

平成 26 年 5 月 25 日現在

機関番号：24403

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570034

研究課題名(和文) 共生系の進化と維持に関する理論的研究

研究課題名(英文) Theoretical study in evolution and maintenance of symbiotic systems

研究代表者

江副 日出夫 (EZOE, Hideo)

大阪府立大学・理学(系)研究科(研究院)・講師

研究者番号：90275230

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,400,000円、(間接経費) 720,000円

研究成果の概要(和文)：生物群集における共生系、とくに相利共生系の個体群動態および進化動態に関する複数の一般的な数理モデルをたて、それらの特徴的な挙動を見いだすとともに、系が進化し維持されるための条件を明らかにした。その結果、相利共生は厳しい環境下で進化しやすいことが示唆された。さらに、相利共生が進化し安定的に維持されるためには個体群内の多様性が重要であり、とくに、従来は共生系にとって害だと考えられてきた寄生者は、実は系の維持にとって不可欠な役割を果たしている可能性があることが解った。

研究成果の概要(英文)：I developed several general mathematical models on the population and evolutionary dynamics of symbiotic systems, especially mutualistic ones. I observed their characteristic behaviors and clarified the conditions with which those systems can evolve and persist. The results suggest that mutualism are more likely to evolve in harsher environments. Moreover, variation in populations should be essential for evolution and stable persistence of symbiosis. Especially parasites might play a key role for maintenance of the systems, while so far they have been considered as detrimental to them.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：進化生態 数理モデル 相利共生 格子モデル 空間構造 1対多相利共生 必須相利共生系

1. 研究開始当初の背景

異種の生物が密接な関係をもつ共生、とくに相互協力関係である相利共生は、自然界において普遍的に存在し、ほとんどの生態系において不可欠な役割を担っていることが明らかになってきた。生物進化の歴史をみても、共生はしばしば革新的な変化をもたらしてきたことが知られている。

しかし進化的理論的にみれば、相利共生は直接自分の適応度に関係ない他の生物に対する貢献という矛盾を抱えており、その進化や維持のメカニズムに関しては不明な点が多いことが指摘されてきた。

人間を含む同種個体間の協力行動の理論的・実証的研究は、生物学・心理学・社会学・経済学で精力的になされており、それらの多くはゲーム理論を用いた解析である。同種間の協力行動・利他行動と同様に、相利共生関係もまた同じようなゲーム理論の枠組によって解析できると考えられるが、これまでは同種個体間の協力関係の類型として捉えられることが多く、別個の課題としての理論的考察は少なかった。

2. 研究の目的

本研究では、共生系、特に相利共生系の成立と維持の進化動態に関する数理モデルを構築し、数学的解析やコンピュータシミュレーション等の手法によって解析することにより、実証的研究だけでは研究が困難な相利共生に内在する普遍的メカニズムを明らかにし、共生の進化動態の一般的性質や共生が維持される条件を導く。それによって、自然界に存在する様々な共生系の過去の成り立ちの解明や、将来における変化の方向の予測に資することを目的とする。

3. 研究の方法

本研究では、共生系、特に相利共生系の成立と維持の進化動態に関する数理モデルを構築して解析をおこなった。

数理モデルのうち比較的単純な微分方程式系で表現することが可能な部分は、平衡状態や数値解の計算などの数学的操作を行うために、Wolfram Research社の数学アプリケーション Mathematica を使用した。多数の式をもつ微分方程式系の数値解の計算や、個体ベースモデルなど自由度の大きなモデルを解析する場合は、フリーライセンス OS である Ubuntu で動作するパーソナルコンピュータ上で Intel C コンパイラを使用し、長時間のコンピュータシミュレーションを行った。

4. 研究成果

(1)2重格子モデルによる相利共生の動態の研究。現在までいくつかの先行研究において、個体群の空間構造が相利共生の進化および維持を促進する可能性が示唆されている。

この研究では、それぞれの共生者種が生息する二次元正方格子を二枚重ねた理論的な

モデル(二重格子モデル)を用いて、条件的共生関係にある二種の間での相利共生の進化を解析した。各格子点の状態は、1個体によって占められているか空かのいずれかで、共生は2枚の格子空間の対応する格子点の間でのみ生じるとする。各々の種には、自分がコストを払って共生個体に利益を与える協力者と、コストを払わず利益を与えない非協力者という二型が存在する。各個体は自分がいる格子点の近傍の空き格子点にしか増殖できず、また共生者の垂直伝達はないとする。

パラメータを変化させながら多数のコンピュータシミュレーションを行った結果、環境条件が悪い場合に相利共生が存続しやすくなった。また、両方の種の生活史パラメータが対称な場合、大抵はそれぞれの種内での変異は安定ではなく、相利共生(両種とも協力者のみ)または非相利共生(両種とも非協力者のみ)のどちらかの状態が進化することが多かった。それに対して両方の種の生活史パラメータが非対称な場合は、片方または両方の種において協力者と非協力者が共存した。さらに、生活史パラメータの非対称性が大きい場合、片方の種で協力者、もう片方の種で非協力者が固定する一方的な寄生関係が出現するが、それは片方の種で最初に非協力者が絶滅し、それがもう片方の種の協力者の絶滅の引き金を引くという一見逆説的な過程によるものであることが発見された。

空間構造と相利共生の動態に関して、協力者と非協力者の共存に焦点を当てた研究は本研究が最初である。本研究における相利共生が存続するためには非協力者の存在が必要であるという逆説的な結果は、以下の(2)やその他のフレームワークが異なるいくつかの先行研究でも示されており、相利共生の維持メカニズムの種類を問わない普遍的な論理があると期待され、更なる理論的追究が必要であると考えられる。

(2)1個体の宿主個体と複数の共生者個体からなる非対称な相利共生(1対多相利共生)の進化的安定性。1個体の宿主個体と複数の共生者個体(システム)の間での非対称な相利共生は、種子捕食送粉共生系やマメ-根粒菌共生系などで典型的にみられる。しかし理論的には、このような系は1対1の相利共生系よりも不安定になりやすいと予想される。

このような相利共生系が宿主の共生者選択の不完全さによって維持されている可能性を検討するため、簡単な数理モデルを立てて進化的安定性に関する解析をおこなった。このモデルでは、宿主が環境中の共生者プールから n 個体の共生者を選択し、共生関係に入ると仮定する。共生者のうちの一部は宿主に対する貢献度 x に応じて選択され、残りはランダムに選択される。共生関係に入ると、宿主は各々の共生者に一定資源 R を提供し、共生者はそのうち x を宿主の適応度増加のために、残りを自分の適応度増加のために使用

する。

導かれた個体の適応度に関する式を理論的に解析した結果、相利者と寄生者が混ざった共生者集団が進化的に安定になりうるパラメータ領域が存在することがわかった。さらに、宿主の共生者選好性が強くなると、進化的安定平衡点における相利的な共生者の貢献度は大きくなるが、それによって相利的な共生者の適応度が低下するために寄生的な共生者の相対頻度が増加し、宿主の適応度が減少するという逆説的な結果が得られた。

1 対多相利共生系の特徴であるパートナー間の非対称性と系の安定性の関係に着目した理論的研究はまだ少なく、かつ、現在までの研究のほとんどは系の安定性を十分に説明できていない。今回の研究成果である、宿主側の共生者選択の不完全さと、それがもたらす共生者側の多様性によって1対多相利共生系の安定化メカニズムを説明できたという点は、実際の1対多相利共生系での実証的研究を促すものであると期待される。

(3) 1 対多相利共生の共進化動態。上述の研究成果(2)においては共生者の進化は宿主よりも速いと仮定し、宿主の形質を固定して共生者の形質の進化のみを考えたが、長期的には宿主の形質も適応的に進化すると考えられる。

そこで、(2)で用いた数理モデルにさらに宿主の共生者選択にコストがかかるという仮定を追加し、宿主の共生者選択と共生者の協力度のあいだの共進化動態を数値的に解析した。

その結果、共生者選択のコストが小さく、共生者の突然変異率が大きい場合は、共生者選択が維持され1対多相利共生系が存続しうることがわかった。また、共生者選択のコストの様式により、共生者個体群において協力者と非協力者が安定共存する場合がある。さらに、共生者選択をする宿主の他に共生者選択をしない宿主も安定共存する場合がある。これは、共生者選択をする宿主によって共生者個体群の協力度が維持される結果、共生者選択をしなくてもある程度の相利共生の利益が得られるからである。共生者選択をしない宿主は、コストをかけて共生者選択をする宿主に対するただ乗り個体(フリーライダー)と見なすことができる。全体的にみて、相利共生が成立しうるパラメータ領域のうちの大半が、非協力的な共生者またはフリーライダーの宿主との共存状態であり、純粋な相利共生が成立しうる場合は少ないことが明らかになった。

相利共生系の研究においては、個体群内での協力や共生者選択に関する形質の有無のみが注目され、多型については軽視されることが多かったが、この研究は、むしろそのような多型こそが相利共生のメカニズムを解明する上で重要であるということを示唆している。

(4) 種子捕食送粉系における植物の安定な繁殖投資配分。典型的な絶対相利共生系のひとつである種子食送粉系は、ユッカ-ユッカガ、カンコノキ-ホソガ、senita サボテン-senita ガなどの系で知られている。送粉者の雌成虫は、授粉した花に産卵し、孵化した幼虫は一部の種子を食べて成長する。これらの系では、植物が過剰な花を生産するが、それらのうちのほとんどが種子成熟の途中で脱離することが知られている。植物は種子捕食送粉者によって過剰に産卵された果実を選択的に中絶することで送粉者による搾取を防げると考えられる。

本研究では、進化的に安定な植物側の繁殖投資戦略を簡単な数理モデルによって解析した。植物は一定量の資源 R をもち、まずそのうち一部を使って n 個の両性花を生産する。送粉者は花のすべての胚珠に授粉すると同時に一部の胚珠に産卵する。送粉者によって1回産卵された花は一部の胚珠が生き残るが、2回以上産卵された花はすべての胚珠が食害されるとする。送粉者の訪花確率は植物個体あたり一定とし、花生産量が大きい個体のほど一花あたりの訪花確率が小さいものと仮定した。

果実を中絶しない戦略、ランダムに中絶する戦略、過剰に産卵された果実のみ選択的に中絶する戦略の適応度に関する式をたてて解析した結果、植物の資源量が大きく環境中の送粉者密度が小さい場合は3戦略の適応度はほぼ等しいが、資源量が小さく送粉者密度が大きい場合には、多くの花を生産して重複産卵率を低下させる中絶戦略のほうが非中絶戦略よりも適応度が大きくなった。選択的中絶戦略は常に最良の戦略だが、ランダム中絶戦略でも非中絶戦略よりかなり適応度が大きくなる場合があった。

これらの結果から、果実の中絶は種子捕食者による過剰な食害を避けるためである可能性が示唆される。このような説明は種子食送粉系に限らず、送粉者の誘引が同時に種子捕食者も誘引してしまうような一般の動物媒送粉系に関しても適用できると考えられる。花の過剰生産と果実の中絶に関しては従来複数の仮説が唱えられてきたが、本研究ではそれらとは別の新仮説「種子捕食者希釈仮説(仮)」を提示することができた。

(5) 植物の正および負の局所的相互作用と植物種の共存。陸上植物群集や潮間帯群集において近年その重要性が注目されている固着性生物の間の正の相互作用(facilitation)に着目し、ある種から別の種の個体にはたらく facilitation およびその逆方向にはたらく抑制的相互作用という非対称な双方向的相互作用が2種群集の動態に与える影響を格子モデルを用いて解析し、以下のことを明らかにした。

facilitationのみが作用し、逆方向の抑制作用がはたらかない場合、facilitationの受

け手は単独では存続不可能な不適な環境でも存続できるようになり、中程度に好適な環境下で facilitation が強ければ、過渡的な facilitation を経て受け手が与え手を排除した。しかし、非常に好適な環境下では、定着率のより高い facilitation の与え手によって受け手は排除された。次に、facilitation と抑制の両方が作用する場合、系の漸近的状态は初期値に依存し、与え手が多い初期値では抑制がない場合と同様の結果となったが、facilitation の受け手が多い初期値では、非常に好適な環境でも受け手が与え手を抑制によって排除した。

facilitation に関する定性的な理論として「ストレス勾配仮説」が広く知られているが、本研究は、facilitation が群集構造に及ぼす影響、そして逆方向の抑制がはたらくことが群集構造に及ぼす影響を明らかにし、ほぼこの仮説を支持する結果を得た。さらに facilitation は、群集の最終状態でははたらいなくても、過渡的な動態を通して群集構造に影響する可能性があることを示した。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計2件)

Ezoe, H., Ikegawa, Y. 2013.
Coexistence of mutualists and non-mutualists in a dual-lattice model. *Journal of Theoretical Biology* 332: 1-8. DOI: 10.1016/j.jtbi.2013.04.016
査読有

Ezoe, H. 2012. Evolutionary stability of one-to-many mutualisms. *Journal of Theoretical Biology* 314: 138-144.
DOI: 10.1016/j.jtbi.2012.08.037
査読有

[学会発表](計14件)

江副日出夫、捕食圧が種内競争戦略に及ぼす影響に関する考察、日本生態学会第61回大会、2014年3月14日-18日、広島国際会議場

江副日出夫、種子食送粉系における植物の安定な繁殖投資配分、第45回種生物学シンポジウム、2013年11月29日-12月1日、別府亀の井ホテル

Ezoe, H. Coevolutionary dynamics of one-to-many mutualisms. *Intecol XI*, 2013年8月17-23日、ExCel London

江副日出夫、一对多相利共生における宿主と共生者の共進化動態、日本生態学会第60回大会、2013年3月5日-9日、静岡コンベンションアーツセンター

Ezoe, H. Symbiont choice by host and evolutionarily stable distribution of symbiont trait in one-to-many mutualism. *ESA 97th Annual Meeting*

2012年8月5日-10日、Oregon Convention Center

江副日出夫、一对他相利共生における宿主と共生者の共進化動態、第44回種生物学シンポジウム、2012年12月7日-9日、奥琵琶湖マキノパークホテル&セミナーハウス

江副日出夫、一对他相利共生の進化動態、第28回個体群生態学会大会、2012年10月20日-21日、東邦大学習志野キャンパス

Ikegawa, Y., Ezoe, H., Namba, T. Positive and negative interactions and coexistence of species. *国際シンポジウム『Advances in Theory of Species Interactions: Linking Individual Behavior, Population Processes and Community Dynamics』*, 2012年6月18日-19日、京都大学理学研究科セミナーハウス

江副日出夫、宿主の共生者選択と相利共生の進化、日本生態学会第59回大会、2012年3月17日-21日、龍谷大学瀬田キャンパス

池川雄亮・江副日出夫・難波利幸、生活史段階に依存した正および負の相互作用と種の共存、本生態学会第59回大会、2012年3月17日-21日、龍谷大学瀬田キャンパス

江副日出夫、宿主の共生者選択と相利共生の進化、第43回種生物学シンポジウム、2011年11月9日-11日、人材開発センター富士研修所

江副日出夫、宿主の適応的応答と相利共生の維持に関する数理モデル、第27回個体群生態学会大会、2011年10月20日-21日、岡山大学津島キャンパス

池川雄亮・江副日出夫・難波利幸、生活史に依存した正および負の局所的相互作用と種の共存、第27回個体群生態学会大会、2011年10月20日-21日、岡山大学津島キャンパス

池川雄亮・江副日出夫・難波利幸、生活史に依存した正および負の局所的相互作用と種の共存、第21回数理生物学会大会、2011年9月13日-15日、明治大学駿河台キャンパス

6. 研究組織

(1)研究代表者

江副 日出夫 (EZOE, Hideo)

大阪府立大学・大学院理学系研究科・講師
研究者番号：90275230