は、自己(情報)複製機能やダーウィン型進化が粘土鉱物の結晶成長における情報記録と剥離等による情報複製を原型(prototype)として誕生し、後にタンパク質や核酸に置き換わったとする着想である。現在では、RNAによるダーウィン型進化能を備えた自己(情報)複製システムの前段階プロセスの可能性の一つとし

て捉えられている[60]。ただしこれまでのところ、粘土鉱物の自己(情報)複製機能はほとんど実証されていない。さらに粘土鉱物が自己(情報)複製能を有すると仮定した場合に、それがどのように有機遺伝情報物質(RNA)の機能へと置き換わっていたのか、についても今後の研究による検証が必要である。

しかしながら著者は、Cairns-Smith の提示した有 機遺伝情報物質とその自己(情報)複製というサブ システムが他の生命機能のサブシステムに置き換 わる(上記で言えば RNA の自己(情報)複製システ ムが粘土鉱物の原型システムに置き換わる)とい う「遺伝的乗っ取り」(genetic takeover)という着想 [68]の本質は、生命誕生における代謝と遺伝を結び つける機能がどのように成立したのかという未解 明問題を解く大きな鍵となるのではないかと考え る。【はじめに】で紹介した著者の作業仮説にある 「時間を隔てて誕生した代謝特化生命と遺伝特化 生命は、その相互作用と融合の試行錯誤を繰り返 し、その成功が共通祖先の誕生を導いた」の部分 は、まさに Cairns-Smith の「遺伝的乗っ取り」の 概念に近い「遺伝特化生命による代謝特化生命の 遺伝的乗っ取り」を想定している(Fig. 7)。異なる 機能に特化した二つのシステムである生命の誕生を仮定・導入している点は著者の独創的な着想部

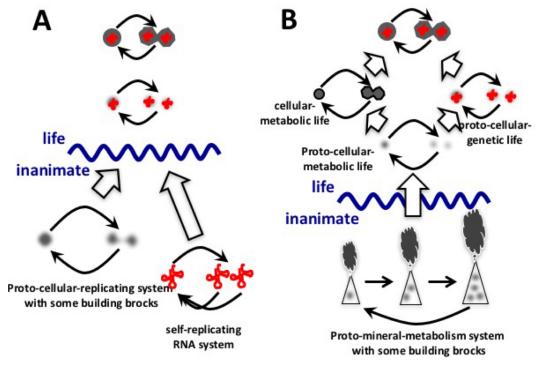


Figure 7. Schematic illustration of genetics-first OOL (heterotrophic OOL through integrated chemical evolution) theory and metabolism-first OOL (autotrophic origin of life in deep-sea hydrothermal systems) theory. (A) If the most privileged function is recognized to be a self-replication of information and entity (genetic system), self-replicating and metabolizing RNA system (RNA world) should have preceded any other subsystems and functions for life. Then, the complete integration of genetics, metabolism and compartmentalization is the origin of life. (B) If the most privileged function is recognized to be a free-energy-yielding metabolic entity (replicating metabolic protocell), metabolism and compartmentalization should have preceded any other subsystems and functions for life. The integration of the two functions can be recognized the origin of life. The complete integration of genetics, metabolism and compartmentalization occur considerably later than the generation of replicating metabolic protocell by potential genetic takeover.

分であるが、代謝と遺伝のサブシステムの成立と相互作用に大きな時間差(代謝が先に遺伝が後に成立し、その後相互作用を通じて融合)が生まれ、それが生命誕生における代謝と遺伝を結びつける機能の偶発的同時発生でなく、漸進的進化プロセスによる後天的獲得を導いたとする部分は、既にDysonによって相互触媒機能を有した有機物集合体の自己組織化プロセスの数理モデルの結果から提示されている[69]。しかしいずれの場合においても、現存する生物に存在する複製や翻訳のような機能がどのような代謝と遺伝のサブシステムの相互作用を通じて生み出されたかについて、その詳細なプロセスを実験および数理モデル検証を通じた今後の研究によって明らかにする必要があることは間違いない。

本来、自己(情報)複製を「生命の本質としての優 先的機能」として捉える立場に正対するのは、代 謝を「生命の本質としての優先的機能」と捉える ことである。しかし、「RNA ワールド」仮説を含 めた化学進化の研究者の間では、時にそれは「タ ンパク質が先か核酸(RNA)が先か」という非生物 学的 building block 生成の優先順位を扱う問題とし てやや矮小化されてきた経緯がある[70]。しかし現 在では、この「タンパク質が先か RNA が先か」 という問題はほとんど論点として意味をなさない。 アミノ酸とリボヌクレオチドの非生物学的生成は アミノ酸の方がはるかに単純かつ簡単なプロセス であり、重合反応もアミノ酸重合の方が圧倒的に 起こりやすい。つまり機能性を問わない限りタン パク質(ポリペプチド)の方が生成されやすいこと は明白である。また前述したように、相互触媒機 能を有した有機物集合体の自己組織化プロセスの 数理モデルの結果からも、核酸よりはタンパク質 の方が多様化・相互作用しやすく、核酸を媒体と した遺伝よりはタンパク質(酵素)を触媒とした代 謝の方がより先に組織化(つまりシステムとして 成立)することが示されている[69]。一方、そのタ ンパク質が存在しない条件下においても、すでに 硫化鉱物の表面触媒能によって feedstock 物質から 非酵素的原始代謝が誕生していたことを提示した のは前述の Wächtershäuser[34-36] である。 Oparin[18]と Haldane[19]の着想した「有機物のスー プ」仮説は、既に「生命の誕生に先んじて代謝が 先に成立していた」という概念を内包していた点 で「メタボリズム・ファースト」説として捉える こともできるが、この Dyson と Wächtershäuser の 概念によって初めて「メタボリズム・ファースト」 説が理論化されたと言えるだろう。【4. 最初に誕 生した生命は従属栄養が独立栄養が】の章におい て説明したように、この「メタボリズム・ファー スト」説はその後、深海熱水活動域における多様 な硫化金属鉱物による定向的かつ自己触媒的な 様々な非酵素依存原始代謝、それが自己組織化さ れた原始代謝ネットワーク、さらにそれを雛形と した酵素依存原始的代謝、というプロセスを経て 生命の誕生に結びついたとする「深海熱水メタボ リズム・ファースト」シナリオとして統合されて いった(Fig. 7) [20, 37-50]。

その定向的・自己触媒的原始代謝プロセスの実

験的検証が乏しいことについては既に述べた通り である。しかし近年、深海熱水環境において熱水 と海水間に生じる酸化還元電位や温度差に起因す る熱水鉱物沈殿物を介在した自然発電現象が発見 され[71-74]、この深海熱水環境における地球電気 (Geoelectricity)が、「深海熱水メタボリズム・ファ ースト」シナリオにおける定向的・自己触媒的原 始代謝の成立に極めて重要な役割を果たした可能 性が指摘されている[71,74,75]。さらに、熱水鉱物 沈殿物における表面触媒能では困難であった二酸 化炭素から一酸化炭素への還元反応[76]や無機窒 素酸化還元循環代謝[77]が熱水鉱物沈殿物の電気 化学反応によって触媒されることが実験的に示さ れたことによって、約40億年前の冥王代深海熱水 環境において地球電気と feedstock 物質を利用した 定向的・自己触媒的電気化学原始代謝が生命誕生 の出発点となったとする「深海熱水電気化学メタ ボリズム・ファースト」シナリオが提唱されるに 至った[17]。このシナリオのアドバンテージとして、 鉱物触媒と電位の組み合わせによる多種多様な反 応が可能であること、原始代謝の特徴ともいえる 連鎖的化学反応を触媒し得ること、化学触媒反応 に比べ電気化学反応が可能な時空間的広がりが圧 倒的大きいこと、および反応条件を制御しやすい 電気化学的実験に基づいた検証が容易であること、 が挙げられる。今後、この最新シナリオの検証を 通じた新しい OOL 研究の進展やより確率論的に 「可能性が大きい」シナリオの創出が期待できる。

代謝と並んで、あるいはそれ以上に細胞様区切 り(compartmentalization)を「生命の本質としての優 先的機能」として捉える OOL 概念として「原始細 胞」説(protocell model)あるいは「リピッドワール ド」仮説(lipid world model)がある。Oparin[78]の考 えた coacervate や Fox[79]が見いだした protenoid microsphere、さらには Yanagawa ら[80]が示した marigranule といった細胞様小胞は脂質膜に囲まれ た構造ではなかったが、化学進化における区切り による原始細胞様構造の形成を「生命の本質とし ての優先的機能」として捉える立場を支持する現 象であり、これまでのほとんどすべてのOOLシナ リオにおいて原始細胞様構造の形成は生命の誕生 に至る初期段階において必要な事象であったと考 えられている(Fig. 7)。特にリン脂質二重膜による 小胞形成が原始的代謝システムの進化、さらには 原始的な遺伝システムのダーウィン型進化、を促 進し、生命の誕生を導いたという概念は[81]、「原 始細胞」仮説[61]あるいは「リピッドワールド」仮 説[82]と呼ばれる化学進化 OOL モデルの提唱に結 びついた(Fig. 7)。その後、人工的に構成された細 胞様膜小胞が膜を介した物質移動や融合・分裂を 通じた従属栄養増殖的振る舞いだけでなく[83,84]、 競争やダーウィン型進化的挙動を示すこと[65]、お よび細胞様小胞の分裂に伴う RNA や DNA の触媒 的情報複製を可能にし[63,85]、遺伝的形質におけ るダーウィン型進化を導くこと[86]、などの細胞様 膜小胞によって支配される生命の本質的な諸現象 の成立プロセスが合成生物学的アプローチによっ て実証された。これらの実験的研究は、基本的に は生命誕生以前に豊富な有機物(特に building

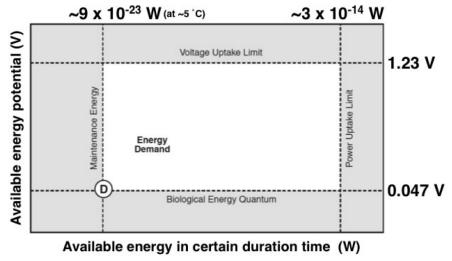
block)が化学進化によって準備されていたと仮定する「従属栄養 OOL 説」あるいは「統合化学進化 OOL」説の立場に基づくものであったが、いかなる生命の誕生のシナリオにおいても「原始細胞」のような膜小胞の成立が必要不可欠であったこと、さらにそれ以前の初期段階からなんらかの細胞様区切り構造が必要であったことを結論づける画期的な成果と言える。さらに立場を異にする「独立栄養 OOL」説においても細胞様区切り構造の重要性は共有されており、「深海熱水メタボリズム・ファースト」シナリオでは、定向的・自己触媒的原始代謝によって脂質膜小胞が生み出される以前から、熱水鉱物沈殿物の中に形成される小孔が「原始細胞」の役割を果たしていたとする概念が提示されている(Fig. 7) [40, 87]。

ここまでは生命の物質的実体を支えるサブシス テムを「生命の本質としての優先的機能」として 捉える立場を紹介してきた。しかし【1. 生命の定 義』の章で紹介した「生命の本質の定義」の歴史 において、Schrödinger[88]、Prigogine[89]、Bernal[90] あるいは de Duve[5]が「生命の本質の定義」を「エ ネルギー的非平衡状態の持続するシステム」であ ると言及したように、「生命の本質としての最優先 的機能」が「エネルギー的非平衡状態からの自由 エネルギーの持続的獲得」であることは間違いな い。代謝、遺伝および区切りというサブシステム はすべてこの本質を達成するべき手段としての機 能ともいえる。また生命と生命を取り巻く環境の 関係性は不可分で連続的である。つまり、生命の 誕生には絶え間ないエネルギー供給源とエネルギ 一非平衡状態を持続させる場が適切に準備される ことが絶対条件となる。

では、ある環境から生命が誕生するには、どの程度のエネルギー勾配やエネルギー総量、あるい

は時間エネルギー量が必要となるのだろうか?現時点では生命誕生という現象のプロセスがわかっていないので、例え推測であってもこの問いに答えを出すことは難しい。しかし、現存する生物を例に挙げるまでもなく、我々が現実的に認知可能な生命の誕界を超えるという単為的な事象のことではなく、かならず非生命と生命の境界を超える「誕生」とその状態を一定時間持続し続ける「存続」という二つの事象の連続である。この観点から上記の問いを見直すと、生命の誕生に必要なエネルギー量論を考えることは困難だとしても、生命の存続に必要なエネルギー論的制約条件を与えることは可能である。

生命の存続に必要なエネルギー量論については、 アストロバイオロジー的な文脈から、現存する地 球の生物や生態系の増殖・生存・生理の理論・実 験・観察に基づく定量的考察がある[91,92]。 Hoehler は、生命が利用可能なエネルギー勾配(電 圧)と時間当たりのエネルギー量(電力)によって規 定される一定のエネルギー収支状態を宇宙におけ る共通の生命存在条件とする概念を提示した(Fig. 8)。著者はこの Hoehler の概念に対して、現存する 地球の生物や生態系の増殖・生存・生理のモデル 検証や実験・観察に基づいた、生命の存在するた めの最小エネルギー勾配(biological energy quantum)や最小エネルギー量(maintenance energy)、 あるいはその供給持続時間の見積もりを示してき た[92]。さらに言えば、生命の存在を許容し得る最 大エネルギー勾配(voltage uptake limit)を水の電気 分解を引き起こす理論的電位差 1.23V、および生 命の存在を許容し得る最大エネルギー量(power uptake limit)をこれまでに測定された細胞内に蓄積



**Figure 8.** Energy balance concept of habitability in the astrobiological context. The concept is originally proposed by Hoehler in 2007 [91]. Habitability occurs when the potential for transduction of environmental energy into biological process outweighs the biological demand for energy, and the biological demand for energy (D) is a 2-dimensional (power and voltage) function that encompasses biochemical specifics, physical and chemical conditions, and material or solvent limitations. The biological energy quantum, the maintenance energy and the voltage and power uptake limits are calculated by Takai in 2010 [92] and this article.

された ATP 最高濃度の値[93]や細胞内有機物量、から概算的に推定することも可能である(Fig. 8)。この生命存在エネルギー条件の概算(Fig. 8)が示唆することは、「生命の誕生と存続には、生命が利用可能なエネルギー源として上記の条件を満たし得る一定濃度の有機物または還元無機物質あるいは一定エネルギー量の電気または光が、少なくとも10-100年オーダーの時間スケールで安定して供給される状態や場が必須」ということである。

約 40 億年前の原始地球が現在とは比べものに ならないほど動的環境であったとしても、このか なり繊細なエネルギー状態を満たす局所的あるい は微視的な場を想定することは困難ではない。し かし、生命の誕生と存続に適した局所的ニッチの 長期的持続を保証するためには、それを内包する 大局的環境における普遍性(可塑性)と頑健性が必 要であり、それを原始地球に見出すことは容易で はない。いずれにせよ「生命の本質としての最優 先的機能」としてエネルギー的非平衡状態からの 自由エネルギーの持続的獲得を考える場合、生命 の誕生と存続に適したエネルギー状態を持続させ る場や環境を想定し、その場や環境におけるエネ ルギー量論やエネルギー状態を理解することが最 優先事項になる。それについては次章【6. 生命誕 生の場】で概説する。

### 【6. 生命誕生の場】

原始地球環境についての具体的なイメージが 徐々に明らかになる以前から、Darwin の「陸上の 暖かい水たまり」(warm little pond)および Oparin や Haldane の「原始海洋=有機物のスープ」(primordial soup)という例に見られるように、地球における生 命誕生の場を想定する試みが行われてきた。しか し既に述べたように、その背景にあるのは生命の 材料となる有機物が蓄積・濃縮する場という捉え 方であった。生命の誕生と存続における「エネル ギー的非平衡状態からの自由エネルギーの持続的 獲得」の重要性に基づいて生命誕生の場やプロセ スについて考察は、1985年の「生命誕生の場=深 海熱水」説の提唱に端を発する [94]。深海熱水域 では、物理・化学条件の異なる噴出熱水と海水の 拡散・混合によってエネルギー的非平衡状態が維 持され、様々な酸化還元対(redox couples)と酸化還 元反応が生み出す自由エネルギーが持続的な生命 活動を支え得る。何よりも、それに支えられた豊 かな化学合成生態系がかならず存在するという実 例と、地球の歴史を通じてほぼ変わりなく普遍的 かつ安定的に存在してきた現象および環境である という観測事実、が「生命誕生の場=深海熱水」 説の最大の根拠となる。

その後「生命誕生の場=深海熱水」説は、Wächtershäuser の原始代謝の成立を起因とする独立栄養 OOL 説[34-36]と結びつくことによって、有力な地球生命の誕生シナリオとして受け入れられるようになった。しかし初期の「生命誕生の場=深海熱水」説は、当時の深海熱水活動の地質学的背景や物理・化学環境に対する知見が乏しかったこともあり、どのような深海熱水環境においていかなるプロセスで生命が誕生したかについての具

体的な考察が欠けていたことも事実である。原始 深海熱水の地質学的背景や物理・化学環境の特徴、 およびそれと密接に関連した原始代謝や原始細胞 様構造の成立を起因とする具体的な深海熱水での 生命誕生モデルが構築されたのは、Russell の一連 の研究によるところが大きい[37-42]。さらに「生 命誕生の場=深海熱水」説に、蛇紋岩化反応 (serpentinization) B 水 素 (hydrogenogenesis)[43-46]、メタン・酢酸生成原始 代謝 (proto-metabolism of methanogenesis and acetogenesis)や原始プロトン勾配エネルギー代謝 (early chemiosmotic energy metabolism)[47-49]、アル カリ性熱水(alkaline hydrothermal fluid)や地球電気 (geoelectricity)[50,71-74]、といった様々な生命誕生 を導く具体的な地質-化学-生命相互作用プロセス が加味され、「生命誕生の場=深海熱水」説の最新 版といえる「深海熱水電気化学メタボリズム・フ ァースト」シナリオ[17]が提唱されるに至っている。

熱水活動(酸化還元ポテンシャルおよび熱電効 果)以外に、約40億年の地球環境において、前章 で説明した 10-100 年オーダーの時間スケールで 安定的に生命存在条件を満たす自由エネルギーの 供給源として考えられるのは、ほぼ太陽光(光化学 ポテンシャルおよび光電効果)のみである。当時の 太陽光の光度は現在に比べると70%程度であった [95,96]のに対して、紫外線光度は現在よりも大き かったと考えられている[9,97,98]。さらに原始大 気中にはオゾンのような強力な紫外線吸収物質は なかったため、現在の地球表層環境とは比べられ ない程の紫外線照射の影響を受けていた[98]。その ため生命存在条件を満たしうる自由エネルギーを 太陽光から得るため(あるいは生命存在条件を逸 脱しないエネルギー状態を維持するため)には液 体の水による紫外線吸収(例えば数十 m の水深)が 必要であったと考えられている[98]。

また、生命は誕生した後速やかに光合成のよう な太陽光から自由エネルギーを得るエネルギー代 謝を獲得したのではないかと Oparin は想定した [78]。しかし現時点の地球史や進化生化学の研究成 果に基づいた場合、光合成によるエネルギー代謝 が誕生するのは生命の誕生から早くても数億年後 のことであり、生命の誕生と初期進化段階に太陽 光から直接的に自由エネルギーを得るエネルギー 代謝が成立していたとは考えられない。最新の LUCA の仮想ゲノムや遺伝子リストの復元研究 [27,99]においても光合成に関する遺伝子やその機 能の存在は全く認められていない。つまり約40億 年の地球環境において、太陽光を直接のエネルギー源とする生命活動および太陽光が届く環境での 生命の誕生と存続、を想定することは困難である。 また光電効果を有する可能性のある硫化金属鉱物 沈殿が表層環境に大規模かつ普遍的に存在してい たと考えることも難しいため、光エネルギーから 生み出された電気をエネルギー源とする生命活動 の場もほとんど存在しなかったであろう。唯一考 えられるのは、太陽光(特に紫外線)の光化学反応に よって原始大気中で作られた有機物(単純な有機 酸等)が、降雨などによって陸上にもたらされ、天 水循環を通じて安定的に存在した「水たまり」に

継続的に流入・流出することで、間接的に太陽光が生命の誕生と存続に必要な自由エネルギーを供給するというケースである。Darwinの考えたwarm little pond[21]に近い「有機物の流水プール」のような環境であれば、太陽光エネルギーによって支えられた生命の誕生と存続の場を想定することはできる

しかし約40億年の原始地球において陸地がど れほど存在したかという問題は今なお論争が続い ている。カナダのケベック州で見つかった岩石の ジルコン鉱物の地球化学的分析から約 42 億年の 地球に大陸地殼(continental crust)を構成する岩石が 形成されていたことが明らかになり[100]、約40 億年の原始地球においてマイクロプレートの沈み 込みに伴うフェルシック岩(felsic rock)を伴う火成 活動による火山弧(volcanic arc)の形成が起きてい たことは間違いと考えられている。最近の研究で は、現在の地球における大陸地殻に対して最大 10%程度の大陸地殼が形成されていた可能性も指 摘されている[101]。 当時の地球では、火山弧にお けるマグマ活動、あるいはマントルプルーム(hot plume)の上昇に伴うマグマ活動、による火山形成 や地殻の高まりが海面上に露出することによって 陸地が形成されていたと考えられるが、その露出 面積を見積もることは極めて難しい。大陸地殼量 の比に対応した見積もりとして、現在の地球の陸 地面積の10%程度の陸地が存在していたと仮定し たとしても、冥王代地球の陸地が圧倒的に少ない ことは自明である。さらに、当時の陸地のほとん どは火山であり、安定した大陸地塊(craton)はほと んど存在しなかった。このような限られた火山性 の不安定な陸環境における「有機物の流水プール」 という場の普遍性と頑健性には未だ大きな問題が 残る。

さらに「有機物の流水プール」の自由エネルギ 一源である有機物の供給量の安定性も長い時間ス ケールでは問題となるかもしれない。「有機物の流 水プール」で誕生した従属栄養生命は有機物の供 給が閾値を下回ると生命活動に必要なエネルギー を獲得できず死に絶えてしまう(Fig. 8)。そのリス クを減らすためには、自由エネルギー源として大 気中の光化学反応からもたらされる有機物だけで なく、陸上の熱水活動からもたらされる酸化還元 ポテンシャル(酸化還元対)にも対応する代謝を誕 生と同時もしくは極めて早い段階で獲得する必要 があったかもしれない。エネルギー源として光工 ネルギーによる有機物と熱水活動による酸化還元 対という二つの供給を想定することは、当時の陸 地がほぼ火山活動によって形成されていたとする 地質学的推測と極めて整合的であり、「有機物の流 水プール」に比べ「陸上地熱地帯における有機物 の流水プール」の方が、より可能性の大きい生命 誕生の場として有望である。 つまり約40億年前の 地球における「陸上地熱地帯における有機物の流 水プール」で従属栄養生命が誕生し、その後速や かに従属栄養代謝に加えて化学合成独立栄養代謝 を獲得することで、「エネルギー的非平衡状態から の自由エネルギーの持続的獲得」という課題を克 服した可能性がある。

「陸上地熱地帯における有機物の流水プール」 という場の普遍性と頑健性には依然大きな問題が 残るものの、「生命誕生の場=陸上温泉」説 [67, 102-105]は「エネルギー的非平衡状態からの自由エ ネルギーの持続的獲得」の観点から「生命誕生の 場=深海熱水」説に対抗しうる唯一のシナリオと 考えられた。むしろ「従属栄養 OOL 説」 あるいは 「統合化学進化 OOL」説の立場から見た場合、「生 命誕生の場=深海熱水」説よりも生命の材料とな る building brock 生成にとって都合の良い様々な化 学進化条件や環境を内包しうる「生命誕生の場= 陸上温泉」説の方が有望であると考える研究者も 多い[103]。特に、両親媒性化合物(膜脂質の構成物 質)の自己組織化[106]や building brock の濃縮と高 分子化[107-109]という「原始細胞」のような膜小 胞の成立やタンパク質や RNA の高分子化におい て極めて重要な要素となる「水溶液中の低いカチ オン濃度」や「乾燥による脱水縮合」という化学 進化プロセスや環境条件は、天水および陸環境に おいてのみ実現可能な条件であると主張する。さ らに RNA の高分子化に必須となる活性化リボヌ クレオチドの唯一の実験室内合成プロセスには紫 外線照射と乾燥が必要となり[64]、その feedstock であるシアン化水素の生成や濃縮や building brock の集積といった点においても「陸上地熱地帯にお ける有機物の流水プール」という場が極めて整合 的であると考えられている[67,105]。

ただし、約40億年前の地球における陸上温泉が 「エネルギー的非平衡状態からの自由エネルギー の持続的獲得」、特に従属栄養代謝に続く化学合成 独立栄養代謝の成立、に適していたかどうかにつ いては新たな疑問が提示されている。約40億年前 の地球環境において生命活動を支え得る自由エネ ルギーを生み出す酸化還元対として、高濃度の水 素あるいは一酸化炭素の存在は必ず必要であると 考えられている。高濃度の水素あるいは一酸化炭 素を熱水環境にもたらす原動力として、蛇紋岩化 反応(serpentinization)、岩石破壊等の物理化学反応 (mechanochemical reaction)あるいは放射線水分解 (water radiolysis)が候補となるが、おそらく最も普 遍的な原動力はコマチアイト(komatiite)と熱水に よる蛇紋岩化反応であったと考えられる。しかし ながら最近、理論および実験に基づいた考察から、 当時の地球大気の二酸化炭素濃度(5-10 気圧)条件 下において、陸上温泉の地下で起きるような比較 的低温(250℃ 以下)の蛇紋岩熱水反応では十分な 水素を供給できないことが示された[110]。高濃度 の水素が供給されない熱水活動では高濃度の一酸 化炭素も供給できないため、約40億年前のほとん どの陸上温泉では化学合成独立栄養代謝も支える ことが困難であったに違いない。そのため通常の マグマ活動ではなく、放射性壊変熱エネルギーを 熱源とする陸域地熱活動(この場合高濃度水素は 放射線水分解で供給され得る)を生命の誕生の場 と想定するモデルも提案されている[104]。 さらに 最新のLUCAの仮想ゲノムや遺伝子リストの復元 研究[27,99]の成果から、LUCAの誕生や存続を支 えていたエネルギー代謝は水素と二酸化炭素を酸 化還元対とするメタン生成や酢酸生成代謝であり、 またその生息場は高濃度水素を含むアルカリ性熱水を噴出する深海熱水環境であったことが示唆されている。これらの最新の研究成果に基づいた場合、「陸上地熱地帯における有機物の流水プール」で誕生した従属栄養生命は有機物の枯渇という事態に対して化学合成独立栄養代謝で対処できなかった可能性が大きい。むしろ誕生と同時に速やかにその場を離れて水素に依存した化学合成独立栄養代謝が可能な深海熱水環境に移動・分散し、その環境での適応を通じてLUCAを誕生させる必要があったかもしれない。

#### 【7. 生命存続の可能性】

これまで概説してきた内容を整理すると、1920 年代のOparinやHaldaneの着想に始まる約90年の OOL 研究の到達点として、「約40億年前の地球の どこでどのように生命が誕生したか」という問い に対して現在では捉え方が大きく異なる2つのシ ナリオに集約されるに至ったと言える。一つは、 約40億年前の地球の深海熱水環境において「深海 熱水電気化学メタボリズム・ファースト」説を通 じた定向的・必然的な現象として独立栄養的生命 が誕生したとするシナリオ、もう一つは、約40億 年前の地球の大気および陸環境において「統合化 学進化」説を通じて生成された様々なエネルギー 源や building block が最終目的地である陸上温泉流 水プールに集積し、そこでの相互作用・ダーウィ ン型進化を通じて選択された従属栄養的生命が誕 生したとするシナリオ、である。当然この2つの シナリオ以外にも、大なり小なり異なる生命誕生 プロセスや場についての説が既に提示されており、 さらに今後新たなシナリオが示される可能性も大 いにある。しかし、いずれのアイデアにおいても、 ここまで述べてきた 6 つの事象や論点から長い時 間をかけて徹底的に考証・実証される必要がある。 本稿では、未だ問題点はいくつも残されてはいる ものの、その厳しい考証・実証を耐えてきた2つ のシナリオが今我々の前に存在していることを述 べてきた。

【はじめに】の章で述べたように、この 2 つの シナリオについて今後さらに、構成するプロセス それぞれの確率論的な「起こりやすさ」や「安定 性」、「結びつきやすさ」、さらにはシナリオ全体の 確率論的な「可能性の大きさ」を客観的に評価・ 比較する試みが必要となる。本稿の最後に著者は、 シナリオの確率論的な「可能性の大きさ」を考え る上で極めて重要であるにもかかわらず、これま での OOL 研究において見過ごされてきた事象を 指摘しておきたい。それは生命が誕生した後 LUCA の誕生に至るまでの初期進化過程における 生命の存続に関するリスクの定量化である。既に 述べたようにこれまでの OOL 研究のほとんどが、 生命が誕生するまでのプロセスや場についての考 察に終始してきた。おそらく誕生した生命が死に 絶えることも考慮した OOL シナリオを想定した のは Raup and Valentine の研究[28]のみであろう。 生命の存続に必要なエネルギー量論についてはす でに述べたが、現在の地球の生物においても、環 境変動に伴う生息場のエネルギー状態の悪化とい

う大きなリスクに際して、代謝や死滅を遅らせる とによって生存に適したエネルギー状態の回復 を待つ時間的リスク回避やバイオマスや生息場の 拡大することによって生存確率を増大させる数 的・空間的リスク回避が種の存続にとって極めて 重要な戦略となる。約40億年前の地球に誕生した 原始生命システムにとって、そのダイナミックに 変動する地球環境はエネルギー状態の悪化による 死滅リスクが極めて大きい厳しい環境であったに 違いない。原始生命システムがそのリスクを低減 させる方法として、何度でもやり直し(誕生するこ と)ができること、できるだけ環境変動の影響を受 けにくい安定した場に生息すること、できるだけ 生息場および分散空間が広がること、できるだけ 自身の複製(バイオマス)が増えること、といった 様々な要素・要因が考えられる。しかし、おそら く当時の地球と原始生命システムの関係性におい ては、それらのリスク回避は生命の内因的な要素 よりも遙かに環境要因に依るところが大きかった であろう。そのような誕生した原始的生命システ ムが存続する可能性の大きさ(SL)は、次のような 式で表せる。

(生命存続可能性 SL) = {(生命誕生確率 BP) x (生命誕生頻度 BX)} / (生命死滅可能性 DL)

この式における生命が誕生する確率(BP)は、生命誕生の一連のプロセスが明らかになり、その各プロセスの「起こりやすさ」や「安定性」、「結びつきやすさ」が定量的に評価される必要があるので現時点では不明である。しかし、生命が誕生する頻度(BX)や生命が死滅する可能性の大きさ(DL)については、例えば深海熱水環境での生命誕生からLUCAに至るプロセスと陸上温泉プールでの生命誕生からLUCAに至るプロセスの間での相対的な比較はある程度可能であろう。

生命が誕生する頻度(BX)は、約40億年の地球 において生命誕生に適した場がどのぐらい安定的 に存在していたかという場の空間的頻度と時間的 安定性の2項目で近似できるかもしれない。現在 の地球における深海熱水域と陸上地熱域の数の定 量化やその比較は難しいが、海嶺や島弧・背弧や ホットスポットが海と陸の区別なく存在すると想 定すれば、単純に海と陸の表面積比(7:3)を考慮し て陸上地熱域の頻度は深海熱水域に比べて 0.43 と なる。前述したように約40億年の地球における陸 面積は最大でも現在の陸面積の 10%程度なので、 当時の陸上地熱域の頻度は深海熱水域に比べて  $0.43 \times 0.1 = 0.04$  程度と想定できる。ここで、生命存続のエネルギー量論から導かれる「生命が利用 可能な一定エネルギーが、少なくとも 10-100 年オ ーダーの時間スケールで安定して供給される状態 や場が必須」という時間的要素も考慮する。つま り陸上地熱域のフィールド全体や「有機物の流水 プール」といった場の時空間安定性と深海熱水域 のフィールド全体や「チムニーやマウンドのよう な金属硫化物鉱物構造」といった場の時空間安定 性を考えてみると、熱水循環における水(天水と海 水の供給)の供給量を比べても明らかであるよう に陸上地熱域の方が不安定であることが容易に想 像できる。ここではその時空間安定性を海水と天 水の存在量の違い(97.5:2.5)から深海熱水域の方が40倍程度大きいと単純に仮定する。この仮定値を陸上地熱域と深海熱水域の相対頻度に反映させると、陸上地熱域の空間的頻度と時間的安定性は深海熱水域に比べて0.04 x 40<sup>-1</sup> = 10<sup>-3</sup>程度であり、つまり約40億年前の陸上地熱域で生命が誕生する頻度(BX)は深海熱水域の10<sup>-3</sup>程度となる。

方誕生した生命が死滅する可能性(DL)も、約 40 億年の地球において生命存続に適した場(深海 熱水域と陸上地熱域)がどのぐらい安定的に存在 していたかという場の空間的頻度と時間的安定性 の2項目がまず起点となる。陸上地熱域の空間的 頻度は深海熱水域に比べて 0.04 程度であり、さら に前述の陸上地熱域と深海熱水域の時間的安定性 を考慮すると、深海熱水域は陸上地熱域に比べて 10<sup>3</sup> 倍の空間的・時間的広がりを有した生命存続の 場であると仮定できる。逆にいえば、陸上地熱域 は生命存続を脅かすような局所的なイベントや環 境変化(範囲の限られた生命存続の場を激変させ るようなイベントや環境変化)に対して深海熱水 域に対して 103 倍死滅しやすいリスクがあるとい うことにある。そのような局所的なイベントや環 境変化は陸上地熱域と深海熱水域のどちらにおい ても等しく起きるという仮定に基づいているが、 陸上地熱域や深海熱水域全体を破壊するような破 滅イベント(巨大隕石衝突)の影響は陸上地熱域と 深海熱水域において同じ頻度では起きなかったと 考えられている。特に生命が誕生したと考えられ る約40億年の地球は後期重爆撃期(約41億年前か ら約38億年前にかけて)と呼ばれる隕石の衝突が 増大した時代と重なっており[111]、陸地などの地 球表層環境に破滅的な影響を与える隕石衝突、海 洋の底までを干上がらせるような破滅的な隕石衝 突さらには全球表層環境をマグマオーシャン化す るような隕石衝突があった可能性が示されている。 この巨大隕石衝突による破滅イベントの影響の大 きさは隕石の質量に比例し、隕石の衝突頻度は隕 石の質量に反比例する。よって当時の地球表層に 存在する生命存続の場(陸上地熱域)と深海底に存 在する生命存続の場(深海熱水域)では破滅的イベ ントの影響を受けるリスクが異なり、隕石衝突の 頻度と生命絶滅リスクの定量化に基づいて生命誕 生の場と時を推定した研究報告もある[112]。この 隕石衝突頻度に基づいた生命絶滅リスクの定量化 では、地球表層環境(陸上地熱域)は深海底環境(深 海熱水域)に比べ 102倍死滅しやすいことが示され ている[112]。上記の局所的なイベントや環境変化 に対するリスクと破滅的イベントに対するリスク を考慮すると、陸上地熱域は生命存続を脅かすよ うなあらゆるリスクに対して深海熱水域に対して  $10^3 \times 10^2 = 10^5$  倍死滅しやすい可能性があると想定 できる。

以上の試算を纏めると、陸上地熱域で生命が誕生する確率(BP)を除いた生命存続可能性は、深海熱水域に比べて  $10^3/10^5 = 10^8$  という極めて小さい値になる。さらにこの値がおそらく極めて過大評価された予測に基づく結果であること、つまり陸上地熱域で生命が誕生する確率(BP)を除いた生命存続可能性はもっと小さい値になる可能性が大き

いこと、にも注意が必要である。しかしいずれに せよ、少なくとも陸上地熱域が深海熱水域と同じ くらい可能性のある生命誕生候補地であるために は、陸上地熱域で生命が誕生する確率(BP)、つま り陸上地熱域で生命が誕生する一連のプロセスが 進行する確率、が深海熱水域に比べ 108 倍以上大 きくなる必要があるということである。既に述べ たように最新の研究成果に基づいた場合、LUCA の生息場は深海熱水環境であったことが示唆され ている[27,99]。その説が正しいとすれば、陸上地 熱域で誕生した生命が LUCA に至る初期進化を成 立させるためには、塩濃度の低い「有機物の流水 プール」から移動し、強烈な紫外線照射を終始避 けながら、塩濃度や pH などの化学環境が大きく 異なる海水での長期生存を経て、水圧の変化に適 応した上で深海熱水域に辿り着く、という移動・ 分散・適応プロセスがさらに必要であり、その間 の生命存続可能性はさらに低くなることも十分に 考慮する必要がある。

### 【おわりに】

以上述べてきたように最終章では、生命が誕生するまでだけでなく生命が誕生した後の存続可能性を想定した、生命の誕生シナリオに対する確率論的な検証が重要となることを力説した。シナリオ全体の可能性の大きさに対する客観的な評価・比較を通じて、我々は、生命の誕生が必然的に起きるものか、あるいは特殊な条件によって決定づけられた偶然に近いものなのか、という本質を理解することできよう。本稿では、これまでのOOL研究を通じて提示された、あるいは見過ごされてきた、7つの本質的な事象・事項について簡潔に概説してきた。その体系的な理解がこれからの「宇宙における生命の誕生と存続」に関する研究の新しい出発点となることを期待する。

### 引用文献

- Moreira, D., López-García, P. Ten reasons to exclude viruses from the tree of life, Nature Rev. Microbiol. 7, 306-311 (2009)
- Scola, B. L., Audic, S., Robert, C., Jungang, L., Lamballerie, X. D., Drancourt, M., Birtles, R., Claverie, J.-M., and Raoult, D. A giant virus in amoebae, Science 299, 2033 (2003)
- Joyce, G. F. Foreward. In: Origins of Life: the Central Concepts (eds. Deamer, D. W. and Fleischaker, G. R.); pp. xi–xii, Jones & Bartlett, Boston, 1994
- Ruiz-Mirazo, K., Pereto, J., and Moreno, A. A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. Orig. Life Evol. Biosph. 34, 323–346 (2004).
- De Duve, C. Blueprint for a cell: the nature and origin of life, Carolina Biological Supply Co., 1991
- Garrison, W. M., Morrison, D. C., Hamilton J. G., Benson, A. A., and Calvin, M. Reduction of carbon dioxide in aqueous solutions by ionizing radiation, Science 114, 416-418 (1951)
- Miller, S. L. A production of amino acids under possible primitive earth conditions, Science 117, 528-529 (1953)
- Kasting, J. F., and Ackerman, T. P. Climatic consequences of very high carbon dioxide levels in the Earth's early atmosphere, Science 234, 1383-1386 (1986)
- Zahnle, K., Schaefer, L., and Fegley, B. Earth's earliest atmospheres, Cold spring harbor perspectives in biology 2, a004895 (2010)
- Kwok, S. Organic matter in space: from star dust to the Solar System, Astrophys. Space Sci. 319, 5-21 (2009)
- 11. Botta, O., and Bada, J. L. Extraterrestrial organic compounds in

- meteorites, Survey in Geophys. 23, 411-467 (2002)
- Anders, E. Pre-biotic organic matter from commets and asteroids, Nature 342, 255-257 (1989)
- Chyba, C. F., and Sagan, C. Endogenous production, exogenous delivery and impact-shock synthesis of organic molecules: An inventory for the origins of life, Nature 355, 125–132 (1992)
- Whittet, D. C.Is extraterrestrial organic matter relevant to the origin of life on Earth?, Orig. Life Evol. Biosph., 27, 249–62 (1997)
- Ehrenfreud, P., Irvine, W., Becker, L., Blank, J., Brucato, J. R., Colangeli, L., Derenne, S., Despois, D., Dutrey, A., Fraaije, H., Lazcano, A., Owen, T., Robert, F., and ISSI-team Astrophysical and astrochemical insights into the origin of life, Rep. Prog. Phys. 65, 1427-1487 (2002)
- Pasek, M., and Lauretta, D. Extraterrestrial fux of potentially prebiotic C, N, and P to the early Earth, Orig. Life Evol. Biosph 38, 5–21 (2008)
- Kitadai, N., Aono, M., and Ohno, Y. Origin of metabolism: A perspective, Chikyukagaku 50, 155-176 (2016)
- Oparin, A. I. Proikhozndenie Zhizni; Moscovsky Robotchii, Moscow. 1924
- Haldane, J. B. S. The orgin of life, The rationalist annu. 3, 3–10 (1929)
- Lane, N. The vital question: energy, evolution, and the origins of complex life; WW Norton & Company, London, 2015
- 21. Darwin, C. On the origin of species, 1859
- Woese, C. R., and Fox, G. E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 74, 5088-5090 (1977)
- Woese, C. R. Bacterial evolution, Microbiol. Rev. 51, 221-271 (1987)
- Woese, C. R., and Fox, G. E. The concept of cellular evolution, J. Mol. Evol. 10, 1-6 (1977)
- Delaye, L., Becerra, A., and Lazcano, A. The last common ancestor: What's in a name?, Orig. Life Evol. Biosph. 35, 537-554 (2005)
- Yamagishi, A., Kon, T., Takahashi, G., and Oshima, T. From the common ancestor of living organisms to protoeukaryotic cell. In: Thermophiles: The keys to molecular evolution and the origin of life?, (eds., Wiegel J, and Adams, M. W. W.); pp 287– 295, Taylor & Francis, London, 1998
- Weiss, M. C., Sousa, F. L., Mrnjavac, N., Neukirchen, S., Roettger, M., Nelson-Sathi, S., and Martin, W. F. The physiology and habitat of the last universal common ancestor, Nature Microbiol. 1, 16116 (2016)
- Raup, D. M., and Valentine, J. W. Multiple origins of life, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 80, 2981-2984 (1983)
- McKay, D. S., Gibson Jr., E. K., Thomas-Keprta, K. L., Vali, H., Romanek, C. S., Clemett, S. J., Chillier, X. D. F., Maechling, C. R., and Zare, R. N. Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in martian meteorite ALH84001, Science 273, 924-930 (1996)
- Mckay, C. P. The search for life on Mars, Orig. Life Evol. Biosph. 27, 1–3, 263–289 (1997)
- Blain, J. C., and Szostak, J. W. Progress toward synthetic cells, Annual Rev. Biochem. 83, 615-640 (2014)
- 32. Bada, J. L., and Lazcano, A. Some like it hot, but not the first biomolecules, Science 296, 1982-1983 (2002)
- 33. Bada, J. L. How life began on Earth: a status report, Earth Planet. Sci. Lett. 226, 1-15 (2004)
- 34. Wächtershäuser, G. Before enzymes and templates: theory of surface metabolism, Microbiol. Rev. 52, (1988): 452-484
- Wächtershäuser, G. Pyrite formation, the first energy source for life: a hypothesis, Syst. Appl. Microbiol. 10, 207-210 (1988)
- Wächtershäuser, G. Evolution of the first metabolic cycles, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87, 200-204 (1990)
- Russell, M. J., Hall, A. J., and Turner, D. In vitro growth of iron sulphide chimneys: possible culture chambers for origin of life experiments, Terra Nova, 1, 238-241 (1989)
- Russell, M. J., Daniel, R. M., Hall, A. J., and Sherringham, J. A. A hydrothermally precipitated catalytic iron sulphide membrane as a first step toward life, J. Mol. Evol. 39, 231–243 (1994)

- Macleod, G., McKeown, C., Hall, A. J., and Russell, M. J. Hydrothermal and oceanic pH conditions of possible relevance to the origin of life, Orig. Life Evol. Biosph. 24, 19-41 (1994)
- Russell, M. J., and Hall, A. J. The emergence of life from iron monosulphide bubbles at a submarine hydrothermal redox and pH front, J. Geol. Soc. 154, 377-402 (1997)
- Martin, W.,and Russell, M. J. On the origins of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes, and from prokaryotes to nucleated cells, Philos. Transact. Royal Soc. London B 358, 59-85 (2003)
- Russell, M. J. The importance of being alkaline, Science 302, 580-581 (2003)
- Kelley, D. S., Karson, J. A., Früh-Green, G. L., Yoerger, D. R., Shank, T. M., Butterfield, D. A., Hayes, J. M., Schrenk, M. O, Olson, E. J, Proskurowski, G., Jakuba, M., Bradley, A., Larson, B., Ludwig, K., Glickson, D., Buckman, K., Bradley, A. S., Brazelton, W. J., Roe, K., Elend, M. J, Delacour, A., Bernasconi, S. M., Lilley, M. D., Baross, J. A., Summons, R. E., and Sylva, S. P. A serpentinite-hosted ecosystem: the Lost City hydrothermal field, Science 307, 1428-1434 (2005)
- Takai, K., Nakamura, K., Suzuki, K., Inagaki F., Nealson, K. H., and Kumagai, H. Ultramafics-Hydrothermalism-Hydrogenesis-HyperSLiME (UltraH3) linkage: a key insight into early microbial ecosystem in the Archean deep-sea hydrothermal systems, Paleontol. Res 10, 269-282 (2006)
- Russell, M. J., Hall, A. J., and Martin, W. Serpentinization as a source of energy at the origin of life, Geobiology 8, 355-371 (2010)
- Sleep, N. H., Bird, D. K., and Pope, E. C. Serpentinite and the dawn of life. Philos. Transact. Royal Soc. London B 366, 2857-2869 (2011)
- Martin, W., and Russell, M. J. On the origin of biochemistry at an alkaline hydrothermal vent, Philos. Transact. Royal Soc. London B 362, 1887-1926 (2007)
- Lane, N., and Martin, W. F. The origin of membrane bioenergetics, Cell 151, 1406-1416 (2012)
- Sleep, N. H., Bird, D. K., and Pope, E. C. Serpentinite and the dawn of life. Philos. Transact. Royal Soc. London B 366, 2857-2869 (2011)
- Martin, W. F., Sousa, F. L., and Lane, N. Energy at life's origin, Science 344, 1092-1093 (2014)
- Lanier, K. A., and Williams, L. D. The origin of life: models and data, J. Mol. Evol. 84, 85-92 (2017)
- Podolsky, S. The role of the virus in origin-of-life theorizing, J. Hist. Biol. 29, 79-126 (1996)
- 53. Muller, H. J. The gene as the basis of life, Proc. Internat. Congr. Plant Sci. 1, 897-921 (1929)
- Crick, F. H. The origin of the genetic code, J. Mol. Biol. 38, 367-379 (1968)
- Orgel, L. E. Evolution of the genetic apparatus, J. Mol. Biol. 38, 381-393 (1968)
- Joyce, G. F. The antiquity of RNA-based evolution, Nature 418, 214-221 (2002)
- Cech, T. R. Crawling out of the RNA world, Cell, 136, 599-602 (2009)
- Higgs, P. G., and Lehman, N. The RNA World: molecular cooperation at the origins of life, Nature Rev. Genet. 16, 7-17 (2015)
- Caims-Smith, A. G. The origin of life and the nature of the primitive gene, J. Theoret. Biol. 10, 53-88 (1966)
- Cairns-Smith, A. G. Chemistry and the missing era of evolution, Chem. Eur. J. 14, 3830-3839 (2008)
- Szostak, J. W., Bartel, D. P., and Luisi, P. L. Synthesizing life, Nature 409, 387-390 (2001)
- Szostak, J. W. Origins of life: Systems chemistry on early Earth, Nature 459, 171-172 (2009)
- Mansy, S. S., and Szostak, J. W. Thermostability of model protocell membranes, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105, 13351-13355 (2008)
- Powner, M. W., Gerland, B., and Sutherland, J. D. Synthesis of activated pyrimidine ribonucleotides in prebiotically plausible

- conditions, Nature 459, 239-242 (2009)
- Adamala, K., and Szostak, J. W. Nonenzymatic template-directed RNA synthesis inside model protocells, Science 342, 1098-1100 (2013)
- Patel, B. H., Percivalle, C., Ritson, D. J., Duffy, C. D., and Sutherland, J. D. Common origins of RNA, protein and lipid precursors in a cyanosulfidic protometabolism, Nature Chem. 7, 301-307 (2015)
- Sutherland, J. D. Opinion: Studies on the origin of life—the end of the beginning, Nature Rev. Chem. 1, 0012 (2017)
- Caims-Smith, A. G. Genetic takeover: and the mineral origins of life, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1982
- Dyson, F. J. A model for the origin of life, J. Mol. Evol. 18, 344-350 (1982)
- Miller, S. L., and Orgel, L. E. The origin of life on the earth, Prentice-Hall, New York, 1974
- Nakamura, R., Takashima, T., Kato, S., Takai, K., Yamamoto, M., and Hashimoto, K. Electrical current generation across a black smoker chimney, ACIE 49, 7692-7694 (2010)
- Yamamoto, M., Nakamura, R., Oguri, K., Kawagucci, S., Suzuki, K., Hashimoto, K., and Takai, K. Generation of electricity and illumination by an environmental fuel cell in deep-sea hydrothermal vents, ACIE 52, 10758-10761 (2013)
- Ang, R., Khan, A. U., Tsujii, N., Takai, K., Nakamura, R., and Mori, T. Thermoelectricity generation and electron-magnon scattering in a natural chalcopyrite mineral from a deep-sea hydrothermal vent. ACIE 54, 12909-12913 (2015)
- Yamamoto, M., Nakamura, R., Kasaya, T., Kumagai, H., Suzuki, K., and Takai, K. Spontaneous and widespread electricity generation in natural deep-sea hydrothermal fields. ACIE 56. 5725-5728 (2017)
- Barge, L. M., Cardoso, S. S., Cartwright, J. H., Cooper, G. J., Cronin, L., De Wit, Doloboff, I. J., Escribano, B., Goldstein, R. E., Haudin, F., Jones, D. E. H., Mackay, A. L., Maselko, J., Pagano, J. J., Pantaleone, J., Russell, M. J., Sainz-Díaz, C. I., Steinbock, O., Stone, D. A., Tanimoto, Y., and Thomas, N. L. From chemical gardens to chemobrionics, Chem. Rev. 115, 8652-8703 (2015)
- Yamaguchi, A., Yamamoto, M., Takai, K., Ishii, T., Hashimoto, K., and Nakamura, R. Electrochemical CO<sub>2</sub> reduction by Ni-containing iron sulfides: how is CO<sub>2</sub> electrochemically reduced at bisulfide-bearing deep-sea hydrothermal precipitates?, Electrochim. Acta 141, 311-318 (2014)
- Li, Y., Yamaguchi, A., Yamamoto, M., Takai, K., and Nakamura, R. Molybdenum sulfide: a bioinspired electrocatalyst for dissimilatory ammonia synthesis with geoelectrical current, J. Phys. Chem. C 121, 2154-2164 (2016)
- 78. Oparin, A. I. The origin of life on the earth, 3rd Ed., 1957
- 79. Fox, S. W. How did life begin?, Science, 132, 200-208 (1960)
- Yanagawa, H., and Egami, F. Marigranules from glycine and acidic, basic, and aromatic amino acids in a modified sea medium, Proc. Japan Acad. Ser. B 54, 10-14 (1978)
- Koch, A. L. Primeval cells: possible energy-generating and cell-division mechanisms, J. Mol. Evol. 21, 270-277 (1985)
- 82. Segré, D., Ben-Eli, D., Deamer, D. W., and Lancet, D. The lipid world, Orig. Life Evol. Biosph. 31, 119-145 (2001)
- Hanczyc, M. M., Fujikawa, S. M., and Szostak, J. W. Experimental models of primitive cellular compartments: encapsulation, growth, and division, Science 302, 618-622 (2003)
- Chen, I. A., Roberts, R. W., and Szostak, J. W. The emergence of competition between model protocells, Science 305, 1474-1476 (2004)
- Kurihara, K., Tamura, M., Shohda, K. I., Toyota, T., Suzuki, K., and Sugawara, T. Self-reproduction of supramolecular giant vesicles combined with the amplification of encapsulated DNA, Nature Chem. 3, 775-781 (2011)
- Ichihashi, N., Usui, K., Kazuta, Y., Sunami, T., Matsuura, T., and Yomo, T. Darwinian evolution in a translation-coupled RNA replication system within a cell-like compartment, Nature Comm. 4, 2494 (2013)
- Koonin, E. V., and Martin, W. On the origin of genomes and cells within inorganic compartments. Trends Genet. 21, 647-654

- (2005)
- Schrödinger, E. What is life? and other scientific essays, Double Day Anchor, Garden City, NY, 1944
- Prigogine, I. Etude thermodynamique des phenomenes irreversibles, Dunod, Paris, 1947
- 90. Bernal, J. D.The physical basis of life, Proc. Phys. Soc. 62, 358B (1949)
- Hoehler, T. M. An energy balance concept for habitability, Astrobiol. 7, 824-838 (2007)
- Takai, K. Geochemical and microbiological challenge to boundary between abiotic and biotic world, Chikyukagaku 44, 103-114 (2010)
- Russell, J. B., and Cook, G. M. Energetics of bacterial growth: balance of anabolic and catabolic reactions, Microbiol. Rev. 59, 48-62 (1995)
- Baross, J. A., and Hoffman, S. E. Submarine hydrothermal vents and associated gradient environments as sites for the origin and evolution of life, Orig. Life Evol. Biosph. 15, 327-345 (1985)
- Sagan, C., and Mullen, G. Earth and Mars: evolution of atmospheres and surface temperatures, Science 177, 52-56 (1972)
- Kasting, J. F., Toon, O., and Pollack, J. How climate evolved on the terrestrial planets, Sci. American 258, 90-97 (1988)
- Feulner, G. The faint young Sun problem, Rev. Geophys. 50, RG2006 (2012)
- Cockell, C. S. Ultraviolet radiation and the photobiology of earth's early oceans. Orig. Life Evol. Biosph. 30, 467-500 (2010)
- Theobald, D. L. A formal test of the theory of universal common ancestry, Nature 465, 219-222 (2010)
- O'neil, J., Carlson, R. W., Francis, D., and Stevenson, R. K. Neodymium-142 evidence for Hadean mafic crust, Science 321, 1828-1831 (2008)
- Sawada, H., Isozaki, Y., Sakata, S., Hirata, T., and Maruyama, S. Secular change in lifetime of granitic crust and the continental growth: A new view from detrital zircon ages of sandstones, Geosci. Front. https://doi.org/10.1016/j.gsf.2016.11.010 (2016)
- Mulkidjanian, A. Y., Bychkov, A. Y., Dibrova, D. V., Galperin, M. Y., and Koonin, E. V. Origin of first cells at terrestrial, anoxic geothermal fields, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 109, E821-E830 (2012)
- Deamer, D. W., and Georgiou, C. D. Hydrothermal conditions and the origin of cellular life, Astrobiol. 15, 1091-1095 (2015)
- Santosh, M., Arai, T., and Maruyama, S. Hadean Earth and primordial continents: the cradle of prebiotic life, Geosci. Front. 8, 309-327 (2017)
- Sutherland, J. D. The origin of life—out of the blue, ACIE 55, 104-121 (2016)
- Monnard, P. A., and Deamer, D. W. Membrane self assembly processes: Steps toward the first cellular life, Anatom. Rec. 268, 196-207 (2002)
- Rajamani, S., Vlassov, A., Benner, S., Coombs, A., Olasagasti,
  F., and Deamer, D. Lipid-assisted synthesis of RNA-like polymers from mononucleotides, Orig. Life Evol. Biosph. 38, 57-74 (2008)
- DeGuzman, V., Vercoutere, W., Shenasa, H., and Deamer, D. Generation of oligonucleotides under hydrothermal conditions by non-enzymatic polymerization, J. Mol. Evol. 78, 251-262 (2014)
- Da Silva, L., Maurel, M. C., and Deamer, D. Salt-promoted synthesis of RNA-like molecules in simulated hydrothermal conditions, J. Mol. Evol. 80, 86-97 (2015)
- Ueda, H., Shibuya, T., Sawaki, Y., Saitoh, M., Takai, K., and Maruyama, S. Reactions between komatiite and CO 2-rich seawater at 250 and 350° C, 500 bars: implications for hydrogen generation in the Hadean seafloor hydrothermal system, Prog. Earth Planet. Sci. 3, 35 (2016)
- Morbidelli, A., Petit, J. M., Gladman, B., and Chambers, J. A plausible cause of the late heavy bombardment, Meteorit. Planet. Sci. 36, 371-380 (2001)
- Maher, K. A., and Stevenson, D. J. Impact frustration of the origin of life, Nature 331, 612-614 (1988)