

氏 名 佐藤 正都

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2256 号

学位授与の日付 2021年3月 24日

学位授与の要件 先導科学研究科 生命共生体進化学
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Evolution of symbiotic systems in extreme and
heterogeneous environments

論文審査委員 主 査 大槻 久
生命共生体進化学専攻 准教授
沓掛 展之
生命共生体進化学専攻 教授
佐々木 顕
生命共生体進化学専攻 教授
Mike Boots
University of California, Berkeley
教授

(様式3)

博士論文の要旨

氏 名 佐藤 正都

論文題目 Evolution of symbiotic systems in extreme and heterogeneous environments

The evolution in a symbiotic system is tightly linked with the ecological and demographical background where the symbiotic system lies. At the same time, the evolutionary consequence of symbiotic traits could have a significant impact on the ecology or demography of the system. As previous theories suggest, the exploitation of a symbiotic partner species by another is a key factor that drives evolutions in a symbiotic system. However, despite many empirical and theoretical studies devoted to the evolution of the exploitation in mutualistic systems, few studies take into account the eco-evolutionary feedback. Similarly, even in the well-developed literature on the evolution of virulence in parasitic systems, little is known on the eco-evolutionary feedback in hosts and parasites living in heterogeneous habitats. Here I theoretically investigate the evolution of exploitations in symbiotic systems in extreme and heterogeneous environments to reveal the link between their evolution and ecology.

In chapter 2, I focus on a unique mutualistic system of tubeworm and sulfur-oxidizing bacteria in the deep-sea ecosystem. Symbiont bacteria produce organic products by chemosynthetic reaction and provide nutrients for their host tubeworms. In return, tubeworms provide a specific organ as the habitat of their symbiont bacteria. Although the mutualistic relationship is essential for both species to survive in an extreme deep-sea environment, this mutualism has several puzzling features in their symbiotic lifecycle. After acquiring sulfur-oxidizing bacteria from the environment, tubeworms become fully dependent on their symbiont bacteria for nutrient intake. Once ingested by the tubeworm larva, no additional symbionts join from the environment, and no

symbionts are released until the host tubeworm dies. Despite this very narrow window to acquire symbionts, some tubeworm species can live for >200 years. Such a restricted release of symbionts could lead to a shortage of symbiont bacteria in the environment without which tubeworms could not survive. In my study, I examine the conditions under which this mutualism can persist, and whether the symbiont-controlled host mortality induced by the exploitation of symbiont bacteria evolves toward a low value, using a mathematical model for the tubeworm-symbiont bacteria system. My model reveals that mutualism can persist only when the host mortality rate is within an intermediate range. With co-habitation of multiple symbionts strains in the same host, symbiont-controlled host mortality rate evolves toward a low value without driving either host or symbiont to extinction when competition among symbionts is weak and their growth within a host is slow. We also find the parameter conditions that lead to an unlimited evolutionary escalation of host mortality rate toward coextinction of both tubeworms and symbionts populations (evolutionary double suicide). The generality of this evolutionary fragility in obligate mutualistic systems, as well as the contrasting evolutionary robustness in host-parasite systems, are discussed.

In chapter 3, I focus on a general host-pathogen system and examine the effect of metapopulation heterogeneity on the evolution of virulence, the degree of exploitation by a pathogen. The spatial structure of populations and communities has never been entirely ignored in ecology, but most general theories of ecology and population biology have been built on the assumption of panmixis. Here we develop a general theory on the evolution of a pathogen trait under metapopulation heterogeneity of their hosts, in which epidemiological and genetic dynamics in local populations in heterogeneous conditions are intermixed by migrations of individuals. Such heterogeneity would bring differential selection pressures to local populations, which are then mingled through migrations to form an evolutionary trend in the entire metapopulation. Here I study the effect of metapopulation heterogeneity on the evolution of virulence by analyzing the

evolutionary and epidemiological dynamics in host metapopulation. The model reveals the following key findings on the evolution of virulence in a heterogeneous metapopulation. (1) Heterogeneity in net migration inflows to local populations always increases pathogen virulence, i.e., the evolutionarily stable virulence is always higher with heterogeneity in net migration inflows than without. The same is true for the heterogeneity in intrinsic growth, carrying capacity, immunity loss, or any parameter that affects the dynamics for pathogen mutant only through equilibrium susceptible densities (resident-mediated heterogeneity). (2) The increment of pathogen virulence due to such heterogeneity is approximately proportional to the variance of the heterogeneous parameter over metapopulation. (3) The increment of pathogen virulence by introducing resident-mediated heterogeneity is analytically expressed as the covariance of the local selection pressure and the local reproductive value. (4) The reason why such heterogeneity always increases the pathogen virulence is explained by the fourfold concordance between the variable parameter at the local population, the equilibrium local density of susceptible hosts, the local selection pressure, and the local reproductive value. (5) Although these analytical results are shown under the assumption that heterogeneity of a small degree is introduced into a homogeneous metapopulation, the robustness of the results is shown for a large degree of heterogeneity and the cases where further heterogeneity is introduced into an already heterogeneous metapopulation. (6) Unlike heterogeneity in migration, intrinsic growth, carrying capacity or immunity loss (resident-mediated heterogeneity), heterogeneity in host natural mortality, recovery rate, infectivity, or any parameter that directly affects the dynamics of a pathogen mutant has no such unequivocal effect on the evolution of virulence. However, whether the heterogeneities in the latter parameters increase or decrease pathogen virulence can be predicted by the sign of a quantity defined by model parameters. These results would cast new theoretical insights into the evolution of pathogen virulence in the heterogeneous world.

In chapter 4, I discuss future extensions of my results of the evolution of symbiotic systems. As a strength of the theoretical study, both of my models for mutualism between tubeworms and sulfur-oxidizing bacteria and for the host-pathogen system with metapopulation heterogeneity have a large potential for the extension to apply other types of symbiotic interactions. Although there is still uncertainty about how eco-evolutionary feedback acts in diverse symbiotic systems, I believe that my models can take a big step towards our understanding of the evolution in symbiotic systems that underlie complex and diverse natural ecosystems.

博士論文審査結果

Name in Full
氏名 佐藤 正都Title
論文題目 Evolution of symbiotic systems in extreme and heterogeneous environments

博士論文は4章から構成される。第1章では共生について、相利共生の自然界での役割や、相利共生と寄生が連続性を持って広がっていること、そしてそのような関係性においてはパートナーを搾取する進化が起こりうるということが述べられている。出願者は共生研究において必ずしも進化-生態学的フィードバックが十分に研究されてこなかったことを指摘し、本論文の序論としている。

第2章ではハオリムシと硫黄細菌の相利共生系を取り上げている。この共生系は絶対共生系であり、ハオリムシの幼生が硫黄細菌を取り込むと、成体となったハオリムシは体内の特殊化した器官に硫黄細菌を留め続け、死亡するまで硫黄細菌を外部に放出しないという特異な特徴を持つ。しかしハオリムシは200年以上もの間生き続けることが知られており、環境中の硫黄細菌数が少なくなることが予測されるにもかかわらずこの共生系がどのように維持されているのかという疑問が生じる。出願者は硫黄細菌が宿主のハオリムシを搾取するその度合に着目し、これがハオリムシの死亡率に影響を与えるというモデルを構築してハオリムシ-硫黄細菌共生系の個体群動態モデルを調べ、その結果、搾取度合いが小さすぎても大きすぎても両個体群は絶滅してしまうことを見出した。さらにこの搾取度合い x を進化形質として進化的侵入解析の手法を用いて x の進化を調べ、進化の結果として搾取の度合いが大きくなりすぎ、両個体群がともに存続し得なくなることを起きうることを発見し、これを **evolutionary double suicide** と名付けた。極限環境下でのユニークな絶対共生系であるハオリムシ-硫黄細菌共生系に着眼したその優れた着眼点もさることながら、共生者が水平伝達される場合においてはその共生が極めて不安定な基盤に成り立っていることの発見は一般の絶対共生系に対しても成り立つ結果であり、本章の結果は学術上の価値が高く影響力のあるものだと高く評価される。

第3章は宿主に対する搾取の別の姿として病原体の毒性の進化を取り上げ、特に疫学および生態学的パラメータの異質性が毒性の進化に与える影響について **SIRS** モデルを用いて調べた研究である。具体的には移住で互に行き来のある個体群から成るメタ個体群モデルを考え、各個体群で上述のパラメータに違いがある場合について、摂動論とコンピュータシミュレーションの両手法を用いて **ESS** (進化的に安定な戦略) となる毒性を調べた。その結果、異質性が移住率、内的自然増殖率、環境収容力、もしくは抵抗性消失率に存在する場合には、進化する毒性は異質性のないメタ個体群における毒性よりも必ず高い値になるという極めて一般的な結果を導出した。また、その毒性の増分が、異質性のあるパラメータの分散に比例することも同時に見出した。これら一連の結果は新規性が著し

く、定量的な結果は予測にも役立ち、都市への人口集中などにより今後ますます地域間での異質性が増加するであろう世界にとって重要な知見であると考えられる。また本章の後半では結果の直感的な説明として選択圧と繁殖価の共分散による議論がなされており、優れている。

締めくくりとなる第4章では前章までの結果が簡潔にまとめられるとともに、今後の展望が述べられている。

本博士論文は、共生とそこにおける搾取という視点でまとめられ、中心となる第2、3章の内容は新規性が高く一般性に富んでおり、その学術的価値も極めて高いと判断された。また同分野の研究に与える国際的なインパクトも高いと評価できる。

なお第2章の内容をまとめた論文は *The American Naturalist* 誌に受理済み・掲載予定であることを確認した。