

市野隆雄・Swee-Peck Quek・上田昇平 (2008) アリ植物とアリー共多様化の歴史を探る.
In: 共進化の生態学—生物間相互作用が織りなす多様性 (種生物学研究第 31 号) (種生物学学会編), pp. 119-150, 文一総合出版, 東京.

アリ植物とアリーDNA で探る共多様化の歴史

市野隆雄*・Swee-Peck Quek**・上田昇平*

*信州大学理学部

**ハーバード大学生体・進化学部

連絡先：市野隆雄

勤務先：

390-8621 松本市旭 3-1-1 信州大学理学部生物科学科進化生物学講座

Phone 0263-37-2563 Fax 0263-37-2560

E-mail: itinot@shinshu-u.ac.jp

アリは非常に小さい昆虫である。しかし、アリほどいろいろな動植物に大きな影響を与えている昆虫は他にないだろう。それにはアリの数がとてつもなく多いということと、アリが強力な捕食者であるという二つのことが関係している。地球上全体でのアリの数はひかえめに見積もっても1京（1万兆）ほどといわれている(Hölldobler and Wilson 1994)。これを全部あわせた重さは、人類全体の重さとほぼ同じになる。これが数ミリの大きさに分割されて、この地球の陸上部分のありとあらゆる場所で餌を探して歩き回っているのだ。とくに熱帯雨林での調査では、森にいるすべての脊椎動物を合わせた重さよりもアリのほうがはるかに重いことがわかっている(Fittkau and Klinge 1973)。しかもアリの多くは地表面だけではなく、木の最上部にまで登って葉の上を歩きまわり、餌を探す。ペルーのアマゾン川流域の熱帯雨林では、樹上にいるすべての節足動物の重さの約半分がアリであったと報告されている(Tobin 1991)。アリは他の昆虫を捕食したり攻撃したりするので、たくさんのアリが樹上にいることは、木の葉を食べる昆虫にとってはたいへんやっかいなことである。一方、植物からみると、アリが昆虫を食べてくれるので助かっていると考えられる。

アリ植物とは何か？

植物の中には、ただアリが来てくれるのを待っているだけではなく、積極的に餌でアリをおびき寄せるものがある。これらの植物は、葉や茎からアリの好きな蜜を出すことによってアリを呼び寄せ、葉を食べる昆虫を撃退してもらっている。茎や葉から出る蜜は、花以外のところから分泌されるので花外蜜と呼ばれている。熱帯の植物のうち数10%の種が、また温帯でも数%の植物種が花外蜜を分泌している(Koptur 1993)。日本でもサクラやイタドリ、カラスノエンドウ、そしてアカメガシワなど、花外蜜を分泌する植物の例はたくさんある。植物とアリがお互いに利益を与えあうため、この関係は相利関係 (mutualism) と呼ぶことができる。相利関係には、相手がいなくてもやっつけていける任意的 (facultative) なものと、特定の相手なしには生存がむずかしい絶対的 (obligatory) なものがあるが、この花外蜜を持つ植物とアリの関係は、任意的相利関係といってよい。植物もアリも相手がいないと絶対に困るというわけではないし、また、花外蜜にはいろいろな種類のアリがやってくるということが知られているからである。

一方、植物の中にはアリとの関係を極致まですすめ、絶対的な相利関係をむすぶようになったものがある。それがアリ植物 (myrmecophyte) である。アリ植物の大きな特徴は、植物体内にアリが巣をつくってコロニーごとすみついている点である (図1)。アリ植物は花外蜜などの報酬をアリに与えるだけではなく、体の中にアリが巣をつくれるような中空構造をもっている。そこに住むのは、植物共生アリ (phytoecious ant) と呼ばれる、そこだけでしか生活できないように特殊化したアリたちである。植物共生アリはアリ植物から離れて生活することはできない。住む場所も食べるものも、すべてアリ植物に依存しているからである。2種の生物がいっしょに生活することを共生 (symbiosis) というので、アリとアリ植物は相利共生関係 (mutualistic and symbiotic association) にあるということが出来る。アリ植物は世界中の熱帯地域だけに見られ、さまざまな植物の系統群において合計500種程度が知られている。

本章では、東南アジアのアリ植物・オオバギ属 (*Macaranga* 属, トウダイグサ科) と、それに共生するシリアゲアリ属 (*Crematogaster* 属, アリ科) をとりあげ、その多様化の歴史を紹介する。相互関係のある2つの生物群が同時期に多くの種に分化することを、共多様化 (codiversification) と呼ぶが、オオバギ属とシリアゲアリ属の関係は、植物-アリ共生系として初めて共多様化が確認されたケースである。オオバギ属植物は約300種からなるが、そのうち特定グループの29種のみがアリ植物であることが知られている。一方アリの側も、400種以上いるシリアゲアリ属の中で *Decacrema* 亜属のアリ10種 (系統) のみがオオバギ属植物に共生する。アメリカやアフリカの熱帯にみられる他の植物-アリ共生系で、これほど緊密な生物グループ間の関係がみられるものはない。例えば、アメリカ熱帯に分布するアリ植物の中で最も多くの種を擁するセクロピア属 (50-60種) に共生するアリは3亜科6属にまたがっており、もっぱらシリアゲアリ属のみが共生するオオバギ属とはその点で大きく異なる。

東南アジア湿潤熱帯を舞台としたオオバギ属とシリアゲアリ属の共多様化の歴史を明らかにするために、我々は分子系統解析をおこなった。ここでは、種間相互作用を研究する上で系統解析がどのような力を発揮するかという点も含めながら、その結果を紹介する。

なお、アリ植物とアリの相利共生関係については、ほかに以下の日本語文献がある。市岡・市野 (1999) (植食者に対するアリ植物の防衛戦略の多様性について) 市野・市岡 (2001) (オオバギ属植物に共生・寄生する多様な生物群の自然史について)、市野 (2002) (さまざまな植物-アリ系における種特異性の進化について)、市野 (印刷中) (共生シリアゲアリの分子地理系統について)。また、これらと関連する英語文献として Itino et al. (2003), Itino (2005), Itioka (2005)がある。

オオバギーシリアゲアリーカイガラムシ共生系

オオバギ属における共生系は、植物とアリだけでなく、カイガラムシを含む3者共生系である。植物、アリ、カイガラムシの3者はお互いに依存し合いながら独自の共生系をつくっている。実はこのような、カイガラムシを含む「3者間の相利共生」は世界中のほとんどのアリ植物に共通した性質である

オオバギ属のアリ植物の幹内にはシリアゲアリ属の共生アリがすみ、アリは幹内でカイガラムシを飼っている。アリは餌として、まずオオバギの新葉や托葉から分泌される栄養体を利用している (図2)。働きアリはこの白い小さな粒をくわえて巣の中へ運び入れ、それをアリ幼虫に与える。この脂質と炭水化物に富んだ栄養体は、アリが採集した後も次々と分泌されてくる。第二のアリの餌源は、カイガラムシが出す甘露である (図3, Itino et al. 2001b)。カイガラムシは幹内の中空部の内壁に定着して植物の師管液を吸汁しており、アリが刺激を与えると肛門から甘露を分泌する。それを働きアリがすぐに吸いとり餌にするのだ。この甘露にはさまざまな栄養分が含まれており、アリの成虫はこれを幼虫に口うつしで与える。このようにアリはオオバギ植物から直接的に餌と住居を与えられており、またカイガラムシを介してオオバギから間接的に餌を得ている。

その一方でアリは、植物体を防御するというお返しをしている。植物表面をパトロールすることによって、植物を外敵から守っているのだ。図4-1は、オオバギの幹に標識のた

めに巻かれたナンバーテープを共生アリがかみ切っている様子を示している。また図 4-2 では、オオバギにからみついたつる植物の新芽をアリがかみ切ったために、つるの先端が枯れている。実験的に共生アリを排除すると、オオバギ植物はガの幼虫などの植食性昆虫によってひどく食害を受けるか、あるいはつる植物にからまれて枯れてしまう (Itioka et al. 2000)。植物だけでなく、第三のパートナーであるカイガラムシもアリの庇護を受けて安全に繁殖することができる。

オオバギの幹内における共生関係は、オオバギが芽生えた直後にはまだ成立していない。共生関係が築かれる様子を、オオバギの成長を追って再現してみよう。オオバギは熱帯雨林の巨木が倒れたあとのギャップや河川沿いなど明るい場所に芽生える。大きな葉、速い生長速度という、いわゆるパイオニア植物に共通した性質をもっている。その実生が高さ 15~20cm、葉が 2~3 枚になるころ、シリアゲアリの女王が飛んできて幹に穴をあけ、幹内の中空部へはいり、産卵をはじめ。この時点では巣内にカイガラムシはまだ見当たらない。女王アリは自分の飛翔筋を消化して餌にかえ、それを口移しで幼虫に与えることによって最初の働きアリをそだてる。

植物が高さ 30~40cm になるころ、巣内では働きアリが羽化し、植物上で活動をはじめ。このころになると、巣の中にカイガラムシの若令幼虫が見られるようになる。おそらくカイガラムシの 1 令幼虫は風によって植物上へ飛来し、自力で（あるいはアリに運ばれて）巣内へ入るのであろう。他のアリ植物の中には、新女王アリがカイガラムシを体に付着させてアリ植物内へ入り、コロニーを創設するものがある (Gaume et al. 2000)、オオバギ属植物にすむアリの中には、まだそういう性質をもつものは見つからない。

その後、木は生長してどんどん大きくなり (図 5)、その幹の中で 1 個体の女王アリが産卵を続け、働きアリとカイガラムシの数が増えていく。オオバギの木が高さ数メートル~数十メートルになるころ、アリのコロニーからは新女王アリと雄アリが生産される。そして結婚飛行の後、新女王はあらたに自分のコロニーを創設することになる。

研究のきっかけ—サラワクのオオバギ属調査

我々の調査は、ボルネオ島のマレーシア領サラワク州にあるランビル国立公園の混交フタバガキ林（熱帯雨林）ではじまった。1992 年、市野は故井上民二さんを中心とした熱帯林冠生物学研究を立ち上げる作業に参加した。そのとき、ここに生育するオオバギ属のアリ植物が、30m 四方ほどのギャップというごく狭い範囲に、5~8 種も共存していることを知り (図 6, Davies et al. 1998)、いったい何種類の共生アリがこれらのアリ植物を利用しているのかという疑問をもった。こんなに狭い範囲に多種の共生アリが入り乱れて共存しているとは考えにくいことから、当初はどの樹種にも共通した 1 種のアリが共生しているのだろうと予想した。この予想はそれまでの文献が教えているところでもあった (Fiala and Maschwitz 1990)。

調査の結果は予想を覆すものであった。共生アリは、互いに酷似してはいるが形態ではっきりと区別できる 4 形態種に分けることができた。しかもそれぞれの形態種アリは、特定の種のオオバギ植物に種特異的に住み込んでいたのだ (Itino et al. 2001a)。

東南アジア熱帯にはオオバギ属のアリ植物が 29 種も分布している。それらにそれぞれ

別のアリ種が関係しているとしたらどうだろう。とてつもない熱帯雨林の多様性、その秘密を解くカギがこの共生関係に隠されているような気がした。それでこのオオバギ属をめぐる動植物共生系の研究をはじめることにしたのだ。やがて名古屋大の市岡孝朗氏（現京都大）が加わり、その後 Quek や上田も含めた日米の若手研究者たちも参加して、いろいろな角度からの研究が現在も活発にすすめられている。我々はその中でもアリ植物と共生アリの進化の歴史に焦点を絞り、両者の DNA 解析からアプローチしてきた。その結果をこれから紹介するが、その前にまず、系統樹の情報からどのようにして種の多様化や種間相互作用の歴史を推定していくのか、その考え方について述べておきたい。なお、系統解析の基本的な手法については本書の XX 章を、また共種分化にかかわる系統解析については 1 2 章を、それぞれ参照されたい。

種間相互作用研究のツールとしての系統解析

アリと植物の関係に代表されるように、動物と植物の関係はきわめて多様で、また多少とも特殊化していることが多い。例えばクロアゲハやアゲハの幼虫は、カラタチなどのミカンの仲間（ミカン科）を食べるように特殊化している。一方、同じアゲハチョウの仲間（アゲハチョウ族）でも、オナガアゲハやカラスアゲハの幼虫は、コクサギなどミカン科の別の種を食べる。この例からわかるのは、動物が進化して別の種に分かれていく過程で、植物との関係が変わっていくということである。多くの場合、その変化は緩やか（同じミカン科の別の種への変化）であることが多い。しかし、近縁の昆虫が系統的にまったく異なる植物を食べるようになるという急激な変化が起こる場合がある。例えば、同じアゲハチョウ族でも、キアゲハはニンジンの仲間（セリ科）を食べる。このように、動物に見られる種多様性には、植物との相互関係が変化する中から生み出されてきたと考えられるものがある。

このような動物と植物の系統樹を互いにつき合わせてみれば、さまざまなことがわかる。まず両者の多様化（系統樹の枝分かれ）の時期を比較することで、多様化が同調して起こったのか（共多様化）、それとも別の時代に起こったのかがわかる。そのような比較の結果、チョウなどの植食性昆虫と植物との間では、同調がみられる例はむしろまれであることがわかってきた(Farrell and Mitter 1998)。例えば上に述べたミカン科植物を食べるアゲハチョウ族の例にしても、チョウの系統樹とミカンの系統樹の多様化時期は一致しない。このことは、寄主植物が種分化すると同時に、（その上で生活していた）昆虫が種分化したのではなく、昆虫が、すでに分化していた植物間で乗り換え (host shift) をおこなうことで新たな植物との関係を築いてきたという進化の歴史を示している。

さらに、同じ系統樹の比較からは別の興味深いこともわかる。その一つはアゲハチョウ族のチョウが、ミカン科を食べるようになった時点以降、急に多様化しているという点だ。これは、アゲハチョウ族の祖先種が、他の昆虫にさきがけてミカン科に特有の化学防御物質を解毒できるようになった結果、他の昆虫との競争が全くない、空白なニッチの中で次々に新しい種を分化させることができたためであると考えられている(逃避—多様化仮説 escape and radiation hypothesis, Ehrlich and Raven 1964)。

一方、動植物の多様化の時期が同調している例も知られている。例えば Becerra (2003)

は、新熱帯乾燥林に分布するカンラン科植物と、それに寄生する *Blepharida* 属のハムシ科甲虫の多様化の時期が一致していることを分子系統樹の比較から示した。このようなケースでは、両者が一体となって種分化をおこしてきた、共種分化(cospeciation)の可能性が出てくる(Futuyma 2005, 本書12章を参照)。もしこのような共種分化関係がみられれば、それは密接な種間関係が数万年～数十万年にもわたって崩れないままずっと続いてきたということの意味している。共種分化の例は、体内寄生者-宿主の系では比較的に見ついているものの、自由生活をする動植物間の相互作用系においては非常に稀である。部分的な共種分化が示された例としては、ドクチョウ属のチョウとそれが食べるトケイソウ属植物の関係(Brown 1981), あるいはイチジクとイチジクコバチ(本書第XX章)やカンコノキとホソガ(本書第XX章)のような、植物と種子食性昆虫を起源とする送粉昆虫との関係が知られている(Weiblen and Bush 2002)。

さらにもう一つ、種間相互作用の解析に利用できる系統学的方法がある。それは、系統樹上で、ある適応形質を持つ系統群と、その形質をもたない姉妹系統群との間で種数を比較するという姉妹群比較法(replicated sister-group comparison, 市野 印刷中)である。例えば種間相互作用にかかわるある形質(花の長い距など)を持っている系統群が、そうでない姉妹群にくらべて種数が多いという現象が、系統上で繰り返し観察されれば、その性質が多様化をもたらす要因であったとみなすことができる。具体的な例としては、植食者によって傷つけられた部位へ乳液や樹脂を送り込む管を進化させた植物系統群と、それともっとも近縁な、管を進化させなかった系統群との間で種数を比較すると、16ペアのうち14ペアで管(という新たな防御法)を進化させた系統群のほうが多くの種を擁していた(Farrell et al. 1991)。これは植食者から「逃避」という、種間相互作用にかかわる性質が、植物の多様化をうながしたことを示唆している。

このように、相互関係をもつ動物と植物の系統解析は、種間相互作用が生物の多様化にどのような影響を与えたかを知る上で、強力なツールとなる。

アリ植物における共種分化研究

前節で述べたように、共種分化は見つかりにくい。逆に考えると、どのような関係であれば、共種分化が実現する可能性が出てくるのだろうか。まず、特定の系統群の動物(イチジクコバチ科など)と、特定系統群の植物(イチジク科など)との間でのみ、関係が保たれている必要がある。しかもその関係は1対1の種特異的なものでなくてはならない。複数種対複数種のルーズな関係では、寄主の転換がおこりやすく、共種分化が維持されないと考えられるからである。

植食性昆虫と植物との関係や、種子食性昆虫を起源とする送粉昆虫と植物との関係を対象に、系統樹を用いた共種分化の研究がここ20年くらいの間にすすめられてきた。しかしその中で、共種分化が示された例は、すでに述べたように非常に少ない。ところが、共種分化の可能性がありながら、熱帯にしか分布しないため研究が遅れていた相互作用系が残されていた。それがアリ植物とアリの共生系である。

アリ植物とアリの共種分化に興味をもったのは我々が初めてではなかった。我々がオオバギ属の研究を始めた頃、アメリカ熱帯とアフリカ熱帯で独立にアリ植物とアリの系統比

較に関する研究がおこなわれた。しかしそれらの研究では共種分化はまったく検出されなかった(Ayala et al. 1996, Chenuil and McKey 1996)。アリ植物の系統樹はアリの系統樹と一致せず、アリは(進化的な時間の中で)しばしば寄主植物を乗り換えていることがわかったのだ。しかも両者の種特異性に、かなりルーズな場合があることも見出された(Davidson and McKey 1993)。

東南アジアのオオバギと共生シリアゲアリの系統

アリ植物オオバギ属の分布域は、湿潤な非季節性熱帯雨林(ボルネオ、スマトラ、マレー半島)に局限されている。非季節性熱帯雨林を構成する樹種が東南アジアに出現したのは、花粉化石などの証拠から、約 2000 万年前とされている(Morley 2000)。このことからオオバギ属の中にアリ植物が出現したのも約 2000 万年前以降であると考えられる。したがって、もしオオバギとシリアゲアリが同時期に多様化してきたのであれば、オオバギに共生するアリ側の起源も約 2000 万年前以降ということになる。

オオバギ属全体の系統樹を見ると、アリ植物は特定の 2 つの系統群のみで進化している(Davies et al. 2001)。その 2 つが図 7 の右側の系統樹に描かれている *Pachystemon* グループと *Pruinosae* グループである。この図のオオバギ属の系統樹ではアリ植物だけを抜き出して描いてあるのだが、オオバギ属全体で考えたときにこの 2 つの系統群でそれぞれ独立にアリ植物が進化したとするのが最節約的であることがわかっている(Davies et al. 2001)。*Pachystemon* グループは全 21 種であり、図 7 ではそのうち 18 種を示している(うち 9 種は「ワックスなしの 9 種」としてまとめて示してある)。もう一つの *Pruinosae* グループは全部で 5 種ある(図 7 では 4 種を示す)。アリ共生性が別々に進化したこれらの両系統群の間では、アリ共生のしかたが大きく違っている。もっとも顕著な違いは幹の構造にあらわれている。*Pachystemon* グループではアリの住まわせるために、幹がもともと中空である。これに対し、*Pruinosae* グループでは幹は中空になっておらず、アリが自ら幹内の髄を掘りこんで、巣坑をつくる必要がある。

オオバギ属に共生するシリアゲアリ属も系統的にまとまっており、*Decacrema* 亜属に限定される。さらに、アリの巣内に共生しているカイガラムシも、すべて *Coccus* 属の中の特定グループ(おそらく単系統の、オオバギ共生性カイガラムシのみからなるグループ、P.Gullan 私信)であることがわかってきている。

つまり、オオバギ属の *Pachystemon* グループと *Pruinosae* グループ(植物)は、*Decacrema* 亜属(アリ)、*Coccus* 属の中の特定グループ(カイガラムシ)との間で、三者系として緊密な共生関係をむすんでいるのである。このような限られた系統群同士の種特異的な共生関係が見られる場合、過去に共種分化が起きた可能性がある。そこで我々はオオバギ属-シリアゲアリ属系における共種分化の有無について、比較系統解析によって調べることにした。

オオバギとシリアゲアリは共種分化したか? - 初期の調査結果から

我々の初期の研究では、ボルネオとマレー半島の 7 地点から採集した 47 コロニーのア

リについての系統解析をおこなった(Itino et al. 2001a)。その結果、6つのアリ系統が植物と種特異的な関係を築いていること、そしてミトコンドリア DNA の COI 遺伝子に基づくアリの分子系統樹が、植物側の系統樹と有意な関連性（平行関係）をもっていることがわかった。これは共種分化を示唆する結果である(Itino et al. 2001a)。ただしここでのサンプリングは、ボルネオの1地点に偏っていたことから、もっと広域でのサンプリングに基づく網羅的な調査が必要なのは明らかだった。

その後、ドイツのグループがマレー半島を中心にした複数の場所から得られたサンプルに基づいて、共生アリの系統解析をおこなった。系統樹は基本的に我々のものと似ていたが、種特異性が低く、共種分化を否定する結果であった。アリは進化の過程で、異なるアリ植物へ寄主転換し、あるいは寄主範囲を拡げることにより多様化したというのだ(Feldhaar et al. 2003)。しかし彼らの研究も我々と同程度のサンプル数にもとづく不十分なものであった。これら二つの先行研究の相反する結果を検証するために、東南アジア全域にわたるサンプリングによる包括的な研究を、日本とアメリカの研究グループで協力してすすめることになったのである。

共生シリアゲアリの系統樹—包括的な調査の結果から

Decacrema 亜属のアリは、これまで東南アジアだけでなく、台湾、アフリカ、マダガスカルから記録されている。このうちボルネオ、スマトラ、マレー半島に分布する種はすべてオオバギ属の共生アリである(山根 私信)。包括的な研究では、ボルネオ、スマトラ、マレー半島の合計 30 カ所以上で網羅的なアリのサンプリングをおこない、22 種のオオバギ植物から 262 サンプルのアリを採集した(これらのオオバギから得られた *Decacrema* 亜属のアリサンプルを図 8 では *Decacrema M* とする)。これ以外に、オオバギ属に共生しないアリも採集した。フィリピンには、オオバギ属以外のアリ植物、*Neonauclea* 属に共生する *Decacrema* 亜属のアリ(図 8 では *Decacrema N*)がいる。また、アフリカとマダガスカル産の *Decacrema* 亜属のアリは、アリ植物以外の場所でコロニーを営む自由生活者である(図 8 では *Decacrema P*)。さらに、*Decacrema* 亜属以外のシリアゲアリ属のアリを外群として含め、合計 281 サンプルを使って分析をおこなった(Quek et al. 2004)。

ミトコンドリア COI 遺伝子の 565bp を用いて得られた、ベイズ法による分子系統樹を図 8 に示す。この図から、まずオオバギ共生アリ *Decacrema M* (図中で A~K で示されているグループ) が単系統であり、他の植物上にいるアリや自由生活をするアリがその中に混じっていないことがわかる。このことは、このアリたちがオオバギ内にすむように特殊化した固有の系統群であること、そして長期間にわたってオオバギ上でのみ適応放散をとげてきたことを示している。予想はしていたものの、オオバギの共生アリたちが、他の生息環境へまったく移出することなく、オオバギの上だけで、地史的な長期間にわたってずっと生活しつづけてきたという事実には、改めて驚かすにはられない。

さて、オオバギの共生アリたち(*Decacrema M*)は大きく 10 の系統に分かれた(図 8 のミトコンドリア系統 A~K)。これらのミトコンドリア系統が種を反映したものであるかどうかは、このアリグループの形態による分類がきわめて困難なために(山根 私信)未確定である。しかし、各系統の単系統性を非常に高く支持する解析結果が得られていること(図 8)、そ

して各系統が独自の寄主選好性や分布域をもっていること（表 1）から、このミトコンドリア系統（図中の A~K）は *Decacrema* 亜属のアリの進化を考える上での単位とみなすことができる。

共種分化仮説の検討

オオバギの種とアリの系統の間の特異性の強さを図 7 に示した。アルファベットで示されたアリの系統は、図 8 のミトコンドリア系統に対応している。図 7 では両者をむすぶ線が太いほど種特異性が強い。この図をもとに、アリの寄主選好性を表 1 にまとめた。ここでは、各アリが利用可能なオオバギ種のうちどれを高い頻度で利用していたかを検定し、有意なものを「寄主選好性」として示してある。この表 1 を見ると、まず A~E のアリ系統、すなわち系統樹のより根元側で分岐した 5 系統は、それぞれが特定のオオバギ種と共生していることがわかる。次に、アリ系統 F と H は、「ワックスなし—中空の幹をもつ *Pachystemon* グループ」に対して特異性がある。同様に G 系統は *Pruinosae* グループに対して特異性がある。残り 2 系統のうちサンプル数の小さい J 系統を除けば、寄主選好性がまったく検出されなかったのは K 系統のみということになる。このように、共生アリの特異性については初期の研究 (Itino et al. 2001a) と同様の結果、すなわち寄主特異性が高いことがわかった。

その一方で、両者の系統樹を Parafit 検定 (Desdevises et al. 2002, Legendre et al. 2002) で比較したところ、その樹形は一致しているとはいえず ($p = 0.108$, 図 7 の共生関係を示す線の中で太・細実線のデータをもちいた場合)、共種分化は検出されなかった。この結果は、共種分化があるという初期の研究結果とは異なっている。この相違の理由としては、網羅的なサンプリングによって新たなアリ系統 (A, B, C, J) が発見され、それに伴って系統樹の樹形が変化したこと、また、サンプリング地点数が増えたことで、種特異性の程度が変化したことが挙げられる。

幹の特徴がもたらした植物とアリの系統的対応関係

オオバギとシリアゲアリは、厳密な意味で共種分化の歴史をもっているとはいえなかった。しかし、調べたアリの系統を、古い系統（系統樹のより根元側で分岐している A~E 系統）と新しい系統（F~K 系統）とに 2 分して考えた場合、古いアリ系統はオオバギ属の *Pachystemon* グループの中でもより古い系統の植物に共生するという傾向が見られた（図 7）。この対応関係には、植物の形質（特に幹の内部と表面の特徴）と、それに対するアリの巣穴掘り行動や脚の形態の進化が関係している。

より古いアリ系統 (A~F) は、もっぱら幹が中空になっている *Pachystemon* グループのみ共生する。これらのアリが *Pruinosae* グループに共生しないのは、中空ではない幹にアリが巣坑を掘り込めないためであろう。これに対し、若いアリ系統 (G~K) は、中空の *Pachystemon* グループだけでなく、幹を掘る必要がある *Pruinosae* グループにも共生していた。このことから、アリとオオバギの共生関係は、まず *Pachystemon* グループで起源し、その後若いアリ系統 (G~K) が巣坑を掘り込む行動を獲得することによって、*Pruinosae*

グループに対しても派生的に共生関係をむすぶようになったと考えることができる。すなわち *Pruinosae* グループのオオバギ属植物 4 種は後発の、二次的に進化したアリ植物といえるだろう。

さらに、先発の中空アリ植物である *Pachystemon* グループ (18 種) の中でも、それぞれ古い系統と若い系統のアリが共生する二つのサブグループが存在することがわかった。古い系統のアリ (A~E) に利用されている系統的に古いサブグループ (図 7 の下から上へ *bec~hav* の 9 種) は、幹表面から白いワックスの粉を分泌する点で特徴づけられる。この幹表面のワックスは、アリが登ろうとすると滑るため、共生アリ以外のアリが幹を登ってこられないようにする働きがある (Federle et al. 1997)。これには、外来アリ種が植物上に侵入して、共生アリを攻撃するのを防ぐ効果がある。古い系統の共生アリは、脚の先端部が特殊化しており、ワックスの粉の上を自由に登ることができる。一方、若い系統 (G~K) の共生アリは、一応ワックス上を登ることはできるが、あまりうまくは登れない (Federle et al. 2000)。このため、若い系統のアリのほとんどは、ワックスを分泌しない、系統的に若いサブグループ植物 (図 7 の「ワックスなしの 9 種」) に共生していた。

スペシャリストからジェネラリストへと進化した共生アリ

共生アリとの関係にもとづいて、オオバギ属のアリ植物を三つのグループに分けることができることがわかった。すなわち、「ワックス - 中空」の幹を持つ *Pachystemon* グループ、「ワックスなし - 中空」の幹を持つ *Pachystemon* グループ、そして「中空なし」の幹をもつ *Pruinosae* グループである。この中で、「ワックス - 中空」グループが系統的に古いことがわかった。

我々は、これらのグループの植物への共生性をアリが獲得する過程で、共生アリはスペシャリストからジェネラリストへと進化したというシナリオを考えた。その過程はスペシャリストが多様化した時期とジェネラリストが出現した時期の、二つの時期に分けて考えることができる。

まずスペシャリストが多様化した時期には、「ワックス - 中空」グループのオオバギに古いアリ系統 (A~E) が共生を果たしていった。この時期には、種レベルでの特異性が強く維持される形で多様化が生じたと考えられる (図 7)。このような関係がかなり長く続いた後、ある時点で若いアリ系統 (G~K) が、ジェネラリストとして出現することになる。この新しいアリは、「中空なし」グループの植物を利用する能力 (幹内部の髄を自身で掘り込む能力) をもつようになった。その後、攻撃性を強めながら、より多くの種の植物を共生相手に利用するジェネラリストとしての性質を進化させ、「ワックスなし - 中空」のオオバギ属植物をも利用するようになった (図 7)。若いアリ系統の出現は、オオバギ共生系において大きな転機となった。すなわち、それまでのペアワイズな種特異性を失う方向への進化がもたらされたのである。

なぜアリの側にスペシャリストだけでなくジェネラリストが生み出され、両者が並存するようになったのだろう。それには、アリ間の競争が大きな影響を及ぼしたと考えられる。

オオバギの実生に女王アリが定着する際、女王アリ間に激しい競争が起こる。実生の中空部はいくつかの独立した小部屋に分かれているが、通常、そのすべての部屋に別々の女

王アリが1個体ずつ侵入して占有する。ある部屋で先に羽化した働きアリは、すぐに別の部屋に侵入し、他の（同種や別種の）女王アリたちを殺してしまう。そのため、早く植物へ侵入し働きアリの羽化させるという点をめぐって、女王アリ間に種間競争が生じる。古い系統のアリたちは、種ごとにそれぞれ別の植物種に特異化することで種間競争を避けることができていた。一方、植物側も特定のアリ種に共生してもらう方が有利であったと考えられる。なぜなら、これらのアリ種は各植物種に特殊化した適応形質をもっており、それぞれの植物が（化学防衛の上で）苦手とする外敵を選択的に追い払ってくれるからである（Itino et al. 2003, Itino 2005, 市野・市岡 2001）。

しかしある時点で、このような女王間での競争がきびしい「ワックス - 中空」グループのオオバギ種を避けて、「中空なし」グループのオオバギを利用する新しいタイプのアリ系統が現れたと考えられる。このとき、幹は中空ではないものの、その幹内が髄質であるためアリにとって掘り込みやすいオオバギが選ばれた。「中空なし」グループは幹にワックスを分泌しないため、共生アリは外来アリの侵入を防ぐために何らかの別の方策をとる必要がある。その方策として、共生アリの攻撃性が高まったのであろう。この新しいタイプの共生アリの中には、その後、そのまま「中空なし」グループ（Pruinosae）のみにずっと特殊化しつづけたアリもいる（例えばG系統のアリ、表1）。

攻撃力を高めた新しいアリたちの多くはジェネラリスト化していった。その過程には「ワックスなし - 中空」グループの植物の出現が関係している。「ワックス - 中空」グループのPachystemonは、外敵防衛をアリよりも化学防衛に頼っていた(Nomura et al. 2000)。これに対して、後から出現した「ワックスなし - 中空」グループのPachystemonでは、アリへの防衛依存度を高める方向への進化がすすんでいる(Itioka et al. 2000)。これらの植物では、コストのかかる幹のワックスを無くす一方で、攻撃的なアリを養うための栄養体を多量に分泌するようになっている(Itino et al. 2001b)。

共多様化がどのように進んだかを詳細に知るためには、地域性を考慮する必要がある(Quek et al. 2007)。詳細に調べると、ジェネラリストと考えられる種でも、一つの地域では少数種のオオバギ属と共生していることが多く、地域単位で見ればスペシャリスト的にふるまっていた(Itino et al. 2001a)。しかし、別の地域へ行くと別のオオバギ種と共生していたため、これを広域データとしてまとめて見ると、ジェネラリストであるように見える(Quek et al. 2004)。いわば、「狭域 - スペシャル、広域 - ジェネラル」な関係をむすんでいるのである。ジェネラリスト化した若いアリ系統は少なくとも4系統(G~K)ある。表1には各アリ系統の分布域が示してあるが、出現頻度の高い3系統(G,H,K)の生息域が、G,Hがボルネオ、Kがスマトラとマレー半島というように違っていることがわかる。さらに同じ分布域をもつGとHにおいても、GはPruinosaeグループと共生しているのに対し、HはPachystemonグループと共生しており、寄主植物が異なっていた(表1)。つまり、ジェネラリスト化した若いアリ系統においても、互いに生息域が違っていたり、同じ生息域内なら寄主植物を違えたりすることによって競合が避けられていることがわかる。

オオバギ属の進化に見るアリ植物の起源

ふつうの植物は、どのようにしてアリ植物へと進化するのだろうか。「中空なし」の幹を

もつ *Pruinosae* グループのオオバギ属が、その一つの例を示している。もともとアリ植物ではなかったこのグループがアリ植物に進化したのは、違う植物（「ワックスー中空」の *Pachystemon* グループ）に共生していたアリが進出してきたことが契機になったと考えられる。すなわち共生アリの「水平移動」によって普通の植物がアリ植物へと変化したのだ。もちろんそれは、幹内部が髄質状でアリが掘り込みやすいという性質があつてのことで、このような前適応の重要性を忘れるべきではない。

アリ植物の起源が、このような植物共生アリの「水平移動」によると考えられる例は、中央アメリカのアカシア属植物でも報告されており (Janzen 1974), 同様の起源を持つアリ植物は少なくないと予想される。なぜなら、単一の植物共生アリの系統群がいろいろな植物系統群に対して「飛び火状」に共生している例がたいへん多いからである (例えば *Pseudomyrmex* 属のアリは 15 属の植物に共生している, Ward 1993)。

一方で、オオバギ属においては、*Pachystemon* 節の「ワックスー中空」グループから「ワックスなしー中空」グループの間にみられたような、同じ系統内の祖先グループから派生グループへの、共生アリの「垂直伝播」もみられた。アリ植物の多様化において、「水平移動」と「垂直伝播」が、それぞれどのような比率で起きてきたのかを明らかにすることは興味深い研究テーマである。また、第3の共生者であるカイガラムシでは、「水平移動」や「垂直伝播」を含めた共生の進化過程そのものが未解明の課題である。

オオバギ, アリ, カイガラムシが多様化した年代の一致性

ミトコンドリア COI 遺伝子の進化速度に関するこれまでの諸研究から、多くの昆虫の COI 遺伝子は、約 1.5%/百万年の割合で塩基配列が変化することがわかっている (Quek et al. 2004)。これに基づくと、オオバギ共生シリアゲアリの起源 (図 8 中の *Decacrema M* の矢印ポイントでの分岐年代) は 1190 万年 ± 30 万年と推定できる。この結果は、シリアゲアリ属の化石記録ともつじつまがあう。オオバギに共生する *Decacrema* 亜属アリの化石は残念ながら見つかっていないが、*Orthocrema* 亜属の化石がドミニカ琥珀中 (1500-2000 万年前) からはじめて記録されている。この年代は、*C. minutissima* (*Orthocrema* 亜属, 図 8) が分岐したと我々が推定した年代 (2280 ± 140 万年) の数百万年後となっており、整合性のある結果といえる。

一方、アリ植物の起源はいつごろだろうか。これがアリの起源年代と一致していれば、両者が共多様化してきたことがさらに確かなものとなる。アリ植物オオバギの分布域は、東南アジアの非季節性気候の範囲とよく一致している (Davies et al. 2001)。すでに述べたように、湿潤熱帯に限定分布するアリ植物オオバギの起源も 2000 万年前以降と推定できる。これは共生アリの起源時期とほぼ矛盾のない年代といつてよいだろう。

さらに、共生カイガラムシの分岐年代について、アリと同じく COI 遺伝子を用いて推定した結果、その起源年代もアリの起源年代とよく一致していた (Ueda et al. 未発表)。以上のように、植物-アリ-カイガラムシ三者が種分化によって多様化したのがほぼ同じ年代 (1200-2000 万年前以降) であることが系統樹の解析から明らかとなった。おそらく、この三者系は、同時期に、しかも相互に影響し合いながら共多様化したと考えられる。

オオバギ属の多種共存を説明する仮説

アリーアリ植物系の多様化は、これまで一般的には、相互適応による多様化というよりは、植物の多様化に追随してアリ側が多様化することによってすすんだと考えられてきた (Ward 1993)。例えば、中南米のアリ植物 *Cecropia* 属は、光条件や土壌の水分条件への特殊化によってニッチ分化し、多様化している (Davidson and McKey 1993)。一方、アリ側の種分化は、寄主植物をめぐる競争を回避するためのニッチ分化、すなわち寄主特異化や生息場所特異化によって引き起こされていることが多い (Davidson and McKey 1993)。すなわち、植物側は無機環境に対して、共生アリ側は寄主植物に対して、それぞれニッチ分化をおこすことにより多様化している例が多いのだ。この多様化プロセスの非対称性（一方は無機環境に対する適応分化、他方は共生者に対する適応分化）は、そもそもアリと植物で相手への依存度が違うことによって生じている。アリにとっては寄主植物が資源の全てであるが、植物にとってアリは、光、水、栄養などのいくつもある資源の中の一つでしかない。

しかし、オオバギ属とアリの共多様化については、相互に影響を与え合いながら共進化的にすすんだとする方が考えやすい。オオバギーシリアゲアリの種の対応が、狭い地域で見れば1対1のペアワイズな関係を維持しているという事実 (Fiala et al. 1999) は、この共進化による共多様化という考えを支持している。さらに、オオバギ属のアリ植物に関しては、無機環境に対するすみ分けという解釈ではその多様化を説明することが難しい。なぜなら、熱帯雨林中で環境に応じてオオバギ各種がニッチ分化しているようには見えず、オオバギの地域内多様性が、他のアリ植物と比べても圧倒的に高いからだ。もちろん環境選好性によってオオバギ属植物をいくつかのおおまかなグループに分けることはできる (Davies et al. 1998)。例えば、何種かは日当たりの強い場所に良く見られるし、別の何種かはやや日当たりが弱い場所を好む傾向はある。しかし、実際には6~8種のオオバギ属が同所的に入り交じって生えていることが多い (図6, Davies et al. 1998)。

オオバギの多様化をもたらした要因、すなわち同所的な多種共存をゆるしているものは何だろうか。我々は、オオバギ種ごとに植食者に対する防衛の仕方が違うことが、オオバギ種の共存をゆるす大きな要因であるという作業仮説で研究を進めている (Itino and Itioka 2001, 市野・市岡 2001, Itino et al. 2003, Itino 2005)。オオバギの場合、植食者の攻撃圧が非常に大きいために、植食者の種類や密度が生存に大きく影響する (Itioka et al. 2000)。このような状況下では、防衛化学物質の質や量を違えたり、共生アリを違えたりすることで防衛方法を分化させて、攻撃を受ける外敵相を種間でずらす必要がある。それができなければ、多種共存が不可能となるのである。

この仮説を説明するには、見かけの競争 (apparent competition, Holt and Lawton 1994, Bonsall and Hassell 1997) という考え方を適用しなければならない。複数の植物種が共通の植食者から攻撃される場合、それらの植物種の間にも競争をしているような効果が生じることがあり、これを見かけの競争と呼ぶ。つまり片方の植物が増えることにより植食者の密度が増え、もう片方の植物がより多く食べられるという状況である。もし、同じ種類の植食者が多種のオオバギを食べる場合、共存するオオバギ属の種のうち弱いものから順に食い尽くされてしまうはずだ。しかし、植物種ごとに植食者の種類が違えば、ある種

のオオバギが減った時点でそれを食べる植食者の密度は（餌不足のため）低下するので、食い尽くしは起こらない。つまり、オオバギ属は、防衛方法を分化させて植食者を遠ざけることにより、見かけの競争による種の排除を避けていると考えるのである。

もちろん、このオオバギ属の多種共存機構の仮説は、今後詳しく検証することが必要だ。まず、防衛ニッチの分化が多種共存にとって重要であるためには、植食者による攻撃圧がオオバギの主要な死亡原因になっていなければならない。これを植物の生命表調査により、明らかにする必要がある。次に、見かけの競争が本当に働いていることを実験的に示す必要がある。そのためには、同所的に生育しているオオバギ種の人為的除去が近縁種の適応度を上げるかどうか、あるいはオオバギ種の導入が植食者を共有する近縁種の適応度を低下させるかどうかをみる必要があるだろう (Morris et al. 2004)。さらに、多種共存を説明する他の機構（環境の時間的変化による競争者の共存：Kelly and Bowler 2002, 攪乱：Connell 1978, パッチ環境における確率的な移入と絶滅による共存の維持：Hubbell 2001）などとの比較の上で、見かけの競争の相対的な重要性を評価する必要がある (Schoener 1993)。

我々の知る限り、防衛ニッチを分化させ、見かけの競争を回避することによって多種共存が達成されているという植物の例はこれまで知られていない。その意味でこの仮説を検証することは、生物の群集構造を決める要因を考える上でも重要な意味をもつ。

オオバギ共生系と他の共生系との比較

DNA 系統解析の結果、オオバギとシリアゲアリの間には、ここ 1200 万年ほどの間、緊密な共生関係がむすばれてきたことがわかった。このような地史的な長い時間にわたって相互関係がむすばれてきた例としては、植食性昆虫と種子植物（2 億年前～, Farrell and Mitter 1998）、種子捕食起源の送粉者と被子植物（ユッカガとユッカ：4 千万年前～, Pellmyr and Leebens-Mack 1999; イチジクコバチとイチジク：9 千万年前～, Machado et al. 2001, 本書第 XX 章）、昆虫とそれが栽培する菌（ハキリアリと栽培菌：5500 万年前～, Mueller et al. 2001; キクイムシとアンブロシア菌：6 千万年前～, Farrell et al. 2001）などが知られている。

しかし、すでに述べたように、アリ植物全体からみると、オオバギ属のように特定のアリ植物とアリの系統群同士の関係が長期にわたって維持されている例は少ない。むしろ進化の過程では、共生アリは寄主転換を頻繁にくり返すのが普通である。それではなぜ、オオバギ属の共生系では緊密な 2 者間のむすびつきが長期間にわたって維持されたのだろうか。

Davidson and McKey (1993) は、その地域に他のアリ植物グループ、あるいは他の植物共生アリグループが少なければ、相互の特異性が維持されやすいだろうと指摘している。確かに、オオバギが分布する東南アジア熱帯では、シリアゲアリ属以外の植物共生アリは少なく、主に *Cladomyrma* 属が知られるのみである。これと対照的に、アメリカ熱帯では主な植物共生アリだけでも 6 属が分布する。このため、長い歴史の間に、違う系統のアリが互いの共生関係に「割り込む」機会があったと考えられる。例えば、オオバギ属とよく似た生態をもつ *Cecropia* 属は中南米熱帯で 50-60 種に分化しているが、6 属のアリと関係をもっている (Ayala et al. 1996)。

このことと関連して、相利関係における種特異性について、最近新しい考え方が出てき

ている。その考え方では、相利関係（例えば植物－送粉者関係）をめぐる群集が複雑になるほど、ジェネラリストが増え、それに伴い系全体の安定性が増すとされる。Bascompte et al. (2003)は、植物－送粉者系などの相利関係ネットワークに関する研究を総覧し、相利関係をむすぶグループ間には、スペシャリストとジェネラリストの非対称関係が多いことを見いだした。例えば数十種の顕花植物とその花粉媒介をおこなう数十種の送粉者を見た場合、まず、さまざまなパートナーと関係をむすぶジェネラリストが、双方に一定の割合で存在し、種間相互作用の核となっていた。一方スペシャリストももちろんいる。しかしスペシャリスト同士の関係は少なく、片側のスペシャリストは、もう片側のジェネラリストともつばらその関係をむすんでいた。

このようなパターンは植物－送粉者系だけでなく、植物－種子散布動物系でも (Bascompte et al. 2003), またアリ－花外蜜分泌植物系でも (Guimaraes et al. 2006) 同じように検出された。さらに Bascompte et al. (2006)は、相利関係に見られるこのような種特異性の非対称性が、相利系全体の安定性を維持する上で重要であることを、単純なモデルによって示した。もちろん、系の安定性が高まるということと、そのような種間ネットワークが「淘汰上」有利となり「進化」ということとは別である。しかし、さまざまな種間ネットワークに関する野外研究を比較した時、種数が増え、系の複雑さが増すほど、非対称性の度合いが増大する傾向が見られた点は興味深い。

これに対して、寄生者－寄主関係のような敵対系では、進化的軍拡競争がおこるため、種特異性が全般に高くなり、種間ネットワークは特定のグループ対グループのクラスター状となる（コンパートメント型の相互関係, van Veen et al. 2006)。それではアリ植物－アリ系はどうだろう。

アリ植物－アリ系における種間関係は、相利系一般とは異なりグループ対グループ、あるいは種対種のコンパートメント型が基本である (Davidson and McKey 1993, 図 7)。なぜアリ植物－アリ系の種特異性のあり方が、他の相利系と異なるのか。それは今のところわからない。ただ、イチジク－イチジクコバチ系やハキリアリ－共生菌系も、相利系でありながらコンパートメント型であることから考えて、体内共生性を獲得していること、あるいは相互依存度が強いことなどが種特異性を高め、種間ネットワークの形を特徴付けていると考えられる。いずれにしても、今後、さまざまなタイプの種間ネットワークについて、その構造と系の安定性を比較検討していくことは、共進化研究にとって重要な課題となるだろう。

共生シリアゲアリの分子系統地理

最後に、系統解析で明らかになった共生シリアゲアリの 10 系統について、その進化過程の地理的なパターンについて簡単に解説したい (Quek et al. 2007, 市野ら 印刷中)。

まず、共生アリの種多様性および遺伝的多様性の中心地はボルネオ島北西部であることがわかった。我々の主要な野外調査地であるランビル国立公園を含む地域である。一方、スマトラやマレー半島では、アリの多様性は全般に低く、またその多様性の中心は山岳地域に局在していた。平野部に分布する共生アリは、最近分化した若い系統 (図 8 の K 系統など) であり、第四紀更新世の間氷期に、平野部で急激に個体数を増加させたことがわか

った。これらの結果から、共生アリは更新世の乾燥した氷期をしのぐためのレフュジアとして、北西ボルネオ地域およびスマトラとマレー半島の山岳地域を利用していたことがわかる。また系統の多様化（種分化）は第三紀中新世にボルネオを中心におこったことが明らかになった。

ランビル国立公園についてはさらに興味深い結果が得られた。ランビル地域は、その木本植物の種多様性が世界でもっとも高い場所の一つであることで知られている(Ashton 2005)。今回、共生アリについても種多様性が高いことが改めて明らかになった。しかし驚いたことに、これに反して各アリ系統内での遺伝的多様度は極めて低かったのだ。解析することができた5系統のアリのうち3系統は、更新世になって他の地域から移入してきたものと推定された。したがってランビルの共生アリの多様性は、そこで起源し、維持されてきたものではなく、別の場所にある多様性の中心地からの移入によってできあがってきたものであると考えられる。ランビルは第三紀鮮新世までは浅海域であったことがわかっている。その後隆起して陸地化した後、生物の移入がおこったのであろう。

この研究成果は、アジア熱帯の分子系統地理学的な研究として、これまでで最も包括的なものの一つであり、その面での意義は大きい。しかしその一方、詳しい系統解析が済んでいるのはシリアゲアリであり、オオバギ属植物とカイガラムシの系統地理を明らかにすることは今後の課題である。それらを相互に比較・検討していくことで、東南アジア全域という地理的スケールの中で、この三者がどのように共多様化していったのか、その時間的・空間的な全体像を明らかにすることができるだろう（市野ら 印刷中）。

今後の展望

地球上の生物はすべて、他生物との相互作用の中で生きている。このことは、他生物からの影響を抜きにして生物の進化は語れないことを意味している。しかし、その重要性のわりに、共進化の研究例はこれまであまりにも少なかった。なぜか。その一つの理由は、「普通の」生物は多種対多種のルーズな関係をもっているため、種間の共進化的な相互作用を抽出しにくいと考えられてきたからだろう。

このような事情から、これまでは、関係がはっきりとした相互作用系を発見することを出発点として、共進化研究がすすめられてきた。本書の他の章に紹介されている研究はいずれも、まずは野外での観察や先行研究から「研究しがいのある明瞭な共進化系」を見つけることから始めている。しかし、特別の研究材料を見つけなければ、共進化研究をすることは難しいのだろうか。

最近の共進化研究の流れとして、種内の形質の進化（小進化）を他生物との共進化の結果としてとらえる研究例が増えてきている。とりわけ共進化の地理的モザイクという考え方をThompsonが提案して以来、この発想を基盤にした興味深い研究が相次いで発表されている(Thompson 2005, 本書第XX章)。その一方で、もう一つの流れとして、種より上のレベルの進化（大進化）を、数百万年という長期スケールで、「共進化」という目で眺めるという研究方向がある。本章で扱ったのは、この観点である。こちらのほうは、対象系統群を構成する多数の種について、それぞれの生態、行動、形態をおさえつつ、その系統進化を系統樹上で明らかにしていく必要がある（市野ら 印刷中）。

上記二つのタイプの共進化研究のうち、少なくとも小進化の研究については、「普通の」生物を使った研究が十分可能ではないだろうか。どのような研究材料であっても、その生物がもっとも深く関係をむすんでいる生物との間での相互作用を時間的、空間的に詳しく調べることで、相互作用の進化にかかわる研究テーマが浮かび上がってくる。

例えばドロバチ類（アシナガバチ類に近縁の、非社会性の昆虫）は、さまざまな昆虫を幼虫の餌として狩り、一方さまざまな寄生者によって寄生を受ける「普通の」昆虫群である。しかしその生活を詳しく見てみると、その個体群動態を大きく規定しているのは、数種の寄生バエによる幼虫期の死亡であることがわかる。そして、これらハエの寄生を回避するためのハチ側の適応が、単独性のハチが亜社会性へと進化する契機となっていることを推定することができるのである（市野 1996, Itino 1986）。

もちろん、これら「普通の」生物について相互作用の進化を研究することは、厳密な意味での（双方向の適応を扱う）共進化を研究することとは違う場合も多い。しかし、大きな淘汰圧を与える他生物との相互作用を詳しく研究することで、相互作用が生物の進化にとっていかに重要であるかを示すことができる。その典型的な例を、アリとチョウの相互作用の進化を扱ったピアスらの一連の研究にみることができる(Pierce et al. 2002 など)。アリーチョウの共生系は共進化系ではない。アリにとってはチョウは基本的にいてもいなくても良い存在であるため、チョウがアリの進化に対して影響を及ぼすことはほとんどないのだ。しかし一方、アリと共生する数千種のチョウの、アリに対する適応には目を見張るものがある。チョウ幼虫の体表には一面に分泌線があり、ここから特別な糖やアミノ酸を分泌することでチョウはアリの攻撃を避け、逆にアリによって外敵から守ってもらっている。またチョウ成虫は共生するのに有利なアリ種がいる植物株を選択して産卵する。これらの性質は、アリとの相互作用がチョウにとって死活問題であるからこそ進化してきたものであり、我々に「共進化」研究の面白さを存分に伝えてくれる(Pierce et al. 2002)。

どのような生物でも、共進化という視点をもってながめることで、全く新しい側面を見ることができる可能性を秘めている。この本を読まれた方々が、自分が慣れ親しんだ研究対象生物を使って、新しい視点から「共進化」研究を始められることを期待したい。

謝辞

ここに紹介した内容は、市岡孝朗、S.Davies、N.Pierce をはじめ多くの方々と共同研究の成果である。また多種共存の項の内容については矢原徹一、嶋田正和、工藤岳、竹中明夫の皆さんに貴重なコメントをいただいた。さらに匿名査読者の方には、構成について大変有益なコメントをいただいた。記して感謝したい。

引用文献

- Ashton, P. S. 2005. Lambir's forest: the world's most diverse known tree assemblage? . Pages 191-216 in D. W. Roubik, Sakai, S. and Hamid, A. A., editor. *Pollination Ecology and the Rain Forest*. Springer, New York.
- Ayala, F. J., Wetterer, J., Longino, C., and D. Hartl. 1996. Molecular phylogeny of Azteca ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of Cecropia trees. *Mol. Phylogenet. Evol.* 5:423-428.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melian, and J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 100:9383-9387.
- Bascompte, J., P. Jordano, and J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433.
- Becerra, J. X. 2003. Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 100:12804-12807.
- Bonsall, M. B., and M. P. Hassell. 1997. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature* 388:371-373.
- Brown, K. S. 1981. The biology of Heliconius and related genera. *Annu. Rev. Entomol.* 26:427-456.
- Chenuil, A., and D. B. McKey. 1996. Molecular phylogenetic study of a myrmecophyte symbiosis: did Leonardoxa/ant associations diversify via cospeciation? *Mol. Phylogenet. Evol.* 6:270-286.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Davidson, D. W., and D. McKey. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Res.* 2:13-83.
- Davies, S. J., S. K. Y. Lum, R. Chan, and L. K. Wang. 2001. Evolution of myrmecophytism in western Malesian Macaranga (Euphorbiaceae). *Evolution* 55:1542-1559.
- Davies, S. J., P. A. Palmiotto, P. S. Ashton, H. S. Lee, and J. V. Lafrankie. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of Macaranga in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *J. Ecol.* 86:662-673.
- Desdevises, Y., S. Morand, O. Jousson, and P. Legendre. 2002. Coevolution between Lamellogadus (Monogenea: Diplectanidae) and Sparidae (Teleostei): the study of a complex host-parasite system. *Evolution* 56:2459-2471.
- Farrell, B. D., D. E. Dussourd, and C. Mitter. 1991. Escalation of Plant Defense - Do Latex and Resin Canals Spur Plant Diversification. *Am. Nat.* 138:881-900.
- Farrell, B. D., and C. Mitter. 1998. The timing of insect/plant diversification: might Tetraopes (Coleoptera: Cerambycidae) and Asclepias (Asclepiadaceae) have co-evolved? *Biol. J. Linn. Soc.* 63:553-577.
- Farrell, B. D., A. S. Sequeira, B. C. O'Meara, B. B. Normark, J. H. Chung, and B. H. Jordal. 2001. The evolution of agriculture in beetles (Curculionidae : Scolytinae and Platypodinae). *Evolution* 55:2011-2027.
- Federle, W., U. Maschwitz, B. Fiala, M. Fiederer, and B. Hölldobler. 1997. Slippery ant-plants and

- skillful climbers: selection and protection of specific ant partners by epicuticular wax blooms in *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Oecologia* 112:217-224.
- Federle, W., K. Rohrseitz, and B. Hölldobler. 2000. Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better 'wax-runners' have a poorer attachment to a smooth surface. *J. Exp. Biol.* 203:505-512.
- Feldhaar, H., B. Fiala, J. Gadau, M. Mohamed, and U. Maschwitz. 2003. Molecular phylogeny of *Crematogaster* subgenus *Decacrema* ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Macaranga* (Euphorbiaceae) trees. *Mol. Phylog. Evol.* 27:441-452.
- Fiala, B., A. Jakob, and U. Maschwitz. 1999. Diversity, evolutionary specialization and geographic distribution of a mutualistic ant-plant complex: *Macaranga* and *Crematogaster* in South East Asia. *Biol. J. Linn. Soc.* 66:305-331.
- Fiala, B., and U. Maschwitz. 1990. Studies on the Southeast Asian ant-plant association *Crematogaster borneensis* / *Macaranga*: adaptations of the ant partner. *Insectes Sociaux* 37:212-231.
- Fittkau, E. J., and H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5 :2-14.
- Futuyma, D. J. 2005. *Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Gaume, L., D. Matile Ferrero, and D. McKey. 2000. Colony foundation and acquisition of coccoid trophobionts by *Aphomomyrmex afer* (Formicinae): co-dispersal of queens and phoretic mealybugs in an ant-plant-homopteran mutualism? *Insect. Soc.* 47:84-91.
- Guimaraes, P. R., Jr., Rico-Gray, V., dos Reis, S. F., and Thompson, J. N. 2006. Asymmetric specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273:2041-2047.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1994. *Journey to the ants : a story of scientific exploration*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Holt, R. D., and J. H. Lawton. 1994. The Ecological Consequences of Shared Natural Enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25:495-520.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Inui, Y., T. Itioka, K. Murase, R. Yamaoka, and T. Itino. 2001. Chemical recognition of partner plant species by foundress ant queens in *Macaranga-Crematogaster* myrmecophytism. *J Chem. Ecol.* 27:2029-2040.
- Itino, T. 1986. Comparison of life tables between the solitary eumenid wasp *Anterhynchium flavomarginatum* and the subsocial eumenid wasp *Orancistrocerus drewseni* to evaluate the adaptive significance of maternal care. *Researches on Population Ecology* 28:185-199.
- Itino, T. 2005. Coevolution of ants and plants. Pages 172-177 in D. W. Roubik, Sakai, S. and Hamid, A. A., editor. *Pollination Ecology and the Rain Forest*. Springer, New York.
- Itino, T., S. J. Davies, H. Tada, Y. Hieda, M. Inoguchi, T. Itioka, S. Yamane, and T. Inoue. 2001a. Cospeciation of ants and plants. *Ecol. Res.* 16:787-793.

- Itino, T., and T. Itioka. 2001. Interspecific variation and ontogenetic change in anti-herbivore defense in myrmecophytic *Macaranga* species. *Ecol. Res.* 16:765-774.
- Itino, T., T. Itioka, A. Hatada, and A. A. Hamid. 2001b. Effects of food rewards offered by ant-plant *Macaranga* on the colony size of ants. *Ecol. Res.* 16:775-786.
- Itino, T., Itioka, T. and Davies, S. J. 2003. Coadaptation and coevolution of *Macaranga* trees and their symbiotic ants. Pages 283-294. in T. Kikuchi, Higashi, S. and Azuma, N., editor. *Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects*. Hokkaido University Press, Sapporo, Japan.
- 市野隆雄. 1996. 社会性の進化から群集構造の決定まで—ドロバチ類における天敵回避行動の重要性. Pages 390-412 in 久野英二, editor. *昆虫個体群生態学の展開*. 京都大学学術出版会, 京都.
- 市野隆雄. 2002. アリと植物—共生の自然史. Pages 258-277 in 前田泰生・伊藤文紀・杉浦直人, editor. *ハチとアリの自然史*. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 市野隆雄 (印刷中) 生物群集の進化—系統学的アプローチ. In: シリーズ群集生態学の新たな挑戦 第2巻「生物群集と適応」(大串隆之・近藤倫生・吉田丈人 編), 京都大学学術出版会, 京都.
- 市野隆雄・市岡孝朗. 2001. 生物間相互作用の歴史的過程—アリ植物をめぐる生物群集の共進化. Pages 353-370 in 佐藤宏明・安田弘法・山本智子, editor. *群集生態学の現在*. 京都大学学術出版会, 京都.
- Itioka, T. (2005). Diversity of anti-herbivore defenses in *Macaranga*. Pages 158-171 in D. W. Roubik, Sakai, S. and Hamid, A. A., editor. *Pollination Ecology and the Rain Forest*. Springer, New York.
- Itioka, T., M. Nomura, Y. Inui, T. Itino, and T. Inoue. 2000. Difference in intensity of ant defense among three species of *Macaranga* myrmecophytes in a southeast Asian dipterocarp forest. *Biotropica* 32:318-326.
- 市岡孝朗・市野隆雄. 1999. オオバギの対植食者防衛戦略—アリ防衛と化学防衛の組み合わせ. *昆虫と自然* 34:15-18.
- Janzen, D. H. 1974. Swollen-thorn acacias of Central America. *Smith. Contrib. Bot.* 13:1-131.
- Kelly, C. K., and M. G. Bowler. 2002. Coexistence and relative abundance in forest trees. *Nature* 417:437-440.
- Koptur, S. 1993. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Pages 81-129 in E. A. Bernays, editor. *Insect-plant interactions*. Vol. 4. CRC Press, Boca Raton, Fla.
- Legendre, P., Y. Desdevises, and E. Bazin. 2002. A statistical test for host-parasite coevolution. *Systematic Biology* 51:217-234.
- Machado, C. A., E. Jouselin, F. Kjellberg, S. G. Compton, and E. A. Herre. 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268:685-694.
- Morley, R. J. 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. John Wiley & Sons, Chichester, U.K.

- Morris, R. J., O. T. Lewis, and H. C. J. Godfray. 2004. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature* 428:310-313.
- Mueller, U. G., T. R. Schultz, C. R. Currie, R. M. M. Adams, and D. Malloch. 2001. The origin of the attine ant - fungus mutualism. *Q. Rev. Biol.* 76:169-197.
- Nomura, M., T. Itioka, and T. Itino. 2000. Variations in abiotic defense within myrmecophytic and non-myrmecophytic species of *Macaranga* in a Bornean dipterocarp forest. *Ecol. Res.* 15:1-11.
- Pierce, N. E., M. F. Braby, A. Heath, D. J. Lohman, J. Mathew, D. B. Rand, and M. A. Travassos. 2002. The ecology and evolution of ant association in the *Lycaenidae* (Lepidoptera). *Annu. Rev. Entomol.* 47:733-771.
- Quek, S.-P., S. J. Davies, T. Itino, and N. E. Pierce. 2004. Codiversification in an ant-plant mutualism: Stem texture and the evolution of host use in *Crematogaster* (Formicidae: Myrmicinae) inhabitants of *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Evolution* 58:554-570.
- Quek, S.-P., S. J. Davies, P. S. Ashton, T. Itino, and N. E. Pierce. 2007 The geography of diversification in mutualistic ants: a gene's-eye view into the Neogene history of Sundaland rain forests. *Molecular Ecology* 16: 2045-2062.
- Schoener, T. W. 1993. On the relative importance of direct versus indirect effects in ecological communities. Pages 365–411 in J. E. C. H. Kawanabe, and K. Wasaki, editor. *Mutualism and community organization: behavioral, theoretical, and food web approaches*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Thompson, J. N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Tobin, J. E. 1991. A neotropical rainforest canopy, ant community: some ecological considerations. Pages 536-538 in C. R. Huxley and D. F. Cutler, editors. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- van Veen, F. J. F., R. J. Morris, and H. C. J. Godfray. 2006. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. *Annu. Rev. Entomol.* 51:187-208.
- Ward, P. S. 1993. Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae). *J. Hym. Res.* 2:117-168.

表1 Decacrema 亜属の寄主選好性と地理的分布。B: ボルネオ, M: マレー半島, S: スマトラ。

アリ系		
統	寄主選好性	分布
A	<i>M. motleyana</i>	B; 広域
B	<i>M. constricta</i> *	M; 局所
C	<i>M. hypoleuca</i>	B, M; 大部分 S; 広域
D	<i>M. hypoleuca</i> , <i>M. beccariana</i>	B; 広域
E	<i>M. lamellata</i> *	B; 局所
	ワックスなしー中空の幹をもつ	
F	<i>Pachystemon</i>	B; 局所
	ワックスなしー中空の幹をもつ	
H	<i>Pachystemon</i>	B; 広域
G	Pruinosae グループ	B; 広域
J	なし*	M; 大部分 S; 広域
K	なし	M, S; 広域

* 小サンプルサイズのため統計的な検定せず



図 1 アリ植物オオバギ *Macaranga beccariana* の幹内に営巣するシリアゲアリ *Crematogaster decamera*



図2 *Macaranga beccariana* の新葉下面に分泌される栄養体と、それを採集する共生アリ *Crematogaster decamera*



図3 *Macaranga beccariana* の幹内でアリに「飼われる」カタカイガラムシ *Coccus* sp.



図4-1 共生アリが *Macaranga winkleri* の幹に巻かれたナンバーテープをかみ切っている様子



図 4-2 *Macaranga hullettii* の幹にからみついたツル植物の新芽を共生アリがかみ切ったために、ツルの先端が枯れている様子



図5 熱帯雨林内の開けたギャップで日光をうけて生長する *M. winkleri*

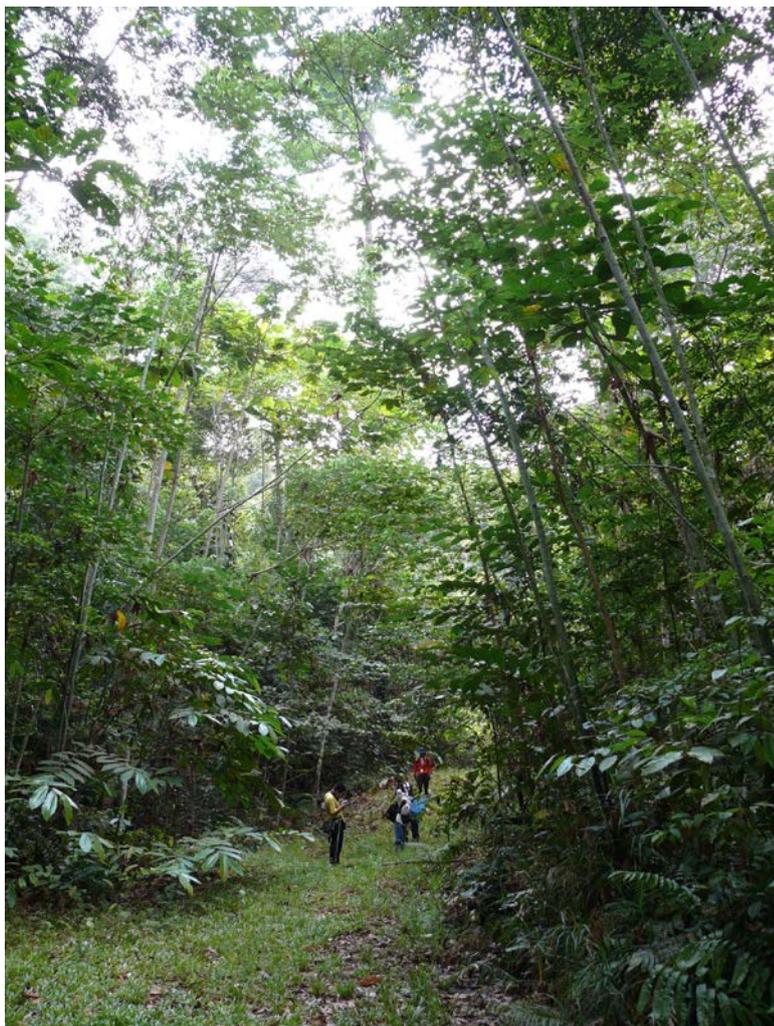


図 6 林道沿いの開けた場所に生育する各種オオバギ属植物。この範囲内で 6-7 種の幼木，成木が共存している。

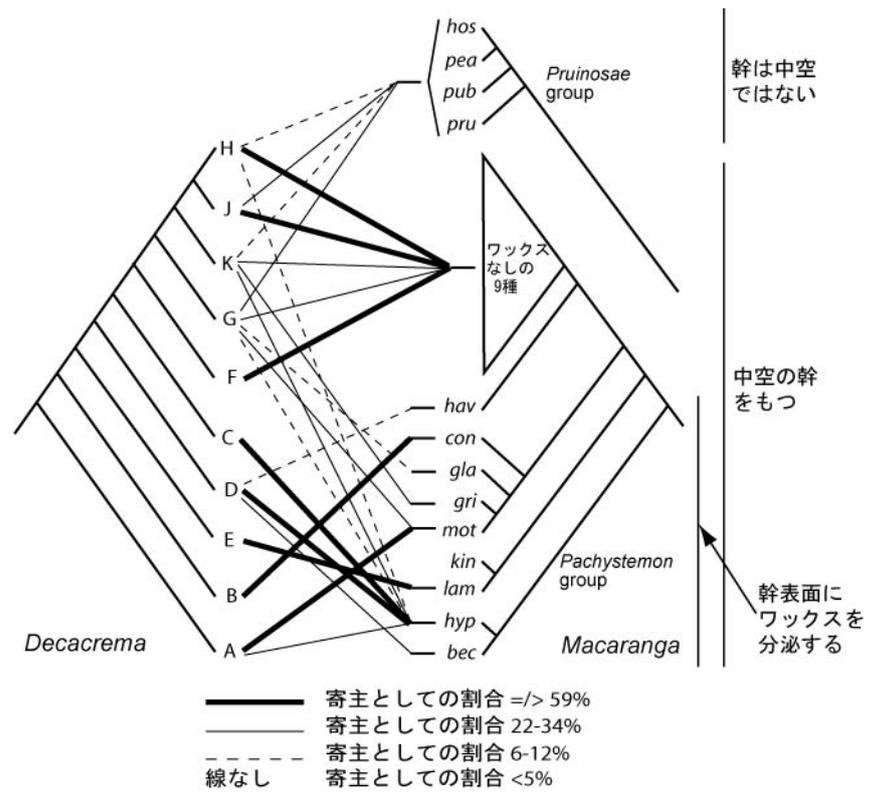


図7 共生アリ（左，ベイズ法による mtDNA 系統樹）とオオバギ（右，Davies et al. 2001 にもとづく核 DNA の ITS 領域+形態系統樹）の共生関係(Quek et al. 2004)。

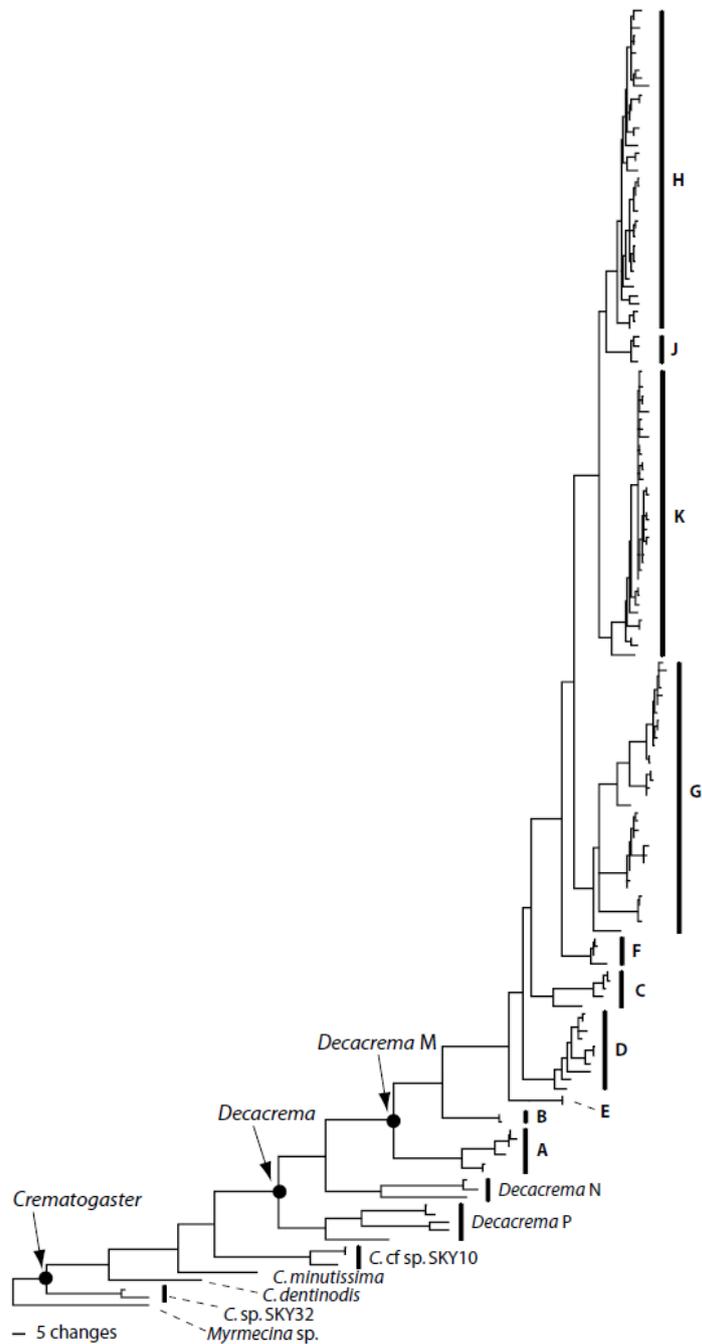


図8 ミトコンドリア DNA の COI 遺伝子の配列からベイズ法により推定した 281 サンプルのシリアゲアリ分子系統樹。Myrmecina 属を root (系統樹の根) にとり，Decacrema 亜属以外の Crematogaster 属 4 種，アフリカとマダガスカル of 自由生活型 Decacrema 亜属 (P)，スラウェシ島のアリ植物 Neonauclea 属に共生する Decacrema 亜属(N)，およびオオバギ属に共生する Decacrema 亜属 (M)の系統的關係を示した。オオバギ共生アリ (Decacrema M) のうち，A~K の 10 系統それぞれの単系統性を支持するブートストラップ確率 (最節約法) はいずれも 70%以上であった。