

令和 4 年 6 月 22 日現在

機関番号：14602

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K06853

研究課題名(和文) 低エネルギー反応を利用する化学合成微生物の個体群動態と進化の理論的研究

研究課題名(英文) Theoretical understanding of the population dynamics and evolution of chemotrophs under the limitation of metabolic energy acquisition per redox reaction.

研究代表者

瀬戸 蘭美 (Seto, Mayumi)

奈良女子大学・自然科学系・助教

研究者番号：10512717

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,800,000円

研究成果の概要(和文)：生態学の基盤理論は地球表面の生態系(陸上や沿岸環境)の観測結果に基づき構築されてきた。一方で深海にも莫大な生物量が存在し、細菌と古細菌が生物生産を支える。深海で利用可能なエネルギー量は、表層生態系で利用可能なエネルギー量と比較し少ない。本研究では光をエネルギー源としない微生物群集と生態系の理解するために、個体群動態モデルを用いた理論研究を実施した。その結果、微生物は代謝産物を受け渡すことで反応速度だけでなくエネルギー転換効率を上昇していることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

地下生態系に存在する細菌や古細菌の多くは電子移動を伴う化学反応を利用して自らのエネルギーに転換し、生物生産を支える。こうしたエネルギー利用形態の生物は地球の最古の生命に近い形態であることが示唆されている。よって、光に依存しない微生物生態系を理解することは、初期生命が生態系を築くに至るプロセスを知るために役に立つ。また、生態学のこれまでの基盤理論に地下生態系の理論を追加し、比較することで、より普遍的な生態系理論の確立を目指すことができる。

研究成果の概要(英文)：The fundamental ecological theories have been developed based on observations of the Earth's surface ecosystems (e.g., terrestrial and coastal ecosystems). meanwhile, the deep subsurface environments also harbor enormous biomass, in which bacteria and archaea support primary production. The amount of energy available in the deep sea is far less than that available in surface ecosystems. In this study, we conducted a theoretical study using a population dynamics model to understand microbial communities and ecosystems that are independent of light as an energy source. The results revealed that microorganisms increase not only the reaction rate but also the energy conversion efficiency by passing metabolites to other microorganisms.

研究分野：数理生物学

キーワード：微生物生態 非平衡熱力学 数理モデリング 生物エネルギー論 酸化還元反応 化学合成微生物 個体群動態 ギブスエネルギー

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

これまでの生態学の理論法則は、太陽から供給される光をエネルギー源として利用する生産者（植物や植物プランクトン）が支える表層生態系（陸上生態系や沿岸環境）の観察に基づき構築されてきた。一方で、光の届きにくい地下部分にも表層の動物の蓄えるバイオマスを上回るバイオマスが存在する(Bar-On et al., 2018)。地下に棲息する生物は大部分が細菌と古細菌であり、その一部は光や光合成産物を利用することなく、電子の移動を伴う化学反応をエネルギー源として炭素を固定し、地下生態系の生産を担っている。一方で、表層で利用可能な光エネルギー量と比較し、地下で利用可能な化学エネルギー量は3-4 オーダーほど少ない(Bradley et al., 2020)。表層と地下の生態系では、生態系のエネルギー利用において少なくとも、1) 生命活動のためのエネルギー源、2) 1のエネルギーを生命活動に転換する（ATP 生産と炭素固定）生産者、3) 生命活動のために利用可能なエネルギーの総量、の3点について大きな違いがある。

表層生態系と異なる特徴を持つ地下生態系では、これまでの表層生態系の理論法則を一部そのまま適用することができない。例えば、地下生態系の一部の生物（メタン生成菌など）では化学エネルギーの利用可能量が著しく増殖を律速する場合がある。過去20年間において地球化学分野でこうしたエネルギー律速の細胞増殖動態のモデル研究が展開してきたが(e.g., Jin and Bethke, 2009)、個体群増殖や種間相互作用に関する普遍的理論法則に関する言及は無かった。地下生態系の生態学の理論法則を導くことは地下生態系の理解に繋がるだけでなく、表層生態系と地下生態系の理論法則の共通点・相違点を浮き彫りにすることによって、より普遍的な生態学理論を導くことに貢献する。また、初期地球では化学エネルギーを利用する生命が、光エネルギーを利用する生命より先に誕生した分子生物学的・地球化学的証拠があるため、地下生態系の生態学の理論法則は初期地球における生態系発展を理解することにも役立つ。

2. 研究の目的

光や光合成産物に ATP 生産と炭素合成を依存しない光非依存型の微生物の個体群動態モデルを構築し、それらの微生物に特有の個体群ダイナミクス・個体群相互作用・進化動態の理解を試みることを目的とし、以下の3つのテーマを設けた:

- ・ 化学エネルギー律速の微生物に特有の個体群ダイナミクスの理解 (以下(i)と記載)
- ・ 化学エネルギー律速の個体群間の共生維持機構の考察 (以下(ii)と記載)
- ・ 化学エネルギー律速の個体群の進化動態シミュレーション (以下(iii)と記載)

3. 研究の方法

(i) 化学エネルギー律速の微生物の増殖速度を、微生物による化学反応の進行速度と化学反応のエネルギー指標である反応ギブスエネルギー変化($\Delta_r G$)と関係づけて数式化した。この微生物の個体群動態を微分方程式で記述し、定常状態解析を行い、エネルギー律速ではない個体群増殖との違いについて数理解析した。また、本モデルをメタン酸化細菌の増殖予測に応用した。

(ii) (i)で構築し化学エネルギー律速の個体群動態モデルを用い、種1の反応生成物を種2が利用する関係にある2種間の相互作用系について数理解析と数値シミュレーションを実施し、種1が種2の、種2が種1の、それぞれの増殖に与える影響について理解を試みた。

(iii) 研究計画当初は2種系を対象とした突然変異による進化シミュレーションを計画していたが、多種多反応系において選択される種・反応に着目することで微生物進化と生態系の発展を理解する方向に転換し、表層生態系のエネルギーの受け渡しと群集間相互作用を記述する食物網モデルに類似する、化学反応系でエネルギーの受け渡しと群集間相互作用を記述するレドックス(酸化還元)ネットワークモデルを開発し、系のエネルギー流入量や反応の複雑性を操作し、それぞれのパラメータ変化に対する群集やエネルギーの応答の特徴を網羅的に調べた。

4. 研究成果

(i) 表層生態系の微生物と化学エネルギー律速の微生物を、それぞれ単独で培養した場合の増殖動態を比較したところ、表層生態系の微生物は増殖のために必要な基質を利用する能力を上昇させるほど個体群バイオマスを増加させる一方で、化学エネルギー律速の微生物は反応基質を利用する（触媒速度を上昇させる）能力を上昇させるほど個体群バイオマスを減らすことが予測された(Seto and Iwasa, 2019a)。これは、化学エネルギー律速の微生物は反応基質を利用する能力

を上昇することで培養槽内のギブスエネルギーをより多く利用するが、定常状態におけるギブスエネルギー状態が著しく低下するため、バイオマスを維持することができなくなるためである。つまり、化学エネルギー律速にある微生物が単独で増加する場合には、触媒速度の上昇は系のギブスエネルギーを生物生産に転換するための効率を低下することを意味する。

また、本モデルの応用事例として、火星にメタン酸化細菌が侵入した場合の増殖可能性について計算し、発表した(Seto et al., 2019)。

(ii) 種1が反応生成物を種2に受け渡す場合(図1(a))と種1と種2がそれぞれの反応生成物をもう一方に受け渡す場合(図1(b))のそれぞれの場合について、どちらの場合も種*i*の反応生成物を種*j*が利用する場合には、種*i*と種*j*の増殖に対して正の影響があり、それぞれのニッチが拡大し、定常状態のバイオマスが増加することが明らかになった(Seto and Iwasa, 2019b, 2020a)(図2)。これは、微生物が種間で反応生成物を利用することや基質をリサイクルすることによって、系のギブスエネルギーを生物生産に転換する効率を上昇している可能性を意味する。

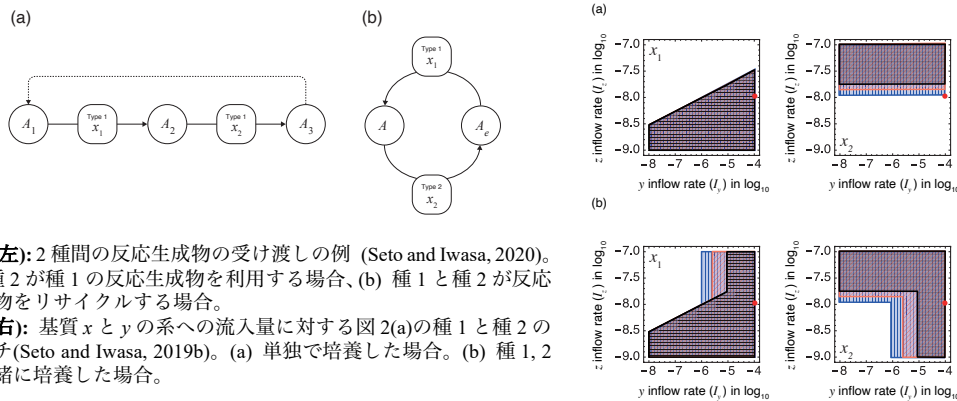


図1(左): 2種間の反応生成物の受け渡しの例 (Seto and Iwasa, 2020)。(a) 種2が種1の反応生成物を利用する場合、(b) 種1と種2が反応生成物をリサイクルする場合。
図2(右): 基質 *x* と *y* の系への流入量に対する図2(a)の種1と種2のニッチ(Seto and Iwasa, 2019b)。(a) 単独で培養した場合。(b) 種1, 2を一緒に培養した場合。

(iii) レドックスネットワークモデルを用い、化学反応の進行でエネルギーを受け渡し、相互作用する複雑な多種多反応系の化学エネルギー律速の微生物群集の動態を数値シミュレーションで調べたところ、外界からのエネルギー流入量があるレベルに達したとき、そしてネットワークが複雑であるほど、群集の多様性が上がり、協力的な種間相互作用が増え、系のギブスエネルギーを生物生産に転換する効率が上昇することが明らかになった(Seto and Kondoh, 2021)。これは、化学エネルギー律速の生態系には、協力的な種間相互作用を種レベルで選択し、その結果として群集のエネルギー利用効率を上昇するメカニズムが存在することを指摘する。

また、本研究の生態学的な意義と(i), (ii)の結果をまとめ、総説として発表した(Seto and Iwasa, 2020b)。

<引用文献 (太字は本研究期間内の成果を指す)>

Bar-On, Y.M., Phillips, R., Milo, R., 2018. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 6506–6511. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115>

Bradley, J.A., Arndt, S., Amend, J.P., Burwicz, E., Dale, A.W., Egger, M., LaRowe, D.E., 2020. Widespread energy limitation to life in global subseafloor sediments. *Science Advances* 6, 1–9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba0697>

Jin, Q., Bethke, C.M., 2009. Cellular energy conservation and the rate of microbial sulfate reduction. *Geology* 37, 1027–1030. <https://doi.org/10.1130/G30185A.1>

Seto, M., Iwasa, Y., 2020a. Microbial material cycling, energetic constraints and ecosystem expansion in subsurface ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287, 20200610. <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0610>

Seto, M., Iwasa, Y., 2020b. How Thermodynamics Illuminates Population Interactions in Microbial Communities. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8, 425. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.602809>

Seto, M., Iwasa, Y., 2019a. Population dynamics of chemotrophs in anaerobic conditions where the metabolic energy acquisition per redox reaction is limited. *Journal of Theoretical Biology* 467. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2019.01.037>

Seto, M., Iwasa, Y., 2019b. The fitness of chemotrophs increases when their catabolic by-products are consumed by other species. *Ecology Letters* 22, 1994–2005. <https://doi.org/10.1111/ele.13397>

Seto, M., Noguchi, K., Van Cappellen, P., 2019. Potential for Aerobic Methanotrophic Metabolism on Mars. *Astrobiology* 19. <https://doi.org/10.1089/ast.2018.1943>

Seto, M., & Kondoh, M. (2021). [preprint] Microbial redox interplay enhances biodiversity and ecosystem productivity.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 4件）

| | |
|--|---------------------------|
| 1. 著者名 Seto Mayumi, Iwasa Yoh | 4. 巻 287 |
| 2. 論文標題 Microbial material cycling, energetic constraints and ecosystem expansion in subsurface ecosystems | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences | 6. 最初と最後の頁 20200610 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1098/rspb.2020.0610 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Seto Mayumi, Iwasa Yoh | 4. 巻 8 |
| 2. 論文標題 How Thermodynamics Illuminates Population Interactions in Microbial Communities | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution | 6. 最初と最後の頁 602809 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fevo.2020.602809 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Seto Mayumi, Iwasa Yoh | 4. 巻 22 |
| 2. 論文標題 The fitness of chemotrophs increases when their catabolic by products are consumed by other species | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Ecology Letters | 6. 最初と最後の頁 1994 ~ 2005 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/ELE.13397 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Seto Mayumi, Noguchi Katsuyuki, Cappellen Philippe Van | 4. 巻 19 |
| 2. 論文標題 Potential for Aerobic Methanotrophic Metabolism on Mars | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Astrobiology | 6. 最初と最後の頁 1187 ~ 1195 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1089/ast.2018.1943 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 該当する |

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 4件 / うち国際学会 1件）

| |
|--|
| 1. 発表者名 瀬戸 繭美 |
| 2. 発表標題 光非依存生産者の種間相互作用と生物地球化学サイクルの数理モデル |
| 3. 学会等名 日本数理生物学会 |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|-------------------------------------|
| 1. 発表者名 瀬戸 繭美 |
| 2. 発表標題 エネルギー生産反応を介した 相利的な種間相互作用 |
| 3. 学会等名 日本生態学会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Mayumi Seto |
| 2. 発表標題 Catabolic mutualistic interactions can lead ecosystem expansion |
| 3. 学会等名 24th International Symposium on Environmental Biogeochemistry (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 瀬戸 繭美 |
| 2. 発表標題 エネルギー獲得を巡る微生物相互作用: ニッチ構築と物質フローの拡大 |
| 3. 学会等名 2019年度(第29回)日本数理生物学会大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 瀬戸 繭美 |
| 2. 発表標題 微生物代謝ネットワークと生態系の共進化：化学エネルギー観点からの進化的制約とは？ |
| 3. 学会等名 第16回生物数学の理論とその応用～生命現象の定量的理解に向けて～（招待講演） |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 瀬戸 繭美 |
| 2. 発表標題 酸化還元反応と生命 - 微生物代謝の進化と生態系の発展 - |
| 3. 学会等名 ソフトマターの未来材料シンポジウム（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Mayumi Seto |
| 2. 発表標題 Application of bioenergetics in astrobiology and ecology |
| 3. 学会等名 Ecohydrology Research Symposium（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---------------------------------------|
| 1. 発表者名 瀬戸 繭美 |
| 2. 発表標題 エネルギーで読み解く微生物相互作用と微生物代謝の進化 |
| 3. 学会等名 京大大学生態学研究センターセミナー（招待講演） |
| 4. 発表年 2020年 |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

研究者自身が管理しているホームページにおける発表論文のWebページ
https://www.e.ics.nara-wu.ac.jp/~seto/publications_ja.html

6. 研究組織

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|--|---------------------------|-----------------------|----|
|--|---------------------------|-----------------------|----|

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

| 共同研究相手国 | 相手方研究機関 |
|---------|---------|
|---------|---------|