

周期ゼミの進化

—環境変動への適応と生物進化の最適性—

伊東 啓, 吉村 仁

周期ゼミとは北米に生息する昆虫の蟬である。13年または17年に一度、特定の地域で一斉羽化（大発生）することから“素数ゼミ”とも呼ばれる。なぜこのような独特の生活史をもつ蟬が進化したのだろうか。ここでは、周期ゼミの進化をコンピュータシミュレーションによって再現した一連の研究を紹介し、周期ゼミの進化の謎に迫る。そして、生態学や進化生物学の研究に利用される数理モデリングの技法を紹介し、吟味することで、ORとの関連を論考していく。

キーワード：素数ゼミ，素数，交雑，氷河期，数理モデリング，シミュレーション，数値計算

1. はじめに

生態学や進化生物学の分野において、数理モデリング（数学解析やシミュレーションを含む数値計算）の技法は重要な位置を占める。それは、実証研究（実験）をするにはあまりにコストが嵩んだり時間がかかる際、数理モデルを構築することで対象を（間接的にはあるが）分析できるからである。モデルは、対象の背景に存在するシステムの特徴を捉え、探求に対する重要な要素を突き止めるために開発される [1]。生物学もその例にもれず、さまざまな生命現象に対する「一体どうして」という問いへ説明を与えるために、これまでさまざまなモデルが開発されてきた。

今回紹介する周期ゼミ（素数ゼミ）に関する一連の研究は、正に「一体なぜこんな蟬がいるのか」という問いに対する回答を数理モデルから探求した研究の道程である。数理的手法によって問題解決を目指すその基本理念は、ORと共通する点も多いと愚考する。

2. 周期ゼミ（素数ゼミ）とは

周期ゼミは *Magicicada* 属に分類される昆虫の総称で、“蟬”の一種である。13年または17年に一度の素数周期で大発生（一斉羽化）することから、生息地である北米では周期ゼミ“Periodical cicadas”，日本では



図 1 (A) 赤い目と黒い体に畳まれた羽が特徴の周期ゼミ，(B) 葉の上に大発生した様子。いずれも 13 年周期ゼミ（2011 年 5 月，米国にて著者撮影）

“素数ゼミ”の名で知られる [2, 3]。周期ゼミには 13年に一度の周期で発生する 13 年ゼミが 4 種、17年に一度発生する 17 年ゼミが 3 種の計 7 種が存在する。日本の蟬は各地で毎夏その姿を見ることができるとは、周期ゼミの群れ（ブルード）は非常に強い定着性をもつため、ある特定の地域でしか観察できない。また、未だ明確な理由は明らかになっていないが、一つの生息地では一つの群れしか生息していないことが知られており、その場所では文字どおり 13 年もしくは 17 年に一度しか蟬の発生を見ることができない（図 1）。

3. 周期ゼミの進化仮説

なぜこのような不思議なセミがいるのだろうか。これまでに大きく分けて二つの有力な仮説が提唱されている。

3.1 捕食者回避説

まず周期ゼミの進化仮説で有力とされているのは、セミを食べる鳥などの捕食者に着目したものだ [4, 5]。その内容はごく簡単にいえば、「周期ゼミのように一度に大発生（羽化）することができれば、捕食者に食べられてしまう 1 匹当たりのリスクを低減することができる」という発想に基づいている。捕食者が一度に

いとう ひろむ

長崎大学熱帯医学研究所国際保健学分野
〒 852-8523 長崎県長崎市坂本 1-12-4
ito.hiromu@nagasaki-u.ac.jp

よしむら じん

静岡大学（名誉教授）
〒 432-8561 静岡県浜松市中区城北 3-5-1
yoshimura.jin@shizuoka.ac.jp

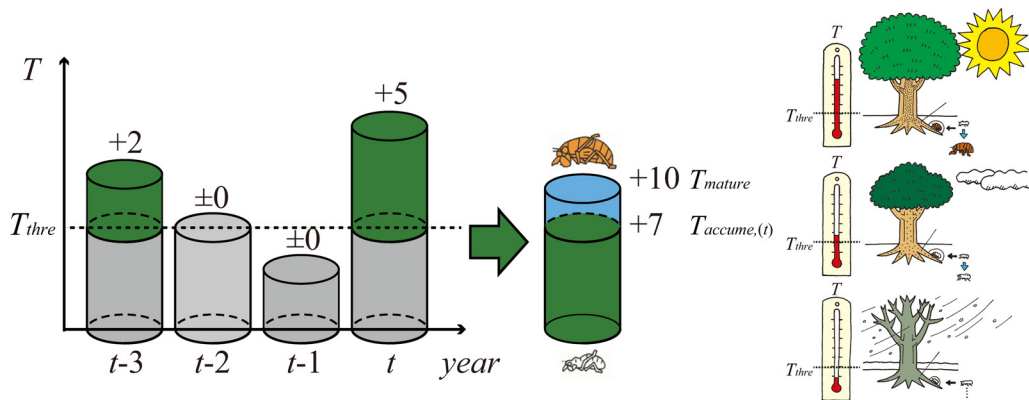


図2 有効積算温度のイメージ図 (Ito et al. [7] より)

食べられるセミの量は胃の容量によって限られるし、13もしくは17年という長い寿命をもつ捕食者は少ないため、捕食者の寿命を超えた長い期間を地中で過ごすことができれば(捕食者-被食者の個体群動態の観点から)その子孫に捕食されることも少なくなる。したがって、幼虫期間が長いことは有効な生存戦略だと考えられている。このように、捕食圧(食べられてしまうリスク)を下げるような羽化戦略が進化したという仮説が存在し、ここでは“捕食者回避説”と呼ぶ。

これは捕食者の存在が進化の駆動力となるという有力な主張である。しかし、捕食圧によって周期ゼミが誕生するのであれば、なぜ日本や東南アジアのセミは周期ゼミに進化しなかったのだろうかという疑問も同時に浮かび上がってくる。

3.2 氷河期適応説

環境不確定性を当時いち早く生物の進化理論に取り入れていた吉村は1997年に、「氷河期という環境変動が周期ゼミの進化の駆動力になる」という仮説を提唱した[6]。本稿ではこの説を“氷河期適応説”と呼ぶことにする。

その内容は以下のようなものだ。まず、セミのように植物に寄生する昆虫の成長率(成長スピード)は、寄生先の植物の生長率に依存する。その理由は、気温が高い(暖かい)ほど多くの水分が根に流れるため、植物だけでなくそこから栄養を得ているセミなどの昆虫も早く成長することができるからである。そしてこの成長率は、得られた温度の累積「有効積算温度」(図2:詳細後述)に依存することが知られている[8]。つまり氷河期のような寒い環境では、成長率が低下することで地中で過ごす幼虫の期間が長くなり、成虫まで生き残ることができる個体数も減少する。その場合はたとえ羽化に成功して成虫になれたとしても、地上の成虫の総

個体数が少ないために交尾相手を見つけることが困難になってしまう(このような効果をアリー効果と呼ぶ)。このような危機的な状況では、少ない個体数でいかに交尾機会を維持できるかが存続の鍵となるため、少ない個体でも羽化のタイミングを同期することで交尾機会を確保できる周期ゼミに進化して生き残ったという仮説である。そこには、同じ氷河期にあっても日本のセミは東南アジアに生息域を南下させることができたのに対して、北米のセミはメキシコ湾やカリブ海、そしてメキシコ高地などの地理的障壁に阻まれて南下することができずに、北米内に点在するレフュージア(Refugia)¹に閉じ込められたことで孤立し、進化的淘汰圧にさらされたという地理的要因も背景として加わる。

3.2.1 氷河期適応説による周期ゼミの二段階進化

氷河期適応説の重要な点は、周期ゼミの進化には大きく分けて二つの段階があることだ[6]。第一段階は、“周期性の進化(一斉羽化の進化)”である。ここでは、氷河期による成長の遅れが個体数の減少を引き起こし、ひいては交尾機会の減少に繋がるのだが、そのような悪条件の中でも同期した周期的な羽化によって交尾機会が維持されるかどうか焦点となる。そのときに獲得(進化)する周期の長さは、その地域の気温に応じた成長率と同期した幼虫期間に近い年数であると予想される。たとえば、南の比較的暖かい地域では成長の遅れはゆるやか故に短期(10~15年)の周期ゼミを生息可能にし、北部の寒い地域では顕著な成長の遅れから長期(15~20年)の周期ゼミが進化し得る可能性がある。実際、暖かい南部に周期の短い13年ゼミが、北部に17年ゼミが生息している[9]。

¹ 湧水などによって氷河期でも土壌が凍り付かなかった局所的なエリアのこと。古生物学の用語で待避地や避難所を意味する。

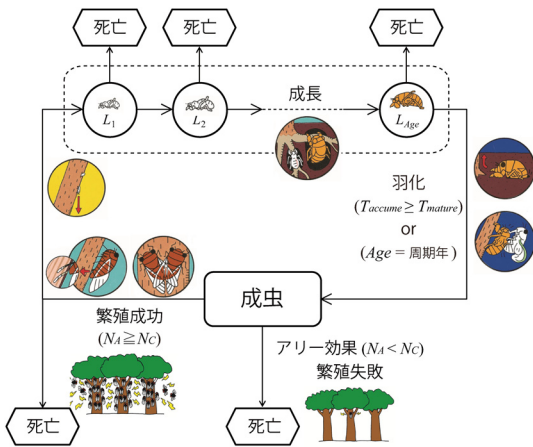


図3 シミュレーションフローの概要図 (Ito et al. [7] より)

周期性を獲得した後、第二段階目の進化が起こる。第二段階は、“素数周期の進化”である。これはさまざまな周期をもつ周期ゼミが誕生した後、異なる周期ゼミ同士の交雑が起こることで集団が小さくなるため、結果的に交雑が起こりにくい13と17という素数の周期だけが生き残ったというメカニズムである。

実は周期ゼミはその素数という魅力的なワードから素数周期の進化をいきなり考えがちになるが、“素数周期の進化”と、“周期性の進化”はそれぞれ別個の適応機構をもつ可能性があるため、分けて考えなくてはならない。

以降はこの氷河期適応説に焦点を当てて、周期ゼミの“周期性の進化”のモデルと、“素数周期の進化”のモデルをそれぞれその進化メカニズムと共に紹介する。

4. 第一段階：周期性（一斉羽化）の進化

まず、本当に氷河期は周期性を進化させ得るだろうか。氷河期下におけるゼミの周期性の進化を再現するために、Ito et al. [7] では個体ベースモデル（マルチ・エージェント・シミュレーション：MAS）を構築した。ここでは、ランダムな突然変異や遺伝を導入した個体ベースモデルを用いてゼミの一生を再現し、1万年間（10,000 Step）で変動する個体数を観察している（図3）。

以下にシミュレーションの設定を簡単に紹介する。

4.1 気温

シミュレーションでは毎年の気温が、平均 (T_{mean})、標準偏差 0.5 の条件下で $T_{mean} \pm 3$ の幅をもって算出される。

4.2 成長と死亡、そして羽化

前述のとおり、ゼミの成長率はその年の暖かさに依存する。ここでは図2のように、成長限界温度 (T_{thre})

を超えた部分の総量が有効積算温度 (T_{accume}) であり、図2の場合は4年間で $2+0+0+5=7$ だけ積算することになる。成長限界温度 (T_{thre}) は各個体で少しずつ異なるよう設定されており、成長率の個体差や、木の日当たりの加減の差として表現されている。羽化に必要な積算温度 (T_{mature}) は10としており、10以上の積算温度を獲得した個体が羽化する。日本のゼミは、この積算温度 (T_{mature}) を達成した個体から随時羽化しているため、毎年ゼミを観察することができる（温度依存）。一方周期ゼミは、積算温度の達成度に依らず、自身もつ周期の年だけ幼虫期を過ごしたら羽化する（時間依存）。時間依存の場合は積算温度が足りないまま羽化する場合もあるが、積算温度が10に届かなかった個体は積算温度の不足分 ($T_{mature} - T_{accume}$) に応じて産卵数が減少するようにした。

幼虫はその年の幼虫個体数から算出される環境収容力によって、毎年一部の個体が死亡する。つまり幼虫の数が多いたときは大きな死亡率がかかり、逆に個体数が少ないときの死亡率は低い。

4.3 アリー効果

空間内の個体数（個体群密度）が極度に低下した場合、交尾相手を見つけにくくなるなどの理由で交尾機会が減少し、繁殖が困難になる。繁殖成功率の低下は、次世代の個体数を減少させる要因になるため、さらに交尾相手を見つけることが困難になる。このような悪循環に陥ることで個体群がどんどん減って絶滅に繋がる効果をアリー効果と呼ぶ。モデル上ではこの効果として、その年の成虫個体数 N_A が、アリー効果による死亡閾値 N_C ($=100$) を下回る場合は、全成虫が交尾相手を見つけられなかったとみなし、交尾せずに死亡させる。

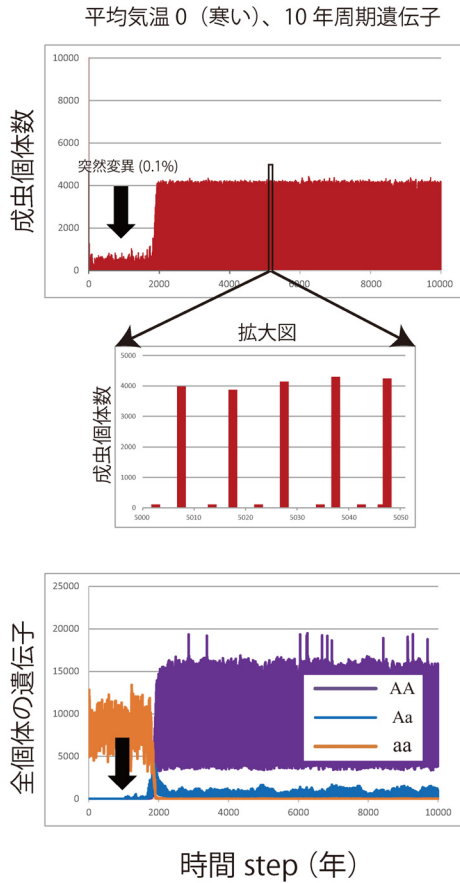
4.4 交尾

十分な成虫個体数がある場合、羽化したゼミ（成虫）はランダムに相手を選び、交尾する（性別は考慮していない）。1匹の成虫は最大で10個の卵を産む。そして産卵を終えた成虫はすべて死亡する。

4.5 遺伝

ゼミの羽化の基準（温度依存か時間依存か）を司る遺伝子は二種類設定した。有効積算温度が達成されることによって羽化する「温度依存遺伝子 (a)」と、時間（年数）が経過することによって羽化する「時間依存遺伝子 (A)」である。新たに生まれる個体は、父親と母親からこの遺伝子をつずつ受け継ぐ（単純なメンデル遺伝）。時間依存で羽化する遺伝子 (A) を顕性（優性）とした場合、AAもしくはAaの組み合わせの遺伝子をもつ個体は周期で羽化する時間依存の周期ゼミ

[寒い環境：氷河期下の USA を想定]



[暖かい環境：現在の日本を想定]

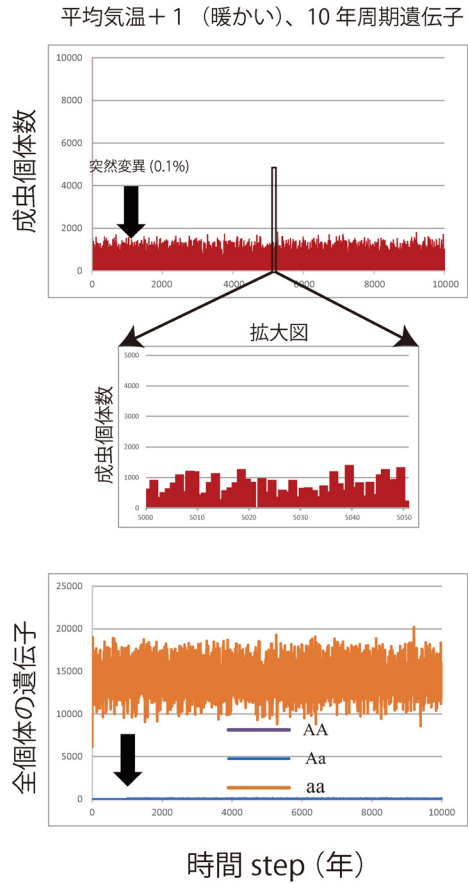


図 4 寒いとき (左) と暖かいとき (右) のセミの個体数 (Ito et al. [7] より)

になる。一方、aa の遺伝子をもつ個体は羽化に必要な積算温度を獲得した個体から随時羽化する温度依存の (普通の) セミである。

4.6 突然変異

初期配置された成虫はすべて aa の遺伝をもつ温度依存のセミである。しかし 1,000 Step 目からそれ以降は、その年に生まれる全幼虫の全遺伝子に対して確率 0.001 で突然変異を起こす。突然変異が起こると、遺伝子 A が遺伝子 a に変異、もしくはその逆の変異 (a が A に変化) が起こる。変異して発生した少数の時間依存遺伝子 (A) が集団全体に広がれば、シミュレーション上は普通のセミが周期セミに進化したとみなすことができる。

4.7 シミュレーションの概要 (図 3)

1. 初期配置された 10,000 匹の成虫 (普通のセミ) が交尾し、産卵する。
2. 幼虫はその年の幼虫個体数から算出される環境収容力による死亡率を受ける。

3. 幼虫はその年に算出された気温によって成長し、幼虫の中で有効積算温度を達成した個体が羽化する。
4. 羽化した成虫個体数がアリー効果に晒されるが、それを乗り越えるだけの成虫個体数があった場合、ランダムに選ばれた相手と交尾して産卵する。
5. 交尾・産卵後に全成虫は死亡し、卵から新たに生まれた個体が幼虫として地中に加えられる。
6. これを 999 Step まで繰り返す。1,000 Step 目以降は突然変異を導入し、低確率で遺伝子に変異を起こす。
7. これらプロセスを 10,000 Step まで繰り返し、もっている遺伝子ごとにセミの個体数を計測する。

4.8 周期性進化のシミュレーション結果

シミュレーションの結果、平均気温が比較的低い場合に時間依存遺伝子 (A) が集団全体に浸透した (図 4 左)。時間依存遺伝子の浸透により、ここでは 10 年周期セミに進化して大発生・一斉羽化が再現されている。一方、

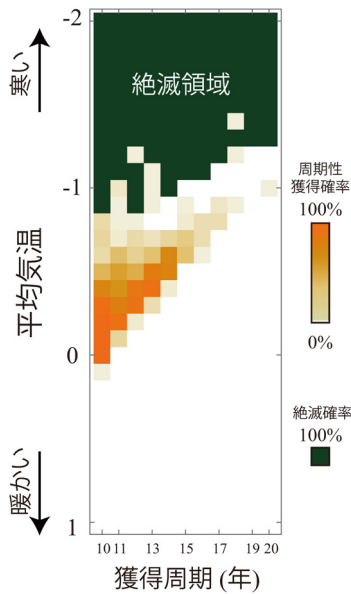


図5 周期性が進化する平均気温の領域と獲得周期 (Ito et al. [7] より抜粋)

平均気温が比較的高い状況だと、時間依存遺伝子の浸透は観察されず、周期ゼミへの進化は起こらなかった(図4右)。この場合は日本の夏と同様に、毎年中規模の羽化が観察される。

このモデルで興味深いのは正にこの部分である。モデルでは双方向の変異(温度依存遺伝子は時間依存遺伝子に、またその逆方向の変異も同確率で存在する)があるので、平均気温が異なるだけで集団内の遺伝子が変わる可能性を示唆している。本来、十分に暖かい環境であれば、羽化周期の年を待たずに羽化できる温度依存の方が増殖サイクルが早いため、たとえ顕性であっても周期性の遺伝子が浸透する余地はない(図4右)。しかしこの結果は、平均気温の低下が温度依存から時間依存の周期ゼミへの進化を促している。なお、温度依存遺伝子が顕性であっても同様の傾向が観察されているため、平均気温の低下(氷河期)は周期ゼミの進化を促進させた重要な要素の一つである可能性が高い。

さらに、周期性が浸透する平均気温帯を確認してみる(図5)。短い周期は比較的暖かい平均気温のときに進化しやすく、長い周期になるほど平均気温が低い条件でのみ進化している。これは、積算温度による幼虫の成長スピードと、突然変異で発生する周期の長さが合致したときに進化が起こることを示している。また、白い領域は集団が周期ゼミには進化せずに温度依存の普通のセミが維持された領域であることから、平均気温が十分に高い環境では周期ゼミへの進化が起こらな

いことを示している。したがって、周期ゼミが進化し得るのは、絶滅領域付近まで平均気温が低下した環境であることがわかる。これは、氷河期という気候(環境)変動が周期ゼミの祖先に周期性の進化を促した可能性を示唆しており、氷河期仮説を補強する結果といえる。

5. 第二段階：素数サイクルの進化

上述した周期性の進化によって、氷河期を経た北米には、その土地の平均気温に対応したさまざまな周期をもつ周期ゼミが誕生したと考えられる。その際、暖かい南部地域には10~14年周期ゼミが、比較的寒い北米には15~20年周期ゼミといった具合で分布していたことがシミュレーション結果からも予想される。もしも異なる羽化周期をもつセミの集団が、同一地域に生息していた場合どうなるのだろうか。

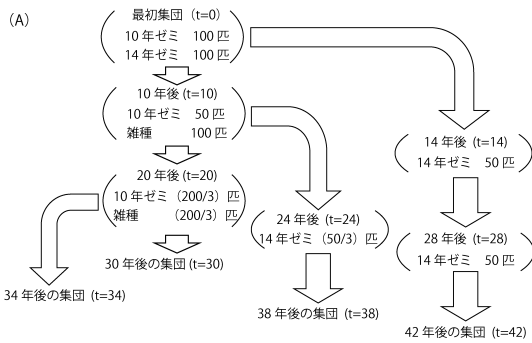
5.1 交雑による羽化時期のズレ

たとえば10年周期ゼミと14年周期ゼミがオスメス各々100匹ずつ同時に発生したときを考える(図6)[10]。ここでは、単純なメンデル遺伝によって、両親がもつ遺伝子(10年遺伝子か14年遺伝子)を一つずつ受け継ぐものとする。また、交雑で産まれたセミが対立遺伝子として10年と14年の遺伝子を両方もつときは、短いほうの周期で羽化することを想定している(短いほうの周期が顕性と仮定する)。これは、二つの異なる時間にアラームセットした目覚まし時計があるとき、先に鳴った目覚まし時計で目覚めてしまう(羽化してしまう)ことをイメージすれば理解しやすい。

周期ゼミが交尾相手の周期を見分けることができないと仮定して(実際われわれにも同系統²の13年ゼミと17年ゼミでは、外見も鳴き声も同じように感じられて、区別することはまずできない)、10年ゼミと14年ゼミが全く同数で羽化した場合を考えてみよう(図6)。まず、10年ゼミと14年ゼミの交雑が起こる。この集団では互いに同数が羽化しているので、10年ゼミの半分が純粋な10年ゼミとして子供を残すことができるが、残りの半分は14年ゼミと交雑してしまうため、多くの雑種(10年遺伝子と14年遺伝子をもったハイブリッド)が誕生する。

さらに10年後に羽化するセミの構成は、オスメス

² 周期ゼミには大別してデシム系、カッシニ系、デキュラ系の3系統が存在する。たとえばデシム系統の13年ゼミはトレデシム、17年ゼミはセプテンデシムとそれぞれ名付けられている。



(B)

メスの持つ遺伝子とその個体数	メスが子供に残す遺伝子とその確率	交尾相手のオスが持つ遺伝子と出会う確率	オスが子供に残す遺伝子とその確率	計算式	子供の遺伝子	子供の個体数
AA 50匹	A (1)	AA (1/3)	A (1)	$50 \times 1/3 = 50/3$	AA	50/3匹
		Aa (2/3)	A (1/2)	$50 \times 2/3 \times 1/2 = 50/3$	AA	50/3匹
			a (1/2)	$50 \times 2/3 \times 1/2 = 50/3$	Aa	50/3匹
				$100 \times 1/2 \times 1/3 = 50/3$	AA	50/3匹
Aa 100匹	A (1/2)	AA (1/3)	A (1)	$100 \times 1/2 \times 2/3 \times 1/2 = 50/3$	AA	50/3匹
		Aa (2/3)	A (1/2)	$100 \times 1/2 \times 2/3 \times 1/2 = 50/3$	AA	50/3匹
			a (1/2)	$100 \times 1/2 \times 2/3 \times 1/2 = 50/3$	Aa	50/3匹
	a (1/2)	AA (1/3)	A (1)	$100 \times 1/2 \times 2/3 \times 1/2 = 50/3$	Aa	50/3匹
		Aa (2/3)	A (1/2)	$100 \times 1/2 \times 2/3 \times 1/2 = 50/3$	Aa	50/3匹
			a (1/2)	$100 \times 1/2 \times 2/3 \times 1/2 = 50/3$	aa	50/3匹

20年後の集団
10年ゼミ (AA) オスマス各 (200/3) 匹
雑種 (Aa) オスマス各 (200/3) 匹

24年後の集団
14年ゼミ (aa) オスマス各 (50/3) 匹

図6 10年ゼミと14年ゼミの交雑による集団サイズの変化と個体数の算出方法

(A) 交雑が集団を分裂させることで、集団サイズを縮小させていく例。記載されている個体数はオスマス各々の数であり、総個体数はこの二倍と考えればよい。(B) 10年後 ($t = 10$) 集団に起こる交雑で生まれる次世代の個体数算出方法。ここでは個体数を一定と仮定し、メスの個体数にのみ着目している。つまり同様のメカニズムで同数のオスマスも存在する。顕性の10年遺伝子をA、潜性の14年遺伝子をaとして記載している。

各50匹の純粋な10年ゼミと、オスマス各100匹の雑種のゼミになる。つまり10年後の羽化集団では、純粋な10年ゼミと雑種との人口比が1:2に偏っている。これは交尾相手をランダムに選ぶと10年ゼミよりも雑種と交尾する可能性が高いことを意味する。交配の内訳は図6(B)に示すとおりで、雑種同士の交尾が純粋な14年ゼミ集団を少数ではあるが復活させる点が重要である。注目すべきは、この雑種から復活した14年ゼミ集団は最初の交雑から24年後に羽化するので、当初の14、28、42、…という14年ゼミの周期とは羽化時期が4年ズレてしまう点だ。このように、最初の交雑によって純系14年ゼミの集団サイズは半分に減り、雑種から復活した14年ゼミは10年ずつ発生がズレてしまうがために最初の集団とは完全に分離してしまう。

一方で10年ゼミも半分が雑種なので、その中から14年ゼミが復活するたびに集団サイズを縮小させていく。図6を見てみると、約40年後まで考えてみるだけでも、交雑が起こるだけで互いに羽化タイミングの

	12	13	14	15
12		156	84	60
13	156		182	195
14	84	182		210
15	60	195	210	

	15	16	17	18
15		240	255	90
16	240		272	144
17	255	272		306
18	90	144	306	

図7 最小公倍数から見る長い周期と短い周期の交雑頻度

異なる集団がいくつも生み出されている。しかし総個体数は変わらないので、細かな集団に分裂を繰り返していることになる。このような集団における個体数の減少は、生息地におけるゼミの個体群密度を低下させるため、交尾相手を見つけることを難しくさせる。既に述べたが、アリー効果によって最終的には個体数がある閾値を下回ると集団そのものが消滅する。

また、異なる集団サイズの異なる周期ゼミが交雑する場合は、小さな集団の方に大きな被害をもたらす。これが頻度依存の交雑の効果である。図6で例示した交雑はそれぞれの周期で個体数を同数と仮定していた。したがって交雑してしまう確率は、10年ゼミにとっても14年ゼミにとっても同じ割合(0.5)となる。しかし、周期ごとに集団サイズが異なっていた場合は、少ない方の周期ゼミは多いほうの周期ゼミに比べて交雑してしまう頻度が高い。さらに、数が少ない方の周期は交雑で純系の数をどんどん減らすうえに、数が減ったことにより次世代ではさらに高頻度で交雑してしまうため、加速度的に個体数を減らす。このような増幅効果はポジティブ・フィードバックと呼ばれる。

このように、仮にさまざまな周期が存在していたとしても、実際には単一の地域で共存することは難しい。

5.2 交雑機会の少ない素数周期

集団サイズを縮小させる効果をもつ“交雑”は、周期ゼミにとって大きな脅威となる。ここで現存する周期ゼミのもつ周期である“素数”を思い出してみよう。異なる周期の交雑頻度は、その最小公倍数から導かれる。

13年や17年といった素数の周期をもつゼミはほかの周期に比べて交雑頻度が低い(図7)。そのため、素数で羽化するゼミはたとえ同じ地域に他周期のゼミが存在したとしても交雑する機会が少なく、ほかの周期

に比べて集団が維持されやすいことは、既に述べた交雑のメカニズムからも理解することができる。

5.3 素数周期の進化シミュレーションとその概要

Yoshimura et al. [11] は、次のようなモデルを用いて 10 年から 20 年の周期をもつ周期ゼミ集団で起こる交雑をシミュレーション上で再現し、本当に素数周期だけが交雑の中で存続しやすいかどうかを検証した。

1. まず初期配置されるのは各 1,000 匹の純粋な 10 年ゼミ, 11 年ゼミ, 12 年ゼミ, …, 20 年ゼミの幼虫で, 計 11,000 匹である。
2. 幼虫は個体差なく成長するが, 死亡率にさらされるため, 毎年の生存率 (S) をかけた分だけ生き残る。つまり長い周期ほど幼虫期間 (年数) も長いので, 死亡率のかかる回数が多い。
3. 幼虫はすべて周期ゼミなので, 自分のもつ周期年を地中で過ごしたら羽化する。羽化の際にも死亡する確率を考慮し, 羽化成功率 (E) を設定している。
4. 羽化した成虫はランダムに交尾すると考え, 同時に羽化した他周期の個体とも交尾 (交雑) する。つまり交雑が起こる確率は, 同時に羽化した個体数に依存する。
5. 交尾・産卵後に全成虫は死亡する。交尾によって新たに生まれた個体は幼虫として地中に加えられすが, ハイブリッドの場合は短い方の周期で羽化する。
6. これを任意の Step (年数) 繰り返し, 各周期ゼミの個体数を計測する。

5.4 素数サイクル進化のシミュレーション結果

Yoshimura et al. [11] のシミュレーションを再現した結果, 交雑の効果による素数周期の存続が観察された (図 8)。おおまかなパラメータ領域を見てみると, いずれも絶滅領域の付近で素数周期のみ生き残っている (図 9)。この計測時間とパラメータ設定では 13 年ゼミと 17 年ゼミだけが生き残る領域が存在しなかったが, パラメータの細かな違いによって生き残る周期ゼミが変わる点を述べておく。またアリー効果を導入すると素数周期の存続性がさらに増すという結果も存在し, いずれも交雑が起こりにくい素数周期のみ生き残ったという理論を補強している [12]。

図 9 では 11 年ゼミが生き残るケースが多く観られた。これは繁殖の回数が多い短サイクルの利点から存続しやすいと考えることができる。しかし, 現実は今 11 年ゼミが存在しない理由を考えれば, 想像でしかないが, 氷河期下では 11 年では成長が完了しないほど

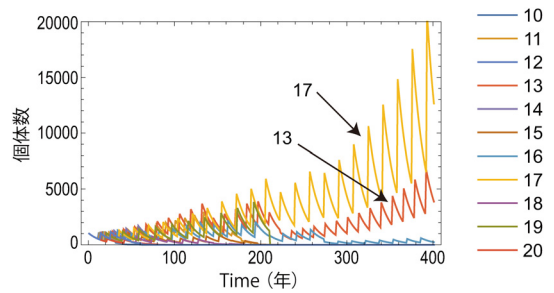


図 8 さまざまな周期ゼミが存在したときの交雑と個体群動態

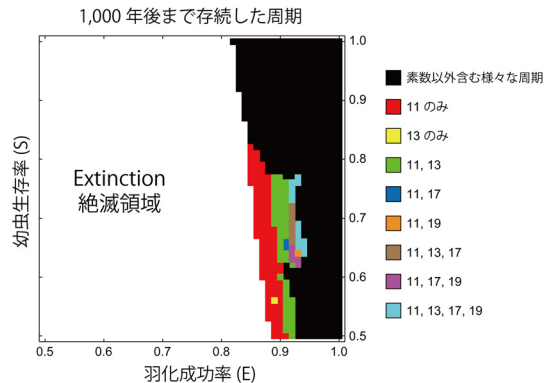


図 9 存続した周期の長さパラメータ領域

セミの成長率が低下したのかもしれない。

一方, 19 年ゼミはなぜ現実には存在しないのかという疑問も生まれる。19 年ゼミは交雑の観点からは存続に有利と考えることができるが, その幼虫期の長さから, 毎年の死亡率の影響を強く受ける。そのため, 進化の前に絶滅してしまう可能性も高かったのではないかと推察される。実際, Ito et al. [7] でも長い周期ほど進化するの難しい様子が再現されている (図 5)。

また現実には先に述べたように, その地域の環境 (気温) によって生存することができる周期に限られるため, このように 11 もの周期が単一地域に同時に生息することは起こりにくい。想像するしかないが, 暖かい南部地域に誕生した 10~14 年周期ゼミが交雑を経て 13 年ゼミに, 寒い北部の 15~20 年周期ゼミが交雑を経て 17 年ゼミに収束していったと予想される。

6. 氷河期のおわり

氷河期にもおわりがくる。しかし, 気温が上昇したからといって, 周期ゼミは普通のセミには戻ることができない。なぜなら, いち早く羽化したところで集団

のほとんどが周期ゼミであれば、地上で交尾相手を見つけることができないからだ。現状、周期ゼミの生息地はかなり分散しているうえに、各地域に一つの群れ（ブルード）しか生息していないため、ほかの群れと出会うことも叶わない。このような理由で、周期ゼミは今も周期ゼミとして存在していると考えられる。

7. おわりに

7.1 周期ゼミの研究と数理的手法

本稿では周期ゼミの研究を例に、数理的手法によって生物進化のメカニズムを検証した一連の研究を示した。そして、「周期ゼミはなぜ進化したか」という問いに対するわれわれの回答を端的にまとめるとすれば、「周期ゼミの進化の背景には氷河期という環境変動があり、氷河期の中でも交尾機会を確保しやすい周期性（一斉羽化）が進化した。その後、さまざまな周期性の羽化の中でも、交雑しにくい素数周期だけが現在まで生き残った」ということになる。これは環境変動が進化を引き起こすことをモデル上で明確に示した例でもあり、環境変動への適応が周期ゼミを誕生させたことを物語っている。そして、これら一連の研究は上手く周期ゼミの進化を説明していると筆者は考えているが、周期ゼミの進化メカニズムの研究は未だ議論が尽きておらず、研究が続けられている点を述べておく。ここ数年でマルチ・エージェント・シミュレーションを用いた周期ゼミの研究もいくつか発表されているので、さまざまなモデルを比較して周期ゼミの進化理論を考えてみて欲しい [13–15]。

いずれにせよ、セミのように寿命が長く、実証研究（実験）からのアプローチでは時間やコストの面で困難な研究対象には、このように数理モデリングが非常に有用である。実際、周期ゼミを飼育することによってその生態を観察しようとしても、13年と17年に一度しか世代交代のない昆虫を研究するのは想像だけで骨が折れる。しかもそのほとんどの時間を地中で過ごしているため、セミは特に観察が難しい。こういった制約を内在した課題では、生物学においても数理モデルが威力を発揮する。

7.2 生物学とOR的手法

生物学では、生命現象を理解するためにさまざまな数理モデルを用いる。この研究分野は、数理生物学 (Mathematical biology, Theoretical biology) といった名称で確立している。モデルを構築することで生物進化や行動の最適性を研究し、研究目的を達成しようとするその姿勢は、ORとも共通する部分が少なくないと思われる。

本稿によって、読者が生物とORについて考えてみる良い機会となれば幸いである。

謝辞 本稿を執筆する機会を与えてくださった朝日弓未教授（東京理科大学）と日本オペレーションズ・リサーチ学会に心より感謝いたします。

参考文献

- [1] M. Weisberg, *Simulation and Similarity: Using Models to Understand the World*, Oxford University Press, 2013. (松王政浩訳, 『科学とモデル—シミュレーション哲学 入門—』, 名古屋大学出版会, 2017.)
- [2] C. L. Marlatt, “The periodical cicada,” *U.S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology: Bulletin*, **71**, pp. 1–183, 1907.
- [3] 吉村仁 (著), 石森彦彦 (絵), 『素数ゼミの謎』, 文藝春秋, 2005.
- [4] M. Lloyd and H. S. Dybas, “The periodical cicada problem: I. Population ecology,” *Evolution*, **20**, pp. 133–149, 1966.
- [5] M. Lloyd and H. S. Dybas, “The periodical cicada problem: II. Evolution,” *Evolution*, **20**, pp. 466–505, 1966.
- [6] J. Yoshimura, “The evolutionary origins of periodical cicadas during ice ages,” *The American Naturalist*, **149**, pp. 112–124, 1997.
- [7] H. Ito, S. Kakishima, T. Uehara, S. Morita, S. Koyama, T. Sota, J. R. Cooley and J. Yoshimura, “Evolution of periodicity in periodical cicadas,” *Scientific Reports*, **5**, 14094, 2015.
- [8] R. Karban, “Prolonged development in cicadas,” *The Evolution of Insect Life Cycles*, F. Taylor and R. Karban (eds.), Springer-Verlag, pp. 222–235, 1986.
- [9] R. T. Cox and C. E. Carlton, “Paleoclimatic influence in the evolution of periodical cicadas (Insecta: Homiptera: Cicidae: Magicicada spp.),” *American Midland Naturalist*, **120**, pp. 183–193, 1988.
- [10] 吉村仁, 『17年と13年だけ大発生?—素数ゼミの秘密に迫る!—』, SBクリエイティブ, 2008.
- [11] J. Yoshimura, T. Hayashi, Y. Tanaka, K. Tainaka and C. Simon, “Selection for prime-number intervals in a numerical model of periodical cicada evolution,” *Evolution*, **63**, pp. 288–294, 2009.
- [12] Y. Tanaka, J. Yoshimura, C. Simon, J. R. Cooley and K. Tainaka, “Allee effect in the selection for prime-numbered cycles in periodical cicadas,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, pp. 8975–8979, 2009.
- [13] J. Toivonen and L. Fromhage, “Modelling the evolution of periodicity in the periodical cicadas,” *Evolutionary Ecology Research*, **19**, pp. 107–125, 2018.
- [14] J. Toivonen and L. Fromhage, “Evolutionary hysteresis and ratchets in the evolution of periodical cicadas,” *The American Naturalist*, **194**, pp. 38–46, 2019.
- [15] J. Toivonen and L. Fromhage, “Hybridization selects for prime-numbered life cycles in Magicicada: An individual-based simulation model of a structured periodical cicada population,” *Ecology and Evolution*, **10**, pp. 5259–5269, 2020.