

Big questions, small worlds: Microbial model systems in ecology

Jessup et al. (in press)

Abstract

微生物を使った系は、遺伝学・系統学の分野においてよく用いられてきたが、生態学分野での応用は限られたものだった。ここでは、この系を使って生態学的な問題に取り組んでいる最近の研究を紹介する。これらの研究は、系が非常に単純であることを生かして十分な制御をおこない、野外での観察や実験では検討不可能な問題（生物間相互作用にかかわる形質の遺伝的・生物化学的背景や、進化に影響する生態的特性など）に取り組んでいるものである。

Glossary

Autotroph: 炭素を無機物から摂取する生物

Bacteriophage: バクテリアに感染するウイルス

Chemostat: 資源供給と、排出物除去が一定の割合で行われる飼育・栽培装置。

Continuous culture: 資源供給が一定で行われる系において維持される培地(?)。このような系では、個体群成長は、資源供給速度に規定される。

Heterotroph: 炭素有機物から摂取する生物

Microorganisms: 操作的に直径が 0.1mm 未満の生物と定義され、原生動物、細菌、ウイルスを含む。

構成要素どうしが、時空間的に複雑に関連しあう生態系の構造や機能を理解する際、モデル系を利用した研究が重要な役割を果たす (Box 1)。にも関わらず、微生物のモデル系を活用した例はそれほど多くない。

その理由のひとつは、一般的な生態学と微生物生態学とが長い間、隔絶状態にあったことである。

しかし、最近ようやく、両分野の溝がうまりつつあり、以下のような理由から複雑な系を分析的に研究可能な微生物のモデル系への注目も高まっている。

微生物一般に適用できる遺伝・系統学的知見が蓄積されてきたこと、また体サイズが小さく、世代交代が早いことから、広い時空間レンジにわたる反復実験が可能になってきていること

遺伝子操作や、休眠状態での保存が容易であること

しかしながら、「モデルシステム」としての微生物の系の役割を正しく理解せずに、「そんな単純化された系では、野外と条件が違いすぎる」という批判をする人々もいる。著者は、「単純な系の動態も予測できないなら、野外では絶対無理」と考えている。

したがって本稿では、微生物の系をつかった生態学の研究を以下に紹介してこの系の有用

性を主張する。

Box 1. 生態学におけるモデル系

- (a) バクテリオファージ T4 と大腸菌．捕食 被食動態など
- (b) 草地の実験圃場．種多様性と生態系機能の関係など
- (c) 蛍光菌．空間的不均一性の高い環境で形質多様性とニッチ分化がおこるという研究
- (d) 岩礁潮間帯．藻類，フジツボ，貝，ヒトデ．競争，捕食，かく乱といった生態系プロセスが群集構造に与える影響について
- (e) 大腸菌．毒生産型，毒感受性型，毒耐性型．非遷移型競争の研究
- (f) ヒョウモンチョウ．メタ個体群の研究．
- (g) 捕食 被食関係にある原生生物．食物網の研究など．

Box 2. 微生物のモデル系の生態学分野での利用の歴史

Dallinger (1887, 王立顕微鏡協会会長) は、「十分な期間観察することで，ライフサイクルの短い微生物の適応的性質が，環境の変化によってさらに変化することができるかどうか」調べることを目標とし，生態的特殊化の進化が，適応のコストに裏打ちされたものであること，「進化」は室内実験の対象になりうることを示した．

それから 20 年遅れて，Woodruff は，原生動物の遷移に生物間相互作用が重要であることを示した．また，Gause は細菌，酵母，原生動物を用いて，競争や捕食といったより生態学的な実験を行った．ニッチの排他原理や，捕食 被食者の維持に空間的な避難場所や移動が重要であることなどが示された．

ガウスの仕事の後，微生物系は，遷移，多様性と安定性の関係，捕食 被食動態，競争者の共存，ジェネラリストとスペシャリストの共存といった生態学の様々なテーマの研究で利用されるようになった．

Local interactions lead to patterns at large spatial scales

Q1 「個々のパターンの積み重ねがどのように全体のパターンを形成するか」

野外での例：

岩礁潮間帯における生物の分布は，様々な空間スケールにおける生態学的プロセスの結果決まっている (ref. 9,10).

微生物の系での例：

Kerr et al. (ref. 11) 研究

大腸菌の 毒を生産する個体群， 毒に感受性がある個体群， 毒に耐性がある個体群 が共存する系．この 3 者間には非遷移的な競争関係がある．競争関係はじゃんけん (the game rock-paper-scissors) と同じ関係にある．これらの種は，競争と分散が局所的におきる環境下

(寒天培地の上で群集が成長し、ある種の空間構造が維持されている条件下)で共存する傾向があった。一方で、競争と分散が全体に起きる環境下(攪拌され空間構造が維持されないフラスコ内)では、多様性は急速に失われた。

Q2「多様性の時空間的な存在様式がどのようなプロセスで決まっているのか」

ある生態系において利用可能なエネルギー量が多様性を決めるのに重要であるという通説がある。これまでも微生物の多様性が、生産性(productivity)に対して、単峰型の反応を示すことを示した研究がいくつかある(ref. 14~16)が、そのパターンを生み出すメカニズムはよくわかっていない。

不均一な環境下において、スペシャリスト間の競争が全体の多様性のパターンを説明するという研究(ref. 17)。攪拌されずに空間構造が維持される環境では、生産性にそって蛍光菌の個体群の多様性に単峰型の反応が見られたが、攪拌により均一な環境にすると単峰型の反応は消失した(ref.17, Fig 1)。

この系では、微小環境は酸素と代謝副産物の生産の傾斜にそって発達することが明らかになっている(ref. 18)。

野外では難しいメタ個体群理論の実証的な研究も、微生物の系を使えば可能になるかもしれない。

Holyoak & Lawler (ref. 23) の研究

捕食 被捕食関係にある原生動物(*Didinium* とゾウリムシ)の個体群が、空間的に分割された培養液中のほうが、同じ体積をもつひとつの大きな培養液中よりも、長い間維持された。個々のパッチにおける個体群の絶滅や、パッチ間の個体群動態の違いなど、メタ個体群モデルから予測されるパターンも観察された。

Box 3. 微生物のモデル系にたいして向けられた批判

あまりに単純すぎて一般性に欠ける

そもそも複雑な自然を単純化するのが目的。単純であるからこそ一般性の高い理論の検証を行える。

人工的すぎる

不正確なアナログコンピューターと同じじゃないかという批判。生物そのものやそれらの種間関係はつくられたものではない。ほとんどの研究は実際、同じハビタットに出現する種の組み合わせをつかうから、囲い込み実験と変わらないはず。

微生物は根本的に違うのだ

生活史形質のトレードオフや資源競争などは、でかくても小さくても共通の基本的特性。このような基本的特性にかかわる研究のモデル系としての利用価値はある。

スケールがあまりにも小さすぎる

対象生物が小さいから、対象生物にとっての実験系の時空間スケールは大抵のフィールド・実験研究よりも大きい。それに、スケールの問題はこの系に限ったことではない。

Ecological patterns and processes at multiple temporal scales

遷移，共進化，侵入，気候変動といった群集構造を形成するプロセスの多くは，通常の研究期間よりもはるかに大きな時間スケールで作用する．微生物系では，世代時間が短いという特性を生かして，様々な時間スケールで作用する生態系プロセスに関する研究を行うことができる．現在見られる，ある変動に対する群集の反応が平衡点をもったものであるか一時的なものであるのかは，十分に大きい時間スケールで観察しなければわからない．

Q1 多様性の高い群集は安定性が高いという仮説

McGrady-Steed et al. (ref. 33)

藻類，細菌，原生動物，後生動物を含む系で，それぞれの初期種数を変えて比較．系が安定した後，6週間にわたって生態系機能に関わる属性を測定．多様性の高い群集のほうが，CO₂ flux の分散が小さく，外来種の侵入に対して堅牢だった．

この結果は，機能群内の redundancy (重複度，冗長性)が，生態系全体の振る舞いをきめるのに重要であるという仮説を支持するものである．

Naeem and Li (ref. 34)

藻類，細菌，原生動物を含む系で，機能群内の種数を変えてバイオマスと密度を比較．機能群内の種数が多いほど，密度指標の分散が小さくなるという関係が見られた．

Q2 気候変動の群集への影響

Petchy et al. (ref.35)

栄養段階の構成と，多様性が異なる真核微生物群集を使って，温暖化の影響を検証．それぞれの系の温度を一週間に2 (1世代あたり0.1~0.2) ずつ上げていくと，植物食と肉食の種が温めていない系に比べて高い頻度で絶滅した．

地球温暖化により影響段階が高い生物が絶滅する危険性を示唆(？)

Direct manipulation of ecological complexity

微生物のモデル系では，群集の複雑さを実験者が自由にコントロール(任意の食物網を設定)できる．そのため，食物網の理論に関わる研究材料としても適している．

Q1 食物連鎖の長さは生産性が高いほど長くなる．また，食物網の長さは生産性の変化に対する各栄養段階の個体群レベルの反応のあり方に影響を与える．

Kaunzinger and Morin (ref. 41)

食物鎖の長さが1，2，3と異なる微生物の系で，生産者の資源量を操作することで，生産性と食物鎖の長さとの関係を解析．

持続する食物鎖の長さは，生産性が高くなるほど長くなった．また，理論的に予測されたように，資源の増加に伴う生産者の密度増加が，食物連鎖を通じて消費者の密度を増加させた (Fig.2)．

Q2 「雑食者」は総じて生じにくいとするモデルの予測。「雑食者」と餌生物および競争者の共存可能性は生産性に依存するという予測。生産性が高くなると捕食被食関係が不安定になるが、雑食者がいると安定するという理論モデルの予測。

Morin (ref. 47)

細菌と細菌食いの繊毛虫 (*Colpidium striatum*) と雑食 (バクテリアと *C. striatum* を食べる) の繊毛虫 (*Blepharisma americanum*) の系を利用。2種のせん毛虫は生産性が高いときは共存したが、低い生産性の時は「雑食」のほうが絶滅した。両せん毛虫の種間関係が生産性が高まるのに応じて安定したことから、食物網の富栄養化への反応は、存在する「雑食者」の量に影響を受けるといえる。

Evolution of ecological characters

Bell et al. (ref.49,50)

緑藻 クロミドモナス 明るいところでは、独立栄養形質が進化。暗いところでは従属影響形質が進化。時間的に明暗環境が変化するところではジェネラリストが進化。

緑藻 (*Chlorella vulgaris*) とクルマムシ (*Brachionus calyciflorus*) の捕食被食動態は進化と切り離せない (ref 52,53)。捕食者と被食者のサイクルが予測されるよりも長くなった。しかもフェーズシフトがほとんど起こらなかった。

餌生物の急速な進化が原因 (らしい)。

Post-hoc analysis of ecological mechanisms

微生物個体群は、ディープフリーザーで長期間保存可能で好きなときに解凍もできる。したがって、実験を終えた後でじっくり解析ができる。

Rainey and Travisano (ref. 54)

空間構造のある培地における土壌バクテリア (*Pseudomonas fluorescens*) の適応放散に関する研究。分化がおきる間に保存しておいた菌株を使った競争実験を通して、培地における多様性が頻度依存選択によって維持されていることを示した。

Schrag and Mittlert (ref. 56)

バクテリオファージとバクテリアの捕食 被食群集を continuous culture で培養。モデルの予測では、ファージが絶滅するはずだったが、2者は安定的に共存した。これは、培地環境が不均一でファージに感染しやすいバクテリア個体群が、容器の壁などで空間構造がつくられて維持されていたためであることが明らかになった。

培地の空間構造を大きくするように、ガラス玉をいれると共存期間が長くなり、培地の壁で維持されているバクテリア個体群の影響を除去するとファージは絶滅しやすくなった。

Conclusion

微生物のモデル系で研究できること

- ・ ニッチ分化に関わる遺伝子座の特定することで、適応放散のメカニズムを説明する
- ・ 生態系レベルの選択
- ・ 資源供給量が競争関係に与える影響
- ・ 相利共生の生態と進化
- ・ 捕食 被食関係の共進化
- ・ 社会性の進化と生態

微生物のモデル系の限界

- ・ 対象が小さいため、環境の不均一性をコントロールできない。多くの場合、生じた結果の説明として記述できるだけ（酸素利用量や代謝副産物の偏りなど）。
- ・ 進化がすぐに起こってしまう場合があるため、種間関係のあり方が観察者が把握する前に変化してしまったりする。
- ・ 現実のスケールで問題になる絶滅や遺伝的浮動などは、小さな個体群である必要があるため、この系では研究が難しい。
- ・ 無性生殖であること、形態的多様性に乏しいことなどから、年齢構造が重要な減少や、行動生態学的なテーマにはむかない。
- ・ モデル系でえられた知見をより大きく複雑な系に応用(外挿)する能力に限界がある（これは微生物系にかぎったはなしではない）。

というわけで、微生物のモデル系はフィールドや実験系での研究の補完的な役割を果たすものである。単純な系であることから、理論モデルの予測力を確かめるのに強力なツールとなる。生態的形質の遺伝的な背景や、生態系の自律性の研究などが現在機が熟しているといえる話題である。

微生物のモデル系は、窒素循環や、工業、医学などに重要な役割を果たしている微生物祖ものについての知見を深めるのにももちろん役に立つ。