

Spec. Bull. Lep. Soc. Jap., (6): 475-498, 1988.

「蝶類学の最近の進歩」

## アゲハチョウ属の交雑を中心とした 種とその分化の研究

阿 江 茂

南山大学生物学研究室

〒466 名古屋市昭和区山里町 18

### A Study of Species and Speciation Based on Hybridization Mainly in *Papilio*

Shigeru A. AE: Biological Laboratory, Nanzan University, 18 Yamazato-cho,  
Showa-ku, Nagoya, 466 Japan

**Abstract** The data on the egg hatchability, adult formation and  $F_1$  fertility in interspecific hybrids of some *Papilio* species, produced by hand pairing method, show notable variations according to the combination. Differentiation indexes for all crossings were calculated from these data as a criterion for genetic distance to study the phylogenetic relationships of the species involved. The data suggest the existence of the following groups, each consisting of closely related species: black *Papilio* supergroup, *Papilio memnon* group, *P. polytes* group, *P. bianor* group, *P. machaon* group, *P. xuthus* group, *P. demoleus* group, *P. glaucus* group, *P. troilus* group. The differentiation index between very closely related species shows that speciation has been completed when  $F_2$  fertility is reduced to some extent as in the case of *Papilio polytes* versus *P. alphenor*. Also, speciation may have been completed if random mating is genetically averted as in the case of *Colias eurytheme* versus *C. philodice*. An estimate of 1 million years for a speciation may be induced from *Papilio* relations between the Philippines, the Okinawa Islands and the Asian Continent.

MAYR (1969) は種を「同種は互いに交配可能な自然集団の群であり、異種とは生殖的に隔離されている。」と定義している。毎代有性生殖によって遺伝子を交換して、世代をくりかえしているショウジョウバエのような動物を、特に遺伝学的に研究している研究者は雑種ができなくなると言うことを基本として種を考えている場合が多い。しかし GRANT (1963) の「いくつかの品種の間でしばしばあるいはまれに交雑し、諸形質が多少とも連続的につながっている品種の集まり」と言う定義に見られるように、種の定義には形質のことがふくめられているのが普通である。言うまでもなく種子植物においては、栄養生殖によって普通に新個体を形成している場合が多くあり、ゾウムシなどの甲虫においても無性生殖によって繁殖している場合が必ずしもまれでないことが最近はっきりしてきている。他方微生物においては、2個体の接合による遺伝子の交換がたびたび行われていることも最近よく知られている。したがって程度の差はあれいかなる生物集団においても、同一種に属するか否かを判断する時、交雑の可能か不可能かを無視することはできない。

白水 (1983) は「種というものは現実的には認められるが、それはあくまでも相対的に存在しているので、本質的なものではない。」とし、生物の集団は本来連続的で、その集団に近縁の集団が長い地質時代中に欠落（滅亡）したことによって生殖的孤立の状態に立ち到ったと認識するのが正しいのではないかとしている。たしかに分布の両端の集団間では交雑不可能であるが、隣接する集団をむすんで間接的に遺伝子の交換が行われ得る場合と、その

中間が切れてしまっていて遺伝子の交換が行われ得ない場合は、相対的な差として考えざるを得ないと思われる。他方生殖的孤立と言う状態に焦点をあてれば、現実の存在としての種はそうでないものと区別することはできる。筆者も通常の状態では単性生殖、処女生殖、自家受粉、栄養生殖などによって増殖している生物の場合と、蝶のように雌雄異体で常に有性生殖のみによってふえてゆく生物を全く同様に考えることはできないと言う立場より、種というものを必ずしも1つの範疇に入れられるものとは限らない(阿江, 1974)と考えている。そのような理解の上で現在筆者はすべての生物に事実上存在する有性生殖(遺伝子の交換)を、通常自然界ではおこらない種間または亜種間の交雑を半人工的に多数おこさせ、その結果を比較することによって、種と進化の問題の研究を続けている。

すなわち筆者は1954年よりモンキチョウ属(*Colias*)における交雑による遺伝・進化の研究を行い、1957年よりは主としてアゲハチョウ属(*Papilio*)の種間・亜種間の雑種を実験室内でつくることによって、遺伝・進化の研究を続けている。その結果を総合的に論じた論文もすでに発表した(阿江, 1959, 1960a, 1962, 1965, 1967, 1971, 1979), この機会にその後の研究結果もふくめて、種間および亜種間の雑種の形成よりみた、種分化、特にその完成の時点に焦点をあてて考察を試みたいと思う。最近長期にわたって蝶の多数の種間・亜種間における雑種の実験室における作製を中心に研究している研究者は筆者の知る限りでは自身以外には見当たらないので、雑種のデータは筆者のものが中心となることをお許しいただきたい。

なお使用する学名については現在普通に使用されているものを主に用い、問題とされている学名についてはその旨を本文中に記すとともに、主として交雑結果にもとづく筆者の見解についても論じた。和名についてもできるだけよく用いられているものを用いた。ただし種小名をそのまま用いることはなるべく避け、その種・亜種の特徴・産地などを示すものを用いた。また表の中の学名・和名は独立集団の名称という意味で、種小名、亜種名などを区別せずに使用した。

## 1. モンキチョウ属における雑種の研究

筆者は大学の卒論で日本産モンキチョウ(*Colias erate poliographus* MOTSCHULSKY)の白色型の雌の遺伝を扱った(KOMAI & AE, 1953), このとき北アメリカにおいて以前より分類学的に同種か別種かの問題が論じられていた、地色がオレンジ色のオオアメリカモンキチョウ(*C. eurytheme* BOISDUVAL)と地色が黄色のアメリカモンキチョウ(*C. philodice* LATREILLE)の交雑による研究(GEROULD, 1943)について知ったことが、筆者の種間雑種による研究の出発点であった。その後、筆者のアメリカ留学中にYale大学において1956年の11月にほとんどが羽化後1日以上経過していたオオアメリカモンキチョウとアメリカモンキチョウを各7対を用いて、一度にほぼ5対ずつを一辺が30cm位の立方体のケージに入れて日照の下で交雑実験を行ったところ、数時間のうちにオオアメリカモンキチョウが3対、アメリカモンキチョウが5対交尾したが、両者の間の交尾は1対もおこらなかった。両者が全く自由に交雑を行っている場合に、このようなことのおこる確率は1%以下 $[(1/2)^8 = 0.004]$ である(AE, 1959)。

一方、両者の一方を雄、他方を雌のみとして、同一のケージに入れて適当な条件におくと比較的容易に交尾し、受精卵が得られる。この場合、後にのべるモンキチョウ属の他の異種間の交雑の場合と同じく、雌が羽化後30分以内位の時がとくに交尾がおこりやすく、雌が自由に飛んで雄から逃げるようになると、交尾がおこることは非常に少なくなる。したがって、自然では一方の雌が羽化した時、たまたま他方の雄しかその近くにいなかった場合に交尾が成立するものと推定される。北アメリカにおける両者の採集記録より推定される場所では、オオアメリカモンキチョウは西部の開拓が進む前はロッキー山脈の東のふもとに分布していた。開拓は東部より西に向かって進み野生の草原であった所などに、ウマゴヤシなどの種をまいてつくった牧草地が東から西へ連続的につくられていった。このような牧草地ですぐれた繁殖能力をもち合わせていたオオアメリカモンキチョウは、この牧草地が本来の分布地域と接触した時から、すでに東部まで連続的に続いていた牧草地に沿って急速に分布を拡げ、30年ほどの間に大西洋岸に到着したことがその後の採集記録からわかる。一方、アメリカモンキチョウの方は、自然の中のマメ科植物を利用して、もともと東部より西部一帯に広く分布しており、新しい牧草地にも入ってきて、人為的な自然

改造にともなう極めて広い両種の混雑地が出現した。両種間の  $F_1$  の地色はうすいオレンジ色で、かつて *Colias ariadne* と呼ばれた位ははっきりと区別できる。筆者が直接観察したところでは、Notre Dame 大学（インディアナ州北部のシカゴの近く）付近では両者が一見した所ではほぼ同数、日本の春の終わりのキャベツ畑のモンシロチョウ (*Pieris rapae*) 以上の大集団をつくっており、その中に探せばすぐ見付かる程度の “*ariadne*” が見られた。そのうちの2頭の雌より採卵して孵化した幼虫を飼育したところ “*ariadne*” と黄色型がほぼ1:1の比に生じ、この雌がともにアメリカモンキチョウの雄と交尾した  $F_1$  であったことが推定できた。両者の関係については最後にあらためてふれることとする。

また筆者は Notre Dame 大学と Yale 大学において付近採集の雌より採卵飼育したオオアメリカモンキチョウとアメリカモンキチョウの蛹多数を使用して、1954、55年の夏は Michigan 大学の Biological Station において、1956、57年の夏はコロラド州の Rocky Mountain Biological Laboratory において、ケージ交雑によって、ミシガンでは *C. interior* SCUDDER 雄とオオアメリカモンキチョウ雌、コロラドでは *C. alexandra* EDWARDS 雄とオオアメリカモンキチョウとアメリカモンキチョウの各雌、*C. meadii* EDWARDS 雄とオオアメリカモンキチョウ雌の交雑を各1対から10対ほど得ることに成功した。雄はすべて現地で採集したもので、*interior* とオオアメリカモンキチョウの交雑よりは少くとも2個体が生殖能力を有することを確認できた46雄と生殖能力未確認の1雌の  $F_1$ 、*alexandra* とオオアメリカモンキチョウからは生殖能力をたしかめ得なかったが、 $F_1$  の1雌7雄の成虫を得ることができた (AE, 1959)。

## 2. キアゲア群の雑種

CLARKE & SHEPPARD (1953, 1955 a, b, 1956 a) は主として擬態の遺伝的なメカニズムの解明を通じて進化を研究するために、ヨーロッパ、北米および日本に産するキアゲア群の各種 (*P. machaon* LINNAEUS, *P. polyxenes astrias* STOLL, *P. brevicauda* SAUNDERS, *P. zelicaon* LUCAS, *P. hospiton* GENE) を用いて交雑による研究を行った。その結果 *polyxenes* (クロキアゲハ) × *machaon* (キアゲハ)、*brevicauda* × キアゲハ、クロキアゲハ × *brevicauda*、*zelicaon* (ニシキアゲハ) × キアゲハ、クロキアゲハ × ニシキアゲハ、ヨーロッパのキアゲハ × *hospiton*、ヨーロッパのキアゲハ × 日本のキアゲハより、すべて  $F_1$  の成虫を雌雄ともに得た。しかしこれらの  $F_1$  は戻し交雑によっては子孫が得られたが、 $F_1$  間の交雑からは全く受精卵が得られなかった。ヨーロッパのキアゲハ (亜種 *britannicus*) と日本産キアゲハの交雑では雄が非常に多く出た (22♂, 8♀) が、 $F_1$  間の交雑の結果は出ていない。

筆者は1957年より CLARK & SHEPPARD (1956 b) の用いている、雌雄を手で支えて交尾可能の位置に近づけて交尾をうながすハンド・ペアリング法を用いて、Rocky Mountain Biological Laboratory でキアゲア群の交雑の実験を始め、その年の秋帰国後、南山大学生物学研究で実験を続け、いくらかの新しい結果を得た (阿江, 1964, 1966)。Rocky Mountain Biological Laboratory 付近にはかつて *P. brucei* または *P. bairdii brucei* と呼ばれ、その後 REMINGTON (1968) によって *P. gothica* として記載され、さらに CLARKE & SHEPPARD (1970) によって *P. zelicaon* の山地性の ecotype とされているセリ科を幼虫食草とする (ロッキー山のキアゲア群にはキク科を幼虫食草とする2種、*P. bairdii* EDWARDS と *P. oregonius* EDWARDS が生息している。) 個体群 (ロッキーキアゲハ) がおり、筆者はこの雄とクロキアゲハの雌の交雑から78雄と1雌雄型、逆交雑から10雄20雌を得て、最初の交雑の  $F_1$  雄と後の交雑の  $F_1$  雌の交雑からは多数の  $F_2$  の幼虫を得たが、移動のため十分の飼育ができず3雌が成虫となったのみであった。また *P. bairdii* も日本のキアゲハとの間に  $F_1$  の雌雄成虫を得た。筆者の結果では一般的に  $F_1$  は雄が多く出たが、逆に日本のキアゲハとイギリスの *britannicus* との交雑では雌がやや多く生じた。CLARKE & SHEPPARD の場合は飼育条件によって雌の蝶が休眠蛹となって羽化がおくれ、羽化せずに死んだ10個体が雌であったと思われる。

## 3. ナミアゲハとキアゲア群の間の雑種

白水 (1960) の雄外部生殖器を中心とした分類ではナミアゲハ (*P. xuthus* LINNAEUS) はキアゲア群に属しているが、REMINGTON (1960) のキアゲアおよびクロキアゲハとの交雑とその後の筆者のキアゲハ、クロキアゲハ、

ロッキーアゲハとの交雑の結果（阿江，1960 b）では， $F_1$  は不妊の小型の雄のみを生じ，キアゲハ群の他の種間関係よりかなりはなれた位置にあると思われる結果となった。

#### 4. 交雑実験による近縁度の研究

筆者はその後，日本産のアゲハチョウ属の各種を中心として，ハンド・ペアリング法で世界各地産の種との交雑を行った。その研究方法および結果の一部分はすでに発表済みであるが（阿江，1974，1979），基本的な研究方法は次の通りである。

##### 1. 材料の入手および飼育

外国産の材料は世界各地在住の研究者より農林水産大臣の許可を得て，蛹の状態での郵送により輸入するか，海外調査を行う研究者に依頼するか，筆者自身による調査の時に同じく農林水産大臣の許可を得て，成虫・卵・幼虫・蛹のいずれかの状態で携行輸入している。日本産種の飼育は主として研究室周辺に植えてある食樹に袋がけをすることによって行い，外国産種およびその雑種の飼育は農林水産大臣の許可を得た生物飼育室内で，若齢期はプラスチック容器により，中齢以降は鉢植えの食樹に袋がけをするかケージ内にビンざしをした食樹を用いて行っている。ハンド・ペアリング法で交雑を行っているので，交雑・採卵もすべて飼育室で行っている。なお飼育室は3室あり，第1飼育室は通常25°C，1日15時間照明，第2飼育室に通常23°C，1日11.5時間照明に調節しており，特殊の場合のみ室温で外光の入る第3飼育室を用いている。なお第1，第2飼育室の温度調節は冷暖房器によって行っているが，200人の階段教室の地下の大きな空間であるため，室内の各位置により，または光源よりの位置によって1°C内外の差は存在する。なお冷暖房とは別の換気装置によって自動的に1日6回外気との完全な交換を行っている。その際温度の変化が生じないように冷暖房器は通常の容量の2倍のものを用いている。

##### 2. 交雑・採卵およびその間の各種測定

アゲハチョウ属の雌は通常羽化後短時日中に交尾・産卵する。野外採集の雌よりは通常200卵前後の採卵は可能であるが，10日間位で，500卵に達することもあり，古い雌でも20卵位は得られることが多い。南方地域産の雌は明るい人工光源のもとの適当な位置ではばたけば翅端が容器にどうにか接しない程度のガラス円筒容器内や植木鉢内で食草に接触させて半強制的に採卵した場合は，初期の頃は孵化しない卵をつづけて産むことがあるが，これは卵が未成熟のためと思われる。このような例外的な場合をのぞけば，ほとんどすべての卵は孵化する。アゲハチョウ属の卵の多くはほとんど白色に近い色で，発生をはじめると25°C位で1日位の間で褐色のリングやまだら模様が変わる。しかしカラスアゲハ群の一部や緑色の卵を産む北米産のトラフアゲハ群の場合はこのような模様はほとんど現れない。しかしいずれの場合も1齢幼虫の眼の色は濃い色であるので，孵化1日位前になると，眼の色が卵殻を通して現れて黒化する。したがって可能な場合は受精率として産卵数に対する模様の現れた卵数の百分率，黒化率として産卵数に対する黒化した卵，孵化率として産卵数に対して卵殻より完全に脱出した幼虫数のそれぞれ百分率を測定している。産卵数は最初に未成熟卵を産む場合と，後に全く受精卵をふくまなくなった場合（精子がなくなったと思われる場合）いくらかの補正を行っている。これまでの測定結果では，アゲハチョウ属内では，近い関係にあるとされている種間では，ほとんどの卵が孵化するケースが多く，離れているとされている場合は，わずかながら孵化する卵が見られることが多い。卵期間も通常先頭のものについて調べている。

##### 3. 幼虫飼育中における測定

多数を同時に飼育し，しかも食草を十分に与えているため，幼虫時の各齢期の期間と測定は葉をかきわけて調べるなどの刺激を毎日与えつづけることなどをさけることもあって通常行わず，雑種については形態・色彩的な両親の種との比較を試みることにとどめている。種の飼育においては，脱皮し得ず死ぬ個体は少ないが，雑種においては途中で死ぬ場合は明らかな病気以外は脱皮時が多い。しかし特定の齢期後の脱皮ができず全個体が死ぬ例は，最後の蛹化のための脱皮を徐いて観察し得た例はない。しかし途中で死んでゆく場合最終の到達齢は常に記録している。成長速度は，雑種の場合両親よりややおくれる傾向があり，種・雑種ともに食草の種類・葉の硬軟，幼虫の密度などによる差もみとめられるが，多くの場合種々の原因の複合した結果としてあらわれるので，明らかな場合以

外は、基本的な飼育条件および先頭と、わかれば最後の個体の蛹化時期を記録している。なお両親の食草がちがう雑種の場合、雑種は通常いずれの食草によっても普通に成長する。ただし種そのものを半強制的に飼育する場合の利用し得る食草の種は、自然の中で通常利用している種よりかなり多いことがむしろ普通であるので、その方の実験は別に行っている。なお特定の雑種の組み合わせの場合、飼育が正常であると雌の幼虫がすべて老熟後そのままか、もう一度幼虫脱皮を行って6齢になって後、次第に摂食量がへって、雄の羽化後もなお幼虫として生き続け、そのまま縮んで死ぬか病死する現象が何例かあらわれている。

#### 4. 蛹期の測定

蛹期間は25°Cで通常10日余であり、中齢以後の幼虫期を短日条件で飼育すると普通休眠蛹となる。雑種の幼虫は短日条件でも休眠蛹とならない場合が多く、逆にとくに雌の幼虫が必ずしも短日条件の飼育でなくとも長期間蛹として生存し、そのまま死亡する例がまれに特定の組み合わせで現れる。蛹は各飼育条件毎にその数を調べるとともに各蛹の最長の長さを特定の場合において測定している。蛹の重さについては余力がないため測定していない。なお中齢以上の幼虫より蛹までは比較記録とともに常に写真による記録も残している。

#### 5. 成虫の性比

羽化の日時、性、飼育条件は個体毎に記録している。しかし十分注意して飼育しても、強力な伝染病で途中全滅する場合があります。通常の病気はわずかの飼育条件の差によって明らかに発生の程度がことなるので、各交雑間で十分比較し得るに足る産卵数に対する羽化率を得ることはむづかしい。しかしながらホールデンの法則 (HALDANE, 1922) として知られる性比の異常は飼育条件にかかわらず、各交雑の種類毎に一定に近い状況であらわれ、逆に同一地域内の同一種の交雑ではほとんど性比の異常は生じないので、性比に重点をおいて記録している。

#### 6. $F_1$ 個体の生殖能力

$F_1$  の成虫が得られた場合、可能な限り  $F_1$  の雌雄間の交雑または両親の種への戻し交雑を行っている。通常羽化した  $F_1$  は種の場合と同じくハンド・ベアリング法によって交雑可能である。また  $F_1$  の雌も長く生存して採卵を行い得るが、産卵動作のみをくりかえして産卵がおこらないこともある。これは雌雄の  $F_1$  を生じる特定の組み合わせにおいて、雌の卵の成熟がおこっていないためで、このような場合羽化後2週間以上生き、産卵行動をくりかえした個体でも死亡時体内には可視の卵は通常全く見られない。 $F_2$  卵および戻し交雑による卵は  $F_1$  の場合におけると同様に測定・飼育を行っている。また  $F_1$  の雄のみから戻し交雑が得られた場合は、その卵より生殖能力を有する雌が生じる場合があるので、可能な限り戻し交雑の結果の雌雄の交雑を  $F_3$  とともにやっている。

#### 7. 分化指数の算出

上記の方法によって約10年にわたって交雑実験を行った結果、雑種は各組み合わせに応じて  $F_1$  の受精卵が得られるのが限度の場合から、 $F_1$  成虫が生殖能力を有する場合まで連続的に種々の程度に形成され、一部例外をのぞいてこれまでの一般的な研究による近縁の推定とよく一致することがわかった。そこで交雑の結果のみによる近縁度を数値化してさらによくわしい比較の基準とすることとした。すなわち、

1) 孵化率：発生の前半において最も重要でまた確実に比較し得るデータとして、産卵数に対する卵殻から完全に出た幼虫の数の百分率を用いた。

2)  $F_1$  成虫の性比とサイズ (性比值)：前記のような理由で  $F_1$  の発生完了の時点でのデータとして性比を用いたが、そのまま数値化して比較するには得られた成虫数が必ずしも十分でない場合があり、一方  $F_1$  成虫のサイズが両親のサイズの間前後の場合と両親のいずれよりもずっと小形になる場合がはっきり区別できたので、より多くのデータが得られるまでの一時的な基準として、次の数値を用いた。

- a) 性比が1:1と見られる場合 (この場合成虫サイズは通常両親の中間サイズの前後となった) …100
- b) 雄に対して明らかに少数の雌が生じた場合 (この場合雄は常に両親の中間サイズ前後となったが、雌は明らかに小さい場合もふくまれた) …75
- c) 両親の中間サイズ前後のサイズの雄のみを生じた場合…50
- d) 両親のいずれよりも明らかに小形の雄のみを生じた場合…25
- e)  $F_1$  の成虫を生じなかった場合…0

なおこれまでのアゲハチョウ属の交雑では性比異常の場合は通常雄が多くなり、したがって a~d 以外の場合は生じていない。

3)  $F_1$  の生殖能力:  $F_1$  の生殖能力についても,  $F_2$  形成の交雑, 戻し交雑のデータをまとめる必要があり, 現在のデータは明らかに不十分であるので, 性比值と同じく仮の数値を用いた。

a) 雌雄とも良好な生殖能力をもつ時 (1 世代かそれ以上の実験室飼育後であることを考慮して, 卵の孵化率が 80% 前後であれば, その後病気などのために全滅した場合もふくめて良好な生殖能力とした) …100

b) 一方の性の生殖能力が良好で, 他方が卵の孵化率の 50% を下まわる低い生殖能力をもつ場合と, 雌雄ともやや低い (80~50% 位) 生殖能力をもつ場合…75

c) 一方の性が良好な生殖能力をもち他方が生殖能力をもたない場合…50

d) 一方のみがやや低い生殖能力をもつ場合…25

e) 雌雄とも生殖能力のない場合…0

小形の  $F_1$  雄のみを生じる場合も, ハンド・ペアリングによる交雑可能な場合が多く, 材料のある限り戻し交雑によって雌を産卵させたが, これまでに受精卵を得られたことはなかったので, 小形の雄の生殖能力はすべてないものとして扱った。この 3 つのデータがすべて 100 となる場合は生殖能力のみの点からは同種と言うことになるので, 分化の程度をあらわす数値を分化指数 (differentiation index…DI) として次のように定めた。

分化指数 =  $100 - \frac{1}{3}$  (孵化率 + 性比值 +  $F_1$  の生殖能力値)

3 つの値をすべて同等に扱ってよいかどうかは前 2 者が  $F_1$  形成にかかわるものであるので問題があるが, これまでのデータは  $F_1$  形成が主であるので, その間における違いを強調するために同等に扱ったが, 後述する亜種間交雑のデータが多くなれば  $F_1$  形成と  $F_1$  の生殖能力の 2 つにわけて計 200 とする必要があると思われる。

## 5. 日本産アゲハチョウ属各種間における分化指数

上記の方法によって日本産のアゲハチョウ属の分化指数を計算すると表 1 のようになる。また世界的に分布地の広いキアゲハを中心として, 後述するように分化後共通祖先より同じだけ分化が進んだとして系統樹的な表現で示すと図 1 のようになる。なお 3 種の間においては, A-B, A-C, B-C の 3 つの分化指数が得られるが, 雑種の飼育条件, 実験誤差その他を考慮して, 常に最小の分化指数を用いて図示した。また中心となるキアゲハとの間に分化指数が得られている場合も, 他の種を介した場合の方が分化指数が小となる場合は, その値を用いた。シロオビアゲハ (*P. polytes* LINNAEUS) は後述するように, ほとんど差のみとめられない台湾, 香港, ヒマラヤ地域産のものもふくめ, オナシアゲハ (*P. demoleus* LINNAEUS) も外国産のものを利用している。またこれまでに筆者が発表した分化指数に新しいデータを加えて修正したものである。明らかに近縁と推定される黒いアゲハ群の中での指数をあらわすデータは不十分であるが, 全体としてこれまでの系統的な推定とほぼ一致する一方, 前にのべた白水 (1960) の雄交尾器によるキアゲハとアゲハの関係と一致しないことと, 五十嵐 (1979) において, キアゲハ (*Papilio*), 黒いアゲハ (*Menelaides*), カラスアゲハ群 (*Achillides*) の系統関係が *Papilio* より *Menelaides* を経て *Achillides* となっていることとは一致しない。もちろん現存の黒いアゲハがカラスアゲハへと進化したわけではないが, 筆者の分化指数は共通祖先より分化をはじめて以来の遺伝的な違いの積み重ねの量が大きい程雑種ができにくく, 分化指数が大となるとの推定のもとに計算されたものであるので, この不一致は今後の重要な研究課題である。

筆者 (阿江, 1979) はそれまでに得られたすべての雑交のデータを用いて分化指数を算出し, それにもとづく系統関係を図にあらわしたが, その中から幼生期の色彩・形態にはっきりした差のみとめられるものと, 近縁のものうち比較的十分なデータを得ているものにしばってまとめると表 2 のようになる。

MUNROE (1960) のアゲハチョウ科の分類によると, 現在筆者の扱っている種とこの論文で引用している種は次の通りである。

### Section II, Subsetion A

#### Series I

##### *aegeus* group; *aegeus*

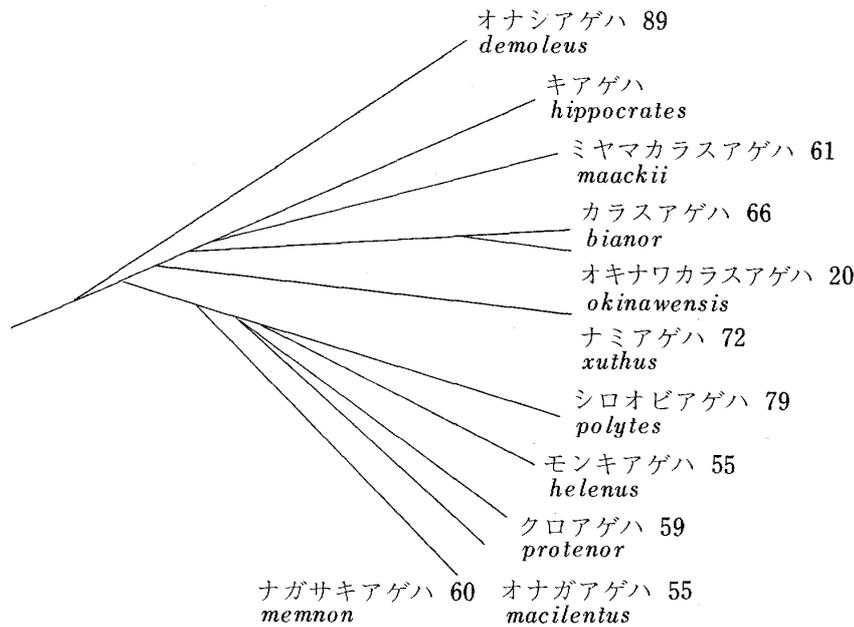


図 1. 日本産アゲハチョウ属の分化指数のみよりみた系統関係.

Fig. 1. Relationships among Japanese *Papilio* species, based on a differentiation index.

*fuscus* group; *fuscus*, *hipponous*

*polytes* group; *polytes*

*helenus* group; *helenus*, *chaon*

*memnon* group; *ascalaphus*, *polymnestor*, *memnon*, *rumanzovia*, *acheron*

*protenor* group; *protenor*, *demetrius*, *alcmenor*

*demoleus* group; *demoleus*, *domodocus*

*xuthus* group; *xuthus*

*machaon* group; *machaon*, *hippocrates*, *brevicauda*, *zelicaon*, *bairdii*, *polyxenes*, *hospiton*

#### Series II

*paris* group; *bianor*, *polyctor*, *paris*, *arcturus*

*phorcas* group; *dardanus*

#### Section III

*glaucus* group; *glaucus*, *rutulus*, *multicaudatus*, *eurymedon*

*troilus* group; *troilus*

この MUNROE の系統樹においてはメスアカモンキアゲハ (*aegaeus*) を非常にはなれた低い位置におき、ネットアイモンキアゲハ (*fuscus*) を *Menelaides* と *Achilides* の祖先の位置においているが、雑種はともに黒いアゲハとよくでき、特にメスアカモンキアゲハとシロオビアゲハとの間に大きな  $F_1$  の雌成虫を容易につくりだしている。MUNROE はその理由を明記していないが、終齢幼虫がともに祖先色と考えられる褐色であること、メスアカモンキアゲハは肉質突起を終齢までジャコウアゲハの仲間とみちがう位に大きくまた多数保っていることに重点をおいていると推定される。五十嵐 (1979) はメスアカモンキアゲハを *Menelaides* とし、ネットアイモンキアゲハを *Achilides* としている。筆者はまだネットアイモンキアゲハとカラスアゲハ群との交雑を十分に行っておらず、データはこれらの問題を直接論ずるのに明らかに不十分であるが、キアゲハ群に近い共通祖先より、黒いアゲハとカラスアゲハの仲間が別方向に分かれたものであり、終齢幼虫の褐色や多い肉質突起はこの群全体 (現在普通に使われている *Papilio*) の共通祖先の形質であり、両種はたまたまこの目立つ特質を維持しつづけたか、あるいは先祖返り的な突然変異が改めておこった結果と思っている。

HANCOCK (1933) はアゲハチョウ科のすべての種を主として系統的な研究を基礎として新しい分類を行った。

表 1. 日本産アゲハチョウ属の交雑結果.

Table 1. Data on hybridization of Japanese *Papilio* species.

雑種の両親 Parent species of hybrids	交雑数 No. of matings	総卵数 Total eggs laid	孵化率 (%) Eggs hatched	最終 到達期 Last stage reached	F <sub>1</sub> 成虫数 ♂ ♀ Adlts produced	性比值 Sex ratio	F <sub>1</sub> 生殖 能力値 F <sub>1</sub> fertility	分化 指数 differenti- ation index	
<i>bianor</i> × <i>okinawensis</i>	1	41	90	成虫(adult)	6	14	100	50	20
<i>polytes</i> × <i>helenus</i>	7	313	57	"	68	15	75	0	55
<i>protenor</i> × <i>macilentus</i>	3	39	82	"	1	0	50	0	56
<i>polytes</i> × <i>protenor</i>	10	361	72	"	37	0	50	0	59
<i>memnon</i> × <i>macilentus</i>	3	71	94	"	9	0	25	0	60
<i>protenor</i> × <i>helenus</i>	3	189	66	"	30	0	50	0	61
<i>hippocrates</i> × <i>maackii</i>	5	293	68	"	13	0	50	0	61
<i>polytes</i> × <i>memnon</i>	3	144	83	"	15	0	25	0	64
<i>maackii</i> × <i>bianor</i>	14	374	51	"	36	0	50	0	66
<i>polytes</i> × <i>macilentus</i>	3	25	48	"	4	0	50	0	67
<i>memnon</i> × <i>protenor</i>	3	25	68	"	3	0	25	0	69
<i>hippocrates</i> × <i>xuthus</i>	11	534	58	"	29	0	25	0	72
<i>helenus</i> × <i>memnon</i>	5	191	58	"	10	0	25	0	72
<i>xuthus</i> × <i>polytes</i>	7	381	38	"	6	0	25	0	79
<i>maackii</i> × <i>polytes</i>	3	135	39	"	3	0	25	0	79
<i>xuthus</i> × <i>maackii</i>	5	88	31	"	6	0	25	0	81
<i>demoleus</i> × <i>xuthus</i>	4	73	34	蛹(pupa)	0	0	0	0	89
<i>demoleus</i> × <i>hippocrates</i>	2	42	24	"	0	0	0	0	92
<i>demoleus</i> × <i>maackii</i>	1	20	7	5齢幼虫 (5th instar larva)	0	0	0	0	98
<i>hippocrates</i> × <i>polytes</i>	1	17	6	"	0	0	0	0	98
<i>hippocrates</i> × <i>bianor</i>	2	124	2	"	0	0	0	0	99
<i>xuthus</i> × <i>macilentus</i>	4	121	2	3齢幼虫 (3rd instar larva)	0	0	0	0	99
<i>xuthus</i> × <i>protenor</i>	7	259	1	1齢幼虫 (1st instar larva)	0	0	0	0	100
<i>xuthus</i> × <i>helenus</i>	7	217	1	"	0	0	0	0	100
<i>hippocrates</i> × <i>macilentus</i>	1	61	0	受精卵 (fertile eggs)	0	0	0	0	100
<i>hippocrates</i> × <i>protenor</i>	1	84	0	"	0	0	0	0	100
<i>xuthus</i> × <i>bianor</i>	3	47	0	"	0	0	0	0	100

これによるとアゲハチョウ科は Baroniinae (メキシコアゲハ亜科), Praepapilioninae (化石), Parnassiinae (ウスバシロチョウ亜科), Papilioninae (アゲハチョウ亜科) の 4 亜科に分けられている。アゲハチョウ亜科はアオスジアゲハ, スソビキアゲハ, テングアゲハなどをふくむ Leptocircini 族とウマノスズクサ属を幼虫食草とする Troidini 族と *Chilasa* 属と現在の普通の分類の *Papilio* 属からなる Papilionini 族に分けられている。このアゲハチョウ族を彼は 6 属に分けているが、これについてこの 6 属はそれぞれがはっきりした形態的な特徴はもたないが、他の 2 族と対応させて系統的な証拠と進化的な古さからこの 6 属をみとめることができるとしている。また HANCOCK は現在インド・オーストラリア地域と南アメリカにアゲハチョウ科の種類数が多いのは、それぞれにその理由があり分布の中心と考えることはできないとしている。すなわち SHIELDS & DVORAK (1979) は Zerynthiini と Papilioninae の双方の祖先がスソビキアゲハ (*Lamproptera*) をセセリチョウ科とのつなぎとして一かたまりになり得るとして、インド・オーストラリア地域をアゲハチョウ科の祖先の地としているのはあやまりである。それは RIDD (1971) によって示されたように、東南アジアはかつてインドとオーストラリアの間にゴ

表2. アゲハチョウ属の交雑結果.

Table 2. Data on hybridization of *Papilio* species.

雑種の両親 Parent species of hybrids	交雑数 No. of matings	総卵数 Total eggs laid	孵化率 (%) Eggs hatched	最終 到達期 Last stage reached	F <sub>1</sub> 成虫数 ♂  ♀ Adults produced	性比值 Sex ratio	F <sub>1</sub> 生殖 能力値 F <sub>1</sub> fertility	分化 指数 Differenti- ation index
クロアゲハ上群 ナガサキアゲハ群 (Black <i>Papilio</i> supergroup, <i>P. memnon</i> group)								
<i>memnon</i> × <i>polymnestor</i>	4	151	83	成虫(adult)	23 25	100	75	14
<i>memnon</i> × <i>lowi</i>	2	158	78	"	56 34	100	75	16
<i>polymnestor</i> × <i>lowi</i>	2	92	92	"	23 27	100	50	19
<i>lowi</i> × <i>rumanzovia</i>	1	46	78	"	9 11	100	50	24
<i>memnon</i> × <i>rumanzovia</i>	3	203	92	"	75 0	50	50	36
<i>polymnestor</i> × <i>rumanzovia</i>	2	68	93	"	29 0	50	50	36
<i>memnon</i> × <i>ascalaphus</i>	2	87	94	"	41 0	50	25	44
<i>memnon</i> × <i>alcmenor</i>	1	113	98	"	35 0	25	0	59
<i>memnon</i> × <i>archeron</i>	1	44	52	"	8 0	25	0	74
クロアゲハ上群 シロオビアゲハ群 (Black <i>Papilio</i> supergroup, <i>P. polytes</i> group)								
<i>polytes</i> × <i>alphenor</i>	32	1332	89	成虫(adult)	231 211	100	75	12
<i>helenus</i> × <i>bystaspes</i>	3	115	96	"	36 2	75	50	26
<i>polytes</i> × <i>nepheles</i>	1	186	98	"	56 32	75	0	42
<i>helenus</i> × <i>nepheles</i>	3	444	87	"	46 6	75	0	46
<i>polytes</i> × <i>aegeus</i>	4	207	77	"	67 33	75	0	49
クロアゲハ上群 その他 (Black <i>Papilio</i> supergroup, others)								
<i>polytes</i> × <i>fuscus</i>	3	344	95	成虫(adult)	105 0	50	0	52
<i>polytes</i> × <i>hipponous</i>	1	133	93	"	26 0	50	0	52
<i>aegeus</i> × <i>macilentus</i>	3	255	82	"	11 0	25	0	64
<i>aegeus</i> × <i>memnon</i>	10	372	72	"	6 0	25	0	68
<i>aeges</i> × <i>helenus</i>	3	155	45	"	12 0	25	0	77
カラスアゲハ群 ( <i>P. bianor</i> group)								
<i>bianor</i> × <i>polyctor</i>	6	163	88	成虫(adult)	21 25	100	25	29
<i>bianor</i> × <i>paris</i>	6	206	81	"	66 23	75	0	48
<i>maackii</i> × <i>polyctor</i>	8	302	31	"	18 0	25	0	81
<i>bianor</i> × <i>arcturus</i>	1	69	92	5齢幼虫(5th instar larva)	0 0	0	0	69
キアゲハ群 ( <i>P. machaon</i> group)								
<i>polyxenes</i> × <i>gothica</i>	4	537	93	成虫(adult)	82 20	75	75	19
<i>polyxenes</i> × <i>groganus</i>	4	233	92	"	22 13	75	75	19
<i>polyxenes</i> × <i>hippocrates</i>	6	321	90	"	41 24	75	75	20
<i>hippocrates</i> × <i>britannicus</i>	7	180	86	"	27 33	100	50	21
<i>hippocrates</i> × <i>zelicaon</i>	3	153	95	"	9 1	75	50	26
<i>hippocrates</i> × <i>bairdii</i>	2	58	88	"	4 1	75	25	31
<i>hippocrates</i> × <i>groganus</i>	12	446	80	"	21 4	75	50	32
ナミアゲハ群 ( <i>Papilio xuthus</i> group)								
<i>xuthus</i> × <i>benguetana</i>	1	26	96	成虫(adult)	5 0	50	50	35
その他 (Others)								
<i>polyxenes</i> × <i>maackii</i>	3	166	7	成虫(adult)	2 0	25	0	89
<i>xuthus</i> × <i>glaucus</i>	1	65	2	蛹(pupa)	0 0	0	0	99

ンドワナランドの一部として存在していたので、SHIELDS と DVORAK が言うスソビキアゲハなどの原始的な群のいる東南アジアとオーストラリア地域と Zerynthiini の中心である旧北区が、オーストラリアと南アメリカが分離した白亜紀末の以前に、直接つながって祖先種が分布を広げることではできなかったし、スソビキアゲハは特化した蝶なのでセセリチョウ科とのつながる原始的なものではないという理由からである。HANCOCK はまた東南アジアにアゲハチョウ科の種が多いのは、東洋区原産のもの他に、旧北区、オーストラリア区、エチオピア区からの流入の結果であり、また新熱帯区（南アメリカ）の場合は生息環境が極めて変化に富み、しかも森林がよく保存されていることが種数の多い理由であり、両地域ともアゲハチョウ科の祖先の地とは考えることができないと述べている。

HANCOCK の考えているアゲハチョウ科の原始的な属は、*Baronia* (メキシコアゲハ)、*Archon* (シリアアゲハ)、*Sericinus/Bhutanitis*、(ホソオチョウ/シボリアゲハ)、*Protessilaus* (ハクチョウアゲハ)、*Pterourus* (トラフアゲハとクスノキアゲハ) と *Battus* (アオジャコウアゲハ) であり、種子植物のもっとも原始的な科とされている (FORBES, 1932)、モクレン科、クス科、バンレイシ科、ウマノスズクサ科を食草とする原始的な群と考えられるのでジュラ紀にその共通祖先があらわれたと推定している。そこで3亜科の原始的な種が分布している北アメリカ・ヨーロッパ地域をアゲハチョウ科の祖先の地と考えている。そしてアゲハチョウ科の3族が疑いなく Gondwana がわかれた白亜紀の終りの前に分化したと考えられることから、アゲハチョウ科は白亜紀の前か白亜紀の間に亜科に分化したにちがいないと考えている。すなわちメキシコアゲハ亜科は北アメリカ西部で、アゲハチョウ亜科は北アメリカ東部とヨーロッパ地区で、ウスバシロチョウ亜科はアジア地域で分化した。またコロラドで発見された始新世の中期の化石アゲハ (*Praepapilio*) はメキシコアゲハ亜科より原始的である可能性があり、北アメリカ西部に起源をもつ可能性も考えられている。

さて HANCOCK によれば北アメリカ東部に祖先の地をもつアゲハチョウ族は北アメリカに原始型として *Pterourus* (トラフアゲハ群とクスノキアゲハ群) を残して、白亜紀の終りまでにまず旧北区に次いで南アメリカに分布を拡げた。旧北区での祖先型は *Papilio* (キアゲハ群) で *Princeps* (ナミアゲハをふくむキアゲハ群以外の true *Papilio*) として拡がり、その分布を中国大陸から東南アジア、アフリカ、オーストラリアまでのばしている。南アメリカに残っている祖先型は *Heraclides* [*thoas* 群 (タスキアゲハ群)、*torquatus* 群、*anchisiades* 群 (ベニモンクロアゲハ群)] で、Gondwana を経て、オーストラリアで *Eleppone* (カザリアゲハ、*anactus*) となり、東南アジアに来て *Chilasa* (フトオアゲハ、*laglaizei*、*toboroi* をふくむ) に分化したとしている。

五十嵐 (1984) はアゲハチョウ科の多くの種や属の幼生期の形態および生態の長年にわたる研究から、次のような法則性があるとの結論に達した。すなわち、1) 1 齢幼虫の外部形態が単純なものは原始的な種であり、複雑なものは進化した種と考えられる。原始的な種では体上の一次刺毛数が少なく、進化するにしたがってその数を増す。しかし頭部刺毛にはこの法則は適用できない。また原始的な種では、体上に突起もみとめられない。2) 1 齢期から終齢期までの全幼虫期間を通じて、形態的変化の著しいものは進化したものと考えられる。3) 1 齢期から終齢期までの全幼虫期間を通じて、形態的変化の速度の速いものは進化したものと考えられる。4) 食性については、ウマノスズクサ科を摂食するものが最も原始的で、次いでミカン科、モクレン科、クスノキ科の順に進化する。これらの結論と幼生期の新しい知見から、五十嵐は次のようなアゲハチョウ科の系統的分類を行った。

1) STAUDINGER, SCHATZ & RÖBER (1892) と FORD (1944) の *Euryades* と *Cressida* を最も原始的とする説を否定して、*Luehdorfia*、*Parnalius* を最も古いものとする。2) Zerynthiini はアゲハチョウ科の進化の主な幹であり、Parnassiini はそこからでた非常に特化した枝と考えられるので、Zerynthiinae の中に Parnassiinae をふくめる。3) *Chilasa* 属を白水 (1955) に従って独立属であることを再確認し、そこに *laglaizei*、*toboroi*、*anactus* と南米の最初のものとして *anchiciades* をふくめた。3) true *Papilio* を *Papilio* (キアゲハ属)、*Menelaides* (シロオビアゲハ属)、*Achillides* (カラスアゲハ属) と 1 属 1 種の新属 *Euchenor* (パプアアゲハ属) にわけ、また *Melandrusa* (カギバアゲハ属) を幼生期の解明によって Leptocircini から Papilionini にうつした。

五十嵐はまたアゲハチョウ科の進化過程においては、起源を全く異にする群の間や、同一群でも非常にはなれた地域において、形態・生態が非常によく似た状態になること、すなわち平行進化とも言えることがおこっていると

して、*Papilio* 状態 (stage), *Menelaides* 状態, *Achillides* 状態, *Graphium* 状態を設定して, ジャコウアゲハ群にも *Menelaides* 状態が存在し, カギバアゲハは *Graphium* 状態にあるが *Achillides* より進化したものとしている。はなれた地域の例としては, クスノキアゲハとカラスアゲハの例をあげている。

## 6. HANCOCK 説, 五十嵐説と交雑による近縁度

以上, 筆者の主として研究している true *Papilio* をふくむ最近の説を簡単に述べたが, 雑種のできにくい関係にあるものは古く分化したもので, 別亜属または別属とみなし得るとの立場より, ここでふれられている種についての筆者の交雑結果を述べる。まず北米のクスノキアゲハであるが, 筆者はこれまでに 51 個体を用いてカラスアゲハ, キアゲハ, ナミアゲハなどと交雑を行ったが, 受精卵を得るに至っていない。蛹が非常によく似ているカラスアゲハの場合も通常の種間交雑では確実に受精卵を得られる状態で受精卵を得ることに成功していないので, カラスアゲハの仲間に入らないことは明らかと思われる。次にメスグロトラフアゲハ (*P. glaucus*) の場合はナミアゲハ, ミヤマカラスアゲハ, キアゲハとの交雑で受精卵を得たが, ナミアゲハの場合以外は孵化しなかった。ナミアゲハ雄との交雑では, 51 卵中 50 卵の卵内に幼虫体が形成されたが, 1 卵のみ孵化し, この幼虫は蛹化したのが成虫体の形成が進んだ状況はみとめられず死亡した。ただこの発生の途中において, ナミアゲハの形質は幼虫, 蛹ともにみとめられなかったので, 単性発生の可能性が考えられる。HANCOCK はトラフアゲハ群をクスノキアゲハと同じ *Pterous* 属にふくめているが, この両群の間の雑交の研究はまだ行われていない。

次にオナシアゲハであるが, 白水 (1960) によって明らかにされたように雄性生殖器官の構造は日本や台湾の true *Papilio* とはかなりことになっており, 交雑実験でもそのことははっきりあらわれる。すなわちオナシアゲハの雌雄をほぼ均等に用いてハンド・ペアリングを行ったにもかかわらず, オナシアゲハの 66 頭の雌を合計 13 種の雄と交配させることができた一方, 雄は 2 頭が他種の雌 (キアゲハとベニモンクロアゲハ) と交尾させ得たに過ぎなかった。通常 true *Papilio* の間での種間交雑では, ハンド・ペアリング法では羽化後一定時間 (48 時間前後) 以上経過した雄と羽化直後から数日以内の雌との間では 2 回の試みで 1 回位は交雑させることができるので, 66 雄を用いて 2 回のみ成功は非常に低い率であり, オナシアゲハ雄の交尾器の構造が異なっていることがその原因と考えられる。オナシアゲハはアフリカオナシアゲハ (*P. demodocus* ESPER) とオスジロアゲハ (*P. dardanus* BROWN) の間に成虫の雑種がつくられており (CLARKE & SHEPPARD, 1968, 1975), 交雑からはアフリカ産の種との間に近い関係が考えられるが, ミヤマカラスアゲハ, ナミアゲハ, キアゲハとの間の交雑でも, 5 齢または蛹まで達しており, 雑種形成の近縁度では必ずしもオナシアゲハのみがはなれているとは言えないようである。

ハンド・ペアリングによって交尾させることは, 属間においても必ずしもむつかしくはなく, true *Papilio* は *Chilasa* との間では場合によっては比較的容易に交尾させることができる。これまでにナミアゲハ雌とキボシアゲハ (*Chilasa epycides* HEWITSON) 雄, ナミアゲハ雌とキベリアゲハ (*C. clytia* LINNAEUS) 雄, オナシアゲハ雌とキベリアゲハ雄を各 1 対交尾させることができたので, *Chilasa* との交雑の研究も可能と思われる。ただし, まだ受精卵は得ていない。

## 7. 種間雑種における相同染色体の対合による近縁度の研究

前木は筆者のつくった  $F_1$  雄の精巣における減数分裂において相同染色体が対合するか否かを調べることによって種間の近縁度を調べた (前木・阿江, 1965, 1970, 1975, 1976 a, b, c, d, 1977)。True *Papilio* の染色体数は筆者らがこれまでに使った種ではほとんど  $n, 30$  であるので, 減数分裂における染色体数を調べることによって相同染色体が対合しているかどうかを知ることは容易である。すなわち全部の相同染色体が対合すると 30 の染色体があらわれ, 1 対のみ対合しないと 32 となり, 30 対全部対合しないと 60 となる。実際には同じ精巣においても細胞によってあらわれる染色体数にみだれの生じることが多いので, 最も多くあらわれる染色体数によって比較する。結果は生殖能力を有する  $F_1$  の場合はほとんどの相同染色体が対合し, キアゲハとアゲハの間の  $F_1$  のような小形の雄のみを生じる場合は, 多くの相同染色体が対合せず, 分化指数による比較の場合とほぼ同様の結果となった。

## 8. 分化指数による近縁種群

分化指数による近縁種群については、すでに筆者が1979年に報告した通りであるが、いくらかの新しい結果を加えて、一部変更し、同所性・異所性の点および相違点の多い亜種間の分化指数に重点をおいて考察する。なお形態・生態およびこれまでの分類との関係については、この項では最小限にふれ、後に総合的に考察する。

1. クロアゲハ上群 (The black *Papilio* supergroup)

日本産ではクロアゲハで代表される黒い地色に白色紋・赤色紋・部分的な金属光沢鱗をもつことのある群で、筆者のクロアゲハ、モンキアゲハ、シロオビアゲハを中心とする交雑では小形の  $F_1$  ♂を生じるか、それ以上の状態に達するものをふくめている。それらは異所性の近縁種を中心とした2群とその他にわけられる。

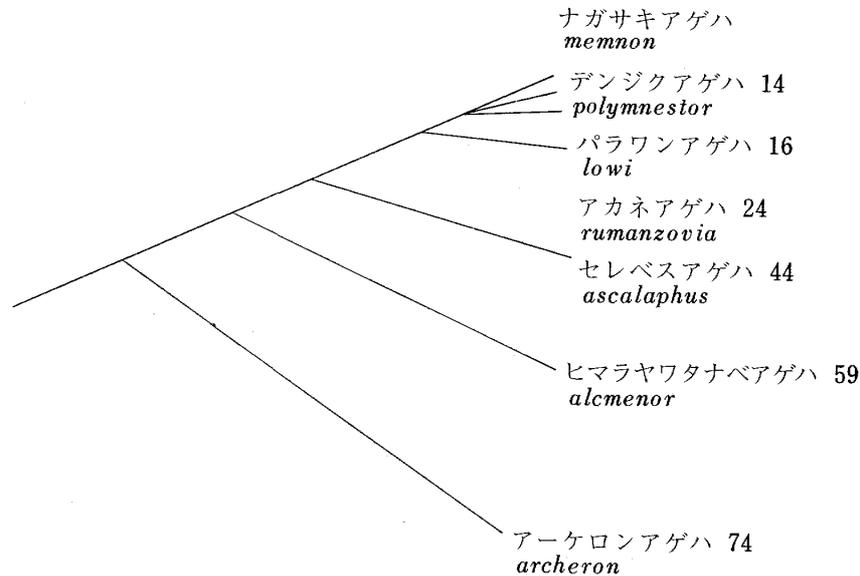
2. ナガサキアゲハ群 (The *Papilio memnon* group) (図2)

図2. ナガサキアゲハ群の分化指数のみよりみた系統関係。

Fig. 2. Relationships among *Papilio memnon* group, based on a differentiation index.

ナガサキアゲハはインド亜大陸でせまい混雑地帯をへだててテンジクアゲハ (*polymnestor*) と対し、海峡をへだててフィリピン諸島のアカネアゲハ (*rumanzovia*)、パラワン諸島のパラワンアゲハ (*lowi*)、セレベス島のセレベスアゲハ (*ascalaphus*) と対している。すなわちこの5種は異所性の集団として分布している。ナガサキアゲハ、テンジクアゲハ、パラワンアゲハの間の交雑ではどの組み合わせでも  $F_1$  は雌雄とも生殖能力をもっている。 $F_2$  はナガサキアゲハとテンジクアゲハ、ナガサキアゲハとパラワンアゲハの間では雌雄ともに形成される。性比はナガサキアゲハとパラワンアゲハでは  $F_1$ ,  $F_2$  ともにやや雌が少ないが、実験誤差の可能性もある。テンジクアゲハとパラワンアゲハの間の  $F_2$  は卵の孵化率が悪く、成虫に達した例はない。まだ実験が不十分な可能性もあるが、サンショウウオの例のような分布の両端間の交雑にあたる場合とも考えられる。アカネアゲハはパラワンアゲハとの間には雌雄の  $F_1$  を生じるのに対して、ナガサキアゲハとの間には雄のみの  $F_1$  を生じることも、少なくとも可能性としてはカリマンタン→パラワン→フィリピンの分布拡大を意味すると考えられる。ただし生殖能力はともに雄のみが有するようである。形態的にはもっともはなれているセレベスアゲハとナガサキアゲハとの間にかろうじて生殖能力のある  $F_1$  雄を得たのみであるが、他との交雑はまだ行う機会がなく、系統を論ずるデータは十分でない(阿江, 1978)。

次にナガサキアゲハと同所性でせまい分布域をもつ遺存種的なナガサキアゲハの近縁種とされるものうちカリマンタンのアーケロンアゲハ (*P. archeron* GROSE-SMITH) とナガサキアゲハの交雑においては、小形の生殖能力

のないと推定される  $F_1$  雄を生じ、同じく同所性で広く分布する別のナガサキアゲハの近縁群の1種ヒマラヤワタナベアゲハ (*P. alcmenor* C. & R. FELDER) との交雑でも小形の生殖能力のないと推定される  $F_1$  雄を生じることを最近たしかめることができた。まだ1対ずつの交雑の結果であり追試を必要とするが、中齢以降の幼虫と蛹の外見はともにナガサキアゲハとよく似ているので、普通考えられる系統的な近縁種群か、あるいは五十嵐の言う平行進化・亜群状態とでも言うべきことがおこって、古い群と新しい群の両方でそれぞれナガサキアゲハ状態が生じているのか研究に値すると思われる。

### 3. シロオビアゲハ群 (The *Papilio polytes* group) (図3)

日浦と ALAGAR (1971) はフィリピン産のアゲハチョウ科のいくつかの亜種を最近 100 万年間中の氷期に大陸とつながったことのある、フィリピンの北または西に分布する近縁のタクサとは別種として扱った。その中のフィリピンシロオビアゲハ (*alphenor*) とフィリピンモンキアゲハ (*hystaspes*) は、それぞれシロオビアゲハ (*polytes*)、モンキアゲハ (*helenus*) に対しての交雑の結果でも分化が進んでいるのがみられる。大陸のシロオビアゲハとフィリピン諸島およびパラワン諸島のフィリピンシロオビアゲハは中齢・終齢幼虫、蛹において明らかな差がみとめられるが、交雑において生殖能力を有する  $F_1$  の雌雄をほぼ同数生じる (表2)。しかし  $F_1$  間の交雑や戻し交雑は表3, 4に示されているように、産卵しない個体や全く受精卵を生まない個体が多く、雑種崩壊が生じていると言える。

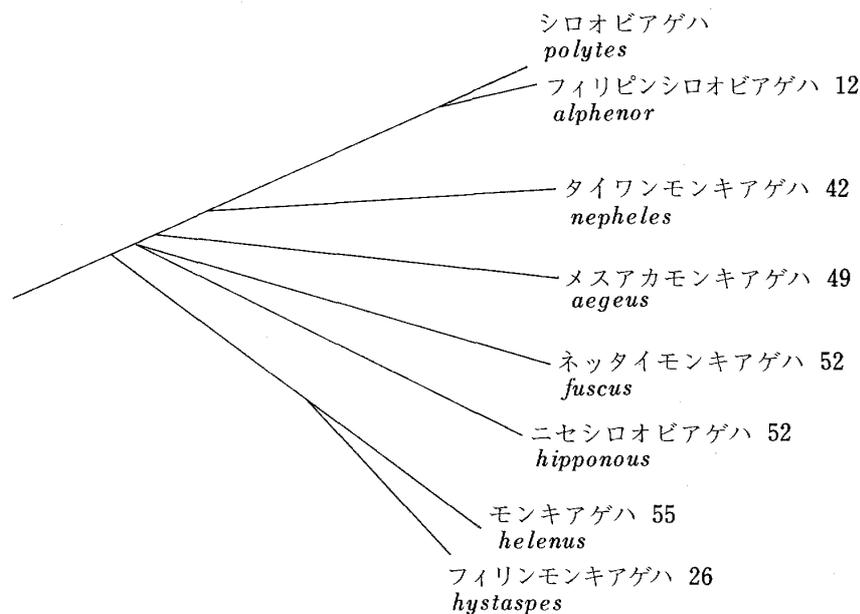


図3. クロアゲハ上群の一部をふくむシロオビアゲハ群の分化指数のみよりみた系統関係。

Fig. 3. Relationships among *Papilio polytes* group with a part of the black *Papilio* super-group, based on a differentiation index.

大陸のモンキアゲハとフィリピン諸島 (パラワン諸島は大陸型) のフィリピンモンキアゲハの場合も、中齢以降は完全に区別可能であり、交雑においてはデータが十分ではないが、 $F_1$  成虫は雄が多くなり、雄のみが生殖能力を有するようである。

モンキアゲハとシロオビアゲハの間には通常生殖能力のない  $F_1$  の雄のみを生じるが、これまでに1対の交雑から雄と雌をそれぞれ19頭と15頭を生じた場合があらわれた。一方シロオビアゲハとメスアカモンキアゲハまたはタイワンモンキアゲハおよびモンキアゲハとタイワンモンキアゲハの交雑では通常雌雄の成虫があらわれる。この場合も雌雄とも生殖能力はないようである。シロオビアゲハとメスアカモンキアゲハは基本的には異所性と言ってよいが、モンキアゲハ、シロオビアゲハとタイワンモンキアゲハは明らかな同所性の集団である。本論文ではこれらを同一群にふくめたが  $F_1$  が一方のみでも生殖能力を有する場合のみを同一群とするか、雌も生じるものもふく

表3. シロオビアゲハとフィリピンシロオビアゲハの交雑(1).

Table 3. Hybridization between *Papilio polytes* and *P. alphenor* (1).

交 雑			交雑数	産卵個体数		受精卵産卵個体数
Parents of hybrids ♀		♂	No. of matings	No. of females laying eggs		No. of females laying fertile eggs
大	×	大	89	63		50
比	×	比	99	46		31
大	×	比	32	19		12
比	×	大	49	25		18
(大×比) × (大×比)			18	14		3
(比×大) × (比×大)			18	3		1
(大×比) × (比×大)			3	3		1
大	×	(大×比)	4	3		1
大	×	(比×大)	4	3		2
(大×比)	×	大	5	4		3
(大×比)	×	比	15	5		4
比	×	(大×比)	10	3		0
比	×	(比×大)	24	17		7

注) 大: 大陸 (Continent) 産シロオビアゲハ (*P. polytes*). 比: フィリピン (Philippines) 産  
フィリピンシロオビアゲハ (*P. alphenor*).

表4. シロオビアゲハとフィリピンシロオビアゲハの交雑(2).

Table 4. Hybridization between *Papilio polytes* and *P. alphenor* (2).

交 雑			交雑数	産卵数	受精卵数	孵化数	成虫羽化数	
Parents of hybrids ♀		♂	No. of matings	Total eggs laid	No. of fertile eggs	No. of eggs hatched	Adults produced	
							♂	♀
大	×	比	12	741	716	713	97	98
比	×	大	18	611	489	487	134	113
(大×比) × (大×比)			3	112	33	30	0	4
(比×大) × (比×大)			1	48	23	23	9	7
(大×比) × (比×大)			1	6	3	3	1	0
大	×	(大×比)	1	7	7	7	2	5
大	×	(比×大)	2	166	134	126	47	30
(大×比)	×	大	3	32	19	18	7	4
(大×比)	×	比	4	129	126	125	36	31

注) 大: 大陸 (Continent) 産シロオビアゲハ (*P. polytes*). 比: フィリピン (Philippines) 産フィリピン  
シロオビアゲハ (*P. alphenor*).

めるべきかは今後の問題としたい。

#### 4. その他のクロアゲハ上群の各種

その他の各種の中で群を構成するものがあるかどうかは、まだ交雑が十分でないものがあるので、その可能性は存在する。オナガアゲハ (*macilentus*) は日本産のアゲハチョウ属の中では、もっとも採卵・飼育が困難な種であり、時々1雌より多数の卵を得て多くの子孫が得られることはあるが、必要な時に材料を得ることは必ずしも容易でない。これまで形態・色彩よりもっとも近縁と思われるクロアゲハとの交雑をくりかえし試みてきたが、交雑そ

のものが容易ではなかった。少数の成功した交雑より1984年までに5齢幼虫を得たのが、もっともよい結果であった。しかし1985年になって遂にオナガアゲハ雌とクロアゲハ雄の1対の交雑より、かなり大きなF<sub>1</sub>雄1頭を得、少数の雌幼虫が6齢に達したのち死亡した。したがって日本産の黒いアゲハの中ではクロアゲハとオナガアゲハはもっとも近縁と思われる。

また五十嵐では *Achillides* に加えられ、HANCOCK では *Menelaides* とされているネッタイモンキアゲハ (*fuscus*) とニセシロオビアゲハ (*hipponous*) がシロオビアゲハとの間に両親のサイズに近いF<sub>1</sub>雄の成虫を生じることから交雑の結果ではクロアゲハ上群に入っている。両種の終齢幼虫が褐色またはそれに近い色をしていることは、原始的な形質を維持している場合か先租返りのものと考えられる(阿江, 1977)。ナガサキアゲハにおいては自然集団にかくれている1対の劣性遺伝子がホモになることによって終齢幼虫は褐色となる(阿江, 1983)。幼虫、蛹はその他の点ではネッタイモンキアゲハは *Achillides* に近く、ニセシロオビアゲハは特に蛹において *Menelaides* 的である。ネッタイモンキアゲハはかなりカラスアゲハと交雑を試みたが成功していない。

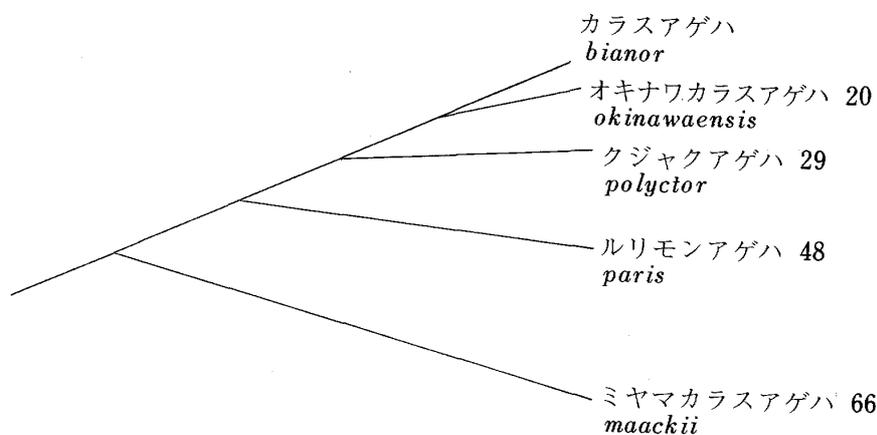


図4. カラスアゲハ群の分化指数のみよりみた系統関係。

Fig. 4. Relationships among *Papilio bianor* group, based on a differentiation index.

#### 5. カラスアゲハ群 (The *Papilio bianor* group) (図4)

カラスアゲハと異所性の関係にある近縁種はクジャクアゲハであり、F<sub>1</sub>は両親とほぼ同じ大きさの雌雄成虫が形成される。F<sub>1</sub>雄の生殖能力のある個体がこれまでの多くの交雑の中でやっと1頭見出したのみであり、雌は両親と全くかわらぬ大きさとなるが、交尾後10日間以上も25°Cで採卵を試みても全く体内に肉眼で見えるような卵の形成は見られない。ルリモンアゲハはカラスアゲハとは同所性の関係にあり、この交雑ではほぼ両親に近いF<sub>1</sub>雄成虫と明らかに小さいF<sub>1</sub>雌成虫ができるが、ともに生殖能力は有しない。

最近オキナワカラスアゲハ (*okinawaensis*) が別種として扱われることが多くなったが、幼虫・蛹の形態では幼虫は若齢よりカラスアゲハと区別可能で、蛹もことなるが、蛹の場合はどの区別点でも両者の個体変異の中で重っていると思われる。交雑においては浜(1977)がF<sub>1</sub>雌が生殖能力を有しないとの結果を出しており、筆者の最近の交雑でもF<sub>1</sub>雄はほぼ完全と思われる生殖能力をカラスアゲハ雌との戻し交雑で示すが、カラスアゲハ雄と交雑したF<sub>1</sub>雌はクジャクアゲハとカラスアゲハのF<sub>1</sub>雌と同じく、25°Cで10頭以上の雌が10日間前後にわたって盛んに産卵動作をくりかえしたにかかわらず、死後腹部に肉眼で見える卵は全くみとめられなかった結果を得ているので、フィリピンシロオビアゲハとシロオビアゲハの関係よりも分化した状態にあると思われる。なお筆者は沖縄本島の両側である奄美諸島及び八重山諸島のカラスアゲハについても同様の研究を行いつつあるが、沖縄本島と八重山諸島のカラスアゲハが25°C、1日15時間照明の長日条件下でも休眠蛹となることが多いこともあって十分な結果を得るにはまだ時間がかかりそうである。しかし最近ヤエヤマカラスアゲハとオキナワカラスアゲハの間のF<sub>1</sub>は雌雄とも生殖能力を有することを確認した。

カラスアゲハ群の多くの種は蛹の形態において互に極めて類似しているが、ミヤマカラスアゲハのみは明らかに

異なる蛹をもっている。ミヤマカラスアゲハはカラスアゲハに対して大部分の地域で同所性で、南と北にそれぞれ一方のみ分布する地域がかなり広く存在する。カラスアゲハとの間にはかなり大形ではあるが両親よりはやや小さいと思われる  $F_1$  雄成虫のみを生じる。この雄はハンド・ペアリングで容易に両親の種の雌と交尾するが、生殖能力はない。したがってカラスアゲハとは別の群または亜群とすることも考えられる。またミヤマカラスアゲハはキアゲハおよびクロキアゲハとの交雑において、キアゲハ、クロキアゲハのサイズに達する  $F_1$  雄の成虫を生じるが、生殖能力はみとめられないことはほぼ確実である。カラスアゲハとキアゲハの交雑は何回も試み、クロキアゲハとも試みたが、受精卵は得にくく、得られた幼虫も弱いようで、キアゲハとの間に終齢幼虫が得られたのにとどまっている。またミヤマカラスアゲハはナミアゲハとの間にやや小形ではあるが、生殖能力のない  $F_1$  雄の成虫を生じる。交雑結果のみよりみればクロアゲハ上群と同様、少なくともミヤマカラスアゲハとキアゲハは同一上群として扱わねばならないが、カラスアゲハ、クジャクアゲハ、ルリモンアゲハなどとの関係をはっきりさせるまで待つこととする。ミヤマカラスアゲハは北方で適応して原始的な形質を多く維持しながら生き残っているカラスアゲハ群の種で、したがってキアゲハなどと交雑能力を残していると考えられることは可能である。

#### 6. キアゲハ群 (The *Papilio machaon* group) (図5)

現在の普通の分類ではキアゲハ群は旧北区では亜種分化の段階であり、新北区では種分化が広く行われていることとなるが、すでに記したように新北区での擬態にともなう成虫のいちじるしい違いや、幼虫食性の差が生じているにもかかわらず、多くの場合生殖能力を持つ  $F_1$  の雌雄成虫が容易に生じる。実験条件下の飼育困難のために  $F_2$  以降において雑種崩壊がおこるかどうかもまだたしかめられていないが、主な種はそのまま同一群とすることができよう。

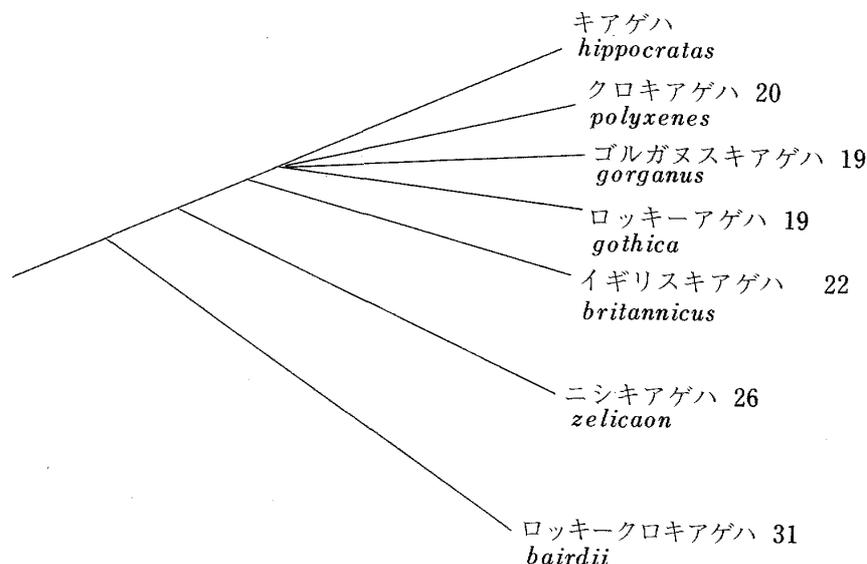


図5. キアゲハ群の分化指数のみよりみた系統関係。

Fig. 5. Relationships among *Papilio machaon* group, based on a differentiation index.

REMINGTON (1960) が日本とその周辺のキアゲハを独立種 (*hippocrates*) としている問題は、交雑実験の上からは、少なくとも  $F_2$  まで多数飼育し得たのち、論じるべきであろう。

#### 7. ナミアゲハ群 (The *Papilio xuthus* group)

分化指数の点からはナミアゲハをキアゲハ群にふくめることができないことは明らかであり、幼生期の形態・生態においても明らかな差がみとめられる。ルソン島の北部山岳に産するベンゲットアゲハ (*P. benguetana*) は、筆者がかつて飼育し得た5齢幼虫までの観察と、大阪市立自然史博物館所蔵の蛹殻よりはナミアゲハとの明らかな差はみとめられない。ただ1回ベンゲットアゲハ雄とナミアゲハの雌の交雑に成功して、26卵を得、それより5頭

の生殖能力のある  $F_1$  雄を得た。飼育は良好な条件のもとで行われたが、雌が生じるか否かはさらに追試を必要とする。

#### 8. オナシアゲハ群 (The *Papilio demoleus* group)

すでに述べたように、これまでのいずれの群の種とも成虫の雑種が得られないので、別群に属することは明らかであり、CLARKE & SHEPPARD (1963, 1975) の交雑実験より、アフリカオナシアゲハ、オスジロアゲハ、*Papilio phorcas* のアフリカ産種と群を形成している。

#### 9. オオトラフアゲハ群 (The *Papilio glaucus* group)

前述のようにこの項でのべた各種とは交雑によって、 $F_1$  の成虫は形成し得ないので別群となり、CLARKE & SHEPPARD (1955 c, 1957) の交雑結果より北米に分布する5種、*glaucus*, *rutulus*, *eurymedon*, *multicaudatus* が同一群に属することは明らかである。

#### 10. クスノキアゲハ群 (The *Papilio troilus* group)

この種も前述のようにこの項で述べた各種との間で  $F_1$  の成虫を形成し得ないので別群を形成する。

### 9. 種の定義

最初に述べたように種の定義には生殖的な隔離がふくまれている。これまで述べてきたようなごく近縁と考えられるアゲハチョウ科やシロチョウ科の例に焦点をあてて、生殖的隔離の種のより詳細な定義を考える。全く自由に交雑して、完全な生殖能力をもつ子孫をつくりつづけることができる場合は、有性生殖を常とする集団では同一種であることはうたがない。完全な生殖能力をもつ子孫ができるとしても、交雑そのものが有効に起らなければ生殖的隔離は成立する。最初にのべたオオアメリカモンキチョウとアメリカモンキチョウの交雑では、交雑が成立すれば完全な生殖能力をもつ子孫ができるようであるが、混棲地では低率でしか交雑がおこらないので、混棲集団は一つの集団にもどることはない。この率が再び高くなるという可能性は考えられるが、後述するように種形成期間としての100万年を考える場合、その逆行は考えられず、この場合はむしろ新しい種への進化と考えるべきであろう。GRANT はまれに交雑する場合を同種としているが、これまでにキアゲハ×アゲハ (梅木, 1954), ナガサキアゲハ×オナガアゲハ (二竹, 1956), クロアゲハ×モンキアゲハ (田中, 1967) の自然界での交雑の例が報告されており、カラスアゲハ×ミヤマカラスアゲハなどこの4例とは別に研究者より聞いたものをふくめれば、日本産のアゲハチョウ属の場合どの種間でもまれに交雑していると言える。しかし、GRANT の定義はこれに諸形質が多少とも連続的につながっていることを条件としているから、一つでも明らかな種を区別するような形質が不連続の場合をふくまないと解すれば、現在ごく近縁の別種とされているアゲハチョウ属の2種はだいたい別種とみなされよう。いずれにしろ、交雑すれば完全な生殖能力をもつ子孫が続くとしても、その2集団が実際にであった場合、遺伝的なさまたげによって2集団の間で全く交雑がおこらないか、まれに交雑がおこっても1つの集団へと地質学的な速さでなく一般的な速さでもどってゆかない場合は、別種と考えることができよう。したがって人工的な条件下では完全に子孫をつくりつづけるとされているギフチョウ (*Luehdorfia japonica* LEECH) とヒメギフチョウ (*L. puziloi* ERSCHOFF) の関係が事実であったとしても、混棲地の状況から、別種と解することができる。また混棲地が存在し雑種が見られると言うテンジクアゲハとナガサキアゲハの場合 (WYNTER-BLYTH, 1957) も別種と考えられる。また北米のキアゲハ群の各種もこの関係がみとめられるようである。

次に分類学者が最近別種との考えをもち、かつ幼生期における差もみとめられるオキナワカラスアゲハ、フィリピンシロオビアゲハ、フィリピンモンキアゲハについて、それまで亜種とされていた種との関係をみると、フィリピンシロオビアゲハとシロオビアゲハの間では  $F_1$  は雌雄とも生殖能力を有するが、実際の  $F_2$  の形成においては雑種崩壊と言える現象がおこって、 $F_2$  個体はそう容易には形成されない。他の2種ともとの亜種との間では  $F_1$  雌の生殖能力がかけている。他では筆者の実験で、成虫ははっきりことなるが幼生期において極めてよく似ているウスイロジャコウアゲハ (*Atrophaneura dasarada* MOORE) とジャコウアゲハ (*A. alcinous* KLUG) の交雑において  $F_1$  雄は良好な生殖能力をもつが、 $F_1$  雌は形成されにくく、生じても生殖能力をかく例を確認しており、ア

ゲハチョウ科内の各属でも同じような現象がみられると推定される。また有名なスジグロシロチョウ (*Pieris melete* MÈNÈTRIÈS) とエゾスジグロシロチョウ (*P. napi* LINNAEUS) の関係においても  $F_1$  雄が生殖能力を有するが、 $F_1$  雌が生殖能力を有しないことが確認されている (三枝他, 1976)。したがってギフチョウ・ヒメギフチョウおよびテンジクアゲハ・ナガサキアゲハの例とあわせ考えると  $F_2$  形成時に雑種崩壊がおこりはじめていれば、すでに別種への分化が完了していると考えられる。

したがって筆者は種の定義として MAYR の定義をより明確化して、「同種は互いに全く自由に交雑し、完全な生殖能力をもった子孫をつくりつづけることのできる自然集団の群であり、遺伝的に自由な交雑がさまざまに接して一つ一つの集団になり得ないか、交雑において  $F_2$  形成が完全でない状態のいずれかまで生殖的な隔離が進んだ時異種となる。」を提案する。ただしこれは最初に述べたような理由で毎代有性生殖によって世代をくりかえしている生物集団における定義とここでは限定しておく。

## 10. 種分化およびその速度と分化指数の相関

DNA のヌクレオチド対の塩基対が別の対にかわるか次の対と入れかわることによって遺伝情報が変化する。それがそのままあるいは蓄積されて遺伝子 (DNA) レベルでの遺伝形質としてあらわれた時、その中で自然淘汰の対象となる形質が進化の要因となるのか対象とならない中立な形質が進化の要因となるのか、ダーウィン以来の自然淘汰説と木村の中立説の争点である。木村は最近個々の遺伝形質については自然淘汰が有効に働くことがあり得ると述べている。いずれにしろ個体レベルにおいても、有効に隔離された集団のレベルにおいても、対立する旧形質と新形質 (突然変異) のいずれが子孫に残ってゆくかは、自然淘汰または偶然とも言える遺伝的浮動によることは一般にみとめられているところであり、問題はどちらが主役かということである。

すなわち生物は周囲に普遍的に存在する種々の原因によって、いつでもどこでも地質的年代を考える場合は一定の割合によって次々と生じる新形質が旧形質と対立して、集団の中では一次的に一定の割合で共存することがあっても、いずれは淘汰または浮動によって一方が消えてゆく。一つの集団が地理的または生理生態的 (後述) に遺伝子の交流が上記の変化の蓄積を下まわるように有効に隔離され、それが続いてゆく時には、やはり非常に長期間を考える場合は、淘汰の原因となる要因もまた普遍的に存在すると考えられるので、無作為な浮動によるものとともに一定の割合で変化が蓄積されてゆくと考えられる。個体レベルでは致死遺伝子や血液型の違いなどによって、個体の死または特定の 2 個体間で生殖能力の低下などが生じるが、集団レベルではこれらの遺伝子は淘汰をうけつつも特定のものは存在し続ける。いま血液型の遺伝子が隔離された 2 集団でそれぞれ固定された場合は、その遺伝子のみによって生殖能力の低下が生じ、他の遺伝的変化の蓄積とは無関係となる。しかし有効な隔離が 100 万年も続いている場合を考えれば、他の変化もまた多く生じて、それぞれの集団に固定していると推定され、その中には血液型的な作用をもつ遺伝子も多くふくまれるので、全体としては二つの集団の間では、その遺伝的違いの蓄積が大きい程雑種ができにくくなり、分化指数が大となり、隔離の長さすなわち種分化が始まってからの時間に比例しており、分化指数は継続的な関係を示す尺度となっていると考えられる。もとよりなお特定の少数の遺伝子の働きが強くあらわれる場合も考えられ、他の系統的な研究との比較において、その点を考慮しなければならないことは言うまでもない。

なおこれに関連して種内に擬態による多型が生じる場合、これは通常 1 対の遺伝子によって支配されており、しかも種分化より短い期間で生じていると考えられるものであるが、それに伴うマイナーな遺伝的変化が多く生じていることが、CLARKE & SHEPPARD (1960, 1963, 1971) と CLARKE, SHEPPARD & THORNTON, (1968) によって確認されていることも改めて付記したい。

## 11. 種分化の出発点および基本的原因

種は 1 種としての状態を保ちつつ、そのまま別種に進化してゆくことは当然あるわけであるが、2 つの種に分化する場合はその原因としての出発点が存在しなければならない。この事をアゲハチョウ属を中心とした蝶において

考える限り、やはり古典的な地理的隔離がその主因と思われる。浮動的に遺伝的な変異が蓄積されてゆくにせよ、淘汰が働くにせよ、隔離が存在しなければ二つの集団にわかれ得ないし、隔離さえ存在すればそれぞれの集団の中でどんな方向にでも別々に変化してゆけるわけである。なお隔離の中で、同所性進化とも言われる生理・生態的な隔離が存在し得るかは研究が不十分の分野とも考えられる。鱗翅目の中での可能性のある場合としては、北米のヤマユガ科の例がある。*Callosamia promethea* と *C. angulifera* は交雑では  $F_1$  雌がわずかの生殖能力をもっている (REMINGTON, 1958) ので、かなり近縁な種であるが、前者は夕方交尾し、後者は夕方ではなく夜中に交尾するらしいので、自然界では交雑はおこらない。両種の共通祖先が夕方または夜中に交雑していたとして、交尾時間を夕方から夜中へあるいはその逆の方向にかえる突然変異がわずかのステップでおこるとすれば、同所性の集団のまま、生理・生態的に隔離された2集団になり得る。その状態で各集団中での遺伝子の変異の積み重ねが、たまにおこるであろう夕方型と夜中型の交尾のあやまりによる遺伝子の交流より早く進めば、同所性の種分化となり得る。いずれにして同所性のままでの隔離もふくめて隔離が成立すれば、その後は異所性の集団間と同じように分化が進むはずである。

なお一つの集団が何等かの原因で急速に分布を広げ、その後短期で旧分布地と新分布地の二つの集団に隔離された場合は、新分布地の集団はその環境に適応して急速に新しい遺伝変異を蓄積する可能性が考えられる。しかしその後は安定するはずであるので、その後の長い期間にならして考えれば、一方の集団のみに特に多くの新しい遺伝変異を持ちつづけるかどうかは具体的な研究に待たねばならない。筆者は以前分化指数によってこのことを推定することを試みたが (阿江, 1974)、それをさらに進めるためにはより正確に分化指数を得る必要があるので、本論文ではこの点にふれない。ただ理論的に考察した場合、いずれの個体が生き残るか、またいずれの集団が生き残るかと言う場合には、自然淘汰が直接の働きをするが、隔離された2集団の間では一方の集団で自然淘汰によって旧形質が消滅しても、他方の集団でそれが残っている限りは、その二つの形質の間での生存競争はない。旧形質が2集団でそれぞれちがった新形質にかわってゆく場合も同様である。地球をおおうような環境の大変動の場合は、隔離されたいずれの集団においても早く遺伝変異の変動が進むであろうし、地域的な変動や、集団自体が新環境へ進入した場合には、その変動は一時的に速くなくても地質的期間の間では無視し得る場合は多いと考えられる。いわゆる化石種の存在は隔離された2集団間の遺伝変動の結果ではなく、特定の生息場所を確保して、その集団が生き残った結果であり、現在の爬虫類もすべてそのように考えられる。近縁の隔離された2集団における、種分化の過程では例外をのぞき、自然淘汰による遺伝変異の蓄積は、種分化が終る位までの長さにおいては遺伝的浮動の場合と同じく、ほぼ同程度となると考え得る。したがって種分化から少なくとも属分化の範囲内においては、分化指数を尺度とした分岐点は、両方の分枝を同じ長さとして、第一の推定を行い、特定2集団間の非常に多くの交雑結果より分化指数を算定し得た場合、および他の分類学的な研究結果と一致しない場合に2集団間の遺伝変異の蓄積の差を考察したいと思う。

## 12. 種分化の開始より種形成までの期間

オキナワカラスアゲハ、フィリピンシロオビアゲハがそれぞれカラスアゲハ、シロオビアゲハより別種まで分化した直後の存在であると考え、フィリピン諸島と沖縄本島およびその周辺が大陸と最終的に分離した洪積世中期の100万年前とあわせて考えて、この両種の種分化に要した期間は100万年であると言う一つの仮説が成立する。沖縄と大陸の間には最終氷期に台湾を通しての陸橋の存在も推定されており、また一旦絶滅して後の飛来による種分化の開始も考えられる。人為的とは推定されているが、近年フィリピン諸島に進入したオナシアゲハは短期間に全域に広がったことを考えると、この飛来的な要素もまた無視できないが、すでに分化しつつある集団が存在し続ける時は、近接する別の集団よりの飛来流入が多数あっても海をへだてている場合はもちろんせまい陸橋の場合でも余程近い距離でない限り両集団間の遺伝子の交換が全く自由となることはなく、分化をさまたげることにはならない。ただし、前述のように最近ヤエヤマカラスアゲハとオキナワカラスアゲハの間の  $F_1$  が雌雄とも生殖能力をもつと言う結果をごく少数ながら得た。したがって、遺伝子の交換によってオキナワカラスアゲハはヤエヤマカラスアゲハを介してまだ別種まで分化していない可能性も考えられる。沖縄本島のクロアゲハも幼虫・蛹におい

てかなり周囲の地域とことなつた特徴がみとめられ、モンキアゲハについてもいくらかの差がみとめられる。また高橋 (1978) によつて、ヒメジャノメにおいても沖縄本島と本州間等の交雑によつて、生殖能力を十分に持った雑種を生じないことから、沖縄本島産を別種とする報告も出ており、100 万年を蝶における種形成期間の一つの目安とすることは、今後の研究の助けとなると考える。

## ま と め

種の定義には通常集団間の生殖能力についてふれられているにかかわらず、現在限られた実験結果のみがこの事に関して集められているに過ぎない。アゲハチョウ属についても同様であり、筆者の実験結果も極めて限られたものである。分化指数の算出についても、その中心の性比值および  $F_1$  生殖能力値すら仮のものであり、孵化率も雌の卵巣成熟後の一定産卵数に対して測定されなければならない。したがつてこの研究はあくまでも雑種形成の程度によつて系統を知る一つの試みである。その結果をこれまでの系統分類と比較することによつて、分類学者の間で意見が分れている点について、雑種形成の立場より考察を進めるとともに、雑種による系統の研究手法そのものの改善を進めるべきであると考えている。他方、すでに発表された研究結果の中でのこのために比較研究すべきものは極めて多くあり、筆者はそのわずかしか研究し得ていないが、この機会にあえて一つのまとめを行った次第である。わずかでも読者の研究の参考となれば幸いである。

## 謝 辞

筆者のこの研究は学生時代京都大学の故駒井卓先生、故中村健児先生、Notre Dame 大学の O. E. DODSON 先生および Yale 大学の C. L. REMINGTON 先生の御指導のもとに始められたものであり、その時代より現在まで朝比奈正二郎、C. A. CLARKE, 故福田宗二、故市川衛、河村智次郎、木村資生、牧野佐二郎、宮地伝三郎、黒沢良彦、大島長造、故 P. M. SHEPPARD, 白水隆、内田俊郎各博士や故盤瀬太郎氏、故林慶氏らの御指導・御援助を得て今日に至っている。また筆者自身が採集し得る研究材料は限られたものであり、飼育上の工夫もまた限られたものであり、非常に多くの方々から材料をいただき、また助言、援助を得てこの研究が続いている。援助を得た方々の記録はすべてとどめており、ここで列記させていただくが、万一もれている場合は御容赦いただきたい。有田和充、浅野隆、D. ADELBERG, 蟻川謙太郎、安藤尚、R. COLBORNE, 出来和法、E. DLUHY, 江本純、藤岡知夫、福田晴夫、R. GOODDEN, 浜祥明、浜田康、原 章、原田猪津夫、原德基弘、春田俊郎、人見勝、平原洋司、家城司、五十嵐邁、今村哲夫、稲川誠、石田昇三、石井実、伊藤建夫、岩橋統、J. JUMALON, P. KARUNARATNE, 近藤征四郎、久保快哉、工藤吉郎、E. LEE, K. LIEW, 前田邦夫、前木孝道、松尾邦雄、松岡修二、本洋一村山修一、M. MEDICIELO, 森川義道、水主隆志、永見宏二、長嶺邦雄、中島悦雄、中村一郎、中村慎吾、中西元男、中尾昭宏、中尾正宏、野上雅生、小野央、西田真也、丹羽力、緒方敬子、岡留恒丸、岡村八郎、大原賢二、大塚勲、大塚一寿、大和田守、L. OTERO, A. PLATT, G. SANKOWSKY, 三枝豊平、故阪口浩平、坂神泰輔、佐々木公隆、佐藤正孝、佐藤文保、柴谷篤弘、杉本志郎、杉山元、高橋昭、高橋眞弓、高倉忠博、竹東正、田中章、田中洋、田中蕃、W. THORNTON, 勅使典夫、手代木求、M. TREIMER, 上野俊一、魚住奏弘、矢田脩、山田芳郎、山田弘、八尾俊彦、吉田眞日出、吉崎和幸各氏。

また外国よりの生材料はすべて農林水産大臣の許可を得て輸入したものであるが、健全な状態でこれらを輸入するためには常に速やかな処理が必要であり、これまで良知昭久氏はじめ神戸・名古屋・横浜各植物防疫者の方々に度々多大の御助力をいただいた。ここに改めて厚く感謝の意を表する。

なおこの研究に関連して、昭和 34, 38, 39, 44, 46, 47, 48, 51, 52, 53, 55 年度に文部省科学研究費、昭和 37, 38, 39 年度に日米科学協力研究費 (太平洋地域の昆虫の動物地理と生態)、国立科学博物館の「日本動物相の起源をさぐるための南アジアの動物調査」の研究分担者として昭和 52~59 年度科学研究費 (海外学術調査) を受領し、また昭和 41~59 年度南山大学特別研究費 (パッヘ研究奨励金) を受領した。

なお最近アゲハチョウ科の種間亜種間雑種の研究や関連する遺伝・生態の研究は日本国内において急速に進んで

おり、同好会誌などもふくめれば非常に多くの貴重な研究が発表されている。筆者はできるだけそれらを読むように心がけているが、多忙のためいただいた別刷の整理もまだ十分にはできていない状況であり、当然引用し、また考察にふくめねばならないデータがぬけていることを心配している。このことについておわびするとともに、今後文献的な勉強はもっとしっかりやってゆきたいと思っているので、あつかましいことながら同好の研究者の方々の一層の御助言・御援助をお願いし、最後になったが、編集に当られた方々の御苦勞に感謝してこの報文を終る。

### Summary

1. Occurrence of spontaneous interspecific matings between *Colias eurytheme* and *C. philodice* is definitely less frequent than that of *inter se* matings (AE, 1959).

2. Forty-six male and one female  $F_1$  hybrids were obtained from a crossing between *C. eurytheme* and *C. interior*. Two of the above males produced fertile progeny (AE, 1959).

3. Seven male and one female  $F_1$  hybrids were obtained from three crossings between *C. eurytheme* and *C. alexandra* (AE, 1959).

4. CLARKE and SHEPPARD obtained  $F_1$  hybrids of both sexes from *Papilio polyxenes* vs. *P. machaon*, *P. brevicauda* vs. *P. machaon*, *P. polyxenes* vs. *P. brevicauda*, *P. zelicaon* vs. *P. machaon*, *P. polyxenes* vs. *P. zelicaon*, and *P. machaon* vs. *P. hospiton*. These hybrids produced progeny by backcrosses but  $F_2$  hybrids were not obtained. They also obtained many  $F_1$  males (22) and a few  $F_1$  females (8) in *P. machaon britannicus* vs. *P. m. hippocrates*.

5. The writer obtained  $F_2$  hybrids from *P. polyxenes* vs. *P. gothica* (montane ecotype of *P. zelicaon*) and 27 male and 33 female  $F_1$  hybrids from *P. m. britannicus* vs. *P. m. hippocrates* (AE, 1964).

6. Hybridization data of REMINGTON and the writer, independently obtained, from *P. xuthus* vs. *machaon*, *P. xuthus* vs. *P. polyxenes* and *P. xuthus* vs. *P. gothica* show that *P. xuthus* is not very closely related to *P. machaon* and its allies.

7. The writer also obtained many other interspecific and intersubspecific hybrids by hand pairing methods in *Papilio* butterflies (Tables 1-4).

8. Egg fertility (a), number of eggs which blackened (b), egg hatchability (c), last stage reached (d), sex ratio (e), and  $F_1$  fertility (f) were recorded in each case.

9. Differentiation Index (DI) was calculated for each crossing as  $100 - \frac{1}{3}(c+e+f)$  (AE, 1979).

10. DI values of combinations among Japanese *Papilio* butterflies are shown in Table 1 and others, in Table 2.

11. These data were checked against the theories of MUNROE (1930), HANCOCK (1983) and IGARASHI (1984) presented for *Papilio* phylogeny.

12. Chromosome pairings of M-I metaphase in  $F_1$  males of 21 interspecific hybrids of *Papilio*, obtained by the writer, were recognized by MAEKI. The phylogenetic relations suggested by these chromosome pairings coincide extensively with those revealed by the differentiation index.

13. Groupings of species based on the differentiation index are as follows:

- (i) Black *Papilio* supergroup  
*polytes*, *helenus*, *protenor*, *memnon*, *macilentus*, *polymnestor*, *lowi*, *rumanzovia*, *ascalaphus*, *alcmenor*, *archeron*, *alphenor*, *hystaspes*, *nepheles*, *aegus*, *fuscus*, *hipponous*
- (ii) *Papilio memnon* group  
*memnon*, *polymnestor*, *lowi*, *rumanzovia*, *ascalaphus*, *alcmenor*?, *archeron*?
- (iii) *Papilio polytes* group  
*polytes*, *alphenor*, *helenus*, *hystaspes*, *nepheles*, *aegus*
- (iv) *Papilio bianor* group  
*bianor*, *okinawensis*, *polyctor*, *paris*, *maackii*?, *arcturus*?
- (v) *Papilio machaon* group  
*machaon* (*gorganus*, *britannicus*, *hippocrates*), *polyxenes*, *zelicaon*, *gothica*, *bairdii*, *brevicauda*, *hospiton* (from other hybridization data)
- (vi) *Papilio xuthus* group  
*xuthus*, *benguetana*

- (vii) *Papilio demoleus* group  
*demoleus, demodocus* (from other hybridization data)
- (viii) *Papilio glaucus* group  
*glaucus, rutulus, eurymedon, multicaudatus* (from other hybridization data)
- (ix) *Papilio troilus* group  
*troilus* *P. troilus* cannot produce fertile eggs when mated with *P. bianor*. (Figs. 1-5)

14. In a living organism, which produces its progeny by sexual reproduction in every generation, species should be defined as "groups of interbreeding populations, whose random mating with other groups is genetically averted so that two groups cannot become one population through contact in nature, or a hybrid breakdown ( $F_2$  or backcross hybrids with reduced viability or fertility) occurs between other groups".

15. Genetic drift and natural selection may work to change the gene pool of a reproductive population. Their rate of genetic change may be constant in speciation during a geographic period, since there are numerous causes of genetic drift and natural selection. Effect of big mutation or big local change in environment may be offset during a long geographical period. Drastic global change in environment may speed up the rate of change in all populations. Therefore, the differentiation index as a yardstick of genetic distance may be useful to study speciation due to splitting. The exceptional cases in the above rate of change could be explained in comparison with other means of phylogenetic study.

16. Initiation of speciation by splitting takes place as a result of geographical isolation, by which a population is divided into two between which random matings become impossible. Physiological and ecological isolation may also work. The writer believes that one million years of almost perfect isolation may have been the shortest time required for the speciation of *Papilio* butterflies, because the Okinawa Islands and the Philippines have been isolated from the Asian Continent effectively for the past one million years and they produce distinct species which are very close relatives.

## 引用文献

- AE, S. A., 1959. A study of hybrids in *Colias*. *Evolution*, **13**: 64-88.
- (阿江 茂), 1960 a. モンキチョウ属の遺伝学と種の分化. アカデミア (南山学会), **26**: 23-40.
- 1960 b. A study of hybrids between *Papilio xuthus* and the *P. polyxenes-machaon* group. *J. Lepid. Soc.*, **14**: 5-18.
- 1962. アゲハチョウ属の種間雑種の研究. 蝶と蛾, **12**: 65-89.
- 1964. A study of hybrids in the *Papilio machaon* group. *Bull. Jap. ent. Acad.*, **1**: 1-10, 2 pls.
- 1965. アゲハチョウ属の種間交配による分類と種の研究. アカデミア, **45**・**46**: 221-231.
- 1966. A further study of hybrids in the *Papilio machaon* group. *Bull. Jap. ent. Soc.*, **2**: 19-30, 2 pls.
- 1967. Taxonomic study of genus *Papilio* through interspecific hybridizations. *Bull. Nat. Ins. Scie. India.*, (34): 60-70.
- 1971. アゲハチョウ属の種間雑種の研究 (続報). 日本鱗翅学会特別報告, (5): 89-114.
- 1974. 大島長造他編. 現代の遺伝学 5. 集団の適応と進化 pp. 233-264.
- 1977. Immature stage and genetics of *Papilio hipponous*. *Tyô to Ga*, **28**: 147-150.
- 1978. ナガサキアゲハ群の進化を中心として. 遺伝, **32**: 42-50.
- 1979. The phylogeny of some *Papilio* species based on interspecific hybridization data. *Syst. Ent.*, **4**: 1-16.
- 1983. ナガサキアゲハの遺伝. ちょうちょう, **5**: 2-7.
- CLARKE, C. A. & P. M. SHEPPARD, 1953. Further observations on hybrid swallowtails. *Entomologist's Record*, **65**, Suppl. 9: 1-12.
- & ——— 1955 a. A preliminary report on the genetics of the *machaon* group of swallowtail butterflies. *Evolution*, **9**: 182-201.
- & ——— 1955 b. The breeding in captivity of the hybrid swallowtail *Papilio machaon gorganus* FRUHSTORFER ♀ × *Papilio hospiton* GENE ♂. *Entomologist*, **88**: 1-6.
- & ——— 1955 c. The breeding in captivity of the hybrid, *Papilio rutulus* female × *Papilio*

- glaucus* male. *Lepid. News*, **9**: 40-48.
- CLARKE, C. A. & P. M. SHEPPARD, 1956 a. A further report on the genetics of the *machaon* group of swallowtail butterflies. *Evolution*, **10**: 66-73.
- & ——— 1956 b. Hand-pairing of butterflies. *Lepid. News*, **10**: 47-53.
- & ——— 1957. The breeding in captivity of the hybrid *Papilio glaucus* × *Papilio eurymedon*. *Ibid.*, **11**: 201-205.
- & ——— 1960. The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*. *Heredity*, **14**: 73-87.
- & ——— 1963. Interactions between major genes and polygenes in the determination of the mimetic patterns of *Papilio dardanus*. *Evolution*, **17**: 404-413.
- & ——— 1970. Is *Papilio gothica* (Papilionidae) a good species? *Journ. Lepid. Soc.*, **24**: 229-233.
- & ——— 1971. Further studies on the genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, **263**: 35-70.
- & ——— 1975. Journal of meetings. *Proc. R. ent. Soc. London*, C, **39**: 9.
- & ——— & W. B. THORNTON, 1968. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, **254**, 37-89.
- FORBES, W. T. M., 1932. How old are the Lepidoptera? *Am. Nat.*, **66**: 452-460.
- FORD, E. B., 1944. Studies on the chemistry of pigments in the Lepidoptera with reference to their bearing on systematics. 3. The red pigments of Papilionidae. *Proc. R. Soc. London (A)*, **19**. 4. The classification of the Papilionidae. *Trans. R. ent. Soc. London*, **94**: 201-223.
- GERLOUD, J. H., 1943. Genetic and seasonal variations of orange wing-color in *Colias* butterflies. *Proc. Am. Phil. Soc.*, **86**: 405-438.
- GRANT, V., 1963. *The Origin of Adaptations*. Columbia Univ. Press, New York.
- HALDANE, J. B. S., 1922. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *J. Genetics*, **12**: 101-109.
- HANCOCK, O. L., 1983. Classification of the Papilionidae (Lepidoptera): A phylogenetic approach, *Simthersia*, (2): 1-48.
- 浜 祥明, 1977. オキナワカラスアゲハとカラスアゲハの交配の結果およびカラスアゲハ各亜種の終齢幼虫について, [日本鱗翅学会第24回大会一般講演要旨]. 蝶と蛾, **28**: 171.
- HIURA, I. & R. E. ALAGAR, 1971. Studies on the Philippine butterflies chiefly collected by the cooperative survey by the Osaka Museum of Natural History and the National Museum of the Philippines, 1969. Part 1: Papilionidae. *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.*, **24**: 29-44.
- 五十嵐邁, 1979. 世界のアゲハチョウ, 講談社, 東京.
- (IGARASHI, S.), 1984. The classification of the Papilionidae mainly based on the morphology of their immature stages. *Tyô to Ga*, **34**: 41-96.
- KOMAI, T. & S. A. AE, 1953. Genetic studies of the Pierid butterfly *Colias hyale poliographus*. *Genetics*, **38**: 65-72.
- MAEKI, K. & S. A. AE, 1965. A chromosomal study in interspecific hybrids of butterflies. I. *Papilio polyctor* female × *Papilio bianor* male and *Papilio polyctor* female × *Papilio maackii* male. *Spec. Bull. Lepid. Soc. Japan*, (2): 121-129.
- & ——— 1970. A chromosomal study in interspecific hybrids of butterflies. 2. *Papilio polytes* ♀ × *Papilio helenus* ♂, *Papilio polytes* ♀ × *Papilio protenor* ♂ and *Papilio polytes* ♀ × *Papilio macilentus* ♂, *Ibid.*, (4): 131-139.
- & ——— 1975. Chromosomal studies on interspecific hybrids of butterflies (Papilionidae, Lepidoptera). 3. *Papilio bianor* ♀ × *Papilio paris* ♂, *Papilio paris* ♀ × *Papilio maackii* ♂, *Papilio bianor* ♀ × *Papilio maackii* ♂, and *Papilio polytes* ♀ × *Papilio maackii* ♂. *Proc. Japan Acad.*, **51**: 577-582.
- & ——— 1976 a. Chromosomal studies on interspecific hybrids of butterflies (Papilionidae, Lepidoptera). IV. Studies in crosses among *P. nepheles*, *P. polytes*, *P. aegaeus* and *P. helenus*. *Ibid.*, **52**: 236-239.
- & ——— 1976 b. Chromosomal studies on interspecific hybrids of butterflies (Papilionidae, Lepidoptera). V. Studies in crosses among *P. polytes*, *P. fuscus*, *P. macilentus* and *P. memnon*. *Ibid.*, **52**: 308-311.
- & ——— 1976 c. Chromosomal studies on interspecific hybrids of butterflies (Papilioni-

- dae, Lepidoptera). VI. Crosses among *P. protenor*, *P. helenus*, and *P. memnon*. *Proc. Japan Acad.*, **52**: 509-512.
- MAEKI, K. & S. A. AE 1976 d. Chromosomal studies on interspecific hybrids of butterflies (Papilionidae, Lepidoptera). VII. Studies in crosses among *P. memnon*, *P. ascalaphus*, *P. polymnestor* and *P. rumanzovia*. *Ibid.*, **52**: 567-570.
- & ———, 1977. Chromosomal studies on interspecific hybrids of butterflies (Papilionidae, Lepidoptera). VIII. Crosses among *P. machaon hippocrates*, *P. xuthus*, *P. benguetona* and *P. polyxenes*. *Ibid.*, **53**: 71-74.
- MAYR, E., 1969. Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, New York.
- MUNROE, R., 1960. The classification of the Papilionidae (Lepidoptera). *Canad. Entomol.*, Suppl. 17.
- 二竹東正, 1956. ナガサキアゲハとオナガアゲハの雑交. *新昆虫*, **9**: 52-53.
- REMINGTON, C. 1958. Genetics of populations of Lepidoptera. *Proc. Tenth inter. cong. ent.*, **2**: 787-805.
- 1960. Wide experimental crosses between *Papilio xuthus* and other species. *Journ. Lepid. Soc.*, **13**: 151-164.
- 1968. A new sibling *Papilio* from the Rocky Mountains, with genetic and biological note. *Postilla. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ.*, (119): 1-40.
- RIDD, M. F., 1971. South-east Asia as a part of Gondwanaland. *Nature, London*, **234**: 531-533.
- 三枝豊平・中西明徳・巖 洪・矢田 脩・鈴木芳人, 1976. *Pieris* 属の種の問題に関する基礎的研究. [日本鱗翅学会第23回大会一般講演要旨]. *蝶と蛾*, **27**: 175-176.
- SHIELDS, O. & S. K. DVORAK, 1979. Butterfly distribution and continental drift between the Americas, the Caribbean and Africa. *Jnl. nat. Hist.*, **13**: 221-250.
- 白水 隆, 1955. 蝶類雑記. *新昆虫*, **8**: (4) 38-45, (5) 38-44, (7) 28-36.
- 1960. 原色台湾蝶類大図鑑. 保育社, 大阪.
- 1983. 種をどのように考えるか. *採集と飼育*, **45**: 116-120.
- STAUDINGER, O., E. SCHATZ, & J. RÖBER, 1885-92. Die Familien and Gattungen der Tagfalter. *Ex. Schemett.*, **2** (6) +ii+292 pp., 50 pls.
- 田中 章, 1957. 自然界におけるクロアゲハとモンキアゲハの雑交. *蝶と蛾*, **17**: 28-31.
- 高橋眞弓, 1978. “ヒメジャノメ”の亜種間雑種と“種”の再検討. *蝶と蛾*, **29**: 175-190.
- 梅木 功, 1954. キアゲハとアゲハの雑交. *Saphirinus*, **2** (4): 68.
- WYNTER-BLYTH, M. A. 1957. Butterflies of the Indian Region. *The Bombay Nat Hist. Soc. Bombay*.

(Accepted 25 July 1984)