

氏 名 内海 邑

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2019 号

学位授与の日付 平成 30 年 3 月 23 日

学位授与の要件 先導科学研究科 生命共生体進化学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Theoretical study of evolutionary emergence and
maintenance of mutualistic symbiosis

論文審査委員 主 査 講師 沓掛 展之
教授 佐々木 顕
講師 大槻 久
教授 山内 淳 京都大学 生態学研究セン
ター

論文の要旨

Summary (Abstract) of doctoral thesis contents

Mutualism based on reciprocal exchange of costly services must avoid exploitation by “free-rides”. Previous studies in the field of evolutionary ecology have explored vigorously how mutualism is evolutionarily maintained, and proposed various mechanisms to explain it. However, the evolution of symbiotic relationship is still unclear because it remains to be solved how the maintenance mechanisms themselves evolve. Since these mechanisms are essential to mutualism, their evolution is a central question to be investigated for understanding the evolution of symbiosis, in particular how symbiosis evolves toward not parasitism but mutualism. Here I theoretically investigated the evolution of maintenance mechanisms of mutualism. Mechanisms maintaining mutualism are usually classified into two types: “discrimination”, which is an active behavioral response to the quality or behavior of partners to reward only cooperators; and “partner fidelity feedback”, which is an automatic positive feedback between the fitness of participants involved in symbiosis. I therefore dealt with both types of mechanisms.

In chapter 2, I first focused on discrimination. In mutualism where a host acquires new symbionts from its environment, or horizontally transmitted mutualism, the host usually discriminates against free-riding symbionts. A well-known example is legumes that penalize non-cooperative rhizobia by halting oxygen and nutrient supply to them. Although discrimination promotes the evolution of cooperation, the evolution of discrimination has been considered to be difficult; once discrimination by hosts effectively removes free-riders from the symbiont population and cooperators become prevalent, a host can almost always meet cooperators and hence no longer needs to discriminate among symbionts. In other words, it has been argued that discrimination and thus mutualism cannot be maintained unless free-rides are supplied perpetually by mutation and/or immigration. In this chapter, I tried to resolve the “paradoxical” coevolution of discrimination by hosts and cooperation by symbionts, by comparing two different types of discrimination: “one-shot” discrimination, where a host does not reacquire new symbionts after evicting free-riders, and “resampling” discrimination, where a host does from the environment. My study shows that this apparently minor difference in discrimination types leads to qualitatively different evolutionary outcomes. First, although it has been usually considered that the benefit of discriminators is derived from the variability of symbiont quality, I showed that the benefit of a certain type of discriminators (e.g. one-shot discrimination) is proportional to the frequency of free-riders, which is in stark contrast to the case of resampling discrimination. As a result, one-shot discriminators can invade the free-rider/non-discriminator population, even if standing variation for symbiont quality is absent. Second, my one-shot discriminators can also be maintained without exogenous supply of free-riders and hence is free from the paradox of discrimination. Therefore, my result indicates that the paradox is not a common feature of evolution of discrimination but is a problem of specific types of discrimination.

In chapter 3, I focused on partner fidelity feedback. In mutualism between unicellular hosts and their endosymbionts, symbiont cell division is often synchronized with its host's,

(別紙様式 2)
(Separate Form 2)

ensuring its secure vertical transmission. Synchronized cell division can therefore align the fitness interests of hosts and symbionts and be a driving force of partner fidelity feedback. However, if symbionts stopped synchronizing and divided faster than their host, they could burst the host cell and could proliferate more effectively via horizontal transmission. Therefore, symbionts face the tradeoff between efficient vertical transmission through self-restrained division and efficient horizontal transmission through rapid proliferation within a host. Here, I theoretically explored the condition for the evolution of self-restrained symbiont division. I assumed that symbionts control their division rate and that hosts control symbionts' death rate by intracellular digestion. In particular, I assumed the following: symbiosis helps both hosts and symbionts to survive; when a host cell divides, its daughter cells inherit its symbionts randomly; when a symbiont divides in a host cell, the divided cells accumulate in the host cell and eventually leads to its burst. My analysis shows that symbionts decrease their cell division rate evolutionarily if not only symbiont's but also host's benefit through symbiosis is large. Moreover, two outcomes arose as evolutionary bistability: the coevolution of hosts and symbionts leads to either secure symbiosis where symbionts is vertically transmitted through synchronized cell division, or the arms race where symbionts behave as lytic parasites and hosts resist by digesting them.

In chapter 4, as future perspectives of studies on the evolution of symbiosis, I discussed the evolutionary transition from free-living to organelle. During the evolutionary transition, the maintenance mechanism of mutualism probably switches from discrimination to vertical transmission (partner fidelity feedback), or the two mechanisms become to work together. Thus, the coevolution of discrimination and vertical transmission is an important problem to investigate the evolutionary transition. Although I did not analyze the coevolutionary dynamics directly, my above results provide an insight into the coevolution of discrimination and vertical transmission and the evolutionary emergence of organelle.

Summary of the results of the doctoral thesis screening

学位出願者（内海 邑）は、相利共生系の進化と維持に関して、数理モデルを用いた理論的な研究を行ってきた。

第一章の序説では、相利共生系の維持にとって、自らはコストを払わず共生パートナーから利益だけを受け取る「ただ乗り」個体を排除することが重要であること、それを可能とするメカニズムとして、宿主による共生者の選別(discrimination)と制裁(sanction)と、同じ共生パートナー間の互酬的相互作用の繰り返し(partner fidelity feedback)が提唱されてきたことを指摘している。その上で、相利共生の維持を可能にするこれら二つのメカニズムそのものの進化には、困難や理論的な未解決問題が指摘されており、その解明が博士論文のテーマであることを述べている。

第二章では宿主による共生者の選別・制裁の進化を取り扱っている。マメ科植物と根粒菌やユッカとユッカ蛾間の共生のように、宿主個体が共生者を環境中から獲得することで共生関係が始まる水平伝播型共生を想定し、ただ乗り共生者に対する選別と制裁の進化を数理モデル化している。従来の理論研究において、宿主による選別と制裁の進化が、ただ乗り共生者を駆逐する結果、選別と制裁の利点が失われ、ついにはコストのかかる選別と制裁を行う宿主が集団から消滅して共生系が崩壊するという「選別のパラドックス」が指摘されてきた。この難点を克服するためには、共生者の質の多様性が高頻度の突然変異や移住で維持される必要があった。出願者はまず、選別と制裁に関して、リサンプリング型とワンショット型の2つのタイプが概念的に区別できることを指摘する。そして、ただ乗り共生者を選別・排除した後に、環境から共生者を補充しない、ワンショット型の選別・制裁戦略を採用すれば、選別・制裁の初期進化と安定な維持が、突然変異や移住などの外的要因による共生者多様性供給が無くても可能になり、選別のパラドックスが解消されることを示した。この章の研究内容は、Journal of Evolutionary Biology に掲載発表された。

第三章では partner fidelity feedback を可能にする共生者の分裂同期と垂直伝播の進化を取り扱っている。単細胞の宿主と、その内部共生者は、お互いの分裂を同期させることによって共生者の垂直伝播を可能にしている。内部共生者の分裂速度が増加すると、過剰となった共生者が宿主細胞を破裂させ、未感染の宿主細胞に水平伝播する寄生関係に転化する。出願者は、共生者の分裂自制がこの共生系の維持に必須であることに着目し、共生者の分裂速度と宿主の共生者への寛容性の共進化を数理モデル化した。その解析の結果、分裂自制は共生者と宿主の双方にとって共生の利益が大きい場合のみ進化できること、また宿主と共生者との関係は、初期条件に依存して、共生者が垂直伝播する相利共生系か、宿主を搾取して次の宿主に水平伝播する寄生関係のいずれかに進化する双安定性を示すことが分かった。この進化的双安定性は、水平伝播型寄生関係の垂直伝播型への変換による相利共生系成立という従来指摘されてきた進化シナリオを極めて起こりにくくすることを指摘している。

第四章では第二章と三章の結果を概説するとともに、自由生活者から垂直伝播する共生者へ至る進化的遷移において、相利共生を維持するメカニズムが「選別と制裁」から垂直

(別紙様式 3)

(Separate Form 3)

伝播による partner fidelity feedback に切り替わること等を示唆している。

本博士研究は相利共生系の成立・維持プロセスの解明に多視点から取り組んだ優れた論文だと高く評価できる。博士論文は英語で書かれており、出願者は十分な英語能力を有すると判断される。これらの点を合わせて、審査委員会は全員一致で、本論文が博士（理学）の授与に十分値するものと判定した。