

氏名・（本籍）	なか しま とし ゆき 中 島 敏 幸
学位の種類	理 学 博 士
学位記番号	理博第 1028 号
学位授与年月日	昭和62年3月25日
学位授与の要件	学位規則第5条第1項該当
研究科専攻	東北大学大学院理学研究科 （博士課程）生物学専攻
学位論文題目	THE CHANGES OF ECOLOGICAL TRAITS IN BACTERIAL POPULATIONS IN EVOLUTIONARY TIME SCALE. （進化的時間における細菌個体群の生態的特性の変化について）
論文審査委員	（主査） 教 授 栗 原 康 教 授 竹 内 拓 司 助 教 授 菊 地 永 佑

## 論 文 目 次

- I 総合序論
- II 進化的時間における捕食者-被食者相互作用及び種内競争下での細菌個体群の生態的性質の変化
  - (1) 序論
  - (2) 材料と方法
  - (3) 結果
  - (4) 考察
  - (5) 摘要
  - (6) 補遺
- III 種内競争下での細菌個体群の分散性の変化
  - (1) 序論
  - (2) 材料と方法
  - (3) 結果
  - (4) 考察
  - (5) 摘要
- IV 総合考察

# 論文内容要旨

## I 序論

生物個体群の制御の機構は、従来生態学的時間幅で扱われ、大部分においては、個体群の遺伝的变化は考慮されなかった。Pimentel (1961) は、遺伝的变化がフィードバックして個体群密度の動態に影響を及ぼしうると指摘した。これに加え近年、生活史戦略の研究や共進化の研究において、この遺伝的变化に焦点をあてた進化的時間幅における個体群動態及び生態的特性の変化が研究され、様々な仮説が出されている。しかしながら、多くの問題が未解決であり、また実証的裏づけに乏しい面も多い。

本研究では、微生物個体群を用いた実験モデルを導入し、捕食者-被食者相互作用を伴った種内競争、密度依存的圧力の低い種内競争、及び密度依存的圧力の高い種内競争のもとでの生態的特性(例えば、増殖率、最大収容量、細胞の形態など)の変化と個体群密度との関係を調べ(II章)、更に種内競争下での細菌個体群の分散性の変化を調べた(III章)。これらの結果より生態的特性の変化と個体群密度との関係を種内競争の様式の観点より考察した。

## II 捕食者-被食者相互作用及び種内競争のもとでの細菌個体群の生態的特性の進化的時間における変化

生物群集を構成する種の個体間における相互作用は、生態学的時間幅において個体群密度に影響を与え、更に進化的時間幅においては、生態的特性の遺伝的変異性に影響を与えられらる。本章では、個体群密度の進化的動態及び個体群の生態的特性の変化を明らかにする為に、微生物個体群を長期培養し個体群密度及び生態的特性の変化を調べた。

細菌 (*Escherichia coli*) をその捕食者 (*Tetrahymena thermophila*) との相互作用下で培養、種内競争の密度依存圧の低い状態(即ち、高い密度非依存的死亡率を与えた状態)での培養、そして種内競争の密度依存圧の高い状態(即ち、密度非依存的死亡率のない状態)での培養を行なった。これら三タイプの培養を連続透析培養系(図1)において以下のように行なった。

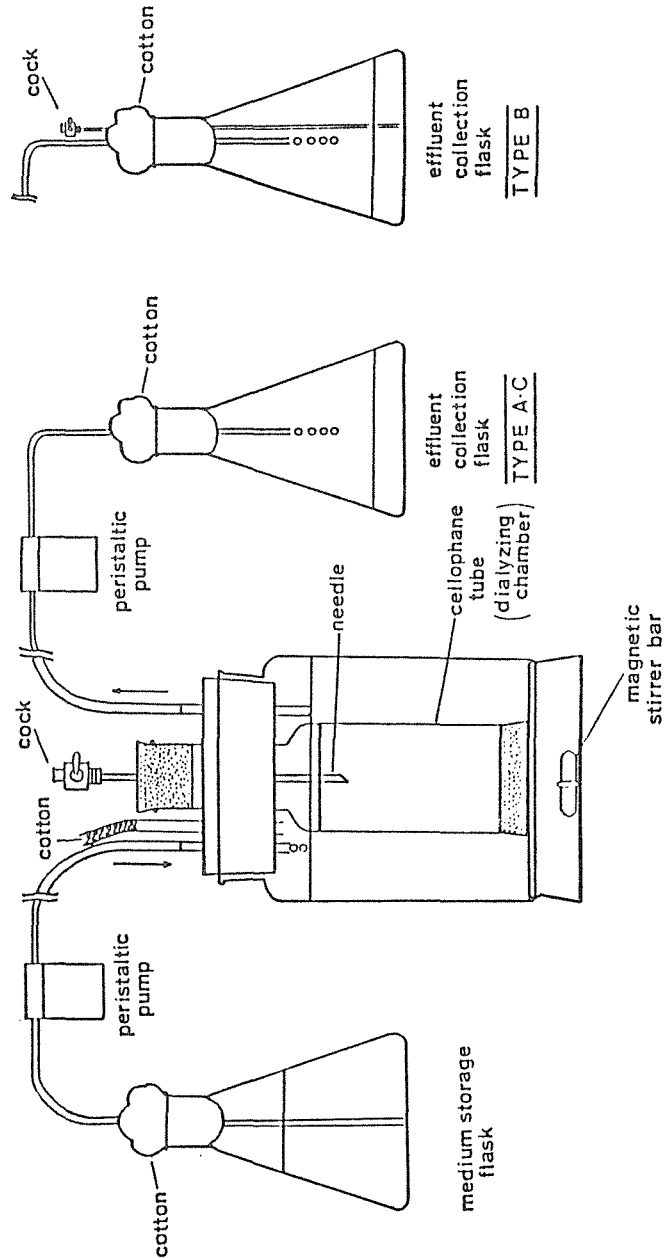
タイプA; *E. coli* と *T. thermophila* を混合培養した。

タイプB; *E. coli* を24時間間隔で断続的に希釈して個体群密度を最大収容量 (carrying capacity) より低くおさえ培養した。

タイプC; *E. coli* を希釈や捕食圧のない状態で培養した。

以上三タイプの連続培養は、約70~90日間浴槽中で30℃に保ち、この間に個体群密度の変化及び生態的特性の変化を調べた。これにより以下の結果を得た。

タイプAの培養において *E. coli* と *T. thermophila* は、実験期間を通して共存した。この培養系において *E. coli* の増殖率 (specific growth rate) は、高まった。また、*E. coli* の長い細胞の突然変異体が出現した。この長い細胞は、正常のものより *T. thermophila* に食われにくいことがわかった。この長い細胞の個体群中の割合は、培養期間中一定ではなかった。



Devices of continuous dialysis culture system.

図 1

培養最終日に分離した長い細胞のクローンは、正常の細胞形態のもの（同時に分離）に比べ、平均の増殖率及び最大収容量は、有意に低かった。個体群密度の動態に関しては、*T. thermophila* の密度が時間とともに増し、そしてわずかに減少する現象がみられた。これらの結果と数理的考察によりエサ個体群の増殖率の増加や捕（被）食率の減少が捕食者の平衡密度の増加をもたらしていることが示唆された。この捕食者の平衡密度の増加は、転じてエサ個体に対し、より強い捕食圧

をもたらすと考えられる。このような共通の捕食者のもとでのエサ個体間の競争的關係は、捕食により、エサ個体群が低密度に制御されるにもかかわらずエサの生態的特性の進化において重要な役割を演ずると思われる。

タイプBの培養においては、増殖率が増加し、そしてわずかに減少した。又培養開始後約15日目に透析膜上に付着菌がみられた。これは、断続的希釈下で流出しにくい為に出現したと考えられる。

タイプCの培養においては、増殖率は、培養開始後約30日あたりから増加しはじめ、この頃透析膜上に付着菌がみられた。生菌数は、付着菌の出現に対応し減少しはじめた。これは、細菌個体群における生態的特性の変化（即ち、付着細胞の出現）が非付着細胞に、より高い種内競争の密度依存的圧力をもたらしたことを示している。

本研究において、細菌個体群に対する淘汰圧は、時間に対して一定ではなく、生態的特性の変化（タイプA培養における *E. coli* の増殖率及び被食率の変化、タイプC培養における付着の性質）によって強められるということがみられた。更に、ある相互作用のもとで、単一或は、単純な生活史特性としての生態学的変数（ecological parameter set）が必ずしも選択されるのではなく、生態的特性の異質性（heterogeneity）が維持されることがわかった。

### Ⅲ 種内競争下での細菌個体群の分散性の変化

細菌個体群（*E. coli*）の分散或は、付着的性質がどのような生態学的条件において選択されるかを明らかにする為に以下に示す四つのタイプの培養系において、培養しこれらの性質の変化を調べた（図2参照）。

タイプⅠ； 連続的植え継ぎによる静置培養

タイプⅡ； 連続的植え継ぎによる攪拌培養

タイプⅢ； 連続的希釈による静置培養

タイプⅣ； 連続的希釈による攪拌培養

ここで、二種類の本株（*E. coli*）を実験に用いた。一つは、試験管の液体培地中で均一に分散し増殖するもの、他方は、試験管壁への弱い付着により空間的に不均一に増殖するものである。また、細菌個体群の分散性を測定する為に、heterogeneity index を用いた。これは、細菌個体群の増殖の定常期における試験管の上層中央部の密度を残りの部分の密度で割った値であらわしたものである。上記の実験により以下の結果を得た。

タイプⅠの培養において index の値の低い本株（即ち、付着性を示すもの）は、植え継ぎとともに分散性を増し index の値が1に達した。しかしながら、タイプⅡの培養においては、この株はタイプⅠにおいてのような増加は、みられなかった。これらの結果は、タイプⅠの培養においては、高い分散性を示す細胞が密度依存的競争圧を回避しうるのが為に選択されたということを示していると考えられる。

タイプⅡの培養においては、本株の index の値は、ほぼ変わらず維持された。

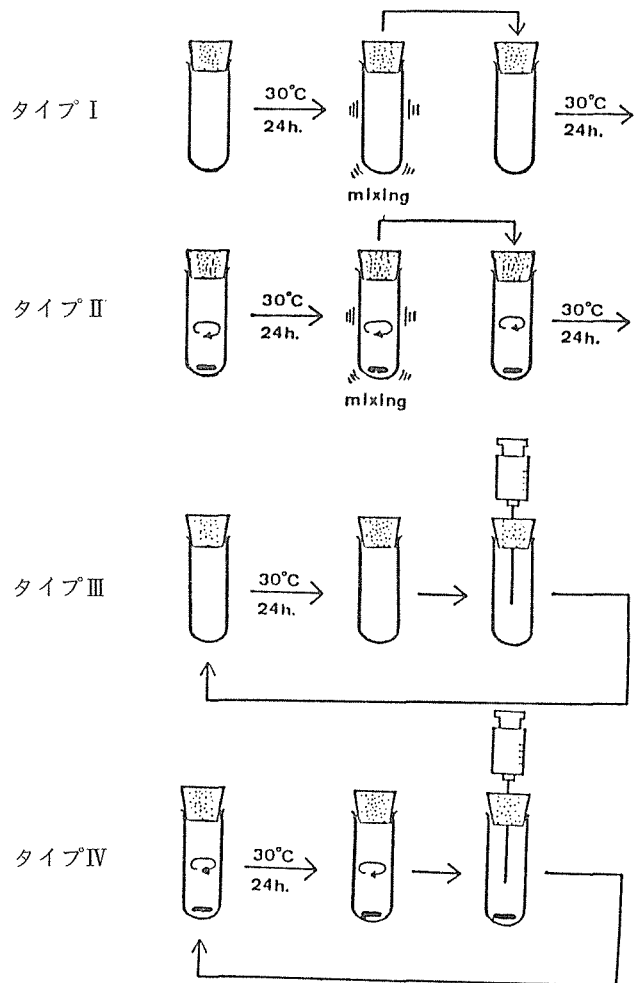


図 2

タイプ III 及び IV の培養においては、低い index の値の個体群が選択された。この低い値は、試験管壁への付着によるものであった。この付着という性質は、希釈培養下において、より希釈され（流出し）にくいと考えられる。

上記の四つのタイプの培養系の生態学的状態は、以下のようにまとめられる。

タイプ I; ここでは、いかなる変異体の出現も密度非依存的死亡率（即ち、希釈率）を下げることができず、種内競争の強さの分布は、培地中で必ずしも均一ではない。

タイプ II; ここでは、いかなる変異体の出現も密度非依存的死亡率を下げる事ができず、種内競争の強さの分布は、培地中で均一である。

タイプⅢ；ここでは、付着性を示す変異体の出現が密度非依存的死亡率を下げうる。又、種内競争の強さの分布は、必ずしも均一ではない。

タイプⅣ；ここでは付着性を示す変異体の出現が密度非依存的死亡率を下げうる。又、種内競争の強さは均一で、付着菌には、はく離力がかかる。

以上の実験結果より、細菌個体群の分散性は、密度非依存的死亡率を下げ、種内競争の圧力を回避するように変化すると考えられる。

#### IV 考 察

個体間の競争は、従来共通の資源をとりあう競争（exploitation competition）と直接的或は、代謝産物を媒介にした干渉（interference competition）に分けられている。本研究において、タイプB, C（Ⅱ章）やタイプⅠ～Ⅳ（Ⅲ章）の培養系のように捕食者の存在しない系においては、*E. coli* 個体間には、共通の資源をめぐる競争や代謝産物による干渉的競争が生じ、この競争においてより有利な変異体、即ち競争能力が高いか或は競争を回避する能力をもつものが増加したと考えることができる。しかしながら、タイプA培養（*E. coli*と*T. thermophila*の混合培養系）において出現した長い細胞のstrainは、正常型よりも増殖率や最大収容量が低いことからexploitation competitionやinterference competitionの点においては、正常型よりも競争的に優位ではありえないと考えられる。従って、これら二つの競争的關係とは異なる関係即ち共通の捕食者を媒介にした競争的關係が、このような生態的特性の進化の説明として重要な役割をもつと考えられる。

## 論文審査の結果の要旨

生物個体群の生態的特性の変化しうる進化的時間幅において個体群密度の動態およびその生態的特性がどのように変化（進化）するのかという問題に焦点をあてた研究が近年発展しつつあるが、理論面及び実証面において多くの問題点が残されている。本研究は、特に食う一食われる関係及び種内競争が個体群の進化的動態にどのような影響をもつかという点について、実験的解析を試みたものである。この解析において、世代時間の短く、無性的に増殖する微生物個体群の利点を利用し、細菌（*Escherichia coli*）及び原生動物（*Tetrahymena thermophila*）を用いた連続透析培養系を導入した。従来よく用いられる微生物の連続培養操置であるケモスタットは、個体群を維持する為に生物の overflow という物理的影響（即ち、密度非依存的死亡要因）を伴い、それ故に純粋に生物的相互作用による影響と非生物的要因を区別して解析することが困難であった。これに対し連続透析培養系においては、これらの要因を分離しうる点において、微生物個体群の進化的動態を解析するモデル実験系としてすぐれた方法と考えられる。

上記の方法及び試験管レベルの培養系を導入することにより、種内競争及び捕食者一被食者の相互作用と細菌個体群の生態的性質（増殖率、最大収容量、細胞の形態、空間的分散性など）の変化及び個体群密度の動態との関係を調べ、従来の生活史戦略の進化に関する諸説及び共進化研究に対して、いくつかの重要な知見を得た。特に、捕食者存在下での細菌個体群の種内競争は、捕食により細菌個体群が低密度におさえられるので、競争が緩和されるという考えが広く一般的になされてきたが、このような場合においても捕食者を媒介にした競争という従来考えられていなかった機構の重要性が明らかになった。即ち、捕食圧下での細菌個体群の増殖率の増加及び被食率の低下が捕食者の平衡密度の増加をもたらすことがわかり、この増加が転じて細菌個体群に高い捕食圧をもたらすことが示唆された。これは、細菌個体群の生態的特性の進化を説明する上で極めて重要であると考えられる。

次に、細菌個体群の分散あるいは基質への付着という空間的分布の進化的時間幅における種内競争下での変化を、試験管レベルの培養系において解析した結果、次のことがわかった。即ち、細菌個体群の分散或いは付着という性質の変化は、種内競争圧を回避しうるが流出という密度非依存的死亡率が高い“分散”とは逆に、種内競争圧は細胞の集合性の故に高いが流出（死亡）率は低い“付着”という二つの側面がバランスすることにより、方向が決まり、このバランスは、個体群のおかれている生態的状态により異なることが示唆された。

以上の結果より、個体間の生態的相互作用（種内競争或は捕食一被食関係）を通して、個体群密度及びその生態的特性がどのように変化するかという法則性について、実証面及び理論面において重要な知見をうることができた。

以上のごとく、本論文は著者が自立して研究を行なうに必要な高度の研究能力と学識を有することを示している。よって中島敏幸提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。