

特集 1 生態学における理論研究と実証研究の連携

ヤブツバキとシギゾウムシの軍拡競走

佐々木 顕*・東樹 宏和**・井磧 直行**

* 九州大学大学院理学研究院・IIASA、オーストリア

** 九州大学大学院理学研究院

Arms race of Japanese camellia *Camellia japonica* and camellia weevil *Curculio camelliae*:
Coevolution theory and geographical cline. Akira Sasaki (Department of Biology, Faculty of Science,
Kyushu University Graduate Schools; Evolution and Ecology Program, International Institute for Applied
Systems Analysis, Laxenburg, Austria), Hirokazu Toju and Naoyuki Iseki (Department of Biology, Faculty
of Science, Kyushu University Graduate Schools)

日本のヤブツバキ *Camellia japonica* の種特異的な種子食害者であるツバキシギゾウムシ *Curculio camelliae* の雌成虫は、頭部の先に伸びた極端に長い口吻を用いてツバキの果実を穿孔し、果実内部の種子に産卵を行う。このゾウムシ雌成虫の攻撃に対し、ツバキ側も極端に厚い果皮という防衛機構を発達させている。日本の高緯度地方ではヤブツバキの果皮は比較的薄く、ツバキシギゾウムシの口吻も比較的短い。低緯度地方では果皮厚と口吻長の両者が増大するという地理的なクラインが見られ、気候条件に応じて両者の軍拡共進化が異なる平衡状態に達したと考えられる。日本 15 集団の調査により口吻長と果皮厚には直線関係が見られ、また、両形質が増大した集団ほどゾウムシの穿孔確率が低いツバキ優位の状態にあることが東樹と曾田の研究により知られている。ここではツバキとゾウムシの個体群動態に、口吻長と果皮厚という量的形質の共進化動態を結合したモデルにより、共進化的に安定な平衡状態における口吻長と果皮厚との関係、穿孔成功確率、それらのツバキ生産力パラメータや果皮厚と口吻長にかかるコストのパラメータとの関係を探った。理論の解析により、(1) ツバキ果皮厚と、ゾウムシの進化的な安定な口吻長との間には、口吻長にかかるコストが線形であるときには直線関係があること、(2) コストが非線形であるときにも両者には近似的な直線関係があること、(3) 南方の集団ほどツバキの生産力が高いとすると、緯度が低下するほど果皮厚と口吻長がより増大した状態で進化的な安定平衡に達すること、(4) ゾウムシの口吻長にかかるコストが非線形である場合、ゾウムシの平均口吻長が長い集団ほどゾウムシによる穿孔成功率が低くなることを見いだした。これは東樹と曾田が日本のヤブツバキとツバキシギゾウムシの間に見いだした逆説的關係であり、ツバキシギゾウムシ口吻長には非線形コストがかかると示唆された。平均穿孔失敗率と口吻長との間に期待されるベキ乗則の指数から、ゾウムシの死亡率はその口吻長の 2.6 乗に比例して増加すると推定された。

キーワード：種子捕食、穿孔成功確率、共進化、地理的クライン、非線形コスト

2006年10月12日受付、2007年3月9日受理

* 現所属：総合研究大学院大学葉山高等研究センター生命共生
体進化学

e-mail: sasaki_akira@soken.ac.jp

はじめに

軍拡競走理論の歴史的背景

2つ以上の生物集団 (population) が互いの形質に進化的圧力 (自然選択) を及ぼし合う場合、相乗的な進化が起ることがある (van Valen 1973)。この過程は現在「共進化 (coevolution)」(Ehrlich and Raven 1964) という名で呼ばれるが、その議論の起源は進化理論の幕開けにまでさかのぼる (Darwin 1859)。Darwin (1862) が予測した、長さ 30 cm の距 (きょ) を持つマダガスカルランと、それに対応する長さの口吻を持つ訪花昆虫の相互適応は、種間相互作用の結末として起こる極端な共進化のよい例である (Nilsson 1998)。

こういった共進化形質のエスカレーションが敵対的な生物集団間で起こる場合、その過程は特に軍拡競走 (arms race) と呼ばれる (Dawkins and Krebs 1979)。この軍拡競走の理論は、1970年代以降、捕食者-被食者系もしくは寄生者-宿主系の数理モデルを基礎に発展していった (cf. Schaffer and Rosenzweig 1978; Abrams 1986; Abrams and Matsuda 1997; Sasaki and Godfray 1999; Abrams 2000 に総説)。こうした理論的な研究の貢献により、共進化形質のエスカレーション、形質進化が中間的なレベルで達する平衡状態、エスカレーションと軍備の放棄の共進化サイクル等、興味深い共進化過程の変異とそれらの間の分岐が起こる条件や要因が予測されていった。しかし、その一方で実証研究は、軍拡競走が起こり得る系の記述にとどまってきた経緯があり、理論的に導かれた進化過程の検証を行う上で基礎的な情報が決定的に不足してきた (Abrams 2000)。

軍拡競走における実証研究の伸び悩みは、方法論上の問題に依るところが大きかった。数理モデルで予測された共進化動態を検証する上で最も直接的な方法は、形質値変化の時系列観察である。近年、このアプローチは、ファージや大腸菌などの、微生物を用いた実験系において興味深い現象を明らかにしつつある (Brockhurst et al. 2003; Kraaijeveld and Godfray 1997 も参照)。しかし、野外の系においては、そもそも長期にわたる形質値の変化を観察すること自体が非常に難しく (Grant and Grant 2002)、共進化系においてはそうしたデータがほとんど蓄積されてはこなかった。

そうして軍拡競走理論の検証が行き詰まりを見せているなか、生物間相互作用一般の実証研究は新たな概念的脱皮を遂げていった。1990年代の半ば、種間相互作用を対象とした実証研究の膨大な蓄積をレビューし

た Thompson (1994) は、種対種のレベルで固定されていると考えられてきた共進化過程が、実は局所集団間で大きく変異することを見いだした。その事実に基づき、彼は3つの要素からなる仮説を提唱した。すなわち、(1) 相互作用し合うそれぞれの生物に働く自然選択の方向や強さは集団によって異なり (自然選択のモザイク; geographic selection mosaic)、そのため、(2) ある集団では両方の種に自然選択が働く (共進化のホットスポット; coevolutionary hotspots) 一方、他の集団では片方の種もしくは両種に自然選択が働かないであろう (共進化のコールドスポット; coevolutionary coldspots)。また、(3) 突然変異、遺伝的浮動や集団の絶滅、集団間の遺伝子流動によって、局所集団において共進化を起こすはずの対立遺伝子や形質の空間的分布が、一層複雑にかき混ぜられる可能性も考慮すべきである (形質の空間的混合; trait remixing)。

以上の仮説を統合すると、(a) 共進化形質は集団間で変異し、(b) 作用し合う種の間で形質が一致する集団もあれば、一致しない集団もあり、(c) すべての集団で固定される共進化形質はめったに存在しないことが予測される (共進化の地理モザイク説; geographic mosaic theory of coevolution; Thompson 1994, 1999, 2005a)。この共進化過程の空間的構造に関する理論は、数理モデルによる後押し (Hochberg and van Baalen 1998; Gomulkiewicz et al. 2000; Nuismer et al. 2000) を受けて、急速に実証研究者の間にも浸透していった (Benkman 1999; Lively 1999; Kraaijeveld and Godfray 1999; Parker 1999; Burdon and Thrall 1999)。

共進化過程の地理的な構造への視点の転換は、野外における軍拡競走研究にも画期的な効果を及ぼしていった。すなわち、時間軸上での変化を追うことが困難であるがために顧みられなかった野外の共進化過程を、集団間の比較から追う道が拓けたのである (Abrams 2000)。特に着目すべきは、集団間にみられる共進化形質の驚くべき変異であった (Soler et al. 2001; Brodie et al. 2002; Benkman et al. 2003; Zangerl and Berenbaum 2003; Toju and Sota 2006a-c)。例えば、猛毒のテトロドトキシンを体表に含むサメハダイモリ (*Taricha granulosa*) を捕食するガーターヘビ (*Thamnophis sirtalis*) では、テトロドトキシンへの抵抗性に最大 10^3 倍の集団間変異が存在し、サメハダイモリの毒含量の地理変異と相関していた (Brodie et al. 2002; Geffeney et al. 2005)。このような共進化形質の地理変異は、集団間で異なる共進化の動態が進行していることを示唆しており、種間相互作用の空間的変異か

ら共進化過程を再現するという研究戦略が可能になった。

ツバキ-ゾウムシ軍拡競走

かくして共進化過程の地理的構造から軍拡競走理論の検証への道筋が見いだされたのであるが、実証研究と数理モデルを土台とした理論研究との連携は漸くその体勢が整ったところである (佐々木 2005, 2006)。そこで、本稿では、野外研究者と数理生物学者の共同作業が進行中のツバキ-ゾウムシ軍拡競走系 (Toju and Sota 2006a-c; 東樹・曾田 2006; Thompson 2005b も参照) を例にとり、この分野の新展開について解説を行っていききたい。

ツバキシギゾウムシ (*Curculio camelliae*; ゾウムシ科) はヤブツバキ (*Camellia japonica*; ツバキ科) の種特異的な種子食害者である。このゾウムシの雌成虫は、頭部の先に伸びた極端に長い口吻を用いてツバキの果実を穿孔し、口吻を引き抜いて 180 度回転したあと、腹部の産卵管を坑道に挿入して果実内部の種子に産卵を行う。幼虫はツバキ種子を食害して終齢幼虫まで成長し、脱出孔を穿ってツバキ果実から脱出したのち、土中で休眠する。

長い口吻を用いたゾウムシ雌成虫の攻撃に対し、ツバキ側も防衛機構を発達させている。ヤブツバキの果実はツバキ属の中でも特に厚い果皮を持つ点で特徴的であるが、この器官はツバキシギゾウムシの果実穿孔に対する対抗適応であると考えられてきた (Okamoto 1988a,b)。そこで、東樹と曾田 (Toju and Sota 2006a-c; 東樹・曾田 2006 に解説) は、日本各地の集団から得られたツバキとゾウムシの標本をもとに、共進化過程の地理的な比較を行った。

得られた結果は共進化の空間的構造化に重要な示唆を与えるものであった。まず、ゾウムシの攻撃形質 (口吻長) とツバキの防衛形質 (果皮の厚さ) の間に、明瞭な地理的相関が存在しており (Toju and Sota 2006a)、両形質における集団間変異は、体サイズに対する口吻長、および、果実全体サイズに対する果皮の極端な増加によって達成されていた (Toju and Sota 2006b)。ゆえに、軍拡的な共進化が激化している集団から、何らかの理由により共進化過程が抑制されている集団まで、多様な進化的状態の観察が可能であると推察された。さらに興味深いことに、低緯度地域ほど、ツバキの防衛形質に働く方向性選択が強く、実際に共進化形質のエスカレーションも南の地域でより進行していることが明らかになった (Toju and Sota 2006a)。この観察により、何らかの緯度に沿った要因 (例えば、気候・生産性) が軍拡競走の進行を促進または抑制していることが推察された。また、共進化形質が極端

に発達している集団ほど、ゾウムシによる攻撃成功率 (穿孔が種子に届いた回数/果皮に穿孔した回数) が低い傾向にあり (Toju and Sota 2006a)、軍拡競走の進行とともに、両種間の相互作用がゾウムシに不利な関係へと推移していくことが予測された (東樹 未発表)。

また、ツバキシギゾウムシのミトコンドリア DNA の塩基配列を用いて分子系統地理学的な解析を行ったところ、同種が地史的な時間スケールでごく最近に瓶首効果による集団サイズの減少を経験し、その後急速に分布域を拡大したことが明らかになった (Toju and Sota 2006c)。さらに、分子時計を用いた解析により、この瓶首効果を受けていたのは最終氷期 (約 12 万年前 - 1 万 8 千年前) であると推定され、ヤブツバキを含む照葉樹が九州南部の逃避地に分布を縮小していた時期と一致することがわかった (東樹・曾田 未発表)。ゆえに、現在みられる共進化形質の大きな集団間変異 (ゾウムシ口吻長で最大 2 倍; ツバキ果皮で最大 3 倍) は、共進化過程による適応的分化の初期的な段階にある可能性がある (cf. Schluter 2000; Benkman 2003)。

理論

以下ではツバキ果皮厚とゾウムシ口吻長の軍拡競走の理論 (Sasaki et al. 未発表; Iseki et al. 未発表) にもとづき、軍拡競走の共進化平衡と地理的クラインについて論じる。ツバキとゾウムシの遺伝子型集団の動態は、ゾウムシとツバキがランダムに出会うニコルソン=ベイリー型の生態学的動態に基づき、ゾウムシの総密度を \bar{P}_t 、探索効率を β 、ツバキ果実に対する攻撃の集中度を k として、

$$F_t = (1 + \beta \bar{P}_t / k)^{-k} \quad (1)$$

の割合のツバキ果実がゾウムシの攻撃をまぬがれ、 $1 - F_t$ の割合の果実が攻撃を受けるとする。ゾウムシの攻撃を受けたツバキは、その果皮厚 x とゾウムシの口吻長 y によって穿孔成功確率 $\eta(x, y)$ が決まるとする。また、果皮厚のコストによって種子生産はその最大値 R から果皮厚とともに単調減少し、その相対値を $a(x)$ と表す。口吻長のコストはゾウムシの成虫までの生存率 $b(y)$ にかかるとして、モデル化できる。 $N_t(x)$ および $P_t(y)$ を、それぞれ t 年に果皮厚 x および口吻長 y を持つツバキおよびゾウムシの遺伝子型密度とすると、次の年の遺伝子型の密度は

$$\begin{aligned}
 N_{t+1}(x) &= (1-\delta)N_t(x) \\
 &\quad + Ra(x)N_t(x) \left[F_t + (1-F_t) \int_0^\infty (1-\eta(x,y))Q_t(y)dy \right] e^{-w\bar{N}_t} \\
 P_{t+1}(y) &= b(y)Q_t(y)(1-F_t) \int_0^\infty \eta(x,y)N_t(x)Ra(x)dx
 \end{aligned}
 \tag{2}$$

で表される。ここで $Q_t(y) = P_t(y)/\bar{P}_t$ は遺伝子型 y のゾウムシの相対頻度である。第1の方程式はゾウムシの攻撃を受けた $1 - F_t$ の割合の遺伝子型 x のツバキのうち、 $Q_t(y)$ の割合が遺伝子型 y の捕食寄生者の攻撃を受け、したがってその場合のツバキ果実生存率が $1 - \eta(x,y)$ であることを示している。ここで、たとえツバキが複数回ゾウムシに産卵されても、果実あたりゾウムシ一個体だけが生存すると仮定している。ゾウムシの攻撃に耐えたツバキが定着し成木となる確率は、ツバキ総密度 \bar{N}_t の増加とともに $\exp(-w\bar{N}_t)$ のように減少するような密度依存調節がかかるとする。成木の年あたり死亡率を δ とする。一方、第2式は、口吻長 y のゾウムシが果皮厚 x のツバキ果実に穿孔産卵し、次年度に寄与することを記述している。

口吻長 y をもつゾウムシが果皮厚 x のツバキ果実に穿孔と産卵を試みたとき、それが成功する確率が $\eta(x,y)$ であるが、口吻長が長ければ穿孔成功率は高く、果皮厚が大きければ成功率は低くなるはずであり、また口吻長や果皮厚の絶対値ではなく、両者の差 $x - y$ が成功率を決めると予想される。実際、東樹と曾田によると、穿孔成功率は以下のロジスティック回帰で近似できる：

$$\eta(x,y) = \frac{1}{1 + \exp(Ax - By - C)} \tag{3}$$

ここで係数は $A = 0.819$, $B = 0.470$, $C = 4.18$ と推定されている。口吻長 y と果皮厚 x の単位は mm である。

直観的な予想と少し異なるのは、係数 A が B よりもかなり大きいことである。同じ穿孔確率を与える口吻長と果皮厚の関係は傾き $A/B = 1.74$ の直線関係になる。これは穿孔成功率が口吻長と果皮厚の「差」だけでは決まらないことを意味している（その場合は $A = B$ となるはずである）。この理由として、果皮厚が大きくなることによって、果実まで達する口吻長をもつゾウムシでも穿孔を途中であきらめるなどが考えられる。

これより、あるツバキ集団の果皮厚 x が与えられたとき、ゾウムシの適応度はその口吻長 y とともにシグモイ

ド型の増加を示すはずだ。つまり、口吻長が $y = (Ax - C)/B$ に達する個体は、50%の穿孔成功率を持ち、口吻長がそれより数ミリ短いと穿孔に失敗する確率が顕著に増え、それより数ミリ長いとはほぼ確実に穿孔に成功する。

一方、口吻長を長くすることにはなんらかのコストが伴うと考えられる。ゾウムシの穿孔成功率以外の適応度成分 b は、口吻長とともに単調減少すると仮定する。具体的な関数形として

$$b(y) = \exp(-c_p y^n) \tag{4}$$

を採用する。ここで c_p はコストの大きさを表す正の定数で、 n はコストの非線形性の程度を表すパラメータである。 $n = 1$ のときは口吻長の絶対値にかかわらず、一定幅の口吻長増加が同じ率で適応度を下げる。この場合を線型コストと呼ぶ。 $n > 1$ の場合は、口吻長が長くなればなるほど、口吻長増大による適応度減少が加速度的に大きくなる。この場合を非線形コストと呼ぶ。後述するように、実際のデータは非線形コストを仮定した場合の顕著な特徴を示す。

口吻長 y のゾウムシの相対適応度は穿孔成功率に関わる成分とそれ以外の成分の積として

$$w_p(y) = \eta(x,y)b(y) = \frac{\exp(-c_p y^n)}{1 + \exp(Ax - By - C)} \tag{5}$$

で与えられる。この適応度は、ツバキ果皮厚 x を上回る長い口吻で果実への高い産卵成功をもたらすメリットと、口吻長にかかるコストとがバランスする中間の口吻長 y^* で最大になる。最適な口吻長はツバキ果皮厚によって相対的に決まる。

進化的に安定な口吻長 Y^* とツバキ果皮厚 X との関係は

$$X = \frac{B}{A} Y^* + \frac{C}{A} - \frac{1}{A} \log \left\{ \frac{B}{c_p n Y^{*(n-1)}} - 1 \right\} \tag{6}$$

となる（図1）。口吻長に非線形コストがかかるとき ($n > 1$)、進化的に安定な口吻長 Y^* はツバキ果皮厚 X とともに以下の傾きでほぼ直線的に増加する。この傾きは A/B よりも小さい。実際、関数 $Y^*(X)$ は中程度の X の値で変曲点を持つため、ほぼ直線的な関係であることが分かり、また変曲点での傾きは

$$\frac{dY^*}{dX} \approx \frac{A}{B} \left(1 + \frac{n}{B} \left(\frac{c_p n^2}{B} \right)^{1/(n-1)} \right)^{-1} \tag{7}$$

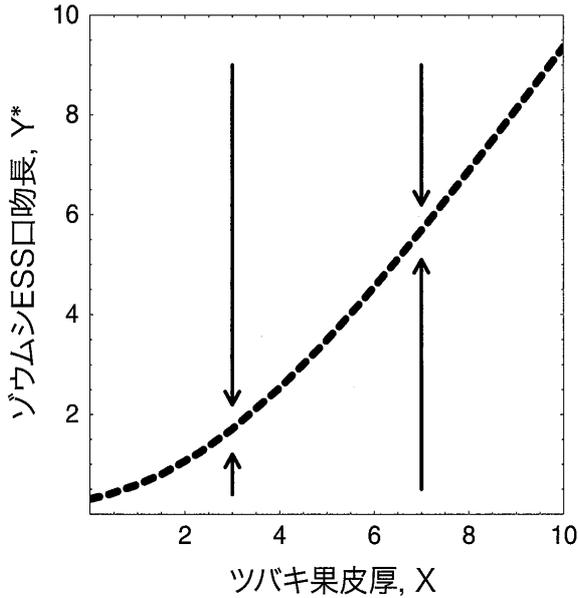


図1. ツバキ果皮厚 X (横軸) を与えたときの進化的に安定なゾウムシ口吻長 Y^* (縦軸)。矢印は進化の方向を示す。

となり、この傾きが A/B より小さいことが見て取れる。さらに、(6) より $n > 1$ のとき $dY^*/dX < A/B$ が成立することを示すことも出来る (後述)。一方、進化的に安定な口吻長にあるとき、ツバキの防御成功率は

$$1 - \eta(X, Y^*) = -\frac{b'(Y^*)}{Bb(Y^*)} = \frac{c_p n Y^{*(n-1)}}{B} \quad (8)$$

となり、ゾウムシの口吻長にかかるコストが非線形 ($n > 1$) のときには、進化の平衡状態においてゾウムシ口吻長が長い集団ほど、ツバキの防御成功率が高い (ゾウムシの穿孔成功率が小さい) という一見逆説的な結果を得る。しかしこの結果は、ゾウムシ口吻長にかかるコストが加速度的に増える場合には、ツバキとの軍拡競争によって形質が増大すればするほど、ゾウムシは穿孔成功率を犠牲にしてコスト削減を重視する戦略をとらざるを得ないことを示している。東樹らのデータ (Toju and Sota 2006a) はまさにこの結果を支持している (図4)。

これらの定性的な結果は、口吻長のコストが口吻長とともに加速度的に増加する場合には、その具体的な関数形 (4) にはよらない。実際、口吻長 y のコストが加速度的に増加するとき ($(\log b(y))'' < 0$ のとき)、ツバキの防御成功率はゾウムシの口吻長が長い集団ほど大きくなり、進化的に安定な口吻長とツバキ果皮厚の形質間の傾き

$$\frac{dY^*}{dX} = \frac{A}{B} \left(1 + \frac{1}{B} \frac{b'(Y^*)}{b(Y^*)} \right) / \left(1 + \frac{1}{B} \frac{b''(Y^*)}{b'(Y^*)} \right)$$

は A/B よりも小さくなる ($(\log b(y))'' < 0$ より、 $b'(Y^*)^2 > b(Y^*)b''(Y^*)$ だから)。

最適な口吻長 Y^* は穿孔確率 η と口吻長のコストだけに依存している。従って、 Y^* に影響を与えないパラメータが環境とともにばらつくとき、ツバキ果皮厚とゾウムシ口吻長の軍拡競争による進化的に安定な平衡状態は地域ごとにばらつくのだが、その両形質値の関係はほぼ直線的なカーブ (6) 上に乗るはずである。たとえば、ツバキの最大種子生産 (R)、成木の死亡率 (δ)、種子定着率の密度依存の係数 w などが緯度や標高とともに変化する場合には、各集団の果皮厚と口吻長をプロットすると (6) の曲線の上に乗ると予想される。ただし、ゾウムシ口吻長のコストパラメータ (c_p と n) や穿孔確率の関数形を決めるパラメータ A, B, C が緯度や標高で変わる場合はその限りではない。

次に、ゾウムシの口吻長を与えたときのツバキ果皮厚の進化的に安定な平衡状態 (ESS) をみよう。ツバキ果皮厚の ESS は、ゾウムシ口吻長 ESS とは異なり、個体群動態の影響を受ける。つまり、ゾウムシとツバキの平衡個体数に依存する。ゾウムシの口吻長 Y を固定し、野生型のツバキ果皮厚を X とするとき、果皮厚 x の突然変異体のツバキの侵入適応度 (突然変異体ごく少数のとき相対適応度) は

$$\lambda_H(x) = (1 - \delta) + \delta \frac{a(x) \left\{ \hat{F} + (1 - \hat{F})(1 - \eta(x, Y)) \right\}}{a(X) \left\{ \hat{F} + (1 - \hat{F})(1 - \eta(X, Y)) \right\}} \quad (9)$$

となる。ここで \hat{F} は野生型集団の平衡状態における攻撃回避率 $\hat{F} = (1 + \beta \hat{P}/k)^{-k}$ で、野生型ゾウムシの平衡密度 \hat{P} と野生型ツバキの平衡密度 \hat{N} は

$$\begin{aligned} \delta &= Ra(X) \left\{ \hat{F} + (1 - \hat{F})(1 - \eta(X, Y)) \right\} \exp(-w\hat{N}) \\ \hat{P} &= b(Y)(1 - \hat{F})\eta(X, Y)\hat{N}Ra(X) \end{aligned} \quad (10)$$

から決まる。進化的に安定な果皮厚は

$$\left. \frac{\partial \lambda_H(x)}{\partial x} \right|_{x=X} = 0, \quad \left. \frac{\partial^2 \lambda_H(x)}{\partial x^2} \right|_{x=X} < 0 \quad (11)$$

から求められる。これから求められる、ゾウムシ口吻長を与えたときの進化的に安定なツバキ果皮厚を図2に示す。ゾウムシ口吻長 Y が小さい場合 (図2では $0 < Y < 3.5$ の領域で)、進化的に安定なツバキ果皮厚は口吻長を大きく上回って厚く、ツバキ優位の状態で進化的に安定する。この領域ではゾウムシ口吻長が増加するとさらに ESS 果

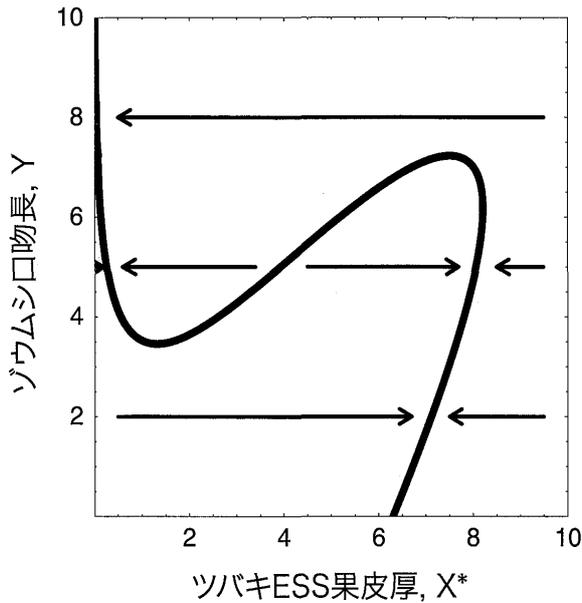


図2. ゾウムシ口吻長 Y (縦軸) を与えたときの進化的に安定なツバキ果皮厚 (横軸)。矢印は進化の方向を示す。

果皮も増加する。しかし、ゾウムシ口吻長が中程度の長さになると (図2では $3.5 < Y < 7$ の領域で)、引き続きゾウムシ口吻長を上回る果皮厚が局所的に進化的に安定になる一方で、進化的に不安定な平衡状態を隔てて、ほとんど果皮厚がゼロに近く、防御を放棄してゾウムシの圧倒的優位に甘んじる状態も同時に安定になる。さらにゾウムシ口吻長が長い場合には (図2では $Y > 7$)、ツバキが防御をほぼ完全に放棄した状態が進化的に安定になる。

ゾウムシの口吻長が増加するとき、ツバキはある程度までは軍拡競走につきあって果皮厚を増大させるが、あまり果皮厚が厚くなってコストがきつくなると、ゾウムシに対する防御をあきらめ、ゾウムシに発見されない可能性にける戦略が有利に転じるのである (寄生蜂と寄主の包囲作用をめぐる軍拡競走でも、寄生蜂の毒性を与えたときの寄主抵抗性の進化について同様の双安定的な振る舞いが見られる— Sasaki and Godfray 1999)。

上の解析では、ツバキ集団の果皮厚についての遺伝的に単型の進化的安定平衡の解析によるが、一般には遺伝的に多型の状態が進化的に安定になることも許される。進化シミュレーションの解析によると、上記の厚い果皮を持ってゾウムシに対抗する戦略と、ゾウムシへの防御をあきらめて薄い果皮を持ち、ゾウムシからの目こぼしを狙う戦略が同時に局所的に進化的に安定になる領域 ($3.5 < Y < 7$) では、多くの場合、両者が安定共存する

二型平衡が実現する。

以上、ツバキ果皮厚を所与としたときのゾウムシ口吻長の進化と、逆にゾウムシ口吻長を所与としたときにツバキ果皮厚の進化について解析し、両種の軍拡競走に対する進化的な対応に大きな質的な差があることを見た。また、両形質の間に成り立つべき関係や、平衡状態における穿孔成功確率等についての予測もまとめた。実際にはツバキ果皮厚とゾウムシの口吻長は共進化し、式 (2) のシミュレーションによる解析が必要なのだが、図1と図2をまとめた進化動態のアイソクラインによって、進化の軌道と共進的に安定な状態をほぼ予測することができる (Sasaki and Godfray 1999)。その解析により、単型共進化安定状態からツバキ二型への分岐、共進化サイクルへの分岐などの進化動態としての興味深い振る舞いが見られるが、本総説では詳しく論じない。

以下では、ヤブツバキとシギゾウムシとのデータとの比較に焦点をしばって、理論から示唆されることを論じる。

地理的クラインデータとの比較

まず、緯度に沿ったツバキ果皮厚とゾウムシ口吻長のほぼ直線的な関係について検討する。これは日本各地の集団でツバキの個体群動態パラメータ (ツバキの種子生産 R 、種子定着率の密度依存係数 w 、成木の死亡率 δ) や果皮厚が種子生産に与えるコストパラメータ ($a(x)$) の関数形を決めるパラメータ) が緯度によって変化するとき期待される (図3)。

場所ごとにこれらのパラメータが代わると、ツバキ果皮厚の ESS 曲線は変化するが、ゾウムシ口吻長の ESS 曲線は変化しない。その結果、平衡状態の果皮厚と口吻長はゾウムシ口吻長の ESS 曲線 (傾きが A/B より小さいほぼ直線上のライン) の上に乗る。

次に地理的クラインを示す果皮厚と口吻長の値の直線関係の傾きについて見てみよう。図4に15地点での果皮厚と口吻長の集団平均の間の関係を示す。回帰係数は0.66となり、穿孔成功が等確率になる直線の傾き $A/B = 1.74$ よりもずっと小さくなる。前節で述べたように、進化的に安定な口吻長と果皮厚とのあいだの関係の傾きは、口吻長のコストが非線形 (口吻長が増加するについて加速度的にコストが増加) であるときに A/B よりも小さくなる。

最後に各集団における平均口吻長と穿孔成功確率の関係を図5に示す。式 (8) で述べたように、口吻長のコストが非線形であるときのゾウムシ口吻長の ESS では、進

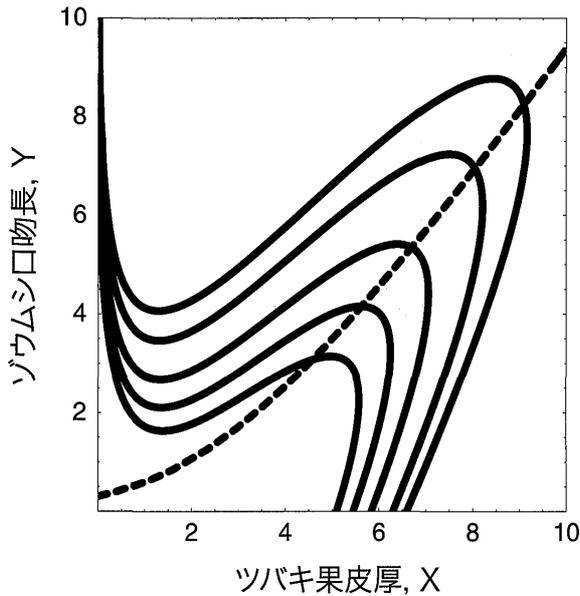


図3. ツバキの種子定着率の密度依存性 (w) の異なる5集団におけるツバキ果皮厚のESS (実線: 上から順に $w = 0.005, 0.01, 0.02, 0.03, 0.04$) とゾウムシ口吻長のESS (破線) の関係。両者の交点が共進化的な平衡状態を与える。場所ごとに w が代わるとツバキ果皮厚のESS 曲線は変化するが、ゾウムシ口吻長のESS 曲線は変化しない。その結果、平衡状態の果皮厚と口吻長はゾウムシ口吻長のESS 曲線 (傾きが A/B より小さいほぼ直線上の破線) の上に乗る。ツバキの平衡個体群密度が高い地域 (w が小さい地域) ほど、果皮厚と口吻長が増大した状態で共進化的な平衡に達する。その他のパラメータ: $n = 2, c_p = 0.01, R = 1, \delta = 0.1, \beta = 0.1, k = 0.8, a(x) = \exp(-0.01x^2)$. A, B, C は東樹と曾田 (Toju and Sota 2006a) の推定値を使った。

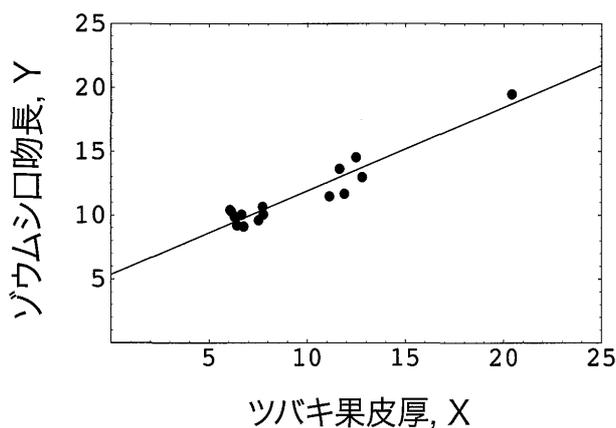


図4. 日本各地から選んだ15の集団におけるツバキ果皮厚平均値とゾウムシ口吻長の平均値の関係 (Toju and Sota 2006a) とその直線回帰。

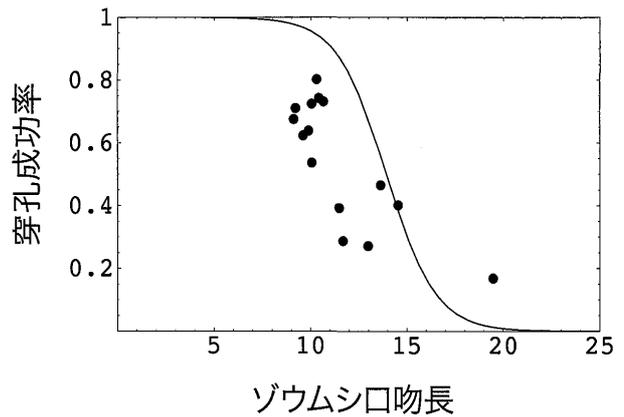


図5. 曲線は東樹と曾田によって推定された穿孔成功確率 $\eta(x,y) = 1/(1 + \exp(0.82x - 0.47y - 4.18))$ に15地点のゾウムシ口吻長 y とツバキ果皮厚 x の回帰式 $y = 0.655x + 5.35$ を代入したもの、点は15集団の穿孔成功確率の実測値。ゾウムシ口吻長の長い集団ほど、ゾウムシが穿孔に成功する確率が低いという「逆説的」関係を表す。

化的な平衡状態の口吻長が長いほど、穿孔成功確率が低いという「逆説的」関係が得られた。図5で示すようにこの関係がシギゾウムシとヤブツバキの地理的クラインデータについても成り立っている。これは図4の回帰直線の傾きが A/B より小さいことから期待されることであるが、ゾウムシ口吻長の非線形コストの存在をより分かりやすく示すデータであると言えよう。

式(8)は、ゾウムシ口吻長のESSにおいて、ツバキの防御成功確率 $1 - \eta(X^*, Y^*)$ の対数とゾウムシ口吻長 Y^* の対数が直線関係にあること

$$\log(1 - \eta(X, Y^*)) = \log\left(\frac{c_p n}{B}\right) + (n-1) \log Y^* \quad (12)$$

を表すが、両対数値の直線回帰によってゾウムシ口吻長の非線形性の程度 n とコスト係数 c_p を推定すると $n = 2.6, c_p = 0.0016$ となる。

さいごに

以上、ツバキとシギゾウムシ系を例にとり、共進化の地理的構造という視点から、軍拡競争の理論と実証研究の連携が今後どう発展していくか、その将来像を紹介した。この分野が、理論と検証のフィードバックによってまさにこれから新たな展開を見せていくことを予感していただけたことと期待したい。

時系列で進化動態を追う場合と違い、空間構造を用い

た検証に特有の要因も存在する。例えば、各集団で独立に起こる共進化動態とは別に、集団間の遺伝子流動が共進化過程の空間構造を一層複雑にしているかもしれない (Hochberg and van Baalen 1998 ; Gomulkiewicz et al. 2000 ; Nuism er et al. 2000 ; Toju and Sota 2006c)。しかし、こうした要因は、理論の検証を阻む問題点としてよりも、むしろ、実際の共進化過程を理解する上で新たな知見をもたらすよい機会として捉えるのが妥当であろう。この点で理論と実証のさらなる連携が求められる。

謝 辞

有益なコメントを下された和文誌編集委員と校閲者の方々に感謝いたします。

引 用 文 献

- Abrams PA (1986) Adaptive responses of predators to prey and prey to predators: the failure of the arms-race analogy. *Evolution* 40:1229-1247
- Abrams PA (2000) The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Ann Rev Ecol Syst* 31:79-105
- Abrams PA, Matsuda H (1997) Fitness minimization and dynamic instability as a consequence of predator-prey coevolution. *Evol Ecol* 11:1-20
- Benkman CW (1999) The selection mosaic and diversifying coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Am Nat* 153:S75-S91
- Benkman CW (2003) Divergent selection drives the adaptive radiation of crossbills. *Evolution* 57:1176-1181
- Benkman CW, Parchman TL, Favis A, Siepielski AM (2003) Reciprocal selection causes a coevolutionary arms race between crossbills and lodgepole pine. *Am Nat* 162:182-194
- Brockhurst MA, Morgan AD, Rainey PB, Buckling A (2003) Population mixing accelerates coevolution. *Ecol Lett* 6:975-979
- Brodie ED Jr, Ridenhour BJ, Brodie ED III (2002) The evolutionary response of predators to dangerous prey: hotspots and coldspots in the geographic mosaic of coevolution between garter snakes and newts. *Evolution* 56:2067-2082
- Burdon JJ, Thrall PH (1999) Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations. *Am Nat* 153: S15-S33
- Darwin C (1859) *On the origin of species by means of natural selection*. J. Murray, London
- Darwin C (1862) *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects*. Murray, London
- Dawkins R, Krebs JR (1979) Arms races between and within species. *Proc R Soc Lond B* 205:489-511
- Ehrlich PR, Raven PH (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608
- Geffeney SL, Fujimoto E, Brodie ED Jr, Ruben PC, Brodie ED III (2005) Evolutionary diversification of TTX-resistant sodium channels in a predator-prey interaction. *Nature* 434:759-763
- Gomulkiewicz R, Thompson JN, Holt RD, Nuism er SL, Hochberg ME (2000) Hot spots, cold spots, and the geographic mosaic theory of coevolution. *Am Nat* 156:156-174
- Grant PR, Grant BR (2002) Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296:707-711
- Hochberg ME, van Baalen M (1998) Antagonistic coevolution over productivity gradients. *Am Nat* 152:620-634
- Kraaijeveld AR, Godfray HCJ (1997) Trade-off between parasitoid resistance and larval competitive ability in *Drosophila melanogaster*. *Nature* 389:278-280
- Kraaijeveld AR, Godfray HCJ (1999) Geographic patterns in the evolution of resistance and virulence in *Drosophila* and its parasitoids. *Am Nat* 153:S61-S74
- Lively CM (1999) Migration, virulence, and the geographic mosaic of adaptation by parasites. *Am Nat* 153:S34-S47
- Nilsson LA (1998) Deep flowers for long tongues. *Trends Ecol Evol* 13: 259-260.
- Nuism er SL, Thompson JN, Gomulkiewicz R (2000) Coevolutionary clines across selection mosaics. *Evolution* 54:1102-1115
- Okamoto M (1988a) Interactions between *Camellia japonica* and its seed predator *Curculio camelliae*. I. Observations on morphology, phenology and oviposition behaviors in Kinki District, Japan. *Bull Osaka Muse Natur Hist* 43:15-37
- Okamoto M (1988b) Interactions between *Camellia japonica* and its seed predator *Curculio camelliae*. II. Stability and dynamics in *Camellia-Curculio* interactions. *Plant Species Biol* 3:99-108
- Parker MA (1999) Mutualism in metapopulations of legumes and rhizobia. *Am Nat* 153:S48-S60
- Sasaki A, Godfray HCJ (1999) A model for the coevolution of resistance and virulence in coupled host-parasitoid interactions. *Proc R Soc Lond B* 266:455-463
- 佐々木 顕 (2005) 病原体と免疫のゲーム. *数理科学* 43:76-83
- 佐々木 顕 (2006) 軍拡競争の実証にむけて: 3つのケーススタディ. *日本生態学会誌* 56:73-77
- Schaffer WM, Rosenzweig ML (1978) Homage to the red queen I. coevolution of predator and their victims. *Theor Popul Biol* 14:135-157
- Schluter D (2000) *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, New York
- Soler JJ, Martinez JG, Soler M, Møller AP (2001) Coevolutionary interactions in a host-parasite system. *Ecol Lett* 4:470-476
- Thompson JN (1994) *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press, Chicago

- Thompson JN (1999) Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *Am Nat* 153:S1-S14
- Thompson JN (2005a) Coevolution: The geographic mosaic of coevolutionary arms races. *Current Biol* 15:R992-R994
- Thompson JN (2005b) The geographic mosaic of coevolution. The University of Chicago Press, Chicago
- Toju H, Sota T (2006a) Imbalance of predator and prey armament: Geographic clines in phenotypic interface and natural selection. *Am Nat* 167:105-117
- Toju H, Sota T (2006b) Adaptive divergence of scaling relationships mediates the arms race between a weevil and its host plant. *Biol Lett* (In press)
- Toju H, Sota T (2006c) Phylogeography and the geographic cline in the armament of a seed-predatory weevil: effects of historical events vs. natural selection from the host plant. *Mol Ecol* (In press)
- 東樹宏和・曾田貞滋 (2006) ツバキとゾウムシの軍拡競走：自然選択の地理的勾配と適応的分化．*日本生態学会誌* 56:46-52
- van Valen L (1973) A new evolutionary law. *Evol Theory* 1:1-30
- Zangerl AR, Berenbaum MR (2003) Phenotype matching in wild parsnip and parsnip webworms: Causes and consequences. *Evolution* 57:806-815