

研 究 報 告 書

「生物多様性の統合理論の構築:ゲノムから生態系まで」

研究期間: 平成 19 年 10 月～平成 23 年 3 月

研究者: 山内 淳

1. 研究のねらい

近年、分子レベルの遺伝解析が進んだことで、ゲノム情報に基づいて生物個体の形質や集団の性質が作り出されるメカニズムが明らかになりつつある。しかしながら生物の性質は、ゲノム情報に象徴されるマイクロレベルの階層から生物の表現型のようなマクロレベルの階層への、一方向的なプロセスとして捉えられるものではない。ゲノムの構造や遺伝情報は、生物個体の表現型に作用する自然淘汰で進化的に形作られてきたものであり、そこでは、マイクロからマクロへの作用と同時にマクロからマイクロへの作用するプロセスが機能している。本研究課題では、生物の性質を総合的に理解する方法論の構築を目指し、様々な現象をターゲットにして、生物のマイクロレベルの情報とマクロレベルの性質を双方向的につなぐアプローチを理論的に追求した。

2. 研究成果

個別の研究テーマとしては多様な問題を扱ってきたが、そのいずれにおいても上記の研究目的を踏まえ、生命現象の階層性に立脚しながら生物の進化過程を理論的に解明することに取り組んできた。そして、それらの取り組みを通じて、生物の遺伝的・生態的多様性を創出・維持するメカニズムに迫ることを目指した。

(1)細胞内共生体の2つの戦略の共存機構の解明

真核生物の細胞に含まれるミトコンドリアや葉緑体といった細胞内小器官は、元来バクテリアに由来すると考えられている。また、多くの無脊椎動物の細胞が、その内部にバクテリアを共生させている場合があることが知られている。こうした「細胞内共生体」は様々な性質をもつが、2つの顕著な性質として、動物のミトコンドリアで見られる「ゲノムサイズの小型化」と、無脊椎動物に共生するボルバキアで見られる「寄主の性の操作(例えばオスをメス化する)」があげられる。「ゲノムサイズの小型化」は、細胞質が父親と母親の両方から子供に伝えられる場合(両性遺伝)に、共生体が細胞内での増加速度を高め競争に打ち勝つ上で有利であろう。一方「寄主の性の操作」は、現生の多くの生物で見られるような細胞質が母親からのみ遺伝する状況(母性遺伝)で、共生体の存続確率を高めると考えられる。ここで鍵となるのは、「細胞質の遺伝様式」が共生体に見られる2つの性質に相反する作用をもたらすということである。この点に注目しながら、「ゲノムサイズの小型化」と「寄主の性の操作」という性質が進化するメカニズムと条件を理論的に解明した。さらに、近縁な系統関係にあるミトコンドリアとボルバキアが、異なる性質を進化させつつ昆虫の細胞内で共存するメカニズムを明らかにした。

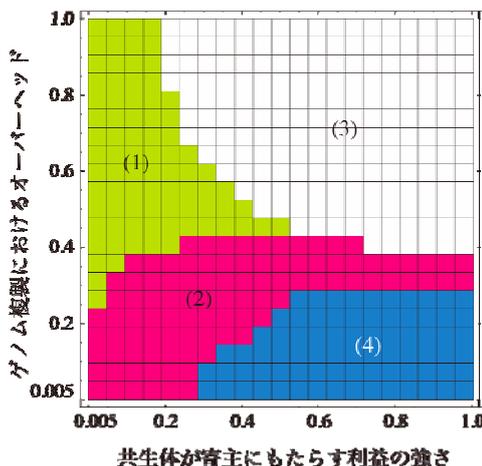


図1 共生体の性質と進化の結果の関係。

細胞質の両性遺伝と母性遺伝における進化の結果を比較している。(1)のパラメータ領域では、両性遺伝で「小型化」が、母性遺伝で「性の操作」が進化する。(2)の領域では、両性遺伝で「小型化」が進化する一方、母性遺伝において2つの状態がともに安定となり2つの異なる性質を持つ共生体が共存できる。

(2) 父親からの垂直伝搬が存在する共生体の性比操作の進化に関する理論的解析

細胞質経路で母性遺伝をする細胞内共生体にとって、オスに入ることは「行き止まり」を意味する。それを避けるため、細胞内共生体はホストの性発現をコントロールする能力を進化させる場合がある。それに対して近年、母性遺伝に加えて父親からの感染によって子供に伝搬する経路を持つ細胞内共生体が存在することがわかってきた。それらの共生体では寄主の性比の操作は知られていないが、性比操作を行う共生体にも潜在的にそのような父親からの遺伝経路が存在する可能性がある。実際、実験室系統のショウジョウバエで、低い頻度でのボルバキアの父性感染が報告されている(ただし野外では否定されている)。そこで、前述の細胞内共生体の特性の進化に関する研究をふまえて、共生体による寄主の性比の操作に焦点を絞ってその進化を解析した。理論的な解析の結果、共生体が母性遺伝のみをする場合には共生体は寄主の性比をできるだけメスに偏らせるように進化するのに対し、父親からの垂直伝搬が存在する場合には一定のオスを残すように進化する。さらに、細胞質内での共生体の競争能力が性比の操作能力に伴って低下してしまう場合には、寄主をメスのみにする共生体と性比を全く操作しない共生体の2つの系統が、集団内で共存する場合があります。それが明らかになった。(J. theor. Biol. に掲載)。

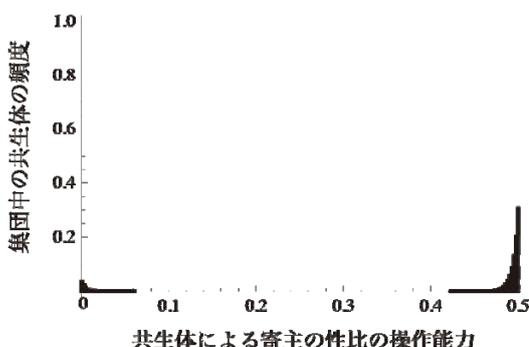


図2 寄主の集団における様々な性比操作能力を持つ共生体の頻度分布の例。

共生体が、寄主をほとんどメスにしてしまうグループ(横軸 0.5 周辺)と性比に影響を与えないグループ(横軸 0 周辺)に二極化し、それらが集団内で共存することが起こりうる。

(3) 近交弱勢をとまなう局所的配偶競争における性比の進化に関する理論的解析

少数のメス個体が共に繁殖し、それらの子供のあいだで交配がなされる状況を局所的配偶競争といい、その状況では出生性比がよりメスに偏ることが実証と理論の両面から示されている。通常、局所的配偶者競争の理論では繁殖集団に参加するメスの数はパラメータとして与えられているが、これを生物自身が戦略として決定するような状況も考えられるだろう。特に、近親交配の子供の成功度が近交弱勢により低下する場合には、より多くのメスの参加を受け入れ繁殖集団を大きくすることによって近親交配を避ける方が有利かもしれない。しかし繁殖集団サイズの変化は配偶者競争の程度を変化させ、それを通じて性比の進化にも影響すると考えられる。そこで、性比と繁殖集団サイズが同時に進化する場合の進化過程を理論的に解析した。理論モデルの解析から、性比を繁殖集団サイズに応じて柔軟に変えることが全くできない場合には、少しでも近交弱勢が存在すると繁殖集団の大きさは無限大に発散して任意交配となることが示された。しかし、生物が繁殖集団サイズの変化に応じて性比をある程度可塑的に調整できる場合には、繁殖集団の大きさは必ずしも発散しないことが明らかになった。また、繁殖集団の大きさと実際に実現される性比との間には正の相関があり、結果として、性比の可塑性の強さは実現される性比そのものに影響を与えることも分かった。(J. theor. Biol. に掲載)。

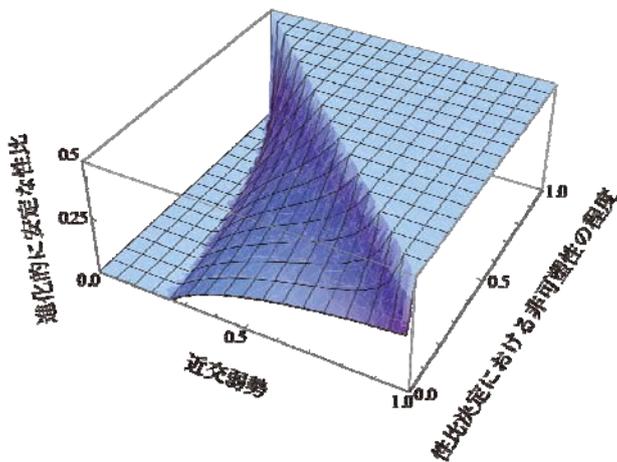


図 3 性比(オスの割合)の進化と近交弱勢および性比決定の可塑性との関係。

近交弱勢が強く、また性比決定が非可塑的になるほど、性比は高まり0.5に近づく。性比決定の可塑性が大きい場合(非可塑性の程度が0の時)には、性比は最大でも0.25(近交弱勢が1の時)にしかない。

(4) 変動環境におけるニッチ空間上での多種共存と遺伝的多様性との関係に関する理論的研究

変化に富む環境の中で、各々の生物種はそれぞれに最も適したニッチ(生態的地位)を占めて生存している。しかし、各生物種が利用可能なニッチは厳密に一意に決まっているわけではなく、種内の遺伝的な多様性に基づく一定の幅があるであろう。こうしたニッチ利用における遺伝的な多様性がニッチ空間上での多種共存にどのような影響を及ぼすのかを、一次元のニッチ空間を想定した理論モデルによって調べた。各個体が利用するニッチは遺伝的に決まっているとし、それは有性生殖を通じて次世代に引き継がれると考えた。また、生物の増殖速度は環境変動の影響を受けるが、変動には空間上の全てのニッチの状態が同調して変化する「ニッチ非依存的変動」と、各ニッチの状態が独立に変化する「ニッチ依存的変動」があるとし、加えて、「ニッチ依存的変動」については近接するニッチ(似ているニッチ)の変動に相関がある可能性も考慮した。シミュレーションによる解析から、ニッチ利用の遺伝的多様性は、変動環境において2つの効果を通じて多種の共存を促進することが分かった。一つは、遺伝的多様性の存在が環境変動によってもたらされる絶滅のリスクを直接的に低減する効果、もう一つは、ニッチごとに環境が変動する場合に利用するニッチを分散することで特定のニッチでの悪条件を回避する効果である。特に、ニッチ全体の環境変動と個々のニッチの環境変動が組み合わさり、さらに似ているニッチでの変動パターンが相関している場合に、ニッチ利用の多様性が多種共存に大きく貢献することが示された。(Oikos に掲載)。

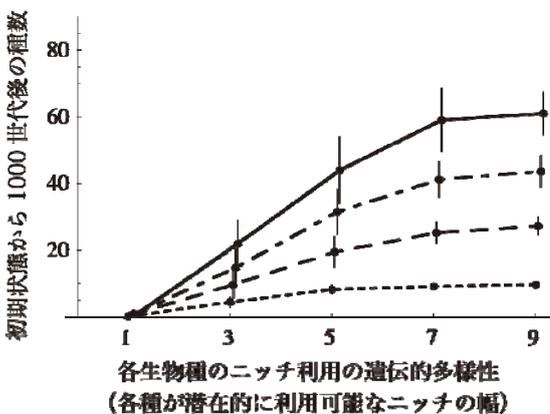


図 3 ニッチ利用の多様性と共存種数の関係。

100の幅を持つ一次元のニッチ空間上での、50回のシミュレーションの平均値を示す。各グラフはそれぞれ異なる初期種数に対応している(上から70、50、30、10種)。環境に「ニッチ非依存的変動」と「ニッチ依存的変動」があり、近接するニッチの環境に相関がある場合、共存種数とニッチ利用の多様性には強い正の相関が生じる。

3. 今後の展開

本研究課題では、生物の遺伝情報を踏まえたマイクロな視点と生物間の相互作用を軸としたマクロな視点とを融合して、生命現象をダイナミックに理解することを目指して研究を進めてきた。そこでは、スケールの階層を越えた解析によって、多様な生命現象の性質を明らかにすることができた。この取り組みは一定の成果をあげたと考えるが、その方法論にはいくつかの課題が残されてしまった。最も大きな課題は、個別のトピックの研究は進展したが、それらの視点・アプローチをつなげて統合理論として十分にまとめあげるまでには至らなかったことである。今後、それを実現する一つの方向性として、生命現象における「プロセス」に着目することが有効かもしれないと考えている。

本研究課題の一連の取り組みは、マイクロな側面とマクロな側面の相互作用を取り入れその関係性を縦断的に扱うことに成功しているものの、階層間をつなぐ具体的な「プロセス」(例えば、遺伝子の発現プロセスなど)を十分に考慮してこなかった。現象によっては、こうした「プロセス」そのものの存在や「プロセス」上の制約が、生物の進化や系の動態に大きな影響を及ぼしている場合もあるだろう。こうしたマイクロとマクロをつなぐ「プロセス」を明示的に組み入れることが、生命現象を統合的に扱う理論的フレームワークを構築する上での鍵となるかもしれない。

今後、マクロとマイクロをつなぐ「プロセス」を組み込んだ理論の構築が、課題として残されている。本研究課題の成果を発展させながら様々な生命現象の理論的理解を深める一方、その取り組みの中で「プロセス」を組み込んだより発展的な統合理論を構築することを目指して展開してゆく。

4. 自己評価

上記の「今後の展開」でも触れたように、当初掲げた「統合理論の構築」という大きな目標に関しては十分に達成することができなかったというのが正直なところである。しかしながら、個別のテーマに関する取り組みは、その目標へとつながりうる一定の成果をあげることができたと考える。本領域に参画し幅広い分野の理論モデリングの考え方と方法論を学んだことで、それらの成果を本来の目標につなげるための新たな方向性と展望を得ることができたことは大きな成果である。

本研究課題の成果の中には、研究期間の間に論文公表に至らず積み残したものもあり、その点も力不足であったと感じている。今後、それらを速やかに公表し、さきがけの研究成果をアピールしてゆく必要がある。

5. 研究総括の見解

遺伝子、個体から生物集団までの様々な生命現象の階層性に立脚しながら、生物の進化過程を理論的に解明することにより、生物多様性の統合理論を構築するという意欲的でスケールの大きな研究課題に取り組んだ。具体的には、マイクロとマクロを双方向的につなぐアプローチとして、真核生物の細胞に含まれるミトコンドリアなどの細胞内共生体の存立条件を明らかにした。また、遺伝的多様性を持つ様々な生物種からなる集団が環境変動によって受ける共存への影響について詳細な分析を行った。こうした個別の現象についてそれぞれ大きく理解が深まったことは評価できるが、今後は、最終目標の統合理論構築に向けた更なる追究を期待したい。

6. 主要な研究成果リスト

(1)論文(原著論文)発表

1. Saito, Y., A. R. Chittenden, K. Mori, K. Ito and A. Yamauchi. "An overlooked side effect of nest scattering behavior to decrease predation risk (Acari; Tetranychidae, Stigmaeidae)" <i>Behavioral Ecology and Sociobiology</i> , 63 , 33-42, (2008).
2. Yamauchi, A. and T. Miki. "Intraspecific niche flexibility facilitates species coexistence in a competitive community with a fluctuating environment" <i>Oikos</i> , 118 , 55-66, (2009).

3.	<u>Yamauchi, A.</u> , T. Nishida and T. Ohgushi. "Stochastic tunneling in the colonization of mutualistic organisms: Primary succession by mycorrhizal plants" <i>Journal of Theoretical Biology</i> , 261 , 74–82, (2009).
4.	Hsieh, C.-H., <u>A. Yamauchi</u> , T. Nakazawa and W.-F. Wang. "Fishing effects on age and spatial structures undermine population stability of fishes" <i>Aquatic Sciences</i> , 72 , 165–178, (2010).
5.	Takahashi, D. and <u>A. Yamauchi</u> . "Optimal defense schedule of annual plants against seasonal herbivores" <i>The American Naturalist</i> , 175 , 538–550, (2010).
6.	<u>Yamauchi, A.</u> , A. Telschow and Y. Kobayashi. "Evolution of cytoplasmic sex ratio distorters: effect of paternal transmission" <i>Journal of Theoretical Biology</i> , 266 , 79–87, (2010).
7.	<u>Yamauchi, A.</u> and Y. Kobayashi. "Joint evolution of sex ratio and reproductive group size under local mate competition with inbreeding depression" <i>Journal of Theoretical Biology</i> , 270 , 127–133, (2011).
8.	<u>Yamauchi, A.</u> , T. Nishida and T. Ohgushi. "Mathematical model of colonization process of mycorrhizal plants: Effect of interaction between plants with fungi" <i>Journal of Plant Interactions</i> , in press, (2011).

(2) 特許出願

研究期間累積件数: 0 件

(3) その他(主要な学会発表、受賞、著作物等)

国際シンポジウム・ワークショップ(口頭発表)

Yamauchi, A. "Intraspecific niche flexibility facilitates species coexistence in a competitive community with a fluctuating environment" *Taiwan–Japan Ecology Workshop*, 2008.12.12–13, Taipei.

Yamauchi, A., T. Nishida and T. Ohgushi. "Stochastic tunneling in the colonization of plant with mycorrhiza" *Ecological interaction networks that promote biodiversity: From gene to ecosystem*, 2010.10.12, Kyoto.

著作

山内 淳. "個体群生態学" *In: 数理科学事典*(広中平祐ほか編), 233–238, 丸善, (2009).