

## 微生物の適応と多種共存

鈴木 研志

微生物はどのように共存しているのだろうか。土や水を顕微鏡で観察すると驚くほど多種多様な微生物を観察することができ、分子生物学的な実験を行えば、数百を超える微生物がわずかに数mLの範囲に生息していることがわかる。微生物がその環境で生き残るためには限られた資源を獲得して増殖しなければならず、できなければ淘汰されてしまう。これはガウゼの競争排除則として知られており、生態系に存在する生物の種数は資源の数に等しくなることが示されている<sup>1)</sup>。しかし実際には、資源の種類・量ともにそれほど豊富でもない環境条件であっても数百種もの微生物が保持されており、競争排除則が当てはまらない。ではなぜ多種多様な微生物が共存できるのだろうか。

比較的大きな動植物の世界に見られるように、生物は食物連鎖を形成しそのバランスを保つことで種多様性を維持している。また、食物連鎖は一つの鎖状構造ではなく網目のような複雑な関係性を持つことから食物網という概念が考えられてきた<sup>2)</sup>。実は微生物の世界でも食物網が形成されている。微生物は細胞の周囲に存在する基質を利用し増殖する。その際、代謝産物が細胞外に分泌されることがある。あるいは死細胞が溶菌し、さまざまな物質が系内に放出される。これらの物質はPublic Goodsとして他の微生物が再利用可能であり、限られた資源の中で多種共存を可能にする重要な因子であると考えられている。たとえば、グルコースを競合する*Burkholderia*属細菌と*Staphylococcus*属細菌を共培養すると、*Burkholderia*属細菌がグルコースを代謝することで生産される酢酸を*Staphylococcus*属細菌が利用して共存することが知られている<sup>3)</sup>。つまり、限られた資源が微生物の働きによって多様化し、微生物が適応することで食物網を形成し多種共存しているのではないかと考えられている。

一方で、元々ある基質を競合せずにPublic Goodsを利用するような適応をするのはなぜだろうか。我々人間は思考し意思決定できることから、食べ物が複数あれば、それなりに譲歩して分け合うことができる。一方、微生物は思考能力がないにも関わらず、trade-offやbet-hedgingといった適応によって、まるで互いに譲歩したように共存する。Trade-offとは利益を得るために選択肢の一つを犠牲にする適応であり、bet-hedgingとはあえて二つの選

択肢を残してうまく行った方を選択するという適応である。これらの適応をよく表現した例として、*Pseudomonas fluorescens* SBW25株の環境変化に応答した形質多型の出現である<sup>4)</sup>。SBW25株を静置培養すると、培地中に浮遊する細胞、液面に膜を形成する細胞、そして沈殿する細胞の三つに分かれる。このような棲み分けは培養液中の酸素濃度に依存していることがわかっている。しかもどれか一つの表現系を継代すると、再び三つの表現系が現れる。一方で、攪拌し酸素供給を行うと浮遊細胞のみになる。このように微生物は、まるで多細胞生物の細胞が分化していくように、一種の微生物が多機能化することで環境変化へ適応する。

微生物間で引き起こされる相互作用は多種共存を可能にする要因の一つである。たとえば、一つの資源を競合している三種の微生物間にA種はB種を抑制し、B種はC種を抑制し、C種はA種を抑制するという三つ巴の関係があった場合、三種は菌密度を変動させながら共存することが知られている<sup>5)</sup>。微生物は抗生物質のような他の微生物の増殖を抑制する物質や、逆に増殖を促進する物質、あるいは自身の増殖を抑制する物質を生産する。これらの物質は分子拡散によって周囲の微生物に到達しその効力を発揮しており、相手の増殖に直接的な影響を与えることで食物網を形成せずとも多種共存を可能にする重要な因子になっている。

本稿では微生物の共存が、生存を賭けた究極の選択や相互作用によるせめぎ合いといった、個々の微生物の適応と他の微生物との関係性がきわめて複雑に絡み合うことで実現されていることを紹介した。解析技術が飛躍的に発展しており、生態系内に生息する微生物、それらが生産する代謝産物、個々の微生物の代謝活性を網羅的に解析可能になってきている。これらの情報を微生物の共存という視点から紐解いていくことで、複雑怪奇な微生物の世界を垣間見ることができるようではないだろうか。

- 1) Gause, G. F.: *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins, Baltimore (1934).
- 2) Pilosof, S. et al.: *Nat. Ecol. Evol.*, **1**, 101 (2017).
- 3) Hebel, J. et al.: *J. Math. Biol.*, **53**, 556 (2007).
- 4) Rainey, P. B. et al.: *Nature*, **394**, 69 (1998).
- 5) Kerr, B. et al.: *Nature*, **418**, 171 (2002).