

## アゲハチョウ科の系統進化と生物地理\*

三 枝 豊 平

九州大学教養部

### Notes on the phylogeny and the zoogeography of the family Papilionidae (Lepidoptera)

Toyohei SAIGUSA

Biological Laboratory, General Education Department, Kyushu University

#### 1. はじめに

“アゲハチョウ科の系統と生物地理”という、随分大げさな、何か期待できそうな演題でお話することになっていますが、実はこの演題のあとには大切なことが省略してありまして、本来は“アゲハチョウ科の系統と生物地理——について、日浦さんは何をやろうとしていたのか”というお話をするつもりでいます。ですから、私が何か立派な話をしそうだと思われて下さった方々には、やはりそういうことは起きませんので、はじめからお断りしておきます。

アゲハチョウ科の系統発生と生物地理学という問題は、おそらく日浦さんがその一生を——御本人も今少しは長いであろうと思われていたと存じますが、その一生をかけて解きあかそうとされていたテーマの1つでした。当然のことながら、日浦さんが亡くなられて半年もたたないこの追悼講演の場で、結論をお話できるような、簡単な問題ではありません。

今日の講演の演題だけを日浦さんが聞いておられたら、「なんや、もう君はこの問題は研究済みやったんか。僕に内緒にしとって、悪いやつやなあ。もう君が調べたんなら、僕が命を縮めてまで研究することはなかったなあ。」と、いわれたことでしょう。そんなわけで、本日は日浦さんが情熱をそそいでおられた、アゲハチョウ科の系統学の研究は、現在どのような水準にあるのか、また、日浦さんは、生物地理学との関連も含めてこの問題にどのようなとりくみ方をされていたのかについて、話をすすめていきたいと思います。

まず、日浦さんがアゲハチョウ科の系統に対して、なぜ深い関心をもっておられたかということから始めたいと思います。次に、系統発生の知識が生物地理学の上でどのように利用できるかということをお話し、系統発生を研究するための最近の研究方向はどのようなものがあるのか、そして、アゲハチョウ科の系統発生の研究が、現在どのような水準に達しているのか、ということをお話しして、最後にギフチョウやウンナンシボリアゲハの話で、しめくくりたいと思います。

#### 2. 日浦さんのアゲハチョウ科の系統研究の道すじ

話は3年ほど前に遡りますが、北海道山岳連盟が、中国大陸の西の、チベットの近くにあるミニヤ・コンカ(貢嘎山)という7,000m級の高山に登山隊を派遣しました。あと100mくらいで頂上につくという時に、ザイルで体を結んでいた隊員が一度に8人—正確には7人です。その直前に1人死亡していますので—も氷の斜面を滑り落ちて、遭難死してしまいました。この亡くなられた隊員の1人に、浦光夫さんという方がいました。この人と、もう1人梅沢俊夫さんという人が、遭難事件の1カ月前の4月7日に、この山の麓で、皆さんがよく御存知のギフチョウに大変良く似ていて、それよりも少し大型の美しい蝶を沢山採集していました。柄もついでない捕虫網の網のところだけで採集したそうです。梅沢さんがこの標本を日本へ持ち帰って専門家に調べてもらったところ、これは世界中で、新種の発表の時に使った雌の標本がたった1匹、イギリスの大英博物館に保存されているだけといわれていた、ウンナンシボリアゲハという蝶であることが分かりました。この蝶こそ、日浦さんが、誰よりもその実物標本、特に未発見の雄の標本を調べてみたいと思われていたアゲハチョウでした。

日浦さんは、先ほどの御講演でお分りのように、大変幅広い視野を持った自然史学者でありまして、初め大学では、ハナカメムシという大変小さなカメムシの分類や生態を研究しておられましたが、大阪の博物館にいられてからは、生物地理学、特に日本列島の生物相ができあがった歴史を再編成してみることに情熱を燃やしておられたように思います。それで、分類学者として、新種や新属を発表するという事は、ほとんどされておませんでした。その日浦さんが、新しく発表した唯一の属が、ウンナンシボリアゲハに対して設けられた、*Yunnanopapilio* という属であります。“雲南省のアゲハチョウ”という意味ですが、それまでは、この蝶は *Bhutanitis mansfieldi* (RILEY) という学名でよばれていました。日浦さんはこれの所属をかえて *Yunnanopapilio mansfieldi* (RILEY) という名前に変更しました。名前が変わるということは、歌手や芸能人の方では特に珍しいことではありませんが、動植物の場合にはそういうとは全くちがって、例えば最近話題になっている中国残留孤児が、中国名から日本名に変わるようなものです。この蝶のルーツというか、出身が新しい調査の結果、変更にな

\* 大阪市立自然史博物館年報 第282号

ったということを示しているわけでありませう。

日浦さんは、ウンナンシボリアゲハの他にも、いくつかアゲハチョウに関する優れた論文を発表しています。この博物館の学芸員になられて間もなくの1959年には、溝口修さんと共に、“ギフチョウ属の研究（I）”を、昆虫学評論の第10巻に発表しています。この論文は、ギフチョウ属やこれに近いアゲハチョウの仲間の成虫の外部形態、即ち体の外側の構造やつくりを詳しく比較して、それらの系統的な関係を調べたものです。この論文のはじめのところで、日浦さん達は次のように述べています。“ギフチョウ類は東北アジアの特産で、系統上からも生態上でも特異な存在であり、種の存在様式の代表的な1つのタイプを示していると考えられる。一方、幼虫の食草である広義のカンアオイ *Asarum* が植物学的によく研究されており、ギフチョウ自身についても、かなりいろんなことが分っているので、チョウの‘種の問題’の研究材料として適当であると思う。そこで、私達は、できるだけいろんな角度から調べて、この属の種がどういうふうに現在生きており、それがどういう歴史的うつりかわりの結果そうなったのかを明らかにしたいと思う”と、このように述べています。即ち、日本列島の昆虫の存在様式、生き様といましようか、過去の日々の思い出や経験をひきづって、私達一人一人が今日を生きていくような、そういうような生き様、種の存在様式、そういう存在様式の代表的なもの1つとしてギフチョウをとらえていたようです。いろんな見方からギフチョウの現実の姿を総合的に、立体的に浮き上がらせて、その知識をもとにして、ギフチョウの歴史、自然史を再現しようとしていたわけですね。

1966年には、“昆虫と自然”という雑誌の世界のアゲハチョウシリーズの第3回として、“「異型アゲハ」の系統発生上の位置」という解説を発表しています。この中で、ギフチョウ属のように種類数の少ないアゲハチョウの仲間—これらは異型アゲハという名でよばれています—が—の問題点を明らかにするために、アゲハチョウ科全体の成虫の形態の進化について全般的に調査検討をして、その上で、これらの“異型アゲハ”が、生物の系統発生的一般法則の上で、どのように位置づけられるか、また、地球上での分布状態がどうなっているのか、一般に孤立して分布しているわけですが、そういう孤立分布の意味を論議しています。このような研究方向を更に深めたものが、日浦さんの著書としては最後になった、“蝶のきた道”であります。

ウンナンシボリアゲハの新属を発表された論文は、“ウスバアゲハ亜科の翅の紋様解析と系統論”という題名です。この論文の中で日浦さんはギフチョウに類縁に近いアゲハチョウの仲間の翅の紋様を比較して、それにもとづいて、ギフチョウ属の進化上の位置を推定しております。もちろんその前に、最初に紹介したような、形態

の調査もやっておられたわけですね。 *Yunnanopapilio* という新属は、これらの比較研究の結果設けられた分類群ということになります。

この論文で自信をつけられた日浦さんは、次にこの紋様の比較—私達は斑紋解析とか紋様解析とよんでいます—ですが、この方法をアゲハチョウ科の大属である *Papilio*、アゲハチョウやキアゲハなどが含まれるこのアゲハチョウ属（真正アゲハ属）の系統進化の道筋を探る目的に用いて、その結果、“翅の紋様解析にもとづく真正アゲハ属の系統学的研究”の1と2を、1981年にあいついで発表しています。1の論文の緒言で日浦さんは、“日本列島には20種のアゲハチョウ科が棲息するが、その5割強11種を真正アゲハ属が占め、それらの系統関係を明らかにすることは、日本のアゲハチョウ相形成の史的経過を追求するために不可欠な課題である”と述べています。系統関係が明らかにならないと、蝶相の史的経過を追求することができないという考え方をされているわけですね。

*Papilio* 属の種の間系統関係は、アゲハチョウ科の分類学の著名な先駆者達が等しくそれに取り組み、しかもいづれも成功を収めることのなかった難問であります。これについては、日浦さんはすでに一定の勝算を立てていたと思われませう。しかし、残念ながら、この研究も200余種の *Papilio* 属全体からいけば約三分の一、しかも東南アジア関係の諸属を中心にした解析であり、系統関係の論議を含めた重要な部分は、日浦さんが冥土での研究課題にされて、私達はもはやその全容を、うかがい知ることさえできなくなりました。日浦さんは、おそらく第3報もてがけておられたと思いますが、私達は見ることができません。

日浦さんの紋様解析の作業は、大変根気の必要な、気がめいるような解析作業と、その結果を系統関係に反映させるための緻密な論理を必要とするものです。ここ数年の間、健康がすぐれなかった日浦さんにとっては、大変きつい研究活動であったと考えられませう。私自身これに近いことをやり、基本になるシュバンビッチの論文自体を読むのが、苦痛になるようなものでした。この他にも日浦さんは、*Parnassius* 属、いわゆるウスバアゲハとかウスバシロチョウとよばれているグループ—典型的な第四紀型のアゲハチョウの属ですが—の、種間の系統関係の解明にも情熱を燃やしておられました。もう2年ほど前になりますが、私は日浦さんから、この属の系統解析をかなり進められた結果を示され、意見を求められたことがありました。この論文も発表されずに終わってしまいました。

紋様を使って蝶の系統解析をする手法は、日浦さんの先ほどの“ウスバアゲハ亜科諸属の翅の紋様解析と系統論”に示されていますが、鱗粉1個づつの形を調べたり、模様を調べてそれを構成する条に分解し、相同な条を決定していくという作業ですね。

### 3. アゲハチョウ科の系統分類と生物地理学との関係

それでは、日浦さんはなぜアゲハチョウ科の系統関係に、特に深い関心を寄せていたのでしょうか。これは何よりも、日本の南半部の特徴的な植生である、照葉樹林に結びついて、しかも、早春に1回だけ発生するギフチョウを、歴史的にしかも総合的にその全体像を見極めることや、アゲハチョウ科、殊に *Papilio* 属という種数が多く、しかも世界の種とその分布状態がよく分っている昆虫群の生物地理学的研究を1つの突破口にして、日本の生物地理、ひいては日本列島の生物相の形成の歴史的過程を、つきつめていこうとされていたからに他なりません。

日浦さんは、ある地域の生物相を研究する場合に、その生物相がどこの生物相に全体的に類似しているかという、現状を静的に比較するいき方だけでは、飽き足らずに、現在その生物相をかたちづくっている1種1種の生物たちが、どのような歴史的背景をになって、その生物相の構成員になってきたかという資料をもとにして、生物相の歴史的な由来を探るということ、強く意識されていました。いわゆる“系統生物地理学的方法”とか、“史的生物地理学的方法”を、生物相を研究するための主要な観点にすえていたようです。ですから、ギフチョウやアゲハチョウを、日本列島の生物相形成史の材料としてとりあげる場合に、これらの蝶達が、他のそれに近い仲間の蝶とどのような系統関係を作りながら、地上に現われてきたかという点を、見落して研究を進めることはできなかったわけです。分類学者は、生物群を分類整理することを1つの目標にしていますので、旧来の分類体系を再検討して改変するということはないで、この体系に自分の記載発表した新しい種や属をつけ加えていくだけで事足りるとすることも、可能ではあります。しかし、日浦さんにとっては、生物分類というものは、生物地理学的な考察をするための重要な基礎資料であったわけで、もし分類のしかたにいろいろあるとすれば——これは実際あるわけですが、生物地理学にとって資料価値の高い分類体系でなければならぬ。そういう利用価値の高い分類体系というものは、何よりも、その生物群の進化のすじ道、祖先から沢山の現在の種に分れてきた道すじが、より正確に示されている体系であります。もちろん、進化の道すじでの出来事も大切で、これは進化の道すじと表裏一体となつてというか、骨組みと肉付けのような関係で研究されていくものです。しかし、生物地理の資料として第1に分類体系に求められるものは、系統分岐の過程であるわけです。

日浦さんは、このことを十分に認識されており、優れた形態学的知識や、新しい系統再構成の理論を武器にして、これらアゲハチョウ類の系統解析の研究を、自ら手がけられてきたわけです。それでは、日浦さんがめざしておられた、より厳密に再構成されたというか、首尾一

貫した、考え方に矛盾のない、そういう論理に基づいて、再構成された系統像又は分類体系というものが、その生物群の地理的分布状態を説明するのに有効であるという例を、私が同じ研究室の中西・鳥・矢田さん達と一緒に調べたアオスジアゲハの仲間を例にして、お話してみたいと思います。この仕事は、日浦さんが“科学と実験”の生物地理学と生物の進化のシリーズの中で、一部紹介して下さったものです。

アオスジアゲハは、大阪の周辺では、市街地や郊外であっても、少し木立ちのある場所では、どこでもみかけることのできる蝶です。決して純粋に森林性の蝶でもなければ、旧北区の第四紀型の蝶でもない。東洋熱帯から亜熱帯に広く分布していて、疎林的な環境でも生活できるようなタイプの蝶です。アオスジアゲハの仲間には日本ではこの他に、四国南部や九州で個体数がやや多い、ミカドアゲハという種が分布しています。アオスジアゲハの幼虫はクスノキの仲間を、ミカドアゲハは神社で神木として植えられているオガタマノキや、庭木のタイサンボクなどを食べます。その食性から想像しても、いかにも南方の蝶であるという印象を与えます。

この蝶の仲間は、*Graphium* (アオスジアゲハ属) という属に分類されておりますが、この属はオーストラリアから東南アジア地域、そしてインドや更にアフリカにも多数の種が分布しています。この属には3つのグループがありまして、その1群に *Graphium* 亜属があります。この亜属は動物地理区でいいますと、東洋区(インドから東南アジア地域)とオーストラリア区(ニューギニアやオーストラリア)、それに日本のような旧北区のアジア地域の南部に分布しており、全部で25種の蝶を含む大群です。

この *Graphium* 亜属の種が、どのように分類されてきたのかというのが、表1に示されています。ROTHSCHILDは、*Graphium* 亜属を5群に分けて、*hicetaon* までを *wallacei* 群に、*meeiki* から *arycles* までを *agememnon* 群に、*meyeri* から *gelon* までを *eurypylus* 群に、*macleanyanum* を一群に、そして *codrus* と *empedovana* を *codrus* 群に分類しています。

JORDAN(1909)は3群に分け、*agememnon* 群と *eurypylus* 群の大部分を一つにして *eurypylus* 群とし、一方 *gelon* は *codrus* 群に含めています。

MUNROE(1960)は、ROTHSCHILDのように *agememnon* 群は認めていますが、*mendana*、*macfarlanei*、*arycles* 等は *eurypylus* 群に含めています。

これだけを見ても、アゲハチョウのような大型で、標本も手に入りやすい蝶の分類が、半世紀ほどの間でこうも著しく変化するものだろうか、皆さんは思われるでしょう。それぞれの分類体系に、それなりの根拠はあるでしょうが、素人は一体どれを信用したらよいか、分らなくなってしまいます。新しい体系が、必ずしも良いと

いうわけではありません。

表の一番右の欄に示したのが、私達の分類体系であります。全体を3群に分け、さらに *agamemnon* 群と *sarpedon* 群には、それぞれ亜群を設けてあります。この体系も MUNROE の体系にやや似ていますが、かなり違った部分も認められます。最も目だったところは、旧来の体系では一群とされていた *wallacei* 群を、*agamemnon* 群の1つの亜群として扱っていることや、*eurypylus* 群を限定したこと、特に *agamemnon* 群との境界については、*macfarlanei* と *arycles* の間に境界をとり、ROTHSCHILD が *agamemnon* 群に入れていた *arycles* を、*eurypylus* 群にとりこみ、一方、MUNROE が *eurypylus* 群に入れていた *mendana*、*macfarlanei* は *eurypylus* 群からはずして、*agamemnon* 群に含めたこととあります。

これまでの体系でも様々な説があるのに、また新しい体系を出したりすれば、混乱がますますひどくなるだろうと思われるかもしれませんが、私達の説には従来の説とは、本質的にちがった根拠があるわけです。私達の説と従来の説との相違点は、次の通りです。

第1に、従来の説は、蝶の体の構造をあまりくわしく調べなかったといえます。翅のもようや形に重点をおいて、しかも模様に関しても、日浦さんがやられたような1個1個の斑紋を、種の間で厳密に対応させていくというような研究はあまりやらずに、翅の模様が全体的に似ているか否かという程度の比較を、行なっていたわけです。分析的態度が乏しい上に、この頃では普通に使

われている雌雄の交尾器の研究も、その形態学的水準が必ずしも高いとはいえない状態でした。

第2に、これは大変重要なことですが、従来の説の背景には、種が過去にどのように分かれ進化してきたかという、種の中の系統発生的な関係、そういうことを調べていこうとする意図が、あまり強く出ていませんでした。いわば、分類が外見的特徴を主にして、しかも全体的類似に重点をおくような基準で行なわれていたということです。

私たちの分類は、分類体系を作る前に、何よりも種の中の系統的な関係、種が分れてきた血縁の系列を見つけ出すことに一番力を入れてあります。そのために、血縁系列を推定するのに有効なデータはできるだけ集めるし、集められたデータをもとにして一貫した考え方に基づいて、種の分れた道すじを推定して、再構成するというか、作りなおしてみます。そして、再構成された系統関係にもとづいて、それを忠実に表現しているような、分類体系を作りあげることとします。

図1に示したものは、私どもが推定した *Graphium* 亜属25種の系統関係であります。ここには結果だけが示されていますが、その背景には斑紋とか交尾器など様々な特徴を使った系統再構成の肉付けがあります。日浦さんがカンアオイの種間の系統分析をやったのと同じような方法がとられています。この図には、最近ミンダナオのアポ山で見つかったアポタイマイ *Graphium sandawanum* も含まれています。

表1. *Graphium* 亜属の分類 (三枝他, 1977に一部追加)。

	ROTHSCHILD 1895	JORDAN 1909	MUNROE 1960	SAIGUSA, NAKANISHI SHIMA & YATA	
<i>wallacei</i> <i>browni</i> <i>hicetaon</i>	Wallacei gp.	Wallacei gp.	Wallacei gp.	Agamemnon gp.	Wallacei subgp.
<i>meekei</i> <i>agamemnon</i>	Agamemnon gp.		Agamemnon gp.		Agamemnon subgp.
<i>mendana</i> <i>macfarlanei</i>				Macfarlanei subgp.	
<i>arycles</i> <i>meyeri</i> <i>bathycles</i> <i>chiron</i> <i>leechi</i> <i>doson</i> <i>procles</i> <i>eurypylus</i> <i>evemon</i>	Eurypylus gp.	Eurypylus gp.	Eurypylus gp.		
<i>sarpedon</i> <i>sandawanum</i> <i>cloanthus</i> <i>gelon</i>				Sarpedon gp.	Sarpedon subgp.
<i>macleayanum</i>	Macleayanum gp.	Codrus gp.	Codrus gp.		Weiskei subgp.
<i>weiskei</i> <i>stresemanni</i>					
<i>codrus</i> <i>empedovana</i>	Codrus gp.				Codrus subgp.

それでは、アオスジアゲハ *Graphium sarpedon* を例にとって、その系統分岐の道すじを、この系統図でたどってみます。 *G. sarpedon* は真中から少し右の方へでている枝の、右の端の種です。 まず、これら25種の共通祖先種が一番下の丸ですが、存在していたと考えています。これが *agamemnon* 群（コモンタイマイ群）の祖先種と、 *sarpedon* 群（アオスジアゲハ群）と *eurypylus* 群（ミカドアゲハ群）の共通祖先種にまず分れたこととなります。次に *sarpedon* 群と *eurypylus* 群の共通祖先種は、それぞれのグループの祖先種に分化し、 *sarpedon* 群の祖先種は、ニューギニア地域に分布している *weiskei* 亜群（ミイロタイマイ亜群）の祖先種と、 *sarpedon* 亜群（アオスジアゲハ亜群）と *codrus* 亜群（タスキタイマイ亜群）の共通祖先種に分れ、更に前者は *sarpedon* アオスジアゲハと *sardawanum* アポタイマイの共通祖先種と *cloanthus* タイワンタイマイに分れ、前者はアオスジアゲハとアポタイマイに分化したということになります。私達の分類体系は、先ほどお話したように、この系統関係をできるだけ忠実にあらわしたものに、ほかなりません。

#### 4. アゲハチョウ科の系統分類の生物地理学への応用

それでは、次に系統関係がはっきりしてくると、それらの種の地理的分布を考える上で、どんな利点があるの

かという問題です。ある地域の生物相を考える場合に、もちろんその生物相というか、生物群集を構成している生物の種間の生態的な相互関係も注目すべきことのひとつです。

例えば、アゲハチョウとは直接関係ありませんが、熊本県の市房山で最初に見つかった、ゴイシツバメシジミという蝶の場合を考えてみます。最近では奈良県などでも発見されて、すぐに乱獲され、絶滅してしまったといわれているシジミチョウですが、市房山では伐採で残された非常に狭い照葉樹の原生林内だけに生息しています。太い木の幹のあまり高くない（5～10mくらい）ところに、色々な着生植物がつかますが、その中にシシンランというイワタバコ科の植物があります。この植物が開花しますと、この花を幼虫のただ一つの餌にする、ゴイシツバメシジミが発生できることとなります。従って、照葉樹の原生林があってはじめて、大木の樹幹や太枝部にシシンランが着生生活を送れ、この植物が開花することで、幼虫がこの花だけを食べるゴイシツバメシジミが存在しうることとなります。このように、群集全体としての相互作用も、生物相の形成の歴史を理解する上で大切な観点であります。

しかし、これとともにもう一つ見落すことのできない点は、群集の構成員である個々の種の歴史です。ひとつひとつの種が、現在そこに存在しているということは、

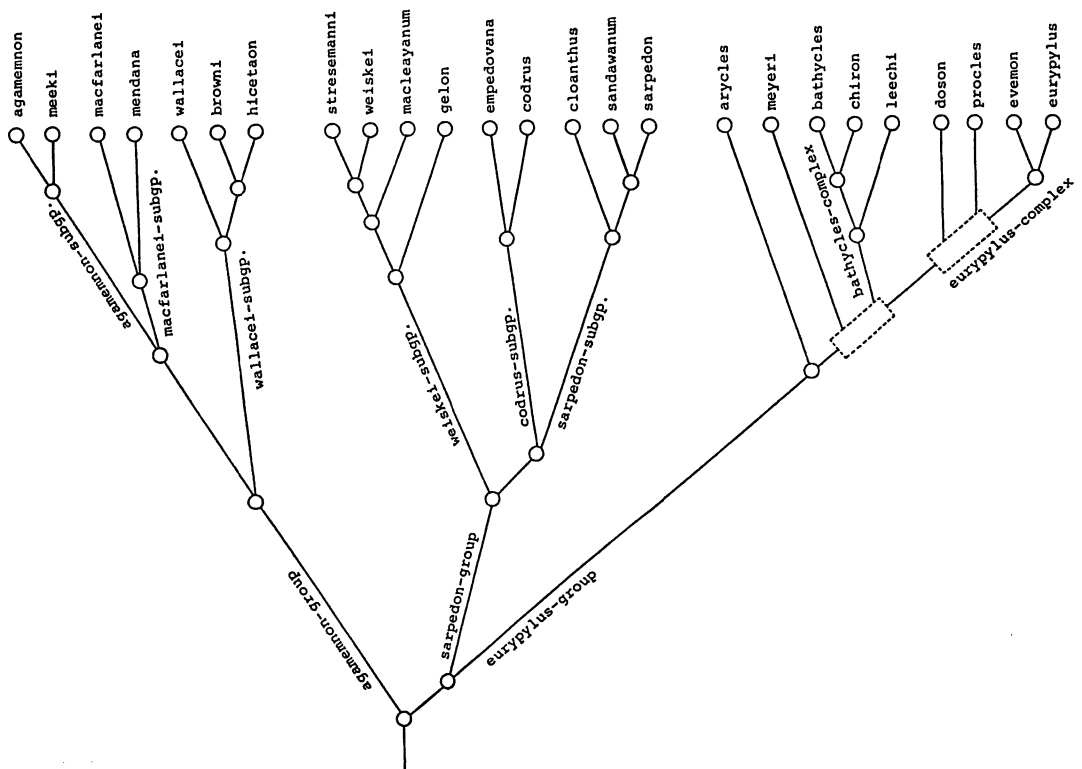


図1. *Graphium* 亜属の系統関係 (Saigusa et al., 1982).

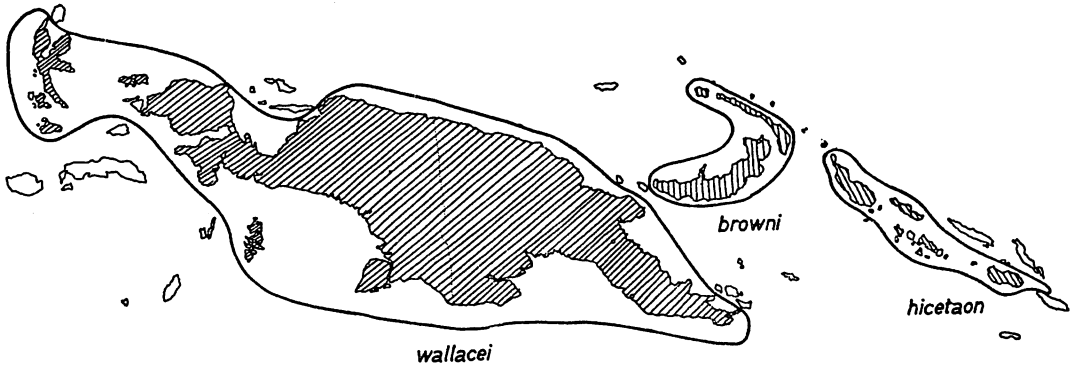


図2. *Graphium* 亜属の *wallacei* 亜群の分布 (三枝他, 1977を改変).

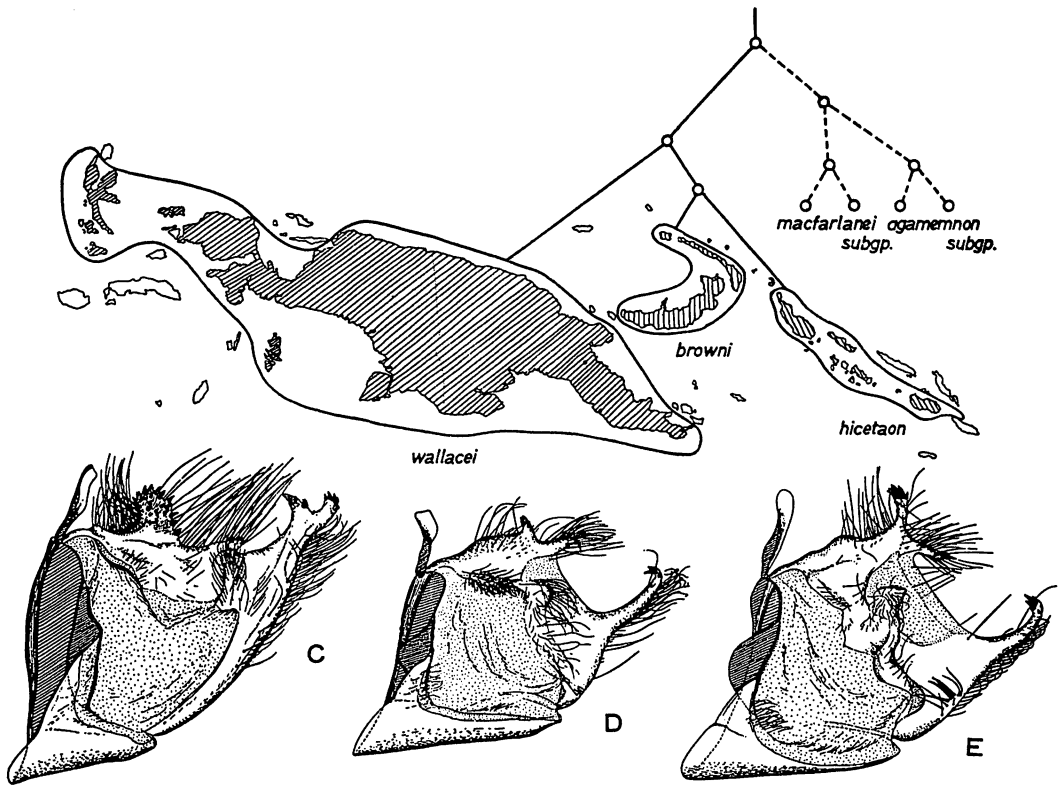


図3. *Graphium* 亜属の *wallacei* 亜群の分布, 系統的關係, 及び♂交尾器の valva 内面図 (左から *wallacei*, *browni*, *hicetaon*) (三枝他, 1977を改変).

その種が別の地域で誕生して、そこに移り住んできたのか、その種の祖先が昔からそこにいて、これからその地で今の種に変化してきたのか、のいずれかでしょう。それでは、個々の種はいつどのような経路をたどって、その地域で今ある姿の種として存在するようになったかということ、個々の種の分化、誕生と、その分布地域の変遷を、歴史的にたどっていく研究の方向があると思います。このような個々の構成種の歴史的な面と、種間の相互関係、更に環境との相互関係という総合的な面、この

2面から生物相の形成の歴史にアプローチしてみる必要があるということは、日浦さんが常日頃考えていたことであります。

この二つのアプローチの中で、個々の種の歴史を理解するための第一歩が、その種の系統発生的な関係を探求するという仕事です。それでは、系統関係の知識が、生物地理学の理解にどのように役立つかについて、*Graphium* 亜属を例に、先ほどの系統図 (図1) をもとにして説明したいと思います。

まず最も単純な例を、*agamemnon* 群の *wallacei* 亜群についてみてみます。この亜群は、*wallacei* (ワラストアイマイ)、*browni* (ビスマルクタイマイ)、*hicetaon* (ソロモンワレストアイマイ) の3種からなる群で(図2)、これまでの著者達もみな一つのグループとして扱ってきました。しかし私達が調べる前までは、この3種間の系統関係について述べたものはありませんでした。私達は、まずこの亜群の共通祖先種が *browni* と *hicetaon* の共通祖先種と *wallacei* とに分れたと推定しました。そして前2種の共通祖先種が、それぞれ2つの種に分れてきたと考えたわけです。

この関係を3種の分布図と重ねてみると、図3のような対応がみられます。この系統と分布図の関係から、控え目にみても、次のようなことが最小限いえると思

ます。まず、ある時代に、ニューギニアからソロモン群島にわたる、いわゆるパプア亜区に *wallacei* 亜群の祖先種が分布していた。この種は後に、ニューギニアの集団、いわば *wallacei* の古い集団と、ビスマルク諸島とソロモン群島の集団に分れて、それぞれ祖先種とは異なった2つの種に分化した。更にビスマルク・ソロモン地域の種は、ビスマルク諸島とソロモン諸島で、それぞれ地理的な種分化をおこして、それぞれ *browni* と *hicetaon* が誕生したということです。

雌雄の交尾器のいくつかの特徴に関しては、*wallacei* から *hicetaon* に向かって、分布圏からいえば西から東に向かって、形質が進化(特化)していくラインの傾向が認められます(図3)。この傾向に重きをおいて考えると、*wallacei* と *browni* + *hicetaon* の共通祖先種の

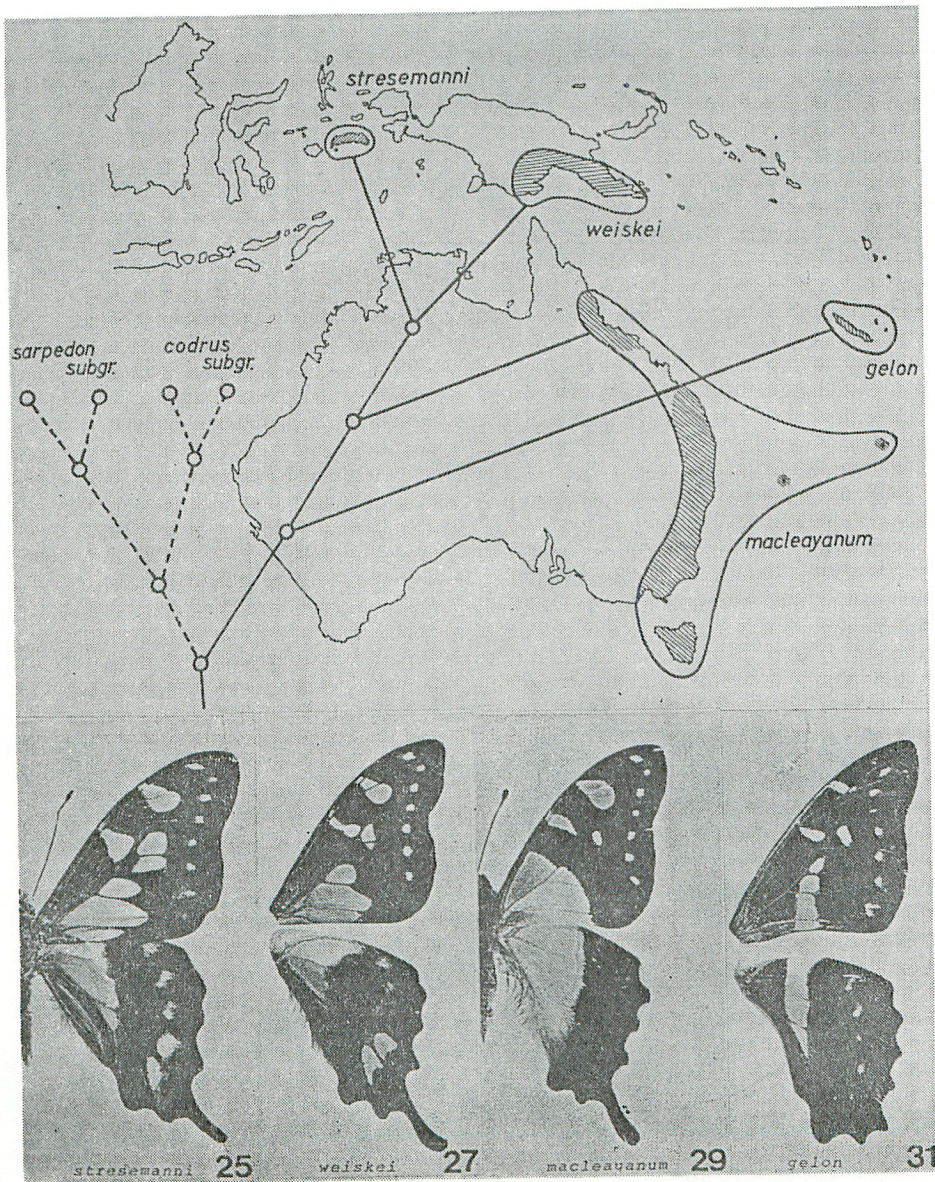


図4. *Graphium* 亜属の *weiskei* 亜群の分布、系統的關係及び各の翅表の斑紋(三枝他、1977を改変)。

分化は、ニューギニアとビスマルク諸島の間で起り、ついで *browni* と *hicetaon* の共通祖先種がソロモン群島に分布を拡大して、両群島の間で、*browni* と *hicetaon* の分化が起ったと考えることも可能でしょう。

同様な例は、*weiskei* 亜群（ミイロタイマイの仲間）についてもみられます。この亜群は、セラム島の *stresemanni*（セラムタイマイ）、ニューギニアの *weiskei*（ミイロタイマイ）、オーストラリアの *macleayanum*（キミドリタイマイ）、そしてニューカレドニアの *gelon*（チビタイマイ）の4種からなる亜群です。*G. gelon* チビタイマイは、従来、翅形や斑紋の特徴から、*weiskei* 亜群とは別の *sarpedon* 亜群に属するアオスジアゲハに最も近縁であると、いわれていました。なるほど、一見したところ、翅の形も模様も、アオスジアゲハに大変よく似ています。しかし、私達の系統解析では、従来未調査であった雌雄の交尾器はもちろんのこと、アオスジアゲハに類似しているといわれた翅の特徴の分析（斑紋解析など）からも、ミイロタイマイ亜群に属することはまちがいないということになり、従来の説とは違った、意外な結果がでたわけです。解析の詳細は、時間がないので、ここではお話しできません。しかしこの結論は、*gelon* の地理的分布を理解する上では、ずっと合理的な説明を導き出せると思います。

図4は *weiskei* 亜群の分布と系統を重ねあわせたもの

です。*gelon* という種は、おそらくパプア亜区に分布していた *weiskei* 亜群の共通祖先種から、最も古い時期にニューカレドニアに分布を拡大した集団から分化して、非常に大きく変化（特化）したものであるといえましょう。残り的大陸側の集団は、オーストラリア大陸側の集団とパプア亜区の集団に分れ、大陸の集団は、*gelon* ほどではありませんが、翅の斑紋を含めていくつかの点で特化して、しかもタスマニアのような、オーストラリアの温帯地域にまで分布を拡大して、*macleayanum* になった。熱帯性の *Graphium* 亜属の中で、北半球の温帯に分布を拡大しているのは、わずかにアオスジアゲハやミカドアゲハの2種ですが、南半球の温帯に分布を拡大しているのは、この *macleayanum* だけです。一方、パプア亜区の集団は、セラム島とニューギニアで、それぞれ独立の種に分化して、*stresemanni* と *weiskei* を生じたと考えられます。私達は、チビタイマイの元になった集団が、いつニューカレドニアに渡ってきたか、というような考察はまだ行っておりません。しかし、それでも、この蝶に最も血縁に近い蝶達を、はっきりつきとめたことによって、この蝶が東南アジアに広く分布しているアオスジアゲハに最も類似しているという説しかなかった頃に比べれば、チビタイマイの地理的な分布の成り立ちというものを考える上で、ずっと物が考えやすくなっていると、いえるのではないのでしょうか。

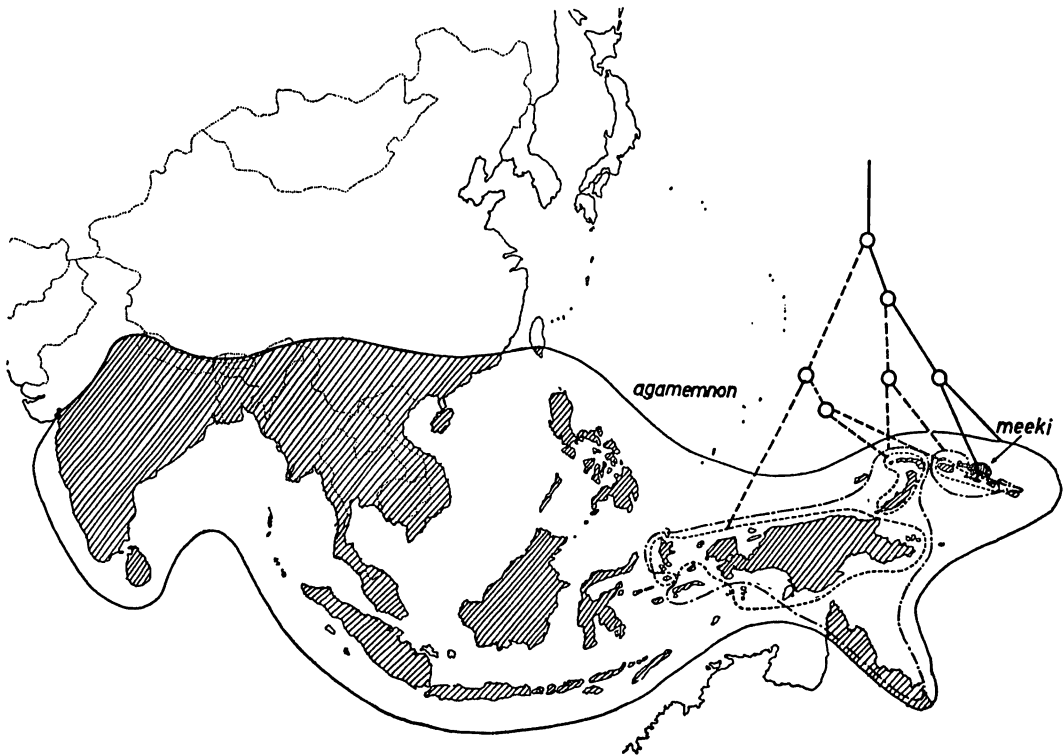


図5. *Graphium* 亜属の *agamemnon* と他種の分布と系統的関係（三枝他, 1977）。



図5は、*agamemnon* 群（コモンタイマイの仲間）全体の分布図です。前の2つの例に比べて、ずいぶん分布が錯綜していますが、この群に含まれる7種の内、6種がオーストラリア区、しかもパプア亜区に分布が限定されており、他の1種 *agamemnon*（コモンタイマイ）だけが、インドや台湾南部を含めた東南アジア地域全体に、広く分布していることがわかります。系統解析の結果明らかになった、*agamemnon* に近い種の分布状態から推定した場合に、この種の誕生の場は、パプア亜区である可能性が非常に大きいことがわかります。もし、そうだとすると、*agamemnon* という種は、近縁種の持っている生活様式の枠組みを大きく逸脱する（はずれる）性質を持つようになったといえますか、ポテンシャルを新たに獲得して、森林だけでなく、村落や市街地をもその生活場所にすることができるようになった。そして、環境に対するこの幅の広い適応力によって、東南アジアの全域に分布を拡大していったと考えられます。同じことは、日本にまで分布を拡大しているアオスジアゲハについてもいえます。このようなことは、系統関係がはっきりすることで、はじめてわかってきた問題であります。

このように、一地域の生物相の成立過程を研究する上で、その生物相を構成する種の系統関係が、たとえ一部でも明らかになっていれば、それらの種がどんな経路で、いつその生物相の一員になったかという歴史や、個々の種が他の地域に、どのような近縁群（系統）を持っているかというようなことを知る上で、ずい分有利になります。

## 5. 系統解析の手法

このように、生物地理学を歴史的にとらえる、いわば生物相の歴史的な由来を考える場合には、個々の生物の系統的な由来を明らかにしておくことが、大切であります。日浦さんは、生物の分布というものは、血縁の地縁的展開の結果であるというようにとらえていましたが、彼は、まさにこの観点からギフチョウや *Papilio* の系統を解析する努力を続けられたものと思います。ですから、日浦さんは単純な分類に飽き足らなかったといえますか、従来の分類体系は、彼の研究にとっては有効な資料にはならないということを十分に知っていたために、どのようにしたら生物進化の過去の姿を再構成することができるか、ということを実際に考えておられました。日浦さんがこのように考えはじめたころ、ちょうど昆虫分類学若手懇話会が結成されました。この会は、昆虫の系統の再構成の論議が熱心に行なわれている、日本では数少ない集まりです。懇話会という名前の通り、小じんまりとした集まりですが、日浦さんはここでしばしば論議されていた、ドイツの HENNIG（ヘンニック）教授の系統解析方法に、強い関心を寄せておられました。日本の年輩の昆虫分類学者の多くが、この方法にたいへん消

極的なものとは対称的に、日浦さんは20代を中心にした若い人達の中に入って、積極的に発言されたり、また若い会員の発言の中から、新しい知識を、非常に意欲的に吸収されていました。その熱心な姿を、私は今でもまぶたにうかべることができます。

HENNIGの系統解析というのは、特別難しいことを云っているわけではありません。私達は、生物にしても、あるいは身のまわりのもの、例えば本や茶ダンスの中の茶わんにしても、たいがい分類して整理しています。それは、それらを利用する場合に、すぐに引き出せるという有利さがあるからです。生物を分類する場合にも、色々な分類の仕方があるわけで、最も極端な例は、標本屋さんの戸棚などを見ると、蝶が北米のアゲハとか、南米のアゲハとか、中国のアゲハとかいう具合に分けてありますが、これなどは、典型的な人為分類ということになります。産地が同じものを集めているので、ある程度自然環境を限定しているため、完全な人為分類とはいえないかもしれませんが、やはりこれは人為分類ということになります。一方、動物を脊椎動物と無脊椎動物に分けるとか、鱗翅類の仲間を蛾と蝶に分けるとか、あるいは昆虫を無翅昆虫と有翅昆虫に分けるとかというような分類がありますが、たとえ分類学者や生物学者であっても、その生物の系統にあまり詳しくない人であれば、おそらくこのような分類にあまり疑問を抱かないと思います。これらの分類が人為分類であって自然分類ではないといったら、かなり異論が実は生まれてきます。それは先ほどの標本屋さんのように、産地別という分類の基準が産地を基準にしているのに対して、脊椎とか、触角の形、活動時間とか、翅の有無とかというような生物の体の特徴や性質を、分類の基準に用いている点で、少しは自然分類に近づいています。しかし、このような分類でも、1つ大変重要な点が見落されています。それは、血縁関係と申しましょうか、系統関係、進化の道すじというものが、脊椎動物と無脊椎動物とか、蛾と蝶とかというような分類体系では、かなりあいまいにされている点です。

ここにおられる方々にとっては、大変ばかばかしい話かもしれませんが、ヒトとサルとの進化的関係を例にとって、分類体系がもたらす混乱の原因について、お話したいと思います。ヒトがサルから進化したという話は、一般的には正しい論議ですが、しかし、人それぞれにその理解している具体的な中身、解釈は大分まちまちです（図6）。最も単純な例は、我々の御先祖が動物園のサルにいたるサル山（ニホンザル）なのかと思って、実に情けない思いになり、自分が勝手に解釈した結論に腹をたてて、進化論否定の方向に走っていくこととなります。アメリカの南部では、今でもこんな論議が真面目にされていて、公教育で進化論を教えることが、裁判にまで発展しているといえます。

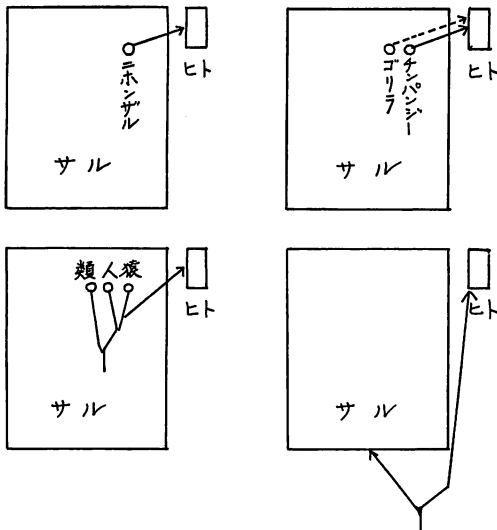


図6. サルとヒトという分類や、“ヒトはサルから進化してきた”という論述から思いつく両者の系統的関係の数例。

第2は、我々はニホンザルではないけれど、ゴリラとかチンパンジーのような類人猿から生れたという人です。実際こう思っている人は、我々のまわりには意外に多いのではないのでしょうか。これも、もちろんまちがいで、図6の右上に示してあります。

第3は、図6の左下に示してありますが、ゴリラやチンパンジーによく似ている動物がかつていて、これからゴリラやチンパンジー、そしてヒトも進化してきたという考え方です。この考えをとる人はヒトの起源について、その進化の中身をつかんでいる人でして、その分類群の名称だけではなく、その中身を知っているから、そういう結論を出します。

第4は、チンパンジーもゴリラも含め、今のサルとヒトは別の生物群、いわゆる分類群になっているから、サルからヒトは進化してこなかった。遠い昔、サルとヒトの共通の祖先がいて、それがサルの祖先と、ヒトの祖先に分かれてきたと思う人です。これは図6の右下に示されています。

こういうふうに、分類体系の中に分類群が示されていなくても、その体系から血縁関係は簡単に出てきません。混乱の連続です。今申しあげたような分類群と血縁関係の関連の混乱は、実は生物分類の体系を考える場合に、いたるところで起ってくる問題です。

図7に鱗翅類(蝶や蛾の仲間)の系統関係が示されています。鱗翅類全体の祖先種からコバネガの仲間の系統がまず分かれて、次にはスイコバネの群が生じ、更にコウモリガが分かれて、と進んでいき、蝶なんかは沢山ある先の枝の中のわずか1本くらいでしかありません。鱗翅類は蝶と蛾に分類されるといえば、多くの人達は、両者に共通の祖先種があって、これが蛾の祖先種と蝶の祖先種に分れ、蛾の祖先種からすべての蛾が、蝶の祖先種

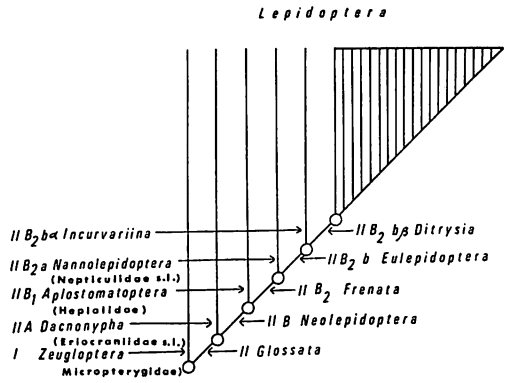


図7. 鱗翅目の系統的関係 (Hennig, 1966).

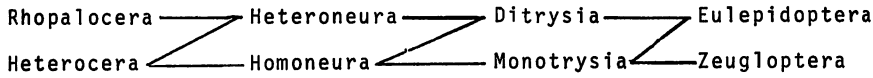
からはすべての蝶が進化してきたと、ほとんど疑いもなく信じこんでしまうようであります。つまり、蝶と蛾はそれぞれ別の系統群であるような感じがうけます。

図8には、鱗翅類の系統分類の変遷の過程が示されています。右側の端と、下の表の左側の欄は本来の系統群、いわゆる血縁群が示されています。そのほかのところは、人それぞれの分類群で、分類の仕方が多様にとれるということでもあります。

HENNIGは、生物分類ではこの分類群と血縁群の関連がややこしいので、この辺を一番はっきりさせたいと思っていたわけです。彼は今お話した考え、すなわち蛾という分類群と蝶という分類群が示されれば、それらは夫々固有の祖先から生れたというようなとらえ方があるとすれば、そういう考えこそむしろ自然な、最も常識的な考え方であるというわけです。蛾の一部から蝶の祖先が分かれたなどと、ややこしい事を想像しなければならない分類体系はやめてしまって、いわば常識的な物の考え方に、分類体系の基準をおこうとしたわけです。分類群にはそれぞれその群固有の祖先種があるように、グルーピングしようとしたわけです。即ちある共通祖先から生じたものは、何であれ一切適切1つの分類群にしてしまおうということです。このようなグループを、単系統群(monophyletic group)というように HENNIGは規定していますが、要するに、生物の分類には、血縁の基準を極めて厳密にあてはめて、分類していこうということです。すなわち分類体系にでてくる分類群は、すべて単系統群にしていこうということです。そうすれば、系統(群)と分類(群)が合致して真の系統分類になると考えたわけです。これが HENNIGの分類の第1の特徴です。

第2の特徴は、それでは系統群は一要するに単系統群ということになりますが、単系統群はどのようにまとめられるか、見出すことができるかということです。HENNIGは、単系統群に含まれる種は、すべてその共通祖先種の子孫であるから、その共通祖先種が持っていた形質、特に祖先種が新しく獲得した形質を、そのままか、あるいは変更した形で持ち続けているに違いないと、考

Matsumura (1931)      Kawata (1957)      Esaki (1957)      Inoue (1959)



1. Zeugloptera	Heterocera	Monotrysia	Homoneura	Zeugloptera
2. Eulepidoptera			Rhopalocera	
2-1. Dachnonypha				
2-2. Neolepidoptera				
2-2-1. Exoporia				
2-2-2. Monotrysia				
2-2-3. Ditrysia				

図8. 鱗翅目の様々な分類法.

えたわけです。

図9で説明しますと、この図では祖先種XからAとBという2つの子孫種が分化したことが示されています。祖先種Xは色々な形質を持っているわけですが、その中の $a_0$ ,  $b_0$ ,  $c_0$ という形質をとりあげてみます。子孫種Aは、祖先種の持っていた形質 $a_0$ が $a_1$ に変化し、 $c_0$ が $c_1$ に変化して新しい種になった。一方子孫種Bは $b_0$ が $b_1$ に $c_0$ が $c_1'$ に変化して、祖先種Xとも姉妹種であるAとも異なる種に進化した。こういうことがこの図では示されています。種Aにとっては、 $a_1$ ,  $c_1$ が新しく獲得した形質ということになります。それでは種Aが更に分化して、いくつかの子孫種に分かれたらどうなるかというのが、図10であります。ここでは、種Aが祖先種になるわけです。種Aの形質 $a_1$ に注目してみますと、これは種Aが獲得した固有の進化形質(新形質, apomorphy)でして、他の種たとえばBにはみられません。しかし、この形質 $a_1$ は種Aが分化して、C, D, E, Fというような子孫種を生じた場合には、これらすべての子孫種に伝

えられていくことになります。もちろん、伝わり方はC種のように $a_1$ がそのままそっくり伝わることもありましようし、少し状態をかえて $a_2$ ,  $a_3$ というような新しい状態になることもありましよう。更に、魚類の胸びれと腹びれが、陸上四足類の前・後肢に変化したように、新しい形質に変化することありましよう。しかし、いずれにしても種Aを祖先種にして分化してきたすべての子孫種は、祖先種A——これはこれらの全子孫種だけの共通祖先種ですが——が獲得した新しい形質、又はこれから変化した形質をすべて共有することになります。この子孫種における新しい形質、派生的な形質の共有を、HENNIGは新形質共有(synapomorphy)といったわけです。そして、新形質共有をしている種は、それらの種だけに固有の祖先種から分化してきたものだから、これを単系統群(monophyletic group)と厳密に定義して、これだけを分類群として扱おうとしたわけです。要するに、単系統群を探索するという事は、現生種の中に新形質共有を見出していくということになります。

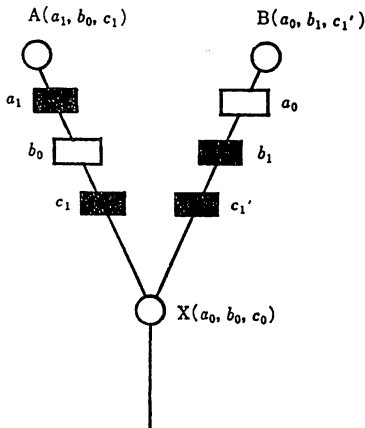


図9. 系統分岐と形質進化。□: 旧形質状態, ■: 新形質状態 (三枝, 1980).

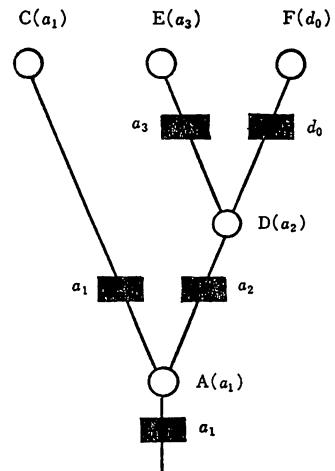


図10. 子孫種における新形質の進化。a・dは相同形質群に属する形質 (三枝, 1980).

例えば、羽毛を生ずるとか、仔に授乳するとかいう形質は、脊椎動物としては進化した形質です。ですから、羽毛を持ったすべての脊椎動物の種をまとめて、鳥類という群を設けたとすれば、これは単系統群ということになります。始祖鳥 *Archaeopteryx* より古い時代に、ある恐竜の種から羽毛又は羽毛の前駆段階の新しい形質を発達させた動物が分化して、これが鳥類の共通祖先種になったものと思われまふ。哺乳類という群も授乳、有毛という観点からすれば、これらの新しい形質を共有する脊椎動物の種すべてを含む群として、HENNIG の分類体系の中に位置づけることのできる単系統群ということになります。

しかし一方、皆さんがよく御存知の爬虫類という群は単系統群ではありません。なるほど、いわゆる爬虫類は卵を地上に生むし、胚は卵の中で羊膜につつまれて発生します。これはカエルの場合のように卵が水中に産まれて、胚が羊膜なんかにつつまれずに裸のまま発生するのに比べれば、一段と進化した状態です。ですから、羊膜を発達させるということは新形質です。しかし、ヘビやカメが羊膜をはじめて発達させた脊椎動物を祖先種にもつから、爬虫類は単系統群であるといったら、これは間違いです。この羊膜を獲得した祖先種からは、他に鳥類も哺乳類も生れてきているわけです。ですから、鳥類や哺乳類も含めて1群にするのであれば、これは単系統群になりますし、それはとりもなおさず、有羊膜類ということになります。しかし、カメ・ヘビ・ワニなど、いわゆる爬虫類を系統群、血縁群として単系統群にまとめる新形質共有は全くありません。有羊膜類は現生のもので考えると、まずカメとその他の群の祖先に分かれ、これがヘビやワニ、鳥の共通祖先と哺乳類の共通祖先に分れ、前者がワニと鳥の共通祖先とヘビ、トカゲの仲間に分かれたこととなります。ですから、爬虫類という分類群を認めるということは、霊長類から特別“進化”しているヒトを除いて、残りをツパイもキツネザルもゴリラも一緒にして、サルという分類群にまとめるのと本質的には同じこととなります。ヒトとサルという分類、蝶と蛾という分類からひき出せる情報が、いかにあいまいなものであるかは、すでにお話しした通りであります。

このように、HENNIG の系統解析とは、分類しようとする生物群の中に、さまざまなレベルの単系統群を次々に見出して、全体の分類関係を明らかにしていくことだといえます。ですから、HENNIG の体系は、新形質共有にもとづいて単系統群を探索し、これだけで分類体系を作っていくということにつきます。もちろん、1つ1つの手段、手法としては、複雑な難しい考証が入りこみますが基本はどの場合もまったくかわりません。

日浦さんは、この系統解析が有効であることに注目して、自分自身の関心を持っている生物群に、この方法を積極的に適用しようとされたわけです。日浦さんのこと

ですから、もちろん諸手をあげて賛同するというような姿勢でなくて、かなり慎重に、批判的に対応されていたと思っています。

この新しい方法で系統を解析し、解析結果を分類体系へ厳格に適用するという事態になると、旧来の分類体系はすべて抜本的な再検討を余儀なくされます。爬虫類の場合も、そういうことです。なにより分類するためには、系統関係を明らかにしておくことが、前提条件として横たわっていますので、詳しい形態の比較が行われなければなりません。このことは、アゲハチョウのようなポピュラーな昆虫でも、まったく同様です。従来発表されている分類体系と系統関係が、新形質共有と単系統群という観点で、すべて再検討されなければならない時期にきているわけです。世界の系統学の流れは、今この方向に大きく動き出しています。

先ほど例に示したのは、アオスジアゲハ亜属の種間の系統関係と地理的分布の関係でしたが、更にアゲハチョウ科の属の間の系統関係と、その地理的な分布の関係を調べていく場合でも、やはり手順としては、属の系統関係が明らかにされる必要があります。もちろん、属の起源は、種の起源よりも、一般にずいぶん古いわけですから、地質時代に分布や系統の構成（系統の分岐、絶滅種数）などが、大きく変わってしまって、一つの属内の系統解析に比べたら、はるかに難しい問題が出てきますが、解析方法としては、基本的には同じということになります。

日浦さんは、アゲハチョウ科の系統と生物地理を論じた5つの論文の中で、くりかえし、原始的な特徴を残した遺存的な属が、温帯や乾燥地のように、アゲハチョウ科の本来の主要な分布圏でない地域に、しかも点在して分布していることを指摘しています。また、中南米のような地域に、原始的な群が、群の数としては少ないが、非常にたくさんの種をふやしている場合もある、というようなことを指摘しています。しかし、日浦さんのこれらの論議や指摘が、より適正なものになるためには、アゲハチョウ科の中の属の系統関係がより厳密に追求されていなければなりません。

## 6. アゲハチョウ科の系統分類の現状

それでは、従来発表されているアゲハチョウ科の系統関係についての説には、どのようなものがあり、また、それはHENNIG の系統理論で考証してみると、どのようになるかということに、話を移してみたいと思います。

アゲハチョウ科には、たくさんの属が認められています。MUNROE は、24の属に分類しています。これらの属のひとつひとつをここで論ずるわけではありませんが、アゲハチョウ科には、ふつう3つの亜科が認められています。ひとつはメキシコに分布する、1属1種のメキシコアゲハ亜科、第2は、日本のギフチョウやウスバ

アゲハを含むウスバアゲハ亜科です。そしてもうひとつが、アゲハチョウやカラスアゲハ、ジャコウアゲハ、アオスジアゲハなどを含む、アゲハチョウ亜科です。3番目のアゲハチョウ亜科には、3つの亜群(族)が認められているのが一般的です。一つは真正アゲハ族(Papilionini)で、アゲハチョウやカラスアゲハなどが含まれます。2番目はアオスジアゲハ族(Leptocircini)で、アオスジアゲハ・テングアゲハ・スビキアゲハ・カギバアゲハなどが含まれるグループです。3番目は、ジャコウアゲハ族(Troidini)で、ジャコウアゲハとか、トリバネアゲハ、キシタアゲハやアオジャコウなどの属を含んだ族です。ここでは、これらアゲハチョウ亜科の3つの族の系統関係だけに限って、お話をしようと思います。

ここに示したのは(図11)、FORDという英国の学者が1944年に発表した、アゲハチョウ科の系統関係です。これで見ると、アゲハチョウ亜科というのは、ウスバジャコウ族という族を祖先にして、ジャコウアゲハ族という族が生じ(これら2族は今一つの族に統合されています)、このジャコウアゲハ族(Troidini)からアオスジアゲハ族と真正アゲハ族が生まれたという、そういう解釈をしています。ひとつの属から別の属が生まれ、ひとつの族から別の族が生まれ、あるいはある亜科から別の亜科が生まれるという、いわば血縁群と分類群の関係は著しく混乱しています。

白水隆先生が、これを少し変更した系統図を発表しておられますが、アゲハチョウ亜科については、FORDのものと同じです。

次に示したのは、MUNROE(1962)の分類体系です(図12)。これによると、*Lamproptera*を度外視すると、アゲハチョウ亜科の祖先種からジャコウアゲハ族とアオスジアゲハ族が独立に生じ、そのアオスジアゲハ族から、真正アゲハ族が生じたと云っております。やはり1つの族から別の族が生じた、という考え方にたっています。

これらのFORDやMUNROEの系統関係は、いずれもほとんど成虫の形質に重点をおいた体系ですが、次の五十嵐さんの体系はこれらとまったく異なり、幼虫の形質を問題にしたものです。五十嵐さんの系統関係(図13)は、ずいぶん分かっていて、わかりにくいですが、特徴的なことはギフチョウ属がアゲハチョウ科全体の祖先群として位置づけられています。ギフチョウ属からタイスアゲハ属が生まれ、これを祖先としてホソオアゲハ属が分化した。これを母体にして、ジャコウアゲハ族と、しばしば*Papilio*属にも含められるマネシアアゲハ属(*Chilasa*)が分化した。そしてこのマネシアアゲハを母体にして、アオスジアゲハ族と真正アゲハ族の大部分が生まれたというような考え方を、幼虫の形態に基づいて、ごく最近発表しました。

先の3者の系統関係を、わかりやすく示したのが、図14です。この図について説明しますと、真正アゲハ族だけを問題にしても、FORDはジャコウアゲハ族から真正アゲハ族が生まれてきたとし、MUNROEはアオスジアゲハ族から真正アゲハ族が生まれたとしている。そして、五十嵐さんはこれと逆で、真正アゲハ族からアオスジアゲハ族が生まれ、真正アゲハ族は*Sericinus*ホソオアゲハ属から生まれたとしています。私達はこれらの諸説をみると、一体どれを信じたらいいのか、当惑してしまいます。

アゲハチョウ科のように大形で、ポピュラーな昆虫群でさえも、属や族の系統関係とは、こんなにも定説にとぼしい状態にあるのかと、皆さん方も信じ難い思いをされるでしょうが、昆虫系統分類学の現状というのは、実際このような状態です。

このような状態にある原因はどこに求められるかといえますと、第1に、系統解析の方法論が確立され、普及されていなかった点をあげることができます。HENNIGの解析方法の確立ということは、この点でずいぶん画期的なできごとであります。しかし、日本ではなぜか仲々普及しません。第2は、昆虫のように個体が生長の過程で形態をかえる、変態する動物では、研究する発育段階によってかなり違った分類体系が出るということです。この点についても、HENNIGの系統解析の方法に従えば、そういう不一致は十分克服できるはずですが、第3は、分類学者の形態学的なトレーニングのレベルが、かなり低いということです。この点についても日本は欧米に比べて立ち遅れているように思います。日本列島は昆虫の種類数が多くて新種も多数あり、この点で欧州にくらべて記載分類の作業量が多いという点もありますが、それにしても形態学や系統理論に対する理解が非常に浅いということが、日本の昆虫系統学の現状であります。しかし、この現状は他の分野の人達がただ傍観していてよいということでは、まったくありません。

それでは、アゲハチョウ亜科内部の3つの族の系統関係は、HENNIGの系統解析に基づけば、どのようなことになるのか、一応私なりに結論を出しておかないと責任がとれませんので、見解をのべておきます。すでにお話ししましたように、系統解析で最も重要なことは、新形質共有に基づく単系統群の探索ということです。

結論から先に申しますと、先ほどの3つの族、真正アゲハ族・アオスジアゲハ族・ジャコウアゲハ族は、いずれもこれらの分類群を最初に作った人達の意図がどうであったかは別にして、それぞれ完全な単系統群であるということです。ですから1つの族から別の族が出てきたということは、絶対起りえなかったということになります。従来諸説はすべてまちがっているということになります。

この結論は成虫の形態に基づいても十分いえますが、

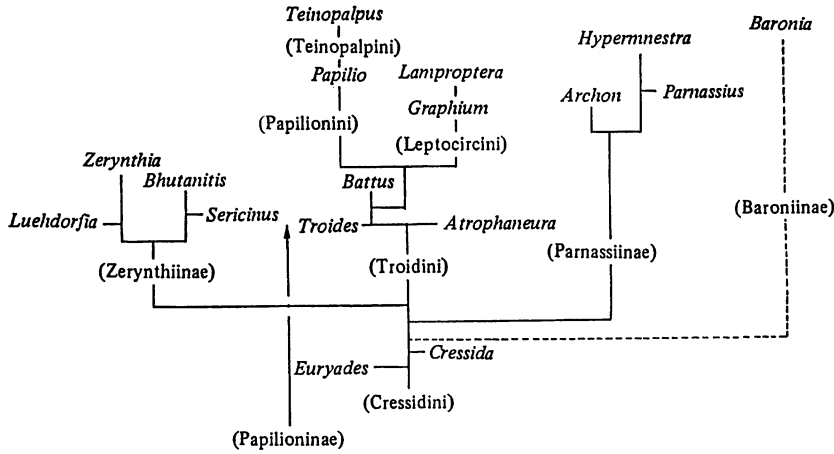


図11. Ford の示したアゲハチョウ科の亜科, 族, 属の類縁関係. より原始的なものは, より特化したものより下に位置づけられている. メキシコアゲハ亜科 (Baroniinae) の位置は暫定的 (Ford, 1944 を Igarashi, 1984が改写).

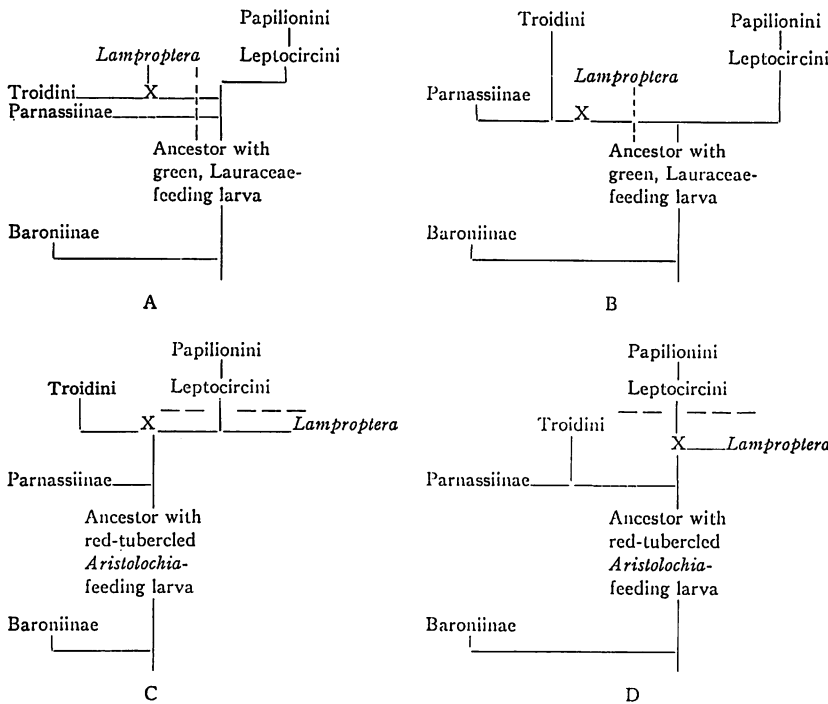


Fig. 1 (A-D).—Possible phylogenies of the subfamilies and tribes of Papilionidae. In each diagram the broken line represents the boundary line between forms feeding on Aristolochiaceae, Combretaceae, and derivatives, and those feeding on Lauraceae and derivatives. "X" is a hypothetical unspecialized ancestor of *Lamproptera*. "Leptocircini" means the Lauraceae-Anonaceae-feeding wing of the tribe only.

図12. Munroe の示したアゲハチョウ科の亜科や族の系統的關係. *Lamproptera* スソビキアゲハ属の位置が様々であるが, この点をのぞくと, いずれも Troidini と Leptocircini がまず分れ, 後者から Papilionini が生じたことが示されている (Munroe, 1960).

これを最も端的に表わしているのは, 幼虫の形質です. アゲハチョウ科の1齢幼虫の体に生えている刺毛の分布状態—毛の生えている位置やおよその数が一定していますが, それをしらべるわけです.

図15の上の方は, 五十嵐さんの本から引用したギフチョウの1齢幼虫の側面図です. その次は私がかいたギフチョウの1齢幼虫の刺毛分布図で, 一番下が私がかいた祖先的なアゲハチョウ科の幼虫の刺毛分布図です. ギフチョウ属の1齢幼虫の刺毛分布図をみると, 刺毛の数が

大変少なく, しかも各刺毛は安定した配列を示しています. このように数少ない刺毛を持つ状態が, アゲハチョウ科としては原始的な状態であることは, 鱗翅類の色々な群の刺毛分布や, アゲハチョウ科に近縁の蝶の刺毛分布から, ほとんどまちがいないことです. ギフチョウの他に, 色々なアゲハチョウの幼虫の刺毛を調べて推定したのが, 一番下の祖先的な状態ということになります.

それでは, 想定された祖先種の刺毛状態から, アゲハ

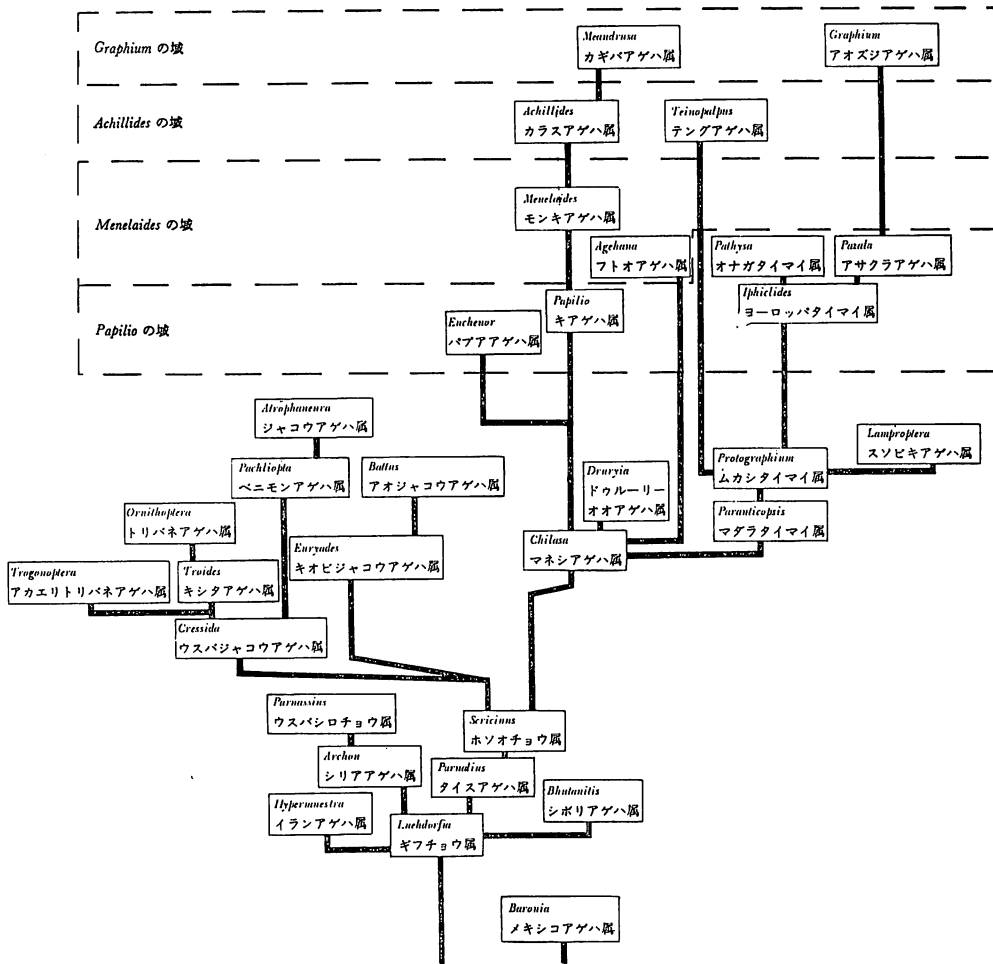


図13. 五十嵐さんが示した、「素質の域」を考慮に入れて組立てたアゲハチョウ科系統図 (五十嵐, 1979).

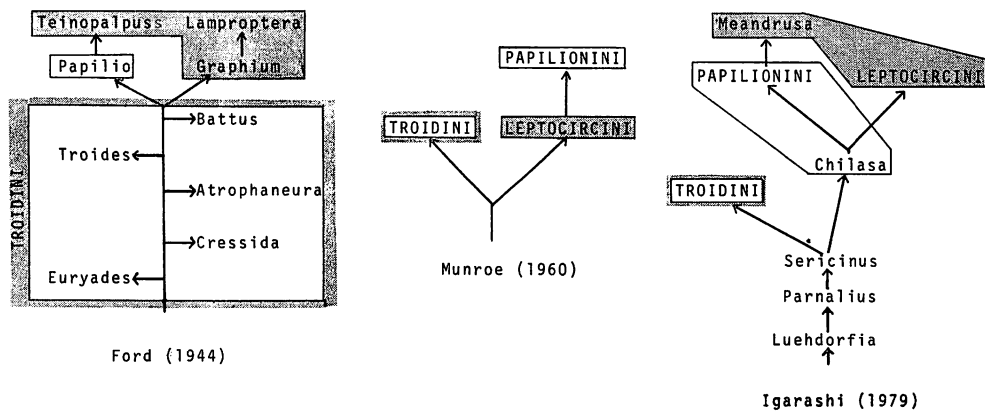


図14. アゲハチョウ亜科の三族の系統的関係の諸説。網をかけた部分は Leptocircini, 網でかこったのは Troidini, 実線でかこったのは Papilionini.

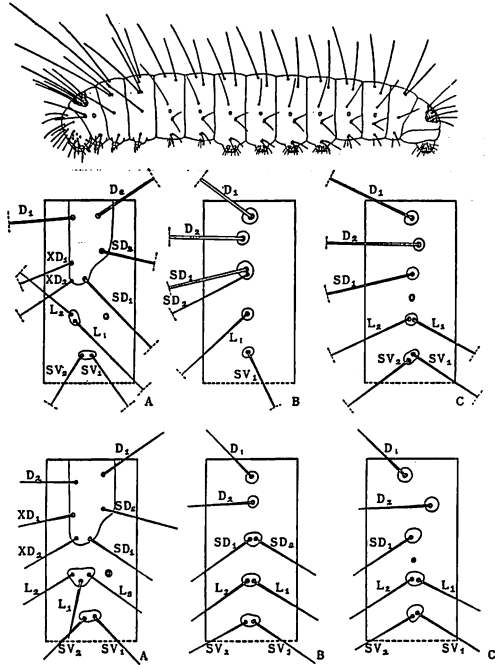


図15. ギフチョウの1齢幼虫側面図 (五十嵐, 1983), ギフチョウ属と、推定されたアゲハチョウ科の祖先種の1齢幼虫の刺毛図, 左から前胸, 中胸, 第2腹節 (三枝, 1982).

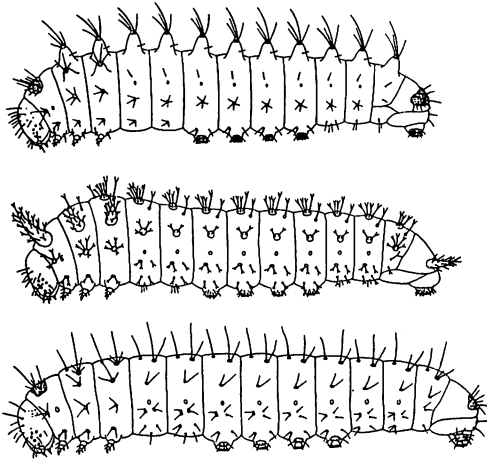


図16. アゲハチョウ亜科の三族の代表の1齢幼虫側面図 (五十嵐, 1983). 上から Troidini, Leptocircini, Papilionini.

チョウ亜科の3つの族の刺毛状態は、どのように変ってきたのかということを示します。図16は、五十嵐(1979)の示した3つの族の代表的な1齢幼虫の側面図です。一番上がジャコウアゲハ族のウスバジャコウウ属(*Cressida*), 真中がアオスジアゲハ, 一番下が真正アゲハ族のマネシアゲハの仲間(*Chilasa*)の1齢幼虫です。

図17はアゲハチョウ科の第1齢幼虫の前胸の刺毛分布を示しています。原始的な状態では、1本1本の刺毛が孤立して分布しています。まずジャコウアゲハ族では、XD, SD群が一体になった毛塊を形成している点で、

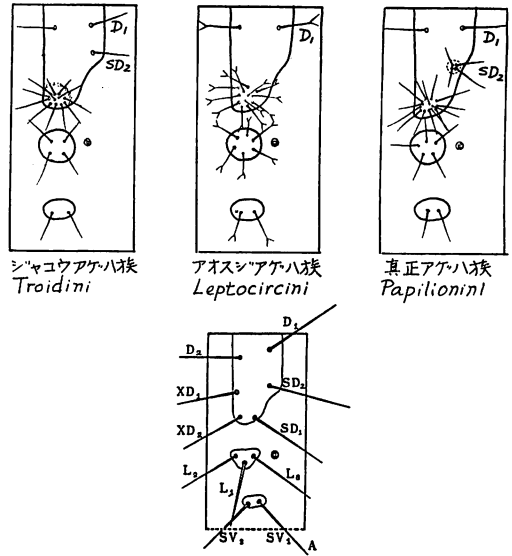


図17. アゲハチョウ亜科の三族の1齢幼虫前胸(腹域をのぞく)の刺毛概念図。下はアゲハチョウ科の祖先の状態。

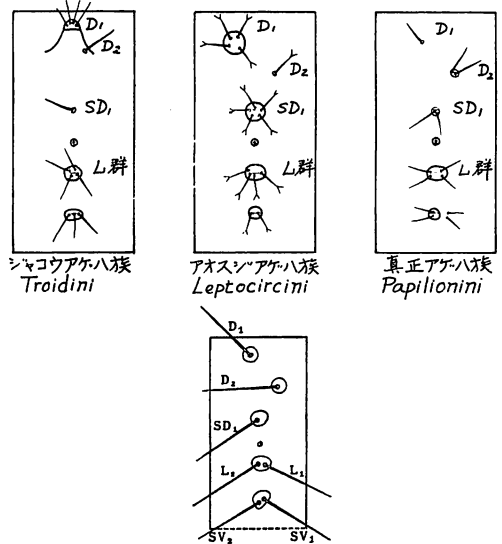


図18. アゲハチョウ亜科の三族の1齢幼虫第2腹節(腹域をのぞく)の刺毛概念図。下はアゲハチョウ科の祖先の状態。

原始的な状態と異なります。一方、アオスジアゲハ族では刺毛が分枝し、SD<sub>2</sub>刺毛が別の毛塊の中にくみこまれてしまっています。真正アゲハ族では刺毛は正常な形ですが、SD<sub>2</sub>が多刺毛になります。このように前胸に関しては、祖先の状態からジャコウアゲハ族の状態が導き出せますし、これをもとにしてアオスジアゲハ族と真正アゲハ族が独立に導き出せます。ですから、この限りにおいてはFORDの説は有効ということになります。

それでは、腹部の状態ではどうかといいますが、図18に第2腹節の状態が示されています。原始的な状態から



の変化としては、ジャコウアゲハ族では、 $D_1$  の刺毛群が複数になり、しかもその隆起が大きくなって、 $D_2$  の刺毛がその隆起の中に含まれるという、特徴があります。アオスジアゲハ族では、刺毛が分枝するとともに、 $D_1$  の刺毛はジャコウアゲハ族と同じように、複数になります。しかし、 $D_2$  の刺毛は、正常な位置にあります。真正アゲハ族では、 $D_1$  の刺毛は1本で、他の2つの族とちがって原始的な状態を保っています。ところが他の2族では1本で、原始的な  $D_2$  は複数化します。ということは、真正アゲハ族は、他の2族のいずれからも導き出せませんし、また逆に真正アゲハ族を母体にして、他の2族を導き出すこともできません。

このように第1 齢幼虫の刺毛の特徴から考えると、ジャコウアゲハ族、アオスジアゲハ族、および真正アゲハ族に含まれる個々の種は、族ごとに固有の進化した形質を共有していて、それぞれ1つの単系統群を構成していることがわかります(図19)。それぞれか、この3つの族は相互にどのような系統関係になっているのかわからないくらいに、かなりたがいに孤立したものです。アオスジアゲハ族と真正アゲハ族に共通した特化、ジャコウアゲハ族とアオスジアゲハ族に共通した特化もみられますが、それぞれ矛盾するところがあります。従って、三者の関係は、はじめ1つと他の2つの祖先が分れ、次に後者が2つに分れたという、系統分岐の結論がだせないのが現状です。この点については成虫の形態を使ってもすっきりした結論がえられません。少なくとも1つの族から別の族が生じたということは、アゲハチョウ亜科の場合には、あり得ないわけです。

ですから、私の結論として今示せるのは、図20のような状態です。三者は独立したものであるということです。アオスジアゲハ族と真正アゲハ族は、まだはっきりした新形質共有 (synapomorphy) がありませんが、より近縁である可能性が少しは考えられます。しかし、アオスジアゲハ族から真正アゲハ族ができるという考え方、またその逆の考え方、これはいずれも全く許される推論ではないということになります。

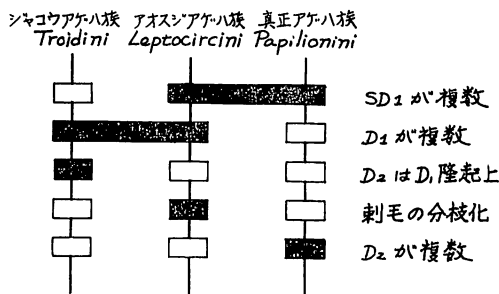


図19. アゲハチョウ亜科の三族の単系統性を示す形質分布図 (1 齢幼虫の刺毛にもとづく)。□: 旧形質, ■: 固有新形質又は新形質共有。

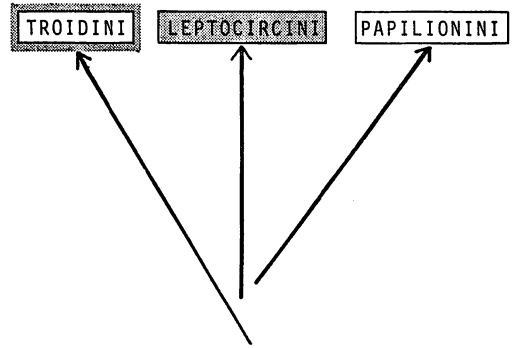


図20. アゲハチョウ亜科の三族の系統関係。

このように、アゲハチョウ科の属の間の系統関係の研究については、実は今ようやく検討する資料がととのってきたという段階でして、これからそれを使って、より詳しい解析をするというところへきているのが実情です。もちろん、亜科や族の間の系統関係も先ほどお話ししましたように、まだ確立していません。このような現状ですから、現在アゲハチョウ科の上位分類群と生物地理について、何かものがあるという状態ではありません。そのことはとりもなわず、系統関係が早急に解明される必要があるということです。

7. おわりに—ギフチョウとウンナンシボリアゲハ

最後に、ギフチョウ属とウンナンシボリアゲハをめぐり最近の話題をお話しして、講演をしめくりたいと思います。はじめに申し上げましたように、ギフチョウは日浦さんにとって最も関心の深かった昆虫といえましょう。この属には普通3種が認められていて、本州特産のギフチョウ、日本海北部の周辺に分布するヒメギフチョウ、それに中国中部に分布するシナギフチョウがあります。又最近、中国中北部からオナガギフチョウという未記載種が発見されています。日本のギフチョウとヒメギフチョウについては、かなり色々な研究が行われていますが、この研究を更に発展させるためには、ギフチョウ属に近いアゲハチョウの仲間との比較研究も大切であります。しかしここでも系統の問題がおこってきて、何がギフチョウ属に血縁の近い蝶か、しらべなければなりません。

ギフチョウ属の仲間といえば、シボリアゲハ属 (*Bhutanitis*)、タイスアゲハ属 (*Parnalius*)、シロタイスアゲハ属 (*Allancastris*)、ホソオアゲハ属 (*Sericinus*) などがあげられます。ギフチョウ属とその近縁な蝶達の、系統関係、これまでに発表されたものを集めたのが、図21です。これらの属の関係も諸説があって、先のアゲハチョウ亜科の族の場合以上に様々で、定説がありません。たとえば、ギフチョウ属 (*Luehdorfia*) の位置は、ある時はシロタイスアゲハ属やタイスアゲハ属の姉妹群にされたり、シボリアゲハ属の姉妹群、ホソオアゲハ属

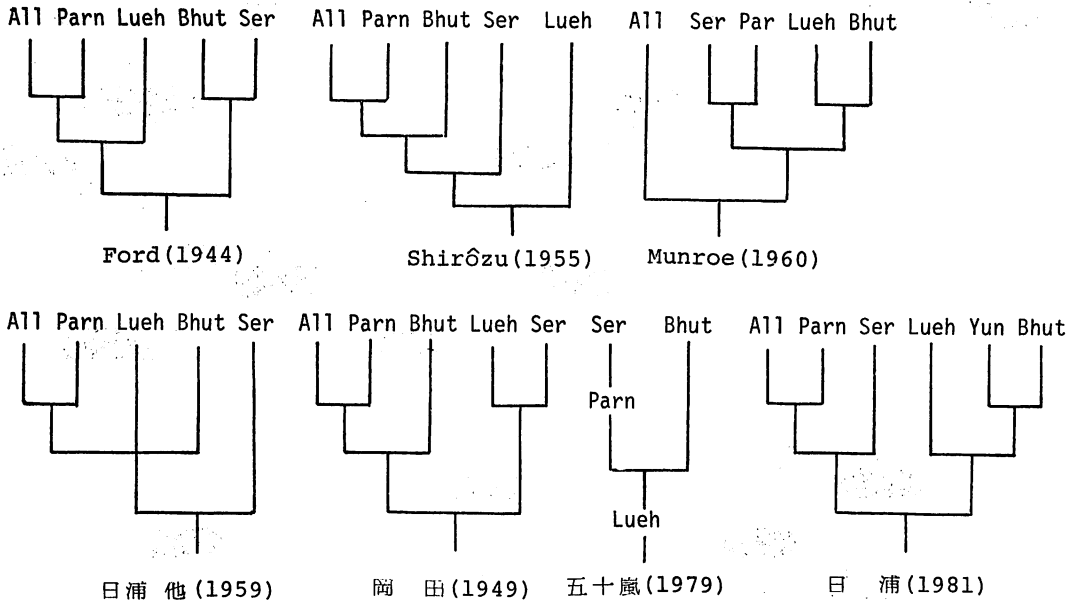


図21. ギフチョウ族各属の系統関係に関する諸説。具体的に原典に図示されていない場合は、記述より判断して作図してある。  
 All, *Allancastria* シロタイヌアゲハ属; Bhut, *Bhutanitis* シボリアゲハ属; Lueh, *Luehdorfia* ギフチョウ属; Parn, *Parnalius* タイヌアゲハ属; Ser, *Sericinus* ホソアゲハ属; Yun, *Yunnanopapilio* ウンナンシボリアゲハ属。

の姉妹群にされたり、他のすべての属の全体をまとめた群の姉妹群にされたり、更にギフチョウ属そのものが、他のすべての属の祖先群とされたりさまざまです。

一番最後に示したのが、日浦さんの説です。日浦さんは、ウンナンシボリアゲハが、他のシボリアゲハ属の3種と、いくつかの重要な点で異なっており、ギフチョウ属との類縁性も示していると判断しました。日浦さんがこのように判断した時には、ウンナンシボリアゲハは、まだ雌の1頭の標本が大英博物館にあるだけで、しかもこの標本のいくつかの重要な特徴は、原記載の中で少し誤って記述されていました。日浦さんは、その入手できたあらゆる資料をもとにして、“蝶のきた道”の中で、ウンナンシボリアゲハとギフチョウの問題について、系統関係を示しています。

この時は、ウンナンシボリアゲハとギフチョウが、同じ系統枝の上に来ているという結論を出したわけです。ギフチョウとウンナンシボリアゲハが、翅形も含めて大変よく似ているということでそうしたのですが、その根拠はいくつかあります。黄色いバンドが非常に広いということ、後翅の第2脈端が突出せず、肛角部が舌状に拡大すること、交尾後に雌の腹端に受胎嚢が雄の分泌物で形成されるとの3点で、ウンナンシボリアゲハとギフチョウが共通しているとしたのでした。

それから2年、今度はそういう大ざっぱな話ではなく、日浦さんはウンナンシボリアゲハのように、標本が入手しにくく、そのために雄の交尾器を含めて外部構造の解剖ができない種について、斑紋だけでその系統的關係を推定できる道を探ろうと努力されました。その成果

が、1981年のウスバアゲハ亜科諸属の紋様解析の論文です。

この中では、前に発表した説とはちがって、ウンナンシボリアゲハは、明らかにシボリアゲハ属の系統に入ると訂正しています(図22)。ギフチョウの系統ではない、としたわけです。しかし、いくつかの形質で *Bhutanitis* と異なるので、*Yunnanopapilio* という名称をつけて、別属に分離しました。この結果は、私が再発見された材料(図23)に基づいて外部形態をこまかく調べた結果と、まったく一致するものでした。

ミニヤ・コンカで発見されたウンナンシボリアゲハは、私と中国科学院の李运隆教授の間で、共同研究を行ないました。その時に日浦さんは、ご自分が作った唯一の属である *Yunnanopapilio* を検討してもらうのは私が最適と思っていること、そして遠慮なく検討して欲しいというようなことをいわれまして、私としてはできるだけ詳しく調べたわけです。日浦さんが調べることができなかった、雄の交尾器を含めて、多数の形質の検討が可能になりました。

ギフチョウの雄の交尾器(図24)の最後の節には、強いトゲがあります。このトゲで雌の腹に自分の体をひっかけて交尾します。この属では valva (図24-C) とよばれる器官は、交尾嚢を作るためにしか使われないという特徴があって、この特徴がウンナンシボリアゲハの valva に認められるかどうかということが、日浦さんが一番知りたかった点です。シボリアゲハ属の valva は図25-B のような構造で、valva の先で雌の体をささむわけです。ウンナンシボリアゲハの雄の交尾器は、

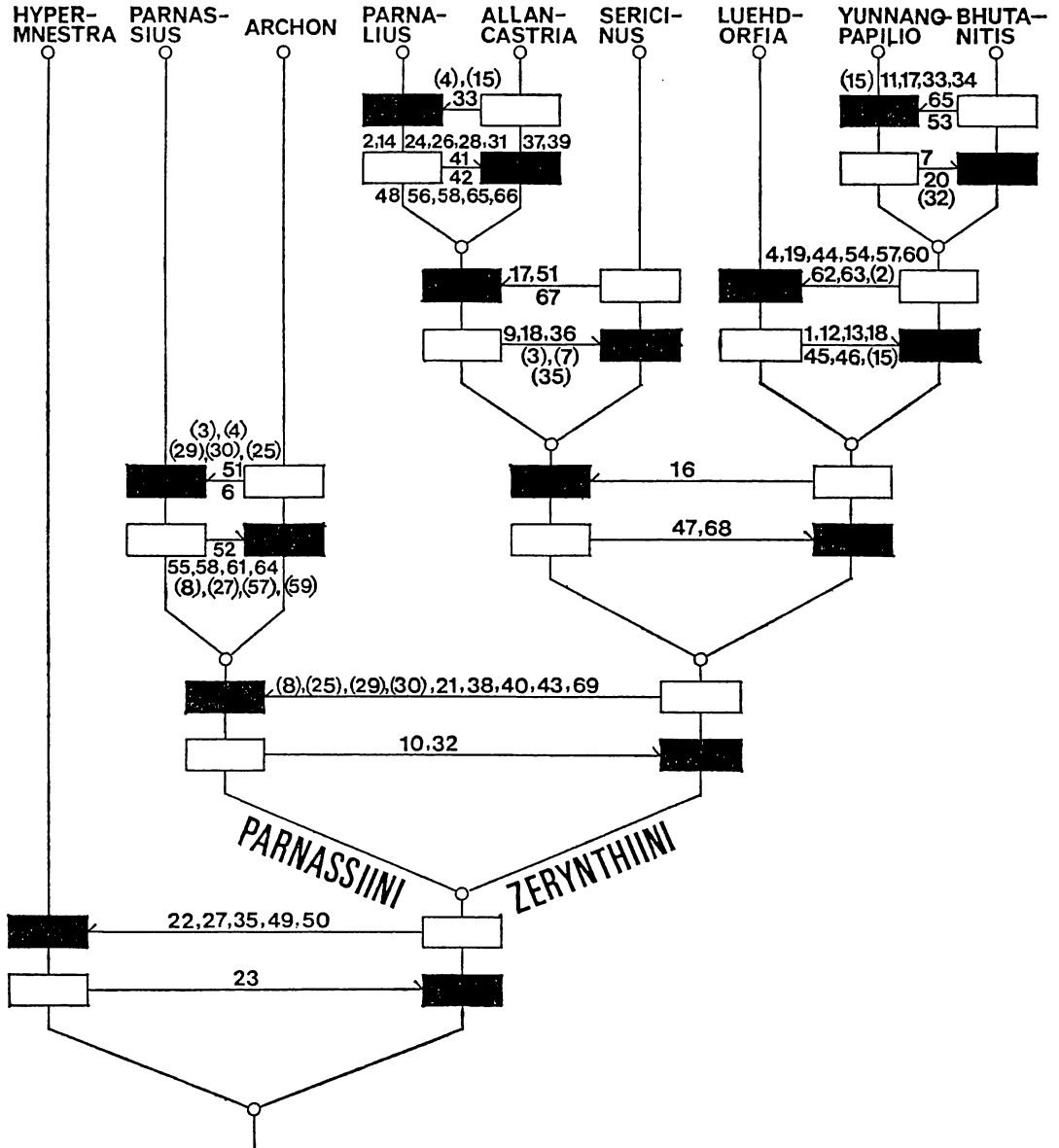


図22. 日浦さんが示した、翅の特徴によって再構成されたウスバアゲハ亜科諸属の系統的關係（日浦，1980）。

図25-Aのように、シボリアゲハの雄交尾器と、ほとんど一致します。さきほどのギフチョウの交尾器とは、まったくちがっています。Valva (図26-Aa) は、交尾囊を作る時にコテとして使われるのではなく、雌の体をはさむ器官であり、その先端にはするどい突起があって、一方雌の交尾器には、これを受ける構造があるということが、はっきりわかったわけです。この結論は、先ほどお話したように、日浦さんが斑紋を綿密に調べた結果と、完全に一致したということです。♀の交尾器にもわずかな差異があったり、複眼に毛が生えているとか、触角の構造がちがうとか、いくつか新しい形質はみつかりましたが、系統関係という点については、日浦さんの

結論と私達の結論は全く同じでありました。しかし、日浦さんがウナンシボリアゲハに期待していた、ギフチョウ属とシボリアゲハ属との中間的な状態というのは一彼は最後の論文でも依然として中間的なものが何かあるのではないかと期待をもっていましたが一、そういうものはまったく見出すことができなかったわけです。

日浦さんは、“蝶のきた道”の本の中で、次のように述べていますので、その文を引用してみたいと思います。ウナンシボリアゲハは、“大英博物館にただ1匹の標本しかないというのもアジア人にとってシャクな話だ。いつの日か中華人民共和国の昆虫学者と共同研究ができるようになったら、そして雲南の山々を訪れること

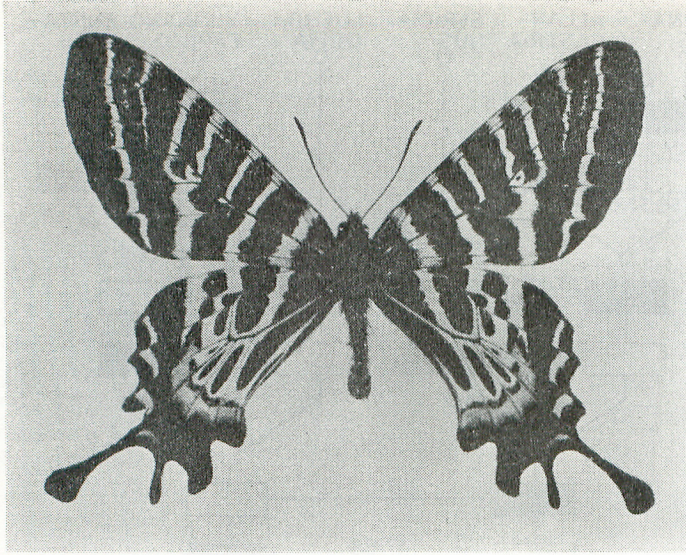


図23. ウンナンシボリアゲハ, ♀ (ミニヤ・コンカ産).

ができれば、その時はこのヌエチョウの完全な標本を手に入れ、形態をしらべたいものである。とくに雄の交尾器を解剖してみたい。というのは、アッサムのシボリアゲハとシナシボリアゲハは、翅形や斑紋がかなり分化しているが、私どもの見たシボリの交尾器と中国のチョウ学者李伝隆氏の本にあるシナシボリの図とはよく似ているのである”。と書いています。“ギフチョウ属とは全くちがう。ウンナンシボリのオス交尾器をみたら、図37〔蝶のきた道の〕の系統関係の推定が正しいかどうか、たちどころに解決するにちがいない”，というように書

いております。

ギフチョウ属の進化という点から、ウンナンシボリアゲハの再発見によって得られた、一番大きな収穫は、新しい材料に基づいた系統学的な研究の成果ではなくて、むしろこの蝶の再発見された状態、採集された季節と場所ではないでしょうか。即ち、ウンナンシボリアゲハも、日浦さん達が研究したギフチョウ属と同様に、温帯林に棲息して、年1回早春に出現するスプリング・エフェメラルであるらしいということでもあります。これが形態的な関連よりも何よりも重要なことだと、私は考えて

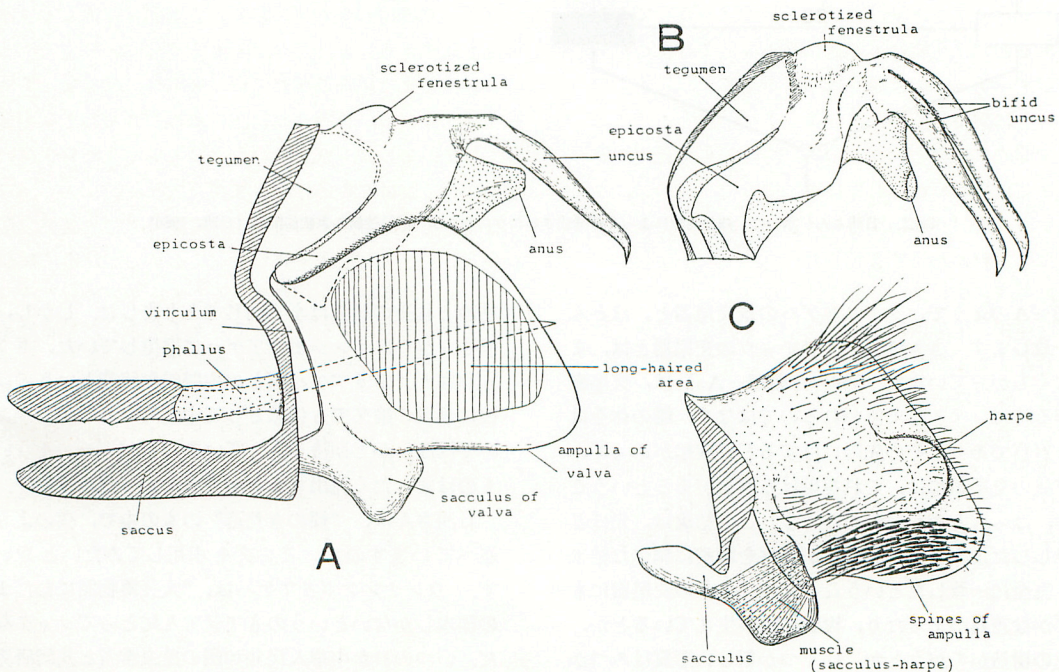


図24. ギフチョウの♂交尾器. A, 側面; B, 背域の斜後方; C, valva 内面 (三枝, 1973).

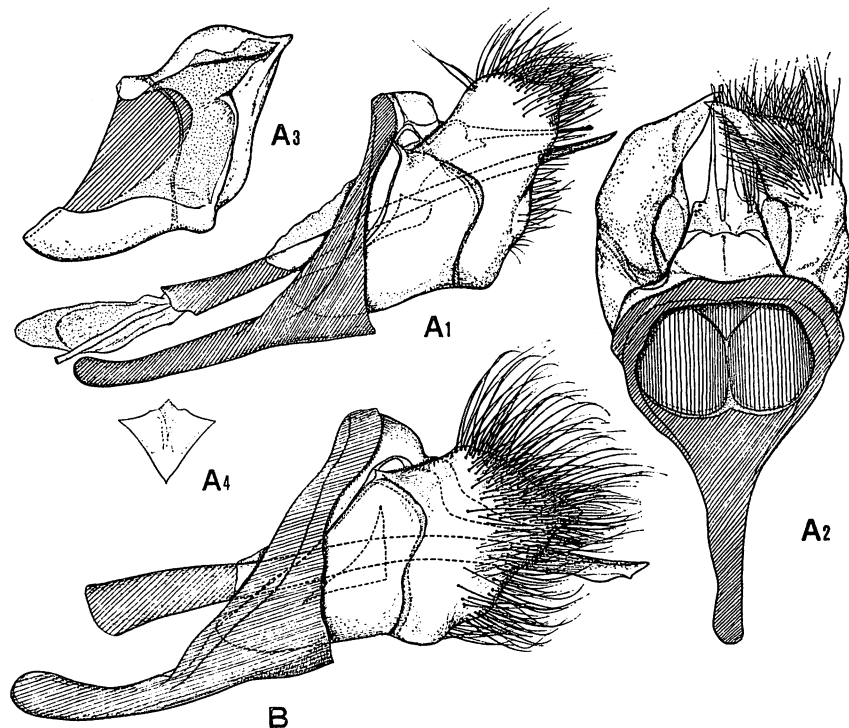


図25. シボリアゲハ属の♂交尾器. A, ウンナンシボリアゲハ (A1, 側面; A2, 背面; A3, valva 内面); B, シボリアゲハ, 側面 (Saigusa et Lee, 1982).

います。

日浦さんが詳しく調べたギフチョウとウンナンシボリアゲハの斑紋上の類似は、実はこれら両種の成虫が発生する季節の生活環境、バイオトープの類似、いわば冬枯れからまださめやらぬ早春の、落葉樹林の林床にとけこんでいく、まぎれ効果をあらわす斑紋が、ギフチョウ属とウンナンシボリアゲハで、独立に平行的に進化してきた結果であるという可能性が非常に高くなってきました。

私達がギフチョウの起源を探索する上で、ウンナンシボリアゲハに期待していた、シボリアゲハ属とギフチョウ属の中間的な性格というもの、今回の再発見で、完膚なきまでに打ちくだかれてしまいました。しかし、ウンナンシボリアゲハへの期待は、逆にこの発見で全く新しい形に生まれかわってきました。

それは先ほど申しましたように、ウンナンシボリアゲハの生活様式、生活環境、そういったものがギフチョウ属のそれと大変よく似ていること、しかもその類似が、ギフチョウ属とは独立に達成されたいということなのです。この両者の温帯林へのスプリング・エフェメラルとしての適応という平行現象を、厳密に生態学的に検討することによって、ギフチョウ属の起源をたずねる遠い道すじの中に、立ちはだかっている大きな関門の1つを開

ける鍵が手に入るものと、確信しております。

日浦さんは“蝶のきた道”の中で、“ウンナンシボリアゲハがどのような森林に棲んでいるのか、何よりも幼虫はどんな植物を食っているのか、はたしてスプリング・エフェメラルかどうか、確かめてみたい。それによってギフチョウ属の進化も明らかになることだろう。雲南はギフチョウ属にかぎらず、多くの日本固有種のふるさとのように思える”と、述べております。

これほどまでにあこがれていた雲南へ、今となってはもう残念ながら、日浦さんは訪れることさえできなくなってしまいました。残念という言葉ではあらわしがたい無念さが、胸にこみあげてきます。

日浦さんと、自然史の研究を共有してきた人達が、これから故人がきわめえずにたおれてしまった目標にむかって、あらゆる努力を続けてゆくこと、その努力こそが日浦さんが私達に身をけずって与えて下さった人間愛と自然史科学への情熱にこたえる唯一の道であると、私は思っております。

一分類学徒として私のできることというのは、日浦さんが完成しえなかった、アゲハチョウ科の系統論を、本日お話したような段階を出発点として、一日も早く完成するよう努力することであると、考えております。