

Spec. Bull. Lep. Soc. Jap., (6): 69-81, 1988.

「蝶類学の最近の進歩」

## *Ypthima* 属の系統論 (ジャノメチョウ科)

嵐 洪

九州大学教養部生物学教室

〒 810 福岡市中央区六本松

### Phylogenetic Relationships of the genus *Ypthima* HÜBNER (Lepidoptera, Satyridae)

Hiroshi SHIMA: Biological Laboratory, College of General Education,  
Kyushu University, Fukuoka, 810 Japan

**Abstract** Phylogenetic analysis of the genus *Ypthima* HÜBNER made by SHIRÔZU & SHIMA (1979) was revised. Monophyletic groups of the genus *Ypthima* were deduced on the basis of the comparative morphology of adult butterflies. Two major clades were recognized in the genus, one of them including 3 monophyletic species-groups and the other 8 monophyletic species-groups and 1 uncertain group. Phylogenetic relationships among these groups were inferred with the aid of HENNIG's method of phylogenetic analysis. Included species were listed and superficial and geographical characteristics of each species-group were briefly discussed.

#### 1. はじめに

*Ypthima* ウラナミジャノメ属は、東洋区から熱帯アフリカ区にわたって分布する100種以上からなる大きな属で、一部の種は、極東地方で日本や朝鮮半島、ウスリーなどから、また東ではニューギニアやフィジーからも知られている。本属に含まれる種は、外見上互いに非常に類似したものが多く、そのため、一般的な分類もまだ十分に整理された段階には至っていない。

一方、種類数が多いこと、斑紋や個体の大きさなどでそれらをいくつかのグレードに分けることが可能なことなどから、この属の中に種群を認めようとする試みは古くからなされてきた。MARSHALL & de NICÉVILLE (1882) は、インド産の種を雄の性標の有無によって2群に振り分けたし、同じくインド産の種について MOORE (1893) は、雄の性標の有無や後翅裏面の眼状紋の数によってこれを6つの属 *Ypthima*, *Thymipa*, *Kolasa*, *Nadiria*, *Pandima*, *Lohana* に分割し、さらに *Thymipa* 属を2つの群 (section) に分けている。ELWES & EDWARDS (1893) は世界の *Ypthima* 属の再検討の中で、大きさや斑紋の違いによってこの属に10群を認めている。また、FRUHSTORFER (1911) は、インド・オーストラリア区の *Ypthima* 属の中に *methora* 群を他と区別してあげている。インド産の種について EVANS (1932) は、MOORE の分割した6属を1つにまとめ、その中に4群を認め、TALBOT (1947) もほぼこれに従っている。

白水 (1960) は台湾産の種を5群に分割したが、これは本属のグルーピングに初めて雄交尾器の形態を導入したものであった。雄交尾器の形態の重要性とそれの種の同定への利用は、古く ELWES & EDWARDS (1893) によって強調されているが、それ以後の研究者にはほとんど使われてこなかったし、彼ら自身もそれをグルーピングや系統関係の推定に用いることはなかった。白水の群別以降、本属の研究には雄交尾器の形態が一般的にとり入れられており、ELIOT (1967) の *sakra* 群の再検討、日浦 (1969) の日本・朝鮮・台湾産の本属のグルーピング、日浦 (1970) の *motschulskyi* 群の検討などにも、重要な形質として扱われている。

1979年に筆者らは、インド・オーストラリア区と旧北区東部に分布する *Ypthima* 属について、HENNIG (1966) の系統発生的体系学の手法にもとづき、この属内の単系統群（自然群）探索と、各単系統群間の系統関係の推定を行なった (SHIRÔZU & SHIMA, 1979). この研究では、成虫の外部形態の比較形態学的な検討によって系統解析を行い、本属内に2つの大きな系統枝と15の単系統群が認められるとした。この報告以後、本属の詳細な研究が相次いでおり、青木他 (1982) による東南アジア島嶼部の種についての検討、KIELLAND (1982) によるアフリカ（マダガスカルを除く）産の種についての再検討、植村 (1982) によるスラウェシ産 *pandocus* 群の再検討、AOKI & UEMURA (1984) によるタイ産の本属の研究、UEMURA (1984) によるアジア産 *asterope* 群の再検討などがあげられる。

しかしながら、これらの研究はいずれもある一定地域や単系統群を対象としたものか、記載分類学的な研究にとどまったもので、この属全体の系統関係を再検討しようとするものではなく、筆者らの提案した単系統群とその系統関係について大幅に訂正するような議論は、まだ出されていない。本論文では、前述の SHIRÔZU & SHIMA の研究をベースとして、その後えられた新しい知見を加えながら、*Ypthima* 属内の単系統群とその系統関係について再検討を加えてみる。各単系統群内の種の系統発生的な研究や、系統生物地理的な考察は、今後の研究課題である。また、これまでの研究は全て成虫の外部形態の比較形態学的研究にもとづくもので、系統発生的体系学による系統推定の手法としては、全形態学 (holomorphology, HENNIG, 1966) の研究、具体的には幼生期や幼虫の形態・生態、成虫の生活上の知識などが不可欠であることは言うまでもない。これらも全て、今後に残された課題である。

この研究は、九州大学名誉教授白水隆博士と筆者の共同研究という形で始められた。同博士の蝶類全般に対する該博な知識なしには、蝶についての知識に乏しい筆者にはこの研究の遂行は不可能であった。また同博士には、その後も引き続いて蝶類研究についての御指導をいただいている。厚く御礼申し上げる次第である。九州大学教養部の三枝豊平教授、中西明德助教授、矢田脩氏には、研究上重要な討論と多くの助言をいただいた。また、材料や、各種についてのさまざまな知見について、前回の論文以降、中山當己氏（北九州市）、加納六郎教授および篠永哲博士（東京医科歯科大学）、倉橋弘博士（国立予防衛生研究所）小岩屋敏、柏井伸夫、植村好延、西山保典の各氏（東京都）、故日浦勇氏および宮武頼夫氏（大阪市立自然史博物館）、Lt. Col. J. ELIOT 氏（イギリス）、R. de JONG 博士（ライデン博物館）、上田恭一郎博士（北九州市立自然史博物館）など、多くの方々の御協力によっている。寄せられた御好意に深く感謝の意を表したい。

## 2. 材料と方法

インド・オーストラリア区および旧北区東部産の *Ypthima* 属約 93 種のうち 73 種について、成虫の外部形態、とくに雄の前脚、雄性鱗（発香鱗）、翅脈、斑紋、雌雄交尾器を直接観察した。雄前脚と雌雄交尾器は、15%苛性カリ水溶液で処理した後、ヘマトキシレンを用いて染色し、双眼実体顕微鏡下で観察した。雄性鱗はスライドグラスに塗布したのちマウントし生物顕微鏡で検鏡した。

比較研究のため、日本・朝鮮・台湾産ジャノメチョウ科の全属の代表的な種、インド・オーストラリア区、熱帯アフリカ区、旧北区産の主要な属の代表的な種について、成虫の外部形態を同様の手法で直接観察した。翅脈や雄交尾器については、WARREN (1936), SHIRÔZU (1952), 白水 (1960), SHIRÔZU & SAIGUSA (1963), MILLER (1968), HIGGINS (1975), KUDRNA (1975), CORBET & PENDLEBURY (1978), 青木他 (1982) などによる図も、補助的な参考にした。

形質の評価、単系統群探索、系統再構成の方法は主として HENNIG (1966) によった。系統解析の方法や具体的な系統再構成の例については三枝 (1980) や三枝他 (1977) などを参照されたい。

### 3. *Ypthima* 属にみられる形質とその評価

#### 1. 推定された祖先種の形質

1) 肢の形質：現生の *Ypthima* 属の多くの種で、雄の前脚は他の Satyridae の種と同じく節の縮小や消失がみられるが、祖先種においては、腿節は比較的長く（少くとも基節の 1/3 以上）、跗節も存在していたと推定された。

2) 翅の形質：祖先種が持っていた翅形は、前翅の翅端部がやや尖り、強く丸味をおびることはなかったと考えられる。

祖先的な脈相としては、前翅 Sc 脈と Cu 脈基部が膨大し、R 脈は中室端で曲ることなく直線的で、R<sub>1</sub> 脈は中室端より基部から派生するが、R<sub>2</sub> 脈は中室端より翅端寄りから出る状態が推定された。

雄性鱗は祖先種にはなく、当然、雄の性標もなかったと考えられる。

翅の地色は褐色で、裏面に灰白～灰褐色のサザ波状の紋様をもち、inner discal, outer discal, marginal の 3 縦条は良く発達していた。前翅翅端部近くには表・裏面とも黄色リングで縁どられ、青白色の虹彩をもつ黒い眼状紋を 1 個だけ持ち、後翅裏面には 1b 室に 2 個、2～6 室まで各室にそれぞれ 1 個の眼状紋をもち、表面では 1b 室に 2 個、2, 3 室にそれぞれ 1 個の眼状紋を発達させていた。

3) 雄交尾器の形質：雄交尾器では、次のような状態がこの属の祖先種にみられたと推定された。

腹部第 9 節背板 (tegumen) は後縁が強く隆起したり、後方側縁が外側に張り出したりすることはなく、uncus との間には fenestrula が大きく拡がり、brachium を欠いていた。Uncus は後方に向けて極端に細まったり湾曲したりせず、ほぼ等幅で棒状の構造であった。Appendix angularis は、単純な後方への突起で、内面へ湾曲していなかった。

Diaphragma の肛門下域は弱く骨化するが、内部へ強く陥入はしていなかった。

Aedeagus はまっすぐな管で、subzonal sheath の腹面に隆起はなく、perivesical area は先端の狭い部分だけが膜質で、内面へ折れ曲って入りこむような骨化部を持っていない。

Valva は基部太く、先へ向ってやや細まるような構造で、先端部は全縁であった；costa は短い骨片で膜質部によって前半部とは区分され、背域に膨大したり、突起をもったりすることにはなかった；harpe は独立の構造としては存在せず、ampulla と融合して ampulla+harpe として valva の前半部を構成する；sacculus は anelifer の腹面に細長い骨化部として存在し、先端で ampulla+harpe と融合していた。

4) 雌交尾器の形質：祖先種における雌交尾器の形態としては、copulatory cavity は膨大せず、交尾口前方には lamella antevaginalis が交尾口をとりまいてループ状に骨化し、これには中央突起 (central lobe) も側葉 (lateral lobe) も発達しない、交尾口後方には骨化部 (lamella postvaginalis) を欠いている、ductus bursae は膜質で、corpus bursae に signum を欠く、というような状態が推定された。

#### 2. 形質の進化

祖先種が持っていたと考えられた以上の

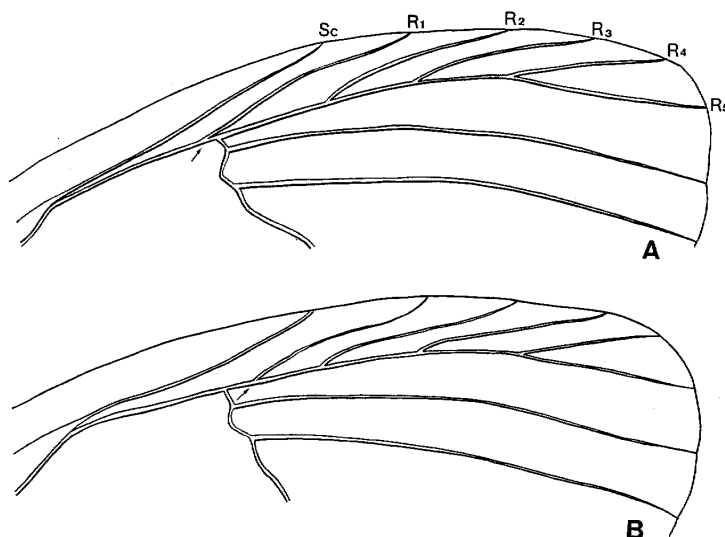


図 1. 前翅脈相の変化。A: 祖先的な状態, B: 新形質の状態。矢印の部分に注意。

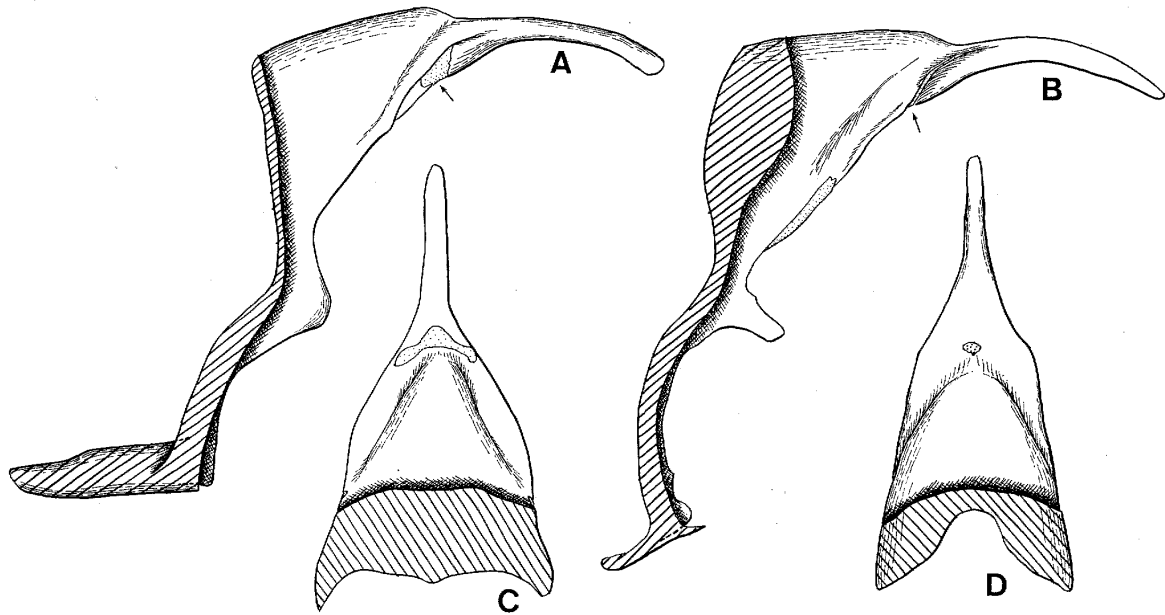


図2. 雄交尾器の変化. Tegumen と uncus 間の側面の膜質部 (矢印) が広い祖先的な状態 (A) と, 非常に狭いスリットに変化した状態 (B). A: *gaugamela*. B: *lycus*. Fenestrula が広い祖先的な状態 (C) と狭い新形質へ変化した状態 (D) (背面図). C: *ypthimoides*. D: *nigricans*.

ような形質は, 現生種ではさまざまな方向へ, さまざまな組み合わせで分化をとげている. この形質状態の変化を詳細に検討することにより, 本属内の種の分化パターンをいくつかにまとめてとらえることが可能になる. 以下にその概要を記す.

1) 肢の形質: 雄の前脚は, *chinensis*, *iris*, *megalomma*, *beautei*, *dromon*, *pseudodromon* などで跗節を保持している点で祖先の状態を保ち, *praenubila* で腿節が長い点で祖先的であるが, 他の種では跗節を欠き, 腿節も短縮するという新形質に変化している. 腿節の退化 (短縮化) の程度には, いくつかのグループ分けが可能である.

2) 翅の形質: 前翅の  $R_1$  脈は, 祖先種にみられた状態から, その基部が前方へ移動し中室端より翅端寄りの部分から派生するという新形質に変化する. この状態は, *similis*, *iarba*, *affectata*, *gaugamela*, *eupeithes*, *sobrina*, *savara*, *sakra*, *nikaea*, *hanningtoni*, *methorina*, *medusa*, *davidsoni*, *formosana*, *atra*, *persimilis*, *evansi*, *dohertyi*, *methora*, *conjuncta*, *microphthalma*, *yaeyeyamana*, *tappana*, *cantlei*, *philomela*, *argus*, *zodia*, *baldus*, *horsfieldi*, *cerealis*, *nebulosa*, *yunosukei*, *fasciata*, *indecolla*, *nyrias*, *sterella*, *aphnius*, *lisandra*, *singala*, *avanta* などに共通してみられる新形質である. 他の種では, この形質は祖先的な状態にとどまっている. 一方, これらの種は, 後翅裏面の眼状紋が 1b~6 室に連続して存在するか (*fasciata*), 4, 5 室に欠けるか (*tappana*, *yaeyeyamana*, *cantlei*), 5 室のみに欠けるか (それ以外の種) など, 比較的祖先的な状態をとどめているのに対し, 前述の脈相で原始性を示している種は, 後翅裏面の眼状紋を 4, 5 室に欠くもの, 3, 4, 5 室に欠くもの, 2~6 室に欠くもの, さらに全く眼状紋を消失するものなど, 全て新形質的である.

翅形は一般に多くの種が祖先の状態を保っていると考えられるが, *sesara*, *fulvida*, *arctous* では著しく丸味をおび, 新形質へと変化している.

3) 雄交尾器の形質: Tegumen と uncus 間の膜質部は, 多くの種で退化し, 背面域の fenestrula と両側面の狭い膜質部に縮小しているが, 両側面の膜質部が非常に狭い切りこみ状にまで退行するのは, 前翅の翅脈  $R_1$  が中室端より基部寄りの部分から派生するという, 祖先的な形質をもっていた種に共通の新形質である. これらの種の中で *kasmira*, *ceylonica*, *huebneri* の 3 種では, 背面の fenestrula が中央部と両側の小点に再分割されるという新形質に変化している. また, tegumen 後方両側がひさし状に張り出すのは, *nareda* のみにみられる新形質である. Appendix angularis が強く内面に湾入するのは, *philomela*, *argus*, *zodia*, *baldus*, *horsfieldi*, *cere-*

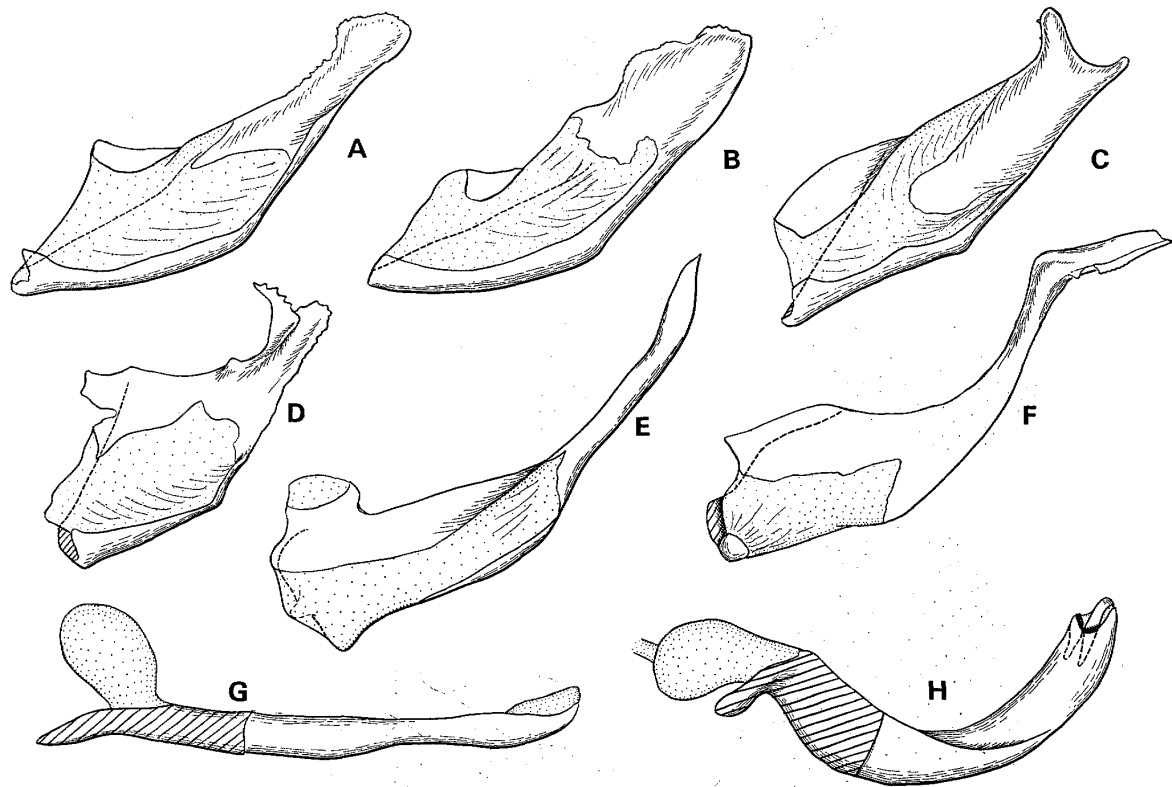


図3. 雄交尾器 valva および aedeagus の変化。祖先的な広い valva (A—C) と、中央付近で急激に狭まり、先端に変化をおこす valva (D—F) (側面内面図)。A: *iarba*. B: *gaugamela*. C: *chenu*. D: *akbar*. E: *nigricans*. F: *lycus*. 直線的で祖先的な aedeagus (G) と背面に曲ったもの(H) (側面図)。G: *chenu*, H: *iarba*.

*alis*, *nebulosa*, *yunosukei*, *fasciata*, *indecolla*, *nyrias*, *sterella*, *aphnius*, *lisandra*, *singala*, *avanta* などに共通してみられる新形質である。

Valva が基半部付近から先方へ向って強く狭まり、前半の ampulla+harpe の部分が棒状に伸長するという新形質は、次のような種にみられる: *sesara*, *fulvida*, *arctous*, *nareda*, *asterope*, *norma*, *kasmira*, *ceylonica*, *huebneri*, *newara*, *confusa*, *pandocus*, *nigricans*, *kalelonda*, *risompae*, *ancus*, *gavalisi*, *loryma*, *sempera*, *sensilis*, *chinensis*, *iris*, *dromon*, *megalomma*, *beautei*, *pseudodromon*, *akbar*, *riukiwana*, *sordida*, *inouei* (?=*watsoni*), *imitans*, *phania*, *lycus*, *perfecta*, *esakii*, *masakii*, *motschulskyi*, *ciris*, *amphithea*; また, valva の先端はこれらの種の中で、鋭く尖るもの (*nareda*, *pandocus*, *nigricans*, *kalelonda*, *risompae*, *ancus*, *gavalisi*, *loryma*, *sempera*, *sensilis* など), 鋸歯状になるもの (*sesara*, *fulvida*, *arctous*, *asterope*, *norma*, *kasmira*, *ceylonica*, *huebneri*, *chinensis*, *iris*, *dromon*, *megalomma*, *beautei*, *pseudodromon*, *riukiwana*, *sordida*, *inouei* (?=*watsoni*), *imitans*, *phania*, *lycus*, *perfecta*, *esakii*, *masakii*, *motschulskyi*, *ciris*, *amphithea* など) という二方向の新形質へと変化する; costa の背面が著しく広く伸長するのは, *pandocus*, *nigricans*, *kalelonda*, *risompae*, *ancus*, *gavalisi*, *loryma*, *sempera*, *sensilis* に共通してみられる新形質であるし, 背面に独得の突起を生じるのは *chinensis*, *iris*, *dromon*, *beautei*, *megalomma*, *pseudodromon*, *akbar* などにみられる新形質である; ampulla+harpe 内面の先端部背域に明瞭な縦隆条を生じるという新形質をもつのは, *yayeyamana*, *tappana*, *cantlei*, *philomela*, *argus*, *zodia*, *baldus*, *horsfieldi*, *cerealis*, *nebulosa*, *yunosukei*, *fasciata*, *indecolla*, *nyrias*, *sterella*, *aphnius*, *lisandra*, *singala*, *avanta* などである。

Aedeagus にはいくつかの異なる方向への新形質化がみられる。まず、背面へ多少とも湾曲する形をとるのは *similis*, *iarba*, *affectata*, *gaugamela*, *eupethes*, *sobrina*, *savara*, *sakra*, *nikaea*, *hanningtoni*, *methorina*, *medusa*,

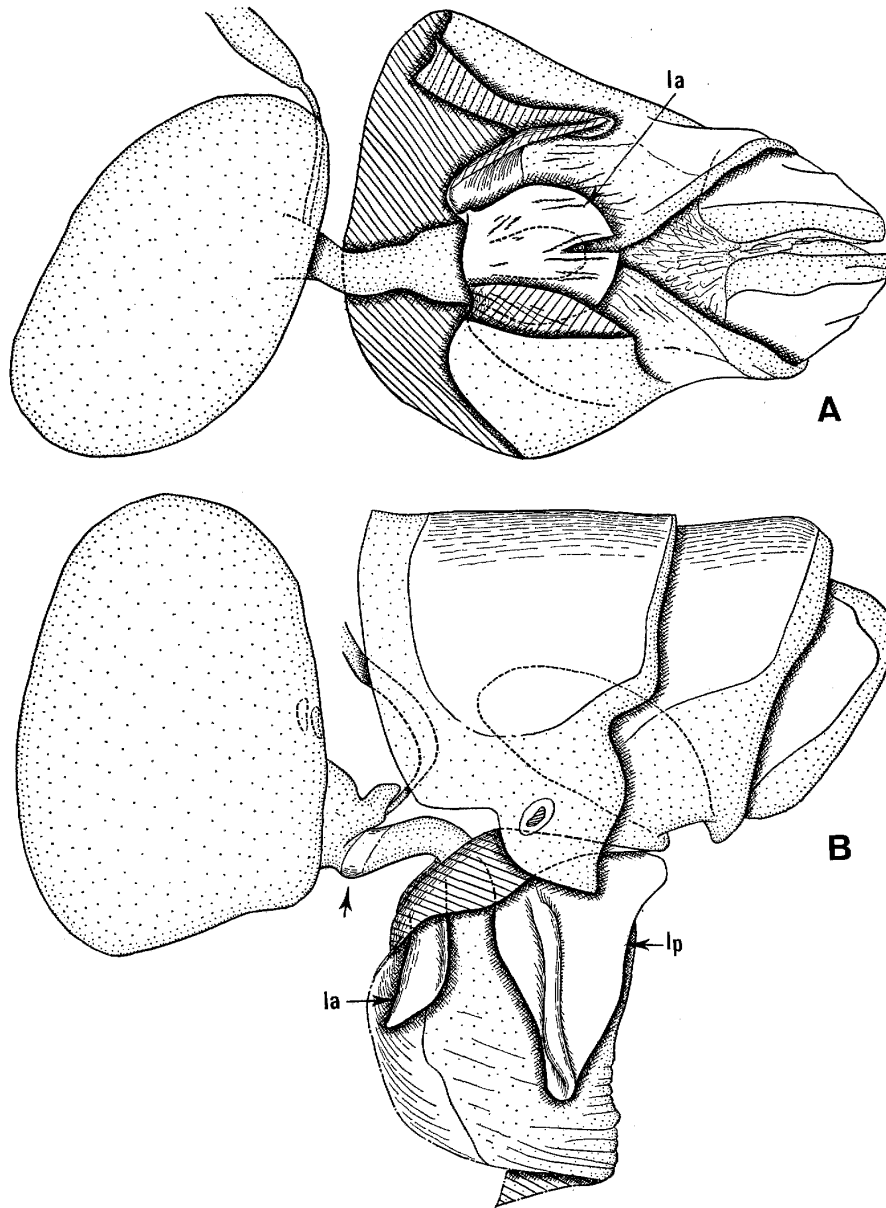


図4. 雌交尾器の変化. 比較的単純な雌交尾器 (A) (腹面図) と大型化した copulatory cavity をもつもの (B) (側面図). A: *similis*. B: *chenu*. la, lamella antevaginalis; lp, lamella postvaginalis. 矢印は ductus bursae の骨化部を示す.

*davidsoni, formosana, atra, persimilis, evansi, dohertyi, methora, conjuncta, microphthalmalpa* などの大型の種に共通してみられる新形質である. 一方, zone の腹面が広く膜質化するものは, *yayeyamana, tappana, cantlei, philomela, argus, zodia, baldus, horsfieldi, cerealis nebulosa, yunosukei, fasciata, indecola, nynias, sterella, aphnius, lisandra, singala, avanta* などの中・小型で,  $R_1$  脈が新形質をもっていた種に共通してみられる. これらの中で *yayeyamana* と *tappana* (*cantlei* も?) を除く種ではいずれも aedeagus の先端で, 背腹の骨化部が長く内面に入りこむという新形質をもっている. Aedeagus 先端の骨化部は, *newara, confusa* の両種では, 両側から短い距離ではあるが特有の形態をとって内部へ陥入するという状態に変化している.

4) 雌交尾器の形質: 雌交尾器では, copulatory cavity 内の交尾口の前方と後方に骨化構造があらわれて, 新構造をつくり出す.

Lamella antevaginalis がへら状に発達する新形質は、前翅脈  $R_1$  が中室端より翅端寄りから派生する種に共通にみられる特徴であるが、この中で、*similis*, *iarba*, *affectata*, *gaugamela*, *eupeithes*, *savara*, *sakra*, *nikaea*, *hannynngtoni*, *methorina*, *medusa*, *formosana*, *dohertyi*, *methora*, *conjuncta*, *yayeyamana*, *tappana* ではこれが左右の2葉からなり、それ以外の種では、1枚の広い板状の構造である。2葉の lamella antevaginalis をもつ種では、交尾口の後方に1対 (*yayeyamana*, *tappana*) または1個 (それ以外の種) の膜状の突起を生じる。

交尾口後方に骨化した lamella postvaginalis が発達するのは、前翅脈  $R_1$  が中室端より内側から派生するという祖先的形質をもつ種に共通した新形質である。これらの種の中で *chenu*, *ypthimoides*, *praenubila* の3種では、copulatory cavity が膨大し、lamella antevaginalis も postvaginalis もともに他にはみられないように大きく発達する。

交尾口の側域に側葉 (lateral lobes of lamella antevaginalis) が発達するのは、*newara*, *confusa*, *pandocus*, *nigricans*, *kalelonda*, *risompae*, *ancus*, *gavalisi*, *loryma*, *sempera*, *sensilis*, *chinensis*, *iris*, *beautei*, *riukiwana*, *sordida*, *inouei* (?=*watsoni*), *imitans*, *phania*, *perfecta*, *esakii*, *masakii*, *motschulskyi*, *amphithea*, *ciris* の各種にみられる新形質である。Lamella postvaginalis の形状はさまざまに変化するが、半球形のカップ状に発達するのは、*riukiwana*, *sordida*, *imitans*, *lycus*, *inouei* (?=*watsoni*), *phania*, *perfecta*, *esakii*, *masakii*, *motschulskyi*, *amphithea*, *ciris* などにおいてである。

#### 4. Ypthima 属内の単系統群とそれらの系統関係の推定

前節で考察した新形質とその属内での分布状態によって、Ypthima 属に認められる単系統群とその系統関係についての推定を行うと、次のようになる。

Ypthima 属には2つの大きな単系統群があり、それぞれは互いに姉妹群関係にある。すなわち、その一つは、脈相において前翅脈  $R_1$  が中室端より翅端よりに移動するという新形質を共有する種群で、後翅裏面の眼状紋や雌雄交尾器の形態には、比較的多くの祖先的形質を残すものである。Ypthima 属に亜属名を導入するとすれば、*Thymipa* MOORE 亜属と呼ばれるべきものである。一方、脈相には祖先的形質を残しながら、雄交尾器の tegumen と uncus 間の膜質部が側面で非常に狭くなり、雌交尾器に lamella postvaginalis が発達する、などの新形質を共有するのは狭義の Ypthima 亜属に相当する。

Thymipa 亜属にはさらに、雄交尾器 valva の ampulla+harpe 先端背域に縦隆をもち、aedeagus 腹面に膜質部が拡がり、雄性鱗が非常に伸長するという新形質を共有する一群と、これらの形質では全て祖先的でありながら、雄交尾器の aedeagus が背面に湾曲し、雌の交尾口後方に明瞭な膜質突起を生じるという新形質を獲得した、前者と姉妹群関係にある一群 (*sakra* 群) がある。

前者はさらに、雄交尾器 aedeagus の先端で骨化部が背腹両面から内側へ長く陥入し、aedeagus 腹面の膜質化が非常に幅広く、appendix angularis が強く内面へ湾入するという新形質を共有する種群 (*philomela* 群) と、これらの形質には祖先性をとどめながら、雌交尾器の交尾口後方に1対の膜質の葉状突起をもち、後翅裏面で5室だけでなく4室でも眼状紋が消失するという新形質を獲得した *tappana* 群がある。この両者が姉妹群関係にあることは、形質の分布状態からみて明らかである。

一方、Ypthima 亜属の分化は、より放散的であるように思われる。

Ypthima 亜属の中では、雄性鱗が未分化で祖先的状态にありながら、翅形が丸味をおび、後翅裏面の眼状紋も著しく退化する傾向にあるという新形質を共有する一群がまず認められる (*arctous* 群)。本亜属のこれ以外の種は、雄性鱗が多少とも発達するという新形質を共有し、翅形や眼状紋の形質では祖先的であることから、*arctous* 群と姉妹群関係にある単系統群を構成すると考えられる。

後者の単系統群の中で *nareda* は、雄性鱗の発達が弱く、lamella antevaginalis も未発達で祖先的形質を残しているが、雄交尾器 tegumen の後方側縁がヒサン状に張り出し、valva も先端で強く湾曲し鋭く尖るなどの新形質をもち、他とは明瞭に異なる単系統群である (*nareda* 群)。雄交尾器 tegumen は単純で、valva も強く湾曲しないなど、より祖先的な形質をもちながら、雄性鱗が発達し、雌交尾器 lamella antevaginalis も

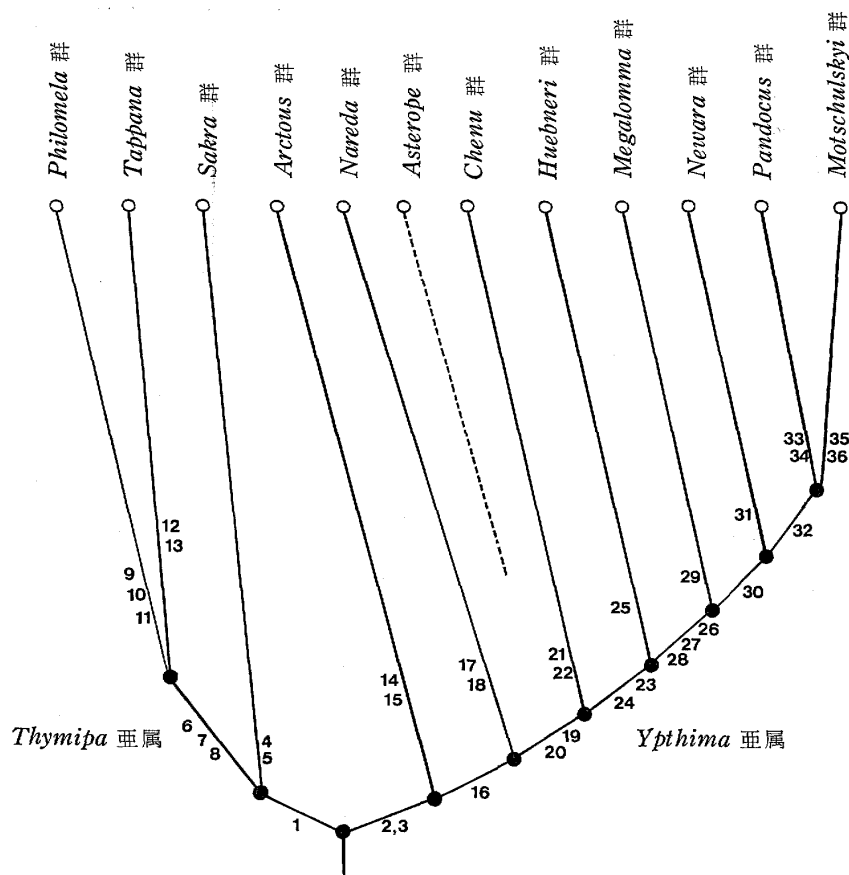


図5. *Ypthima* 属内の単系統群の系統関係。数字はその群の固有新形質を示す（本文参照）。

1, 前翅翅脈  $R_1$  が中室端より翅端寄りに移動; 2, 雄交尾器 tegumen と uncus 間の側面膜質部が退化; 3, 雌交尾器に lamella postvaginalis が発達; 4, 雄交尾器 aedeagus が背面に湾曲; 5, 雌交尾口後方に膜質突起が発達; 6, 雄交尾器 valva 内面先端背域に縦隆条をもつ; 7, 雄 aedeagus 腹面は広く膜質化; 8, 雄性鱗が伸長; 9, 雄 aedeagus の背面と腹面から骨化部が vesica 内に長く入り込む; 10, 雄 aedeagus 腹面の膜質部が拡大する; 11, 雄交尾器 appendix angularis が内面に強く湾曲; 12, 雌交尾口後方に二葉の膜質突起が発達; 13, 後翅裏面は 4, 5 室とも眼状紋を欠く; 14, 翅形が丸味をおびる; 15, 後翅裏面にはただ 1 個の眼状紋をもつか, あるいはそれを全く欠く; 16, 雄性鱗が発達; 17, 雄交尾器 tegumen が後方側縁でヒサシ状に張り出す; 18, 雄 valva が強く湾曲し, 先端で尖る; 19, 雄性鱗は大型化し伸長する; 20, 雌交尾器に lamella antevaginalis も postvaginalis もともに発達; 21, 雌 copulatory cavity が膨大化; 22, 雌交尾器 ductus bursae が中央で骨化; 23, 雄 valva は中央付近で強く狭まる; 24, 雄交尾器 fenestrula が退化縮小; 25, 雄交尾器 fenestrula が 3 分割; 26, 後翅裏面には通常 3 個の眼状紋のみ; 27, 雌交尾器 lamella antevaginalis に側葉 (lateral lobes) が常に発達; 28, 雌交尾器に signa が発達; 29, 雄 valva の costa に突起を生じる; 30, 雄交尾器 valva の sacculus が退化; 31, 雄 aedeagus 先端部で両側から骨化部が vesica へ入り込む; 32, 雄 valva 先端は変形; 33, 雄 valva の costa が背面へ拡大; 34, 雄 valva 先端は尖る; 35, 雄 valva 先端は鋸歯状; 36, 雌交尾器 lamella postvaginalis が半球形のカップ状に発達。

postvaginalis もともに良く発達するという新形質を共有する種群は, *nareda* と姉妹群関係にある単系統群である。

この単系統群の中で, 後翅裏面の眼状紋の数, 雄交尾器 valva の形態, fenestrula の形状などに多くの祖先的形質を残しながら, 雌の copulatory cavity が膨大し, ductus bursae が骨化するなどの新形質を発達させた *chenu* 群が, まず単系統群として認められる。 *Chenu* 群以外の種は, 雄交尾器 valva が先端に向かって急激



に細まり, fenestrula が減退するなどの新形質を共有し, これと姉妹群関係にある単系統群に属する.

後翅裏面眼状紋の数は *chenu* 群と同じく祖先の状態を保ちながら, 雄交尾器の fenestrula が3分割されるという新形質を獲得した種が, この単系統群の中で一群として認められる (*huebneri* 群). 一方, それ以外の種は, fenestrula の形態に関しては祖先的であるが, 眼状紋の数の減少, 雌交尾器に lateral lobe が発達すると, signa を常にもつことなど共通の新形質がみられ, *huebneri* 群と姉妹群関係にある単系統群を構成する.

この単系統群の中には, さらに2つの明瞭な単系統群が認められ, それぞれは互いに姉妹群関係にあると考えられる. その一つは, 雄交尾器 valva の costa 背域に突起を生じるという共通の新形質をもつ一群で (*megalomma* 群), この群の構成種は, この特異な交尾器上の形質と, 多くの種で後翅裏面の眼状紋が極端に縮小するという点を除けば, 多くの点で祖先的な形質を保有している. 一方の単系統群は, costa の構造は祖先的であるが, sacculus が消失するという新形質を共有する.

後者にはさらに, 三つの単系統群が認められる. その一つは, aedeagus の先端両側から骨化部が陥入するという新形質をもつ *newara* 群で, 二番目は, valva が伸長して先端が尖り, costa の背面が大きく広がるという新形質を共有する *pandocus* 群, そして, valva 先端が鋸歯状に変化し, lamella postvaginalis が半球形のカップ状に発達するという共通の新形質をもつ *motschulskyi* 群である. この三者の系統関係の推定は容易ではないが, aedeagus には祖先的形質を残しながら, valva の先端が変化し, この変化はそれぞれ別の方向へ進んでいったと考えられる *pandocus*+*motschulskyi* 群が単系統群を構成し, valva 先端には特有の構造を発達させず, aedeagus 先端に特殊化をおこした *newara* 群がこれと姉妹群関係をなす, というのが現在推定できる三者の関係である.

最後に, 固有新形質が確定できず, また上述のいずれの単系統群に入れるのも困難な一群の種がある. SHIRÔZU & SHIMA (1979) はこれを *asterope* 群としたが, この群の単系統性については, 今回もなお明確にすることはできなかった. この群に含まれる種は, 発達の弱い雄性鱗, lateral lobe を欠き signum もない雌交尾器, 特有の変化のない雄交尾器など, いずれも *Ypthima* 亜属内の祖先的な形質状態を保持しているが, 全般的な類似性からみると一群とせざるをえない. おそらく *arctous* 群か *nareda* 群に近い系統的な位置をもつものと考えられるが, 今後の研究に待ちたい.

以上の単系統群とその系統関係は図5に示される通りである.

## 5. 各単系統群とその構成種

### 1. *Thymipa* 亜属

#### 1) *Sakra* 群

中型～大型種. 後翅裏面には4室に眼状紋を欠くが, 5室のものも小型化したり, 稀に消失したりする. 雄の性標は発達することが多い. インドのクマオンからネパールをへてマレー半島まで, 帯状に分布するが, 一部の種はスマトラ, ジャワにも産する. アッサム, シッキム, ビルマ北部, 中国西南部に種が多い. 雄交尾器の形態では, マレーやスマトラ, ジャワなどに分布する種に, より祖先的な形質をとどめるものが多い. 構成種: *similis*, *iarba*, *affectata*, *gaugamela*, *eupeithes*, *sobrina*, *savara*, *sakra*, *nikaea*, *hannyingtoni*, *methorina*, *medusa*, *davisoni*, *formosana*, *atra*, *persimilis*, *evansi*, *dohertyi*, *methora*, *conjuncta*, *microphthalma*.

#### 2) *Tappana* 群

中型の3種を含む, 遺存的な群. 後翅裏面は4, 5室に眼状紋を欠く. 雄性標は不明瞭. アッサム, 台湾, 八重山に各1種が分布する. 構成種: *yayeyamana*, *tappana*, *cantlei*.

#### 3) *Philomela* 群

小型種が多い. 後翅裏面は4室に眼状紋を欠くことがほとんどであるが, *fasciata* のみは1b～6室全てにある. 雄の性標は明瞭なものとそうでないものがある. インド亜大陸から小スンダ列島, ハルマヘラまで広い分布域をもつが, 熱帯, 亜熱帯に種が多い. 日本産の *argus* ヒメウラナミジャノメは, 本属内で最北端に分布する種の1つである. 本群の分類は混乱しており, 再検討が必要である. ここでは一応, 青木他 (1982) や AOKI & UÉMURA

(1984) によって種名をあげておく。構成種: *philomela*, *argus*, *zodia*, *baldus*, *horsfieldi*, *cerealis*, *nebulosa*, *yunosukei*, *fasciata*, *indecolla*, *nyrias*, *sterella*, *aphnius*, *lisandra*, *singala*, *avanta*, ? *melli*.

## 2. *Ypthima* 亜属

### 1) *Arctous* 群

小型で、丸い翅型と後翅裏面にただ1個の眼状紋をもつかあるいはそれを全く欠く3種を含む。雄の性標はない。翅の色調も、黄褐色～黄白色と明るいものが多い。本属中もっとも東の地域に分布する種群で、ニューギニア、オーストラリア、フィジーから知られる。SHIRÔZU & SHIMA (1979) は本群をさらに2群に分けて、その系統関係を示している。構成種: *arctous*, *sesara*, *fulvida*.

### 2) *Nareda* 群

小型の1種を含む。後翅裏面は3～5室に眼状紋を欠く。雄の性標はない。パキスタンからネパールにかけて乾燥地帯に生息する。よく同種とされる *newara* とは、生息環境においても、形態においても異なっている。構成種: *nareda*.

### 3) *Asterope* 群

小型種。後翅裏面は、アジア地域の種では3～5室に眼状紋を欠く。雄の性標は発達しない。単系統群としての固有新形質の探索はできていないが、全般的類似から1群として扱っておく。アジア産の種については UÉMURA (1985) の研究がある。アフリカ産の本属の種の多くが、SHIRÔZU & SHIMA (1979) や UÉMURA (1985) が述べるように本群に属するものと思われるが、詳細な検討は行われていない。KIELLAND (1982) のアフリカ産 *Ypthima* の論文からは、系統学的な解析は困難である。マダガスカル産の種にも、本群に属すると思われるものをみている。構成種: *asterope*, *norma*.

### 4) *Chenu* 群

中～大型種。後翅裏面は4, 5室に眼状紋を欠く。SHIRÔZU & SHIMA (1979) が *praenubila*-group としたのが本群。 *Ypthima* 亜属の中では、祖先的形質をよく残した遺存的な種群と思われ、南インド、中国西南部、台湾と飛び石的に分布する。構成種: *chenu*, *ypthimoides*, *praenubila*.

### 5) *Huebneri* 群

小型種、雄性標は不明瞭、後翅裏面の眼状紋は4個。カシミールからインド、スリランカ、ネパールをへてシンガポールまで、熱帯、亜熱帯域に分布する。構成種: *kasmira*, *ceylonica*, *huebneri*.

### 6) *Megalomma* 群

中～大型種。後翅裏面は3～5室に眼状紋を欠く。後翅裏面の眼状紋は、多くの種で縮小して点状になることが多く、サザ波紋様も特有の条斑を現すものが多い。中国西南部を中心に分布する。雄交尾器の形態では、最も広い分布域をもつ種 (*chinensis*) が最も一般的な形質をとどめており、最もはずれた地域に分布する種 (*akbar*) が最も特殊化している。AOKI & UÉMURA (1984) の *akbar* group は、この後者の種をもって1群としたものであるが、交尾器の形態、後翅裏面の形状など、本群の特徴に全く一致する。構成種: *chinensis*, *iris*, *dromon*, *megalomma*, *beautei*, *pseudodromon*, *akbar*, ? *insolita*, ? *putamudi*.

### 7) *Newara* 群

中型種。雄の性標は不明瞭。後翅裏面の眼状紋は3個で、外見上は次の2群の構成員との区別は困難。ネパールからタイ北部まで、帯状に分布する。構成種: *newara*, *confusa*.

### 8) *Pandocus* 群

中～大型種。雄の性標は明瞭なものともそうでないものがある。長くて先端が尖った雄交尾器 *valva* は外見的にも観察され、本群の識別は容易である。マレー半島からスダラランド、スラウェシ、フィリピンなどで繁栄している種群で、次群とは代置関係にある。スラウェシ産の種については植村 (1982) による研究があるが、本群の全般的な再検討はまだ必要である。構成種: *pandocus*, *hanburyi*, *nigricans*, *kalelonda*, *risompae*, *ancus*, *gavalisi*, *lorryma*, *sempera*, *sensilis*.

### 9) *Motschulskyi* 群

中型種。外見上互いに非常によく似たものが多く、同定が困難。アジア大陸のアッサムからビルマ、中国西南部をへて北は日本（本州）、ウスリーまで、亜熱帯から温帯域に分布する。中国西南部にはまだ未同定の数種があり、今後の全般的な再検討が必要である。SHIRÔZU & SHIMA (1979) では本群をさらに *sordida*, *motschulskyi*, *obscura* の3群に分割しているが、ここでは、これ以上の群別は種の系統関係再構成にかかわることでもあるので、全体を1群にまとめておく。構成種：*sordida*, *lycus*, *riukiwana*, *imitans*, *inouei* (? = *watsoni*), *perfecta*, *esakii*, *masakii*, *motschulskyi*, ? *fusca*, *ciris*, *amphithea*.

以下の種は標本を検査する機会がなく、またこれまでに発表された資料によっても判断が不可能であるので、上記の群別からは除外した：*bolanica*, *inica*, *pratti*, *bailey*, *yunnana*, *selinuntioides*, *abnormis*.

### Summary

On the basis of the adult external morphology, the genus *Ypthima* HÜBNER is divided into two major monophyletic groups, the subgenera *Thymipa* and *Ypthima*, each the sister group of the other.

The subgenus *Thymipa* includes 3 monophyletic species-groups, the *philomela*-, *tappana*- and *sakra*-groups. The subgenus *Ypthima* contains 8 monophyletic species-groups and 1 uncertain group: *motschulskyi*-, *pandocus*-, *newara*-, *megalomma*-, *huebneri*-, *chenu*-, *nareda*-, *arctous*- and *asterope*-groups. Although the last group is not confirmed as a distinct monophyletic group because of the difficulty to deduce its own autapomorphy, it is considered to be a natural group close to the *arctous*- or *nareda*-group in its overall similarity. The inferred phylogenetic relationships are shown in Fig. 5.

The detected autapomorphies in each monophyletic group are summarized as follows (numbers correspond to those in Fig. 5).

1. Forewing vein  $R_1$  arising well beyond apex of discoidal cell.
2. Lateral membranous portion between tegumen and uncus in ♂ genitalia reduced to a narrow slit.
3. Lamella postvaginalis in ♀ genitalia developed.
4. ♂ aedeagus curved dorsally.
5. Membranous process on ♀ postvaginal area developed.
6. ♂ valva with longitudinal ridge on dorsodistal portion of ampulla+harpe.
7. ♂ aedeagus broadly membranous on ventral portion.
8. Androconia elongate.
9. Dorsal and ventral walls of ♂ aedeagal apex flexed into vesica for a long distance.
10. Ventral membranous portion of ♂ aedeagus very broadly extending.
11. Appendix angularis of ♂ genitalia strongly curved inwardly.
12. ♀ postvaginal area with bilobed membranous process.
13. Hindwing underside lacking ocelli in spaces 4 and 5.
14. Wing rounded.
15. Only 1 or 0 ocellus on hindwing underside.
16. Androconia present.
17. Tegumen of ♂ genitalia strongly expanded on posterolateral portion.
18. ♂ valva remarkably curved and pointed at apex.
19. Androconia elongate and enlarged.
20. Lamellae antevaginalis and postvaginalis of ♀ genitalia well developed.
21. ♀ copulatory cavity enlarged.
22. Ductus bursae of ♀ genitalia sclerotized medially.
23. ♂ valva strongly narrowed beyond middle.
24. Fenestrula of ♂ genitalia reduced.
25. Fenestrula of ♂ genitalia divided into a middle and 2 small lateral points.
26. Always 3 ocelli on hindwing underside.

27. Lateral lobes of lamella antevaginalis of ♀ genitalia always well developed.
28. Signa on corpus bursae in ♀ genitalia well developed.
29. Costa of ♂ valva with dorsal spine or process.
30. Sacculus of ♂ valva reduced.
31. Apex of ♂ aedeagus with sclerites flexed into vesica from both sides for a short distance.
32. Apex of ♂ valva modified.
33. Costa of ♂ valva expanded dorsally.
34. ♂ valva elongate and pointed apically.
35. ♂ valva serrate apically.
36. Lamella postvaginalis of ♀ genitalia developed as a cup-like process.

The monophyletic species-groups and their including species are as follows:

I. Subgenus *Thymipa* MOORE, 1893

(1) *Sakra*-group: *similis*, *iarba*, *affectata*, *gaugamela*, *eupeithes*, *sobrina*, *savara*, *sakra*, *nikaea*, *hannyngtoni*, *methorina*, *medusa*, *davidseni*, *formosana*, *atra*, *persimilis*, *evansi*, *dohertyi*, *methora*, *conjuncta*, *microphthalma*.

(2) *Tappana*-group: *yayeyamana*, *tappana*, *cantlei*.

(3) *Philomela*-group: *philomela*, *argus*, *zodia*, *baldus*, *horsfieldi*, *cerealis*, *nebulosa*, *yunosukei*, *fasciata*, *indecola*, *nynias*, *sterella*, *aphnius*, *lisandra*, *singala*, *avanta*, ? *melli*.

II. Subgenus *Ypthima* HÜBNER, 1818

(1) *Arctous*-group (= *arctoa*- and *serasa*-groups of SHIRÔZU & SHIMA, 1979): *arctous*, *sesara*, *fulvida*.

(2) *Nareda*-group: *nareda*.

(3) *Asterope*-group: *asterope*, *norma*; most of Afrotropical species.

(4) *Chenu*-group (= *praenubila*-group of SHIRÔZU & SHIMA): *chenu*, *ypthimoides*, *praenubila*.

(5) *Huebneri*-group: *kasmira*, *ceylonica*, *huebneri*.

(6) *Megalomma*-group (= *akbar* group of AOKI & UÉMURA, 1984): *chinensis*, *iris*, *dromon*, *megalomma*, *beautei*, *pseudodromon*, *akbar*, ? *insolita*, ? *putamudi*.

(7) *Newara*-group: *newara*, *confusa*.

(8) *Pandocus*-group: *pandocus*, *hanburyi*, *nigricans*, *kalelonda*, *risompae*, *ancus*, *gavalisi*, *loryma*, *sempera*, *sensilis*.

(9) *Motschulskyi*-group (= *sordida*-, *motschulskyi*- and *obscura*-groups of SHIRÔZU & SHIMA): *sordida*, *lycus*, *riukiwana*, *imitans*, *inouei* (? = *watsoni*), *ciris*, *perfecta*, *esakii*, *masakii*, *motschulskyi*, ? *fusca*, *amphithea*.

Species not treated in the above grouping: *botanica*, *inica*, *pratti*, *bailey*, *yunnana*, *selinuntioides*, *abnormis*.

## 引用文献

- 青木俊明・山口就平・植村好延, 1982. 東南アジア島嶼の蝶, 3. ジャノメ・ワモン・テングチョウ編, 500 pp. プラパック, 東京.
- (AOKI, T) & Y. UÉMURA, 1984. Studies on the genus *Ypthima* (Lepidoptera: Satyridae) in Thailand. *Tokurana (Acta Rhopalocerologica)*, (6/7): 71-103.
- CORBET, A. S. & H. M. PENDLEBURY, 1978. The butterflies of the Malay Peninsula (Revised by J. N. ELIOT), 578 pp., 35 pls., Malayan Nature Soc., Kuala Lumpur.
- ELIOT, J. N., 1967. The *Sakra* MOORE, 1857, section of the satyrid genus *Ypthima* HÜBNER. *Entomologist*, **100**: 49-61.
- ELWES, H. J. & J. EDWARDS, 1893. A revision of the genus *Ypthima*, with special reference to the character afforded by the male genitalia. *Trans. ent. Soc. Lond.*, 1893: 1-54.
- EVANS, W. H., 1932. The identification of Indian butterflies (2nd ed.). 454 pp., 32 pls., Diocesan Press, Madras.
- FRUHSTORFER, H., 1911. Genus *Ypthima* and genus *Xois*. In SEITZ, *Macrolepid. World*, **9**: 286-294.
- HENNIG, W., 1966. Phylogenetic Systematics. 263 pp., Univ. Illinois Press, Urbana.
- HIGGINS, L. G., 1975. The classification of European butterflies. 320 pp., Collins, London.

- 日浦 勇, 1969. 日本列島の蝶, 第1部, 大阪市立自然科学博物館収蔵資料目録, 1, 120 pp.
- 1970. 対馬をめぐるウラナミジャノメ群の分類地理. 国立科学博物館専報, 3: 273-284.
- KIELLAND, J. 1982. Revision of the genus *Ypthima* in the Ethiopian Region excluding Madagascar (Lepidoptera, Satyridae). *Tijdschr. Ent.*, 125 (5): 99-154.
- KUDRNA, U., 1975. A revision of the genus *Hipparchia* FABRICIUS. 300 pp., Clasesy, Oxon.
- MARSHALL, G. F. L. & L. de NICEVILLE, 1882. Butterflies of India, Burma and Ceylon, 1. 372 pp., 17 pls. Calcutta Press, Calcutta.
- MILLER, L. D., 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Mem. Amer. Ent. Soc.*, (24): 1-174.
- MOORE, F. 1893. *Lepidoptera Indica*, 2: 1-112. L. Reeve, London.
- 三枝豊平, 1980. 比較形態学に基づく系統解析法. 西村光雄編, 生物学の研究法. pp. 165-214. 共立出版, 東京.
- ・中西明德・嶋 洪・矢田 脩, 1977. *Graphium* 亜属の系統と生物地理. 蝶, (1): 1-32.
- SHIRÔZU, T., 1952. Butterflies. In Fauna and Flora of Nepal Himalaya 1. Fauna & Flora Res. Soc. Kyoto Univ.: 317-381.
- (白水 隆), 1960. 原色台湾蝶類大図鑑. 481 pp., 76 pls., 保育社, 大阪.
- & T. SAIGUSA, 1963. Some butterflies from West Pakistan and Iran. *Res. Kyoto Univ. Sci. Exp. Karakoram & Hinduksh*, (6): 103-144.
- & H. SHIMA, 1979. On the natural groups and their phylogenetic relationships of the genus *Ypthima* HÜBNER mainly from Asia (Lepidoptera: Satyridae). *Sieboldia, Fukuoka*, 4: 231-295.
- TALBOT, G., 1947. Butterflies 2. In The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. 506 pp., Taylor & Francis, London.
- 植村好延, 1982. Celebes 産 *pandocus* 群 (*Ypthima* 属) に就いて. *Mem. Tsukada Coll.*, (4): 38-44.
- (UEMURA, Y.), 1985. A revision of the Asian *asterope*-group of the genus *Ypthima* HÜBNER (Lepidoptera, Satyridae). *Tyô to Ga*, 35: 174-188.
- WARREN, B. C. S., 1936. Monograph of the genus *Erebia*. 407 pp., Br. Mus. (Nat. Hist.), London.

(Accepted 31 January 1985)