

2021.05.31 担当：古市

鏡の国の生態学

Ecology “through the Looking Glass”

What Might Be the Ecological Consequences of Stopping Mutation?

Robert D. Holt

“ 有性生殖に興味のある実際主義な生物学者は、
3種類以上の性を持つ生物が経験する詳細な結末を
解明しようとしないだろう
しかし、なぜ現実では性が常に2種類であるかを
理解したいと思うなら、他に何をすべきだろうか? ”

R. A. Fisher,
The Genetical Theory of Natural Selection, 1930, p. ix

担当者コメント：本文の注釈1も見てみてね (p. 101-102)

What Are Scientists Doing?

多くの科学者の主要な目的は、
より真実に近いかたちで世界を記述すること

しかし、
明らかに真実でない場合について考えることで
真実が得られることがある

すべてのモデルは、世界の単純化を含んでおり、
探求のためのある種の意図的な嘘といえる

このような嘘(単純化)は、
複雑な世界におけるプロセスやパターンの理解の手助けとなる

現実の2種間の競争を文字通り記述している
と考えている人はいない

Lotka-Volterraの競争モデル

タイムラグ・年齢構成・空間配置などなど、いろいろ考慮していない

しかし、それら他の要因を無視することで、
現代の共存理論に組み込まれている洞察である
競合する種の共存は、種間競争だけでなく
種内競争も考慮する必要があることの理解につながった

このような嘘(単純化)は、
複雑な世界におけるプロセスやパターンの理解の手助けとなる

Hubbellも、本当にすべての熱帯樹木種が同一のニッチであると
信じているわけではない(personal communication)

Hubbell の生物多様性と生物地理学における統合中立説

中立的な動態という事実に反する仮定を置くことにより、
熱帯雨林の群集構造の多くの特徴をよく説明できる

事実と大きく異なることを仮定することも ときには価値があるだろう

寄生生物や病原体がいなかつたら、

→ 热帯林の多様性は数千年かけて崩壊し始めるかもしれない
(Janzen-Connel 効果が重要であるなら)

→ そもそも性が進化しなかつたかもしれない
(Jaenike や Hamilton の性の進化の仮説が正しければ)

生物が1次元の世界にいたら、

→ 個体群成長の基本的なモデルは、指数関数的な成長でなく、
加法的な成長になるかもしれない

生態学と進化学の融合は 現代の大きなチャレンジのひとつ

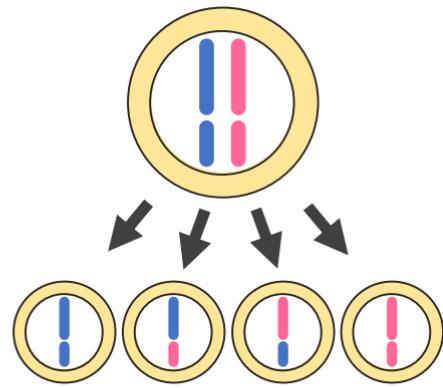
著者がこの章でしたいこと

思考実験

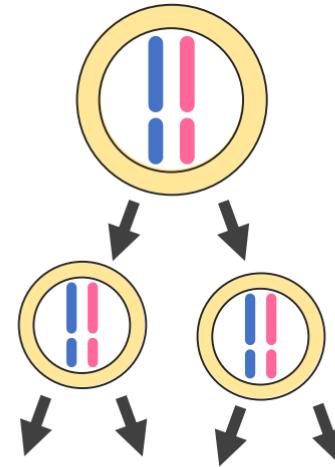
変異の源泉である突然変異を止め、進化を止める
そして、何が起きるかを見る

突然変異は、DNA複製のミスによって起きる
生殖細胞だけでなく、体細胞分裂のときにも起きる

生殖細胞系列



体細胞系列



突然変異を止めるということは、
異なる変異のソースを止めることになる

Turning Off Somatic Mutation: Would This Matter?

個体内における思考実験：

体細胞の突然変異をなくした場合について考える

個体内の突然変異を止めることに

システムティックな生態学的結末はあるのか？

この答えは

老化が、個体群において重要か重要でないか

に依存する

ほとんどの生物で老化が見られる

老化の主要な理論のひとつに

disposable soma theory (“使い捨ての体”理論) がある

- ・生物が加齢するにつれ、細胞に損傷が蓄積する
- ・損傷は自己修復が可能
- ・自己修復にはコストがかかる
- ・加齢するにつれ修復のコストは増加する
- ・（子孫の数を増やすために身体が存在しているのであれば）
最終的に、さらなる修復の利益を、修復のコストが上回る
- ・老化はほとんど避けられなくなる

担当者コメント：最近PNASに関連する論文が出ていた

Omholt & Kirkwood 2021 「Aging as a consequence of selection to reduce the environmental risk of dying」

この蓄積された損傷（老化と呼ぶ）の一部は、
体細胞DNAの突然変異による

体細胞の突然変異は、中立・有害・有利のどれか

有利な突然変異をもつ細胞の子孫は増える
→腫瘍（悪性になればガン）と呼ばれる

体細胞の変異の蓄積がガンを引き起こすことは
広く受け入れられている

ガンの生態－進化ダイナミクスは
ガンの成長を遅らせたり悪性化を防ぐためのアプローチに
洞察を与える

体細胞の突然変異を完全になくしたら、
ガンは生じなくなり、老化は緩やかになる可能性が高い

ヒトの健康にとって重要かもしれないが、
自然の群集に影響を与えるかは疑問

Hochberg & Noble 2017

“通常”の環境における、ガン罹患率は5%以下であり、
ガンがかなり稀な種もいる

自然個体群においてガン罹患率が高い例もある
coral trout in Great Barrier Reef: Sweet et al. 2012

ただし、環境搅乱がある場合が多いように思われる

例えば、セントローレンス河口では、死亡したシロイルカの
約20%でガンが見つかった（ヒトに匹敵）

環境汚染が原因であることが示唆されている

老化も同様に、
自然個体群ではほとんど存在しないと考えられてきた

老化が観察されても、
特殊な環境で長く生きられるようになったから
と考えられていた
(例えば、ペットや動物園で飼育されている動物)

ガンや老化が引き起こす人口動態的荷重は
自然個体群ではとても小さく、
体細胞の突然変異がなくなったことの影響は
無視できる程度かもしれない

しかし、少なくともいくつかのケースでは、
体細胞の突然変異が、大きな人口動態的荷重を
もたらすと考えられる

Gaillard et al. 2017

自然環境下の哺乳類個体群についての詳細な長期研究

様々な種・生息地で、

老化による生命機能低下のパターンを明らかにしている

Vittecoq et al. 2015

前癌状態(自然個体群でも観察される)は、

生態的な影響を与える

飛行速度や警戒、逃避能力などがわずかに低下しただけでも、捕食リスクは大きくなる
採餌効率の低下は、気候ストレス、餌の制限、競争などの影響を受けやすくなる

分布限界や生息地の周辺部においては、
急激な環境の変化や適応度の低下を経験する可能性が高い
体細胞の突然変異による適応度荷重が、
局所絶滅に働くかもしれない

この場合、体細胞の突然変異の消失は、
個体群増加や分布域の拡大を促進するだろう

体細胞の突然変異の抑制の影響は、
より長い進化的時間スケールにおいて劇的かもしれない

免疫反応など腫瘍に対する生体全体の反応に加え、
細胞内では、数多くの分子機構が
DNA複製のエラーの最小化やDNA修復に従事

体細胞の突然変異を抑えるコストはどの程度？
ちゃんと調べた研究はなさそう

そのコストを排除することは、
様々な分類群で競争的な利益をもたらすかもしれない

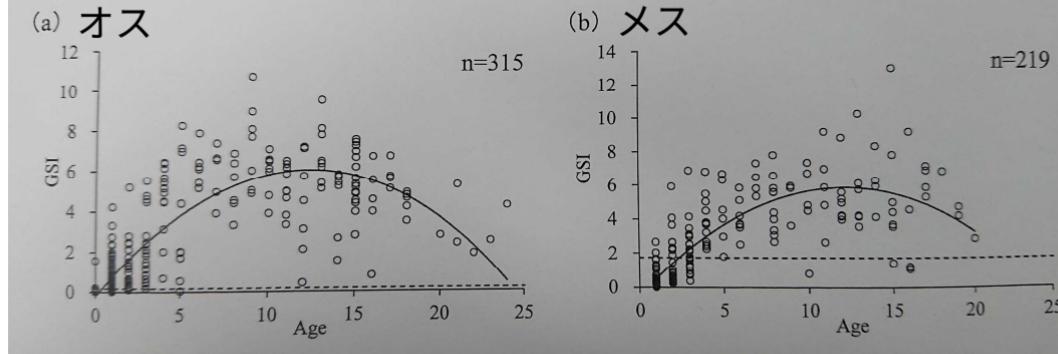
自然個体群における
体細胞突然変異の人口動態的荷重を評価すること

個体群や群集への
体細胞突然変異の波及効果を評価すること

生態学と進化学の境界にある
興味深く重要な未解決問題に思われる

僕のちょっと気になる話→マアジ

東日本で高齢のマアジが報告されている (最高で23歳) 高村ら 2020



生殖腺重量指数にピークがあり、
高齢になると低下

マアジでも老化減少?

西日本ではそんなに高齢な個体はいなそう
水温環境などが原因で、海域によって寿命が異なる?

老化・寿命の変な研究ができそう

Ecological Impacts of Deleterious Mutations

生殖細胞系列の突然変異について考える

新たな突然変異を止めることができたら、
どうなるだろうか？

仮定：突然変異のほとんどは有害・環境は一定

自然選択が個体群から有害な突然変異を取り除くとしても、
新たな突然変異が継続的に発生するため、
個体群はある程度、不適応な状態になる

そのような突然変異の存在による適応度の減少は、
遺伝的荷重(genetic load)と知られている

遺伝的荷重の影響は大きそう

Kondrashov 2017: ヒトでの有害突然変異のレビュー

Burt 1995: 細菌とショウジョウバエは世代を経ることに平均適応度が0.1~3%低下

自然選択は遺伝的荷重を取り除くように働く
→ 静的に見える生態系にひそむ隠れた進化プロセス
(cryptic evolution : 初出はKinnison et al. 2015と思われる)

自然個体群における遺伝的荷重、
およびその生態学的影响の可能性についてレビューがある
Agrawal & Whitlock 2012

遺伝的荷重の影響の大きさは、
遺伝的要因・生活史的要因・生態学的要因など
さまざまな要因に依存する

体細胞系列と同様に、生殖細胞系列においても
突然変異を減らすための修復機構にコストがある

Mirzaghadeli & Horandl 2016

DNA酸化損傷の修復機能は、
減数分裂を行う有性生物の主要な適応機能であると主張

有性生殖には、DNA修復に関連した多くのコストが伴うだろう

遺伝的荷重の結末の1つ

小個体群において、遺伝的浮動により
有害突然変異の頻度が増加し、固定されてしまう

遺伝的荷重と遺伝的浮動の組み合わせは、
有性生物・無性生物のどちらにおいても
個体群の絶滅を引き起こしうる

一般的に、個体群の有害突然変異を除去できる能力は、有効集団サイズが増加するにつれ高くなる

もともと小さい個体群は、
次第に不適応的になって、より小さくなり、
荷重がさらに大きくなる

という、悪循環が起きる可能性がある

このような荷重は生態系に影響を与えるのだろうか？

- ・局所的なスケールにおいてしばしば見られる種の入れ替わり(species turnover)を引き起こしているかも
入れ替わりは主に個体数の少ない種間で起きていることを示す研究あり Williamson 1981
有害突然変異が局所的な絶滅の原因の一部となっているかもしれない
入れ替わりと個体数に明確な関係がないことを示す研究もあり e.g. Thuiller et al. 2007
- ・多くの種で見られる、局所的にはよく見るが広い範囲においては希少であるパターンを生み出しているかも
多くの個体群は遺伝的浮動により、絶滅のリスクにさらされているかもしれない

この影響は、定量的にはどのくらい重要なのだろうか？

有害突然変異が止まつたら、時間が経過するにつれ、
変異は自然選択により取り除かれるはず

→ 絶滅率は低下し、
広い範囲で種が見られるようになるのだろうか

いくつかの突然変異は、
ある生息地では有害で、それ以外では中立かもしれない

→ 生息地利用のジェネラリスト化が起きるかも

有害突然変異の効率的な除去は
有性生殖の利益のひとつと考えられている

突然変異がとまつたら、

→ 有性生殖の分類群が、無性生殖の類似した分類群に
置き換わっていくかもしれない

最終的に、多くの生態学的に重要な特徴が消失するかも
性的対立につながるオス間闘争や生殖隔離に関する形質など

人口動態学的荷重であるオス生産が失われるのは
言うまでもない

遺伝的荷重は、種間相互作用にも波及する可能性

種間競争

Agrawal & Whitlock (2012) 資源を巡る2種間競争のモデル
→ 遺伝的荷重がわずかだとしても、競争排除につながる

食物網

一般的に、捕食者は被食者より個体数が少ない

そのため捕食者は、より大きい遺伝的荷重を持っており、
狩猟能力や代謝コストに悪影響はあるだろうか？

Now, On to Beneficial Mutations

有利な突然変異は、有害突然変異に比べ稀だが、自然選択を介した環境への適応につながる

ほとんどの生物種は絶滅している

その理由の1つは、地球の物理的環境が常に変化しているから

現存の系統は、以下のどちらかにより絶滅を免れている

- ・環境を追って移動した
- ・新しい環境に適応した ←進化的救助のテーマ

進化的救助 (evolutionarily rescue)

個体数減少の原因となった新しい環境に適応することで
集団が絶滅を免れる

Bell 2017のレビューがある

大きい個体群ほど、
適応的な遺伝的変異を保持（もしくは創出）する可能性が高く、
急激な環境の変化にも存続することができる

Stewart et al. 2017 実験的な進化

- ・個体群の新たな環境への適応能力は、すでにある遺伝的変異の少なさに制限されている
- ・遺伝的変異の注入（遺伝子流動や突然変異）が重要

変化する環境における種の存続は、
どの程度、どの時間スケールで、すでにある変異でなく、
突然変異により創出された新たな変異に依存するのだろうか？

この答えは、Bell 2017で示唆されている

- ・短命で無性の微生物の大きい個体群では、
主に新たな突然変異に依存する
- ・長命で有性の動物や植物の小さい個体群では、
すでにある遺伝的変異のみに依存する

この一般化は、長期的になると破綻するが、
長期とはどのくらいの期間？

敵対的な種間の赤の女王ダイナミクスでは、

- ・共進化が停止するまでどのくらい時間がかかるのだろうか
- ・進化が止まったときに、相互作用の一方で
システムティックな優位性はあるのだろうか

Hiltunen et al. 2015 ミクロコスムの捕食ー被食相互作用

変動する個体群動態と利用可能な資源が少ない期間は
被食者の防衛の進化を制約し、
捕食者から被食者へのトップダウン効果が強められた

被食者の有効集団サイズが小さく、
新たな突然変異が抑えられたためか？

担当者コメント：
もしかして小型浮魚類は優位？
wasp-waist ecosystem

ただマイワシの有効集団サイズは
すごく小さいとの報告も…

赤の女王ダイナミクスにおいて、
新たな突然変異が起きなくなった場合はどうなるのか？

この結末を表現するには、
ルイス・キャロルの言葉が適しているだろう



“何もするんじゃない、そこに立ってろ”

ディズニーアニメ映画「ふしぎの国のアリス」より

赤の女王仮説



“ここではね、同じ場所にとどまるためには、
思いっきり走らなければならないの，”

ルイス・キャロル「鏡の国のアリス」河合祥一郎訳

生態学と進化学の境界の重要な疑問の答えを私達は知らない

- ・生態系の安定性と構造は、構成する種の進化のダイナミクスにどの程度依存しているのか？
- ・そのようなダイナミクスは、既存の変異の搅拌や組み換えでなく、突然変異による新規の変異の注入をどの程度必要としているのか？

この疑問に答えるために、突然変異が起きない、事実と異なる世界を通して考えることは、理解を容易にしてくれるだろう