

日本生物相形成史の解明

— その方法について —

日 浦 勇

(大阪自然史博物館)

一国・一地域の生物相が歴史的に形成されたことは明らかである。種分化や種内分化もまた、地史的時間の経過の中で進化してゆくものである。これに疑いをはさむ研究者はいないであろう。しかしながら、生物学研究者にとって、現在の生物相や分布圏、種間・種内変異、生活の研究から、その歴史的経過を論じることがきわめて難しい。そこで、歴史の問題を柵上げにします、というのがおおかたの研究態度といってよいだろう。しかし、不可知論に逃げこんでは前進がない。

日本列島の生物相形成史を要約するよりは、研究方法についてのべることが種生物学研究会のシンポジウムの目的に適していると考えるので、筆者のつたない考えをのべることにする。

生物学と古生物学

日本列島生物相形成史を現生生物学の立場からアプローチしたもの、ネズミを材料にした徳田（1941）の有名な論文がある。植物畑では、小泉（1919, 1931）から堀田（1974）にいたる系列などがあるが、地史的時間の目盛りを入れる——編年 *chronology* には到っていないようである。

古生物学の立場からは、亀井（1962）の論文から樽野（1978 a, b）、樽野・河村（1980）にいたる報告などがある。同じ哺乳類を材料にしながらも、徳田の解釈と亀井の見解とは必ずしも一致しなかった（徳田, 1969, pp. 36～37）。このことは亀井の材料は大型哺乳類、とくに長鼻類であるのにたいし、徳田の材料が小型哺乳類であって、研究材料とした生物群の進化速度や生活要求の相違に起因する可能性もある。現生生物学者の推論のどこに問題があるかは河村（1979）などの小型哺乳類の古生物学的研究と比較することで今後明らかにされてゆくことであろう。

古生物学の情報は生物相形成史の直接的・絶対的な証拠を提供するから、現生生物からのアプローチはこれにくらべて無力・不要のように考える人があるが、化石にすべての期待をかけるわけにはいかない。

第1に、すべての時代に万遍なく化石が発見されるわけではない。第2に、すべての地域に万遍なく化石が発

見されるものでもない。第3に、豊富な化石産地においても、化石生物相 *faunule* はその時代にその地に生育していた生物相 *fauna* の一部分しか代表しないものである（たとえばカンアオイの化石の発見は期待しがたい）。そして第4に、化石は生物個体の断片にすぎないので、種の形態学的属性をあまねく認識し難い。ましてや化石種の生活や生理、種と種との関係を知るのは、さらに困難である。

このようなわけで、生物相形成史や種分化史を古生物学者の責任課題だとして目をつぶることは、現生生物学者の怠慢ということになる。古生物学の穴を埋める生物学からのアプローチが必要である。両者相ともなって始めて事の真相が解明できる性格のものといえよう。

生物学者が生物相や種分化の歴史ととりくむためには、実証的な現在科学の厳密さを土台にしながらも歴史科学へと成長する努力が要請される。

「普遍的分布圏」の抽出とその限界

種子植物にくらべて、筆者が使っている昆虫は研究の歴史がはるかに短い。本草学の時代をもっていない。また、種の数が圧倒的に多い。そこで種あたりの情報量ははるかに少なく、現在でも毎年数十の新種が日本から記載されている状態である。種子植物の情報量に対抗できるのは、蝶やトンボなど少数の群にすぎない。

文献にあらわれた分布記録を集め、標本室でノートにとり、山野を踏査した結果、種分布のプロット・マップを作る。このような基礎的作業にもとずいて、多数の種分布図をつくってみると、いくつかの類型がみとめられる。植物では小泉（1919）の高山植物の分析にはじまり、日本海要素、フォッサ・マグナ要素、襲速紀要素、満鮮要素、中部支那要素（⇔日本・ヒマラヤ関連植物）、東亜北米型分布、暖地性要素など、多くの分布類型が抽出された。これらの分布類型は、ひとり種子植物だけでなく、他の生物群にも共通することが多く、昆虫でもあてはまるものが多い。「分布類型」、「分布パターン」、「分布要素」、「普遍的分布圏」、「generalized distributional track」等々、呼び方はさまざまである。

種分布圏は歴史的に形成されたものであるから、異質

の(系統的にも、生活様式の上でも)生物群のあいだに普遍的分布圏がみとめられるという事実は、そこから生物相の歴史をひもとく手がかりが得られる可能性をしめしている。

たとえば「満鮮要素」にぞくする動植物は、国外ではアジア大陸東北部(華北、旧満洲、朝鮮を主体)、国内では九州中北部、中国地方、三河地方、中部地方に分布し、草原や湿原、ときに林縁などの明るい草原的環境に生活し、気候的乾燥とおそらくむすびつき、大陸産と日本産の種内分化が顕著でなく、おそらく第四紀の寒冷期に日本列島に侵入した生物、と考えられている(日浦, 1978)。村田(1977)は侵入の時代を、亀井の黄土動物群渡来期と推定している。

いっぽう「日本海要素」は、主として本州の日本海斜面に分布し、日本固有であり、湿潤な林床に生活し、冬の多雪と何らかの形でむすびつき、しばしば太平洋斜面に姉妹群をもち、日本海への暖流の流入による豪雪地帯の形成に応じて日本列島で分化・成立したものであり、その時期は平床海進期(リス/ウルム間氷期)でなかったか、と推定されるものである。

しかしながら、満鮮要素は東アジアの暖帯で発展した群とユーラシア内陸で発展した群の少なくとも二つの群からこの地域に入りこんできた種の混合群であるらしく(堀田, 1967)、日本侵入の時代も黄土動物群(ナウマン象など)渡来期ただ1回だけでなかった可能性がある。日本海要素の中には、トガクシショウマのような古型の遺存的な種から、太平洋側に対応する種または変種をもつ新期に分化した種までがふくまれる(堀田, 1974)。

普遍的分布圏の抽出は必要かつ重要な基礎作業ではあるが、それによって直接に種の歴史が解かれるものではない。近縁種の分布圏との関連を分析する作業が必要である。

「分布の中心」の抽出とその限界

「東アジアの暖帯で発展した群」とか、「ユーラシア内陸で発展した群」などという、しばしば使われる表現は、生物群というものが特定の地域で種分化が集中して行われる性質をもっているのだ、という暗黙の了解に根ざしている。もしも生物の系統発生にこのような性質があるのであれば、分化の中心というものはあるのであり、分化の中心は、現生生物のデータからは近縁種の分布圏を重ね合わせる作業によって客観的に抽出される「分布の中心」と近似的な位置にあるのではないか、という考え方も出てくる。

日本の蝶の属レベルの等種数分布図をつくってみると、アメリカ合衆国(ミヤマセセリ属 *Erynnis*)、アルタイ山脈(ベニヒカゲ属 *Erebia*)、パミール～中近東(モンシロチョウ属 *Pieris*)、東ヒマラヤ～四川盆地(ウラ

ナミジャノメ属 *Ypthima*、ヒカゲチョウ *Lethe*)、ビルマ～スンドラランド～フィリピン(コジャノメ属 *Mycalesis*)、ワラセア(コノマチョウ属 *Melanitis*)など、さまざまな地域に種数の濃密な「分布の中心」(=変異の中心)がある(日浦, 1971)。

こうした属の等種数分布図の中に、問題とする日本の種の分布圏を記入すると、属の「分布の中心」と種分布圏の地理的位置関係から、種の成立過程が察知されるようにみえる(図1)。たとえばオオチャバネセセリ属 *Polytremis*は、四川盆地を中心に華南～ビルマ～マレー半島などアジア大陸南部の暖帯～亜熱帯地方で系統を展開させ、その中から東北方向に進出し、日本をふくめた湿潤な暖帯～冷温帯に適応、分化したのがオオチャバネセセリ *P. pellucida* である、といった推定や(図1-1)、チャバネセセリ属 *Pelopidas* は、東インド～ビルマ～マレー半島～華南などの熱帯～亜熱帯地方で系統を展開させ、その中から北方に進出し、日本をふくめた東北アジアの乾燥した冷温帯に適応、分化したのがミヤマチャバネセセリ *P. jansonis* である(図1, 2)、といった推定である。

この操作の欠点は、図化の操作によって抽出された「分布の中心」が果して属の「分化の中心」であるのかどうかはわからない点にある。何よりも具体的な日本のオオチャバネセセリやミヤマチャバネセセリといった種の分化が、「分化の中心」や「分布の中心」と如何なる地理的關係をもって行われたかがわからない点にある。

そこで、等種数分布図の作製によってみちびかれる「分布の中心」が、群の系統発生の何を指示するものかを分析する必要に迫られる。

「分布の中心」とは何か？

アゲハチョウ属 *Papilio* は約208種あり、ほとんど全世界に分布する大属である。いくつかの亜属や、さらにいくつかの Section や種群に分類される。日本に関係ある種群ごとに等種数分布図をえがくと、キアゲハ種群(12種)やカラスアゲハ種群(12種)は、それぞれ北米西部や四川盆地に種数が濃密で、「富士山型」とでもいうべき分布の中心の明確な分布様相をしめす。ところがナガサキアゲハ種群(11種)、シロオビアゲハ種群(5種)、ナミアゲハ種群(2種)には明確な種数集中地がみられない。大多数の種が異所的分布関係にあるからである。モンキアゲハ種群(5種)は中間的である。このような同じレベルのタクサにみられる分布の重複型と非重複型は何によるものであろうか。

三枝ら(1977)はアオスジアゲハ亜属 *Graphium* 24種の系統分析を行い、系統分岐図を作製し、地理的分布を考察した。彼らの再構成した系統分岐図にしたがって、低次タクソンから高次タクソンへと等種数

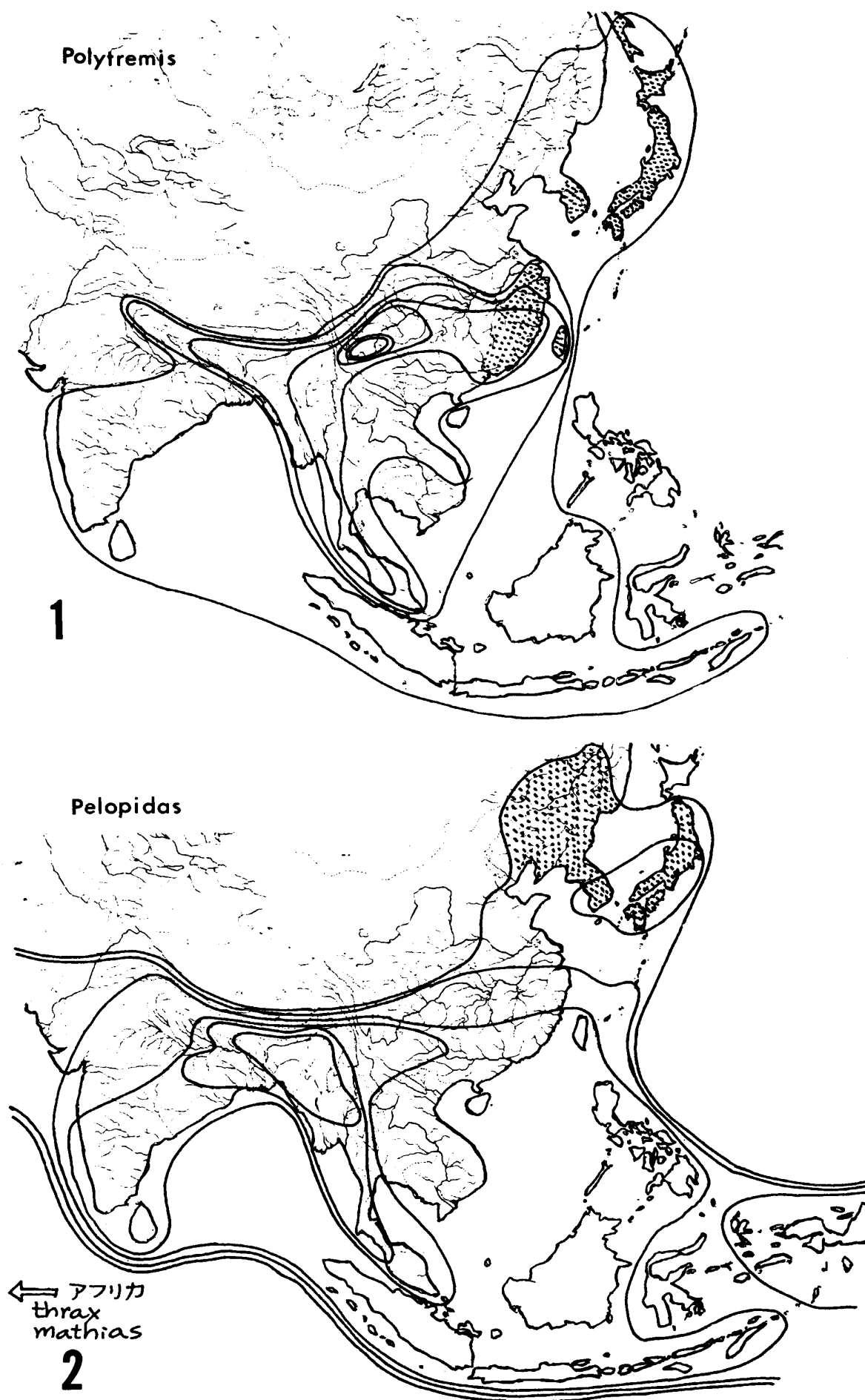


図1 オオチャバネセセリ属 *Polytrema* とチャバネセセリ属 *Pelopidas* の等種数分布図

分布図をえがいてみると、この間の事情は明白である。彼らが共通祖先種から分化したと認定した姉妹種の分布関係は、少数の例外をのぞいて異所的である。したがって等種数分布図には重複がなく、「分布の中心」はみられない。ところが高位のタクソンほど重複が顕著となり、亜属レベルではビルマからスダンランドにかけて分布の中心が明確にあらわれてくる。つまり分化史の古い群は単峯集中型となり、新しい群ほど低平型で中心は不明瞭となる。これの一般化がゆるされるならば、*Papilio* 属の種群にみられる単峯型（重複型）と低平型（分布の中心の明瞭でない型）のちがいは、種群の分化速度の遅速または種群の成立期の新旧を反映していると考えられる。分類学的には亜属と種の間という意味で同じレベルに扱われても、種群というタクサのそれぞれの系統発生上占める位置が違うことが等種数分布図作製という操作によって判断されることになる（日浦，1977）。

三枝ら（1977）が *Graphium* 亜属について出した結論は次のようである。

①種分化は祖先種分布圏の地理的分割によって起るのが一般的である。

②異所的種分化が完了してのち、姉妹種の双方またはどちらかの種が分布を拡大し、分布圏が次第に重複するようになる。

③それぞれの系統枝の中に広域分布種が発生する。

④広域分布種には共通の性格がある。そのひとつは「市街地のような疎林的环境にも適応できる生態的特性を具え」ていることである（この亜属は森林の生活者）。

⑤このような広域分布種が、次の時代の幹種になる、と思われる。

さらに付言すると、⑥異所的種分化が一般的であるというものの、少数の群（*Graphium* 亜属の場合は *Eurypylus* 群の4種）では、種分化の歴史が形態的分化の度合から判断して他の群よりきわだって古いとは思われないにもかかわらず、分布は同所的である。これが同所的種分化に起因するのか、それとも異所的種分化後の急速な分布拡大によるのかは不明である（原著者は後者の見解をとっている）。

以上の検討から、①種分化は異所的であるのが一般的であり、したがって②現在の「分布の中心」はけっして過去の「分化の中心」ではないことがわかる。しかし、③現在の「分布の中心」の周辺地域一帯に過去の異所的種分化をもたらした地理的隔離機構が比較的集中しており、その意味で「分布の中心」付近一帯が群の系統進化の主舞台であったと判断してだいたい間違いはない、といっていよう。

各種の生物群を材料にしてアオスジアゲハ亜属についてなされたような系統分析と、再構成された系統発生像にしたがって地理的分布を検討し、個々の生物群につい

て具体的に「血縁の地縁的展開様式」を明らかにする作業が蓄積されるべきだろう。その上で、アオスジアゲハ亜属で得られた傾向がどの程度一般化できるか、適用範囲と適用限界を明らかにしてゆかなくてはなるまい。

系統分析の必要性

系統学的検討のないところに種の歴史の決定は有りえない。系統学の方法には様々のものがあるが、子孫的形質共有 Synapomorphy を武器に単系統群を抽出し、系統分岐図 cladogram を再構成する HENNIG の方法がもっとも有効のように考えられる。

カンアオイ連 Asareae を材料にした系統分岐図の試案を作ってみたが（日浦，1980a），昆虫のみならず、種子植物にもかなり有効でないか、との感触をえた。ただし筆者には植物形態学知識が皆無なため、形質の評価はもっぱら前川文夫博士の一連の記事を借用した。カンアオイを食草とするギフチョウ属 *Luehdorfia* のふくまれるウスバアゲハ亜科 Zerynthiinae の属レベルの cladogram を作製した（日浦，1980b）。これらの経験からして、HENNIG の方法の問題点は次のようである。

①形質の祖先的状态 plesiomorphous state と子孫的状态 apomorphous state の判定の基準。

②二分岐 dichotomy と多分岐 polytomy（放散 radiation）の問題

③子孫的形質の姉妹系統枝への相互配分が常に認められるかどうかの問題

④植物の特殊事情として、交雑による新種形成が頻繁に（？）行われたときの分岐学的解析の困難さ（福田，1980の表現によれば、二次的種分化 secondary speciation の問題）。

相対的編年から絶対的編年へ

Cladogram が構築され、それが多様な形質群により検証され、生物学の各分野からの検討・批判に耐えて、対象とする生物群の進化史をもっとも近似的に表現できた段階に達したならば、各系統枝 phyletic lines の分岐点 branching points の前後関係は、当然、分岐の生じた時間的前後関係（新旧関係）をあらわすことになる。つまり相対的編年ができることになる。この意味でも系統発生像の再構成は general reference system として生物相の歴史の研究に有効である。

この「相対的編年」を地史的時間の流れの中に具体的に位置づける「絶対的編年」へ、可能なかぎり接近させる必要がある。そのためには次のような作業がある。

①化石情報のくりこみ

その生物群の化石が、たとえわずかでも発見されたならば、化石種のもつ子孫的形質を手がかりにして cladogram の中にくみこむことができ、化石種の産出時

代から系統枝の分岐点の絶対時代を推定できる。これは同時に姉妹関係にある系統枝の発生年代を確定することになる。したがって化石種が多く発見されるほど各分岐点の絶対年代の推定巾が狭まり、全体として群の系統発生・の絶対的編年が完成に近づく。

②地理的隔離機構の発生年代のくりこみ

種分化が一般に異所的であるならば（筆者は同所的種分化を否定するものではない）、分化をもたらした地理的隔離機構が重要である。なぜなら、同時代に同地域を舞台にして系統発生を展開させた異なった生物群のあいだには、隔離機構が共通して働いた可能性があるからである。

群Ⅰにおける姉妹種AとB、群Ⅱにおける姉妹種CとD、群Ⅲにおける姉妹種EとF……が互いにそれぞれ異所的分布をしめし、しかも同じ地域が分布境界になっているならば（普遍的分布境界）、その地域が過去に群Ⅰ、Ⅱ、Ⅲの種分化にひとしく隔離機構として作用したと考えるてよいであろう。その意味で、普遍的分布境界の中には気候的性格のものもふくまれるが、普遍的な分化境界もふくまれている。

日本産アゲハチョウ科は20種あるが、そのうち熱帯～暖帯に分布域をもつ種が姉妹種とのあいだに普遍的な分化境界をもつと判断される地域は、バシー海峡、ミンドロ海峡またはバラバック海峡、マカッサル海峡、およびガングス平野～ベンガル湾等である。かつての生物地理学上の問題点であったWallace線はこのような意味をもっている。

普遍的な分化境界が現在の海域にある場合、そこが種分化にさいして隔離機構として作用し始めた地史的時代を確定することは困難である。なぜなら、海洋地質学は最近急速に進歩したとはいうものの、各海峡や海盆の発生年代の決定にまでは到っていないからである。かつてZEUNER（1943）は熱帯アジアで分化がいちじるしいトリバネチョウ類の分化年代の推定を行なったが、この意味で時機尚早であった。

日本列島内部で異所的分布をする多くの固有種からなる属が動植物に散見される。筆者はこれを異所的な分化型とよび、カンアオイ属、テンナンショウ属、ササ属などの植物や、オオオサムシ属、ナガゴミムシ属、コブヤハズカミキリ属、シリアゲムシ属、ヤチグモ属などの昆虫・クモ類を例にあげた（日浦, 1978）。その後昆虫ではクロナガオサムシ亜属 *Leptocarabus*、コバネフキバタ属 *Parapodisma* やササキリモドキ亜科 *Meconeminae* のいくつかの属がこのタイプであると判った。

これら異所的な分化型固有群における普遍的な分化境界は現在の陸域に求められる場合があり、堆積物の地質学的検討から地理的隔離機構の発生と継続の時代を決定でき、ひいては姉妹群分岐の絶対年代を知れる見とおしがある。フォッサ・マグナ西縁の長野盆地・松本盆地・甲府盆地・

富士川流域低地をつらねる低地群や、大阪層群相当層の堆積盆であった近畿中軸部を東西に連ねる盆地群は、普遍的な分化境界の好例であろう。

③種の生活環境の成立年代のくりこみ

種の生活は種固有の要求によって特定の自然環境とむすびついて維持されている。この環境選好の巾が狭く（stenobiotop）、かつその環境の発生年代が明らかであるときは、編年に利用できる。たとえば日本列島における氷河の形成年代はモレーンの研究などからリス氷期以後と考えられている。化石周氷河地形もしだいに判明している。周氷河環境とむすびつく高山帯生物相の形成の時期は、第四紀のあまり古くへはさかのぼらないのではないかと考えられるわけである。

耕地雑草のほとんどが外来で、数千年の歴史しかもたぬという判断は、日本列島における農耕——耕作地の出現の歴史から判定されているわけである。

ただし、この方法は、姉妹種のハビタートと分布関係を考慮しないと判断をあやまる危険性がある。現在農耕地とむすびつきのつよい2倍体タンポポが、耕作にともなう外来種ではない、と判断されるのはその好例であろう。

絶対的編年の武器としては①→②→③の順に厳密さが低下するであろう。ただし現生生物に関するわれわれ生物研究者の情報は、③→②→①の順にくわしいのではないだろうか。われわれはできるだけ化石の情報を、みずから発掘することによって増やしてゆく必要がある。

COOPE（1979）は中新世末期以後、とくに第四紀後半の化石甲虫のデータから、現在の地理的分布や異所性だけから安易に分化史を推定する態度が陥りやすい誤謬をするべく批判している。

引用文献

- COOPE, G. R. 1979 Late cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography, and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 247-267
- 日浦 勇 1971 日本産蝶の分布系統 日本鱗翅学会特別報告 5: 73-88
- 1977 昆虫の生物地理と進化 科学の実験 28 (10): 8-15
- 1978 現生生物の分布パターンとウルム氷期 第四紀 21: 7-25
- 1980 a 地表性分化型生物の現在の地理的分布から推定したウルム氷期日本列島の環境区分 科研費総研Aウルム氷期以降の生物地理昭和54年度報告書 67-78
- 1980 b ウスバアゲハ亜科諸属の翅の紋様解析と系統論 大阪市立自然史博物館研究報告 33: 71-95

- 堀田 満 1967 日本列島における植物地理の若干の問題 ミチューリン生物学研究 3 (2): 122-135
- 1974 植物の分布と分化 三省堂
- 福田一郎 1980 交配様式と種分化 種生物学研究 4: 21-29
- 亀井節夫 1962 象のきた道—日本の第四紀哺乳動物群の変遷についてのいくつかの問題点 地球科学 60・61: 23-34
- 河村善也 1979 後期更世以降の小哺乳類 哺乳類科学 38: 29-47
- 小泉源一 1919 日本高山植物区系の由来及区系地理. 植物学雑誌 33: 193-222
- 1931 南肥植物誌前言
- 村田 源 1977 植物地理的に見た日本のフロラと植生帯 植物分類地理 28: 65-83
- 三枝農平・中西明德・嵩洪・矢田 脩 1977 *Graphium* 亜属の系統と生物地理 蝶 1: 2-32, 2-7pls.
- 樽野博幸 1978 a ウルム氷期の哺乳動物相 第四紀 21: 55-61
- 1978 b 陸棲哺乳類化石からみた陸橋問題 地団研 32 回総会資料集 198-205
- 樽野博幸・河村善也 1980 日本列島におけるウルム氷期後半以降の哺乳動物相 科研費総研A ウルム氷期以降の生物地理昭和 54 年度報告書 23-38
- 徳田御稔 1941 日本生物地理 古今書院 東京
- 1969 生物地理学 築地書館
- ZEUNER, F. E. 1943 Studies in the systematics of *Troides* Hübner (Lepidoptera Papilionidae) and its allies; distribution and phylogeny in relation to the geological history of the Australasian Archipelago. Trans. Zool. Soc. London 25: 107-184

〔討 論〕

司会：荻 原 信 介
(国立科学博物館自然教育園)

萩原 ご講演ありがとうございました。今夜はこれから、時間は無制限ということで討論をすすめてまいりたいと思います。

形質と系統樹と分化の型

中洲 アゲハチョウ科の系統分岐図は69の形質について祖先的か子孫的かを判断してつくられたということですが、こういう分岐図を作るうえで69という数は多い数でしょうか少ない数でしょうか。

日浦 生物の系統樹を描こうとする場合には生物の持っているいろいろな属性をできるだけひろいあげて、それを検討してこそ穏当な系統樹が描けるというのが一般的

常識であろうと思います。アゲハチョウ科では体のいろいろな構造について、あるいは構造だけでなく、卵や幼虫の形、食草、蛹化形式などについて、実にたくさんことがわかっています。しかし私は、羽根の模様だけで、つまり蝶の持っている形質群としては非常に偏ったものだけで系統樹を作ってみて、それがほかの形質から作った系統樹と矛盾しないかどうかを検証したいという気持ちがあったものですから、この図は羽根の模様だけでくみだてました。羽根の形質群をとりあげたのは、アゲハチョウ科の羽根が非常にたくさんの要素から成り立っていて、単位形質がたくさんあるからです。モンシロチョウのように白い地に黒い模様がぼつんぼつんとあるだけの蝶では形質のひろいあげようがありません。しかしアゲハチョウ科では羽根にたくさんの縞模様があるので、ひろいあげようと思えばいくらでも形質はあるわけです。私は時間的制約から69をやめたのですが、単位形質はもっとあるし、その組合わせを考えれば数はもっとふえます。

生物の持っている形質をぜんぶ単位形質に分解してしまつて、それぞれの単位形質ごとに祖先的か子孫的かの判定をする。それをもとに系統樹をくみだてるというやり方には、それでよしとするにはやはり抵抗があります。単位形質の組織のされ方そのものが問題なのだという気持ちがやはりあります。しかしそこまでいくには、まず最初のステップとして大先生の言われるとおりの方法で、形質をぜんぶばらばらにくずして練習をしてみて、そのうえでもっと高級なやり方を考えるところまでいきたい、そういうつもりでやってみました。

子孫的形質と祖先的形質—クラディズムの問題

森田 子孫的形質と祖先的形質を見分ける時にいったい何が基準になるのか、少し説明して下さい。

日浦 その質問がでてこないと種生物学研究会ではないと思っておりました。ヘニツヒ流の系統学に対する批判はいくつかに集約できると思います。その第一は、子孫的形質と祖先的形質をどうやって判定するか、その基準があいまいではどうにもならないではないかという形質の判定の基準の問題です。誰がみても納得のできる判定というのは容易には得がたいではないかというのがシンプソンやマイヤーのような古典的分類学者の反論のひとつです。それからこの機会に言っておきますと、二つめはつねに二分岐なのか、一群の生物が系統発生をしていくときに、最初から最後まで二つ二つとわかれていくのか。たとえば始原的な状態で祖先群が生まれ、そこで地球的な規模で何かの変動が起ったときには、一度にたくさんの種がわかれるようなことがあるのではないか。カラマツの有名な分布図がありますね。まん中になんとかカラマツの大きな分布域があつて、その周辺に他のカラ

マツの種の小さな分布域がたくさんある。それはまん中の広い分布をもつものがもとであって、何かの気候の悪化があって周辺に小さなポピュレーションがとり残され、それが隔離されてそれぞれの種に変わった。そう考えた方が考えやすい。そういう現象は蝶でもあるわけです。したがって系統発生のある時期においては、一度にたくさんの種がわかるようなことがあるのではないか。それを二分岐というコンピューターに入れやすいかたち、非常に近代的なみかけをもったかたちでおし通すことはおかしいのじゃないか。これは私が考えている批判です。

もうひとつは、ヘニッヒ自身がくり返し言っていることですが、祖先種CがAとBという種にわかれるときに、分岐したということは必ず片方に子孫的形質があって、それとはちがう形質においても一方が子孫的であるという条件を満足させなければならない。そう教科書に書いてあるわけです。しかし、ヒメギフチョウからギフチョウが生まれたという具体的状況を考えていくと、片方に子孫的形質がないという場合もあるのじゃないか。ある祖先種の一部分の集団だけが特殊化をおこしたときに、Aという種にだけ子孫的形質があらわれて、Bの方の種はそれに対する別の子孫的形質をもっていないということもありうるのじゃないかと考えられます。

もうひとつは、植物の場合雑種起原の種あるいは分類群が考えられる。そうすると、こういう分岐学派の方法は植物には適用できないのではないか。私は今のところ、この四つの疑問がでてくるように思っております。そこで、最初のご質問の、形質の子孫的状态、祖先的状态をどうやって判定するのかという問題なのですけども…。

森田 *Asarum* (カンアオイ属)で説明してください。
日浦 たとえば *Asarum* で説明しますと、雲南にある *Saruma* というものは、花卉がよく発達していて、がく筒の外に出ているわけです。一方日本のカンアオイのうちサカワサイシン類とキンチャクアオイには退化花卉がでてきます。ほかのカンアオイにはぜんぜん花卉がないわけです。そうしますと、花卉という形質をとってみると、花卉があるというのは普遍的な形質ですね。ですからこれが消失しているということは、これは特化形質である。つまり子孫的形質であると判定するわけです。これはおそらく誰も否定できないでしょう。このように本来あるはずのものが、ある群にだけ失われているとその状態は子孫的であると判断されます。それから発生の途中で卵から親になるまでの間に、虫であれば幼虫、植物であれば芽生えといった時期ですね、その時期の形質で幼虫あるいは幼植物の生活にとって必要である以外の形質が親にもちこされた場合は原始的である。それが変形された場合は子孫的である。

分岐学的な研究を発表しますと、形質判定の根拠は何かという質問が必ず出されるわけです。このことは非

常に重大な、まじめに検討をすべき問題です。そのため形質の状態の判定の根拠については、いろいろと議論をされてだんだん形をなしてきております。先程紹介しました *Graphium* 亜属の系統分析をやった三枝君が、現在ある講座の系統論を分担執筆するために考えをまとめております。他人に責任をなすりつけるのはよくないことですが彼の見解をちょっと紹介します。

ひとつは古生物学上のデータです。古い時代に発見された化石のもっている形質は原始的である。現生のものがそれから変っていると子孫的状态である。これは文句の言いようがない。それから発生学上のデータです。胚で胚器官固有の機能をもつ構造以外の形質は原始的である。また、幼虫と成虫の生活様式が基本的に同一の場合には、幼虫にあって成虫になって失われる形質は祖先的である。それから形態学的な形質ですが、未分化で低機能の状態、あるいは同一機能ははたしていても適応の程度が低いと思われるものは原始的と考える。機能や構造が全般的な適応を示す一般的な状態のものは原始的と考える。本来的な機能から二次的な機能への転換が確認または推定できる状態は子孫的と考える。この例をあげますと、蝶には擬態という現象があります。毒蝶というのがいて、幼虫がウマノスズクサ科などのアルカロイドを含む植物を食べるので成虫がアルカロイド由来の毒性の物質をそのまま持っている。一方、幼虫時代にそんなものを食べない別の系統の生物群がいて、羽根の斑紋が非常に毒蝶によく似ている、形も飛び方までも似ているということがある。そうすると、そういう成虫が擬態をする種に近縁で、たとえば羽根の模様の形質について擬態をしない種があったとするとこちらが原始的である。一方は擬態のために形質が変化させられたと考えるわけです。

それから機能が退化していると考えられる場合、機能が崩壊していると考えられる場合は子孫的である。もうひとつは、現生種における形質の状態の分布様式です。近縁群に非常に一般的にみられる特徴は原始的であって、特定の群にだけその形質が非常にかわっているとそれは子孫的とみなす。それから、ちょっとこれは異論があると思うんですが、ある生物群内で transformation series がある場合、すなわちある形質がある属で一連の変化系列を示す場合です。近縁の属で同じ形質が別の変化系列を示し、また別の近縁の属では別の変化系列を示し、それらの近縁属の transformation series がいずれも一点をさす場合には、この状態が原始的と考えるわけです。

このように、いろいろ考えて形質の状態を判定するわけですが、非常にかわった形質があってそれを使いたいけれどもその状態が祖先的か子孫的かいくら考えてもわからないときはこれは除外します。

形質の組織化

森野 日浦先生が先程少しふれられたように、蝶の斑紋は全体のパターンに何らかのまとまりがあると思われます。そしてそのパターンというものが、割に単純にコントロールされているのじゃないかと考えてみたくなるのです。そうすると、全体のパターンが比較的小さな契機でかわりうるのではないか。そういう斑紋のパターンを69の形質にわけますと、かえって全体のパターンというものを見失ってしまうのではないかと考えるわけです。先程、より高度な扱いをめざしたいとおっしゃられましたが、そういう方向について具体的なお考えがありましたらお聞かせ下さい。

日浦 おっしゃる通りの現象があります。ただ、私が今日紹介したギフチョウの類では、種の中での斑紋の変異というのは非常に少なく安定しているのです。属あたりの種数を数えてみますと、ギフチョウ亜科では一属あたり1種ないし3種です。ただ *Parnacius* 属だけが34種か35種あるわけです。これだけ例外なのです。アゲハチョウ科には別の亜科にアゲハチョウ亜科というのがありますが、その中で最大の属は *Papilio* 属で、270くらいの種があります。分布も殆んど全世界をカバーしています。そういう *Papilio* 属になりますと、先程言いました擬態ですとか、雌の多型現象があらわれます。それは同じ種の雌に複数の型があらわれて、同じ種であることは明確なのに、変わりがたがあまりに著しいわけです。このように、系統発生最初の段階では属なり種なりの斑紋というのは非常に安定しているが、進化の極に達した *Papilio* 属のような場合には、擬態のように全く系統的にちがうほかの蝶に形態的に似ることによって捕食をまぬがれるような戦略をとるものがあらわれ、同じ種の中にかんたんに、単位形質だけではなく斑紋全体の組織がころりとかわるものがあるわけです。そういうものになりますと、私が分析したような方法は有効でないと思います。単位形質の全体を支配する何物かが問題なのであって、単位形質そのものの状態は問題でなくなるのです。しかしそういう現象は系統発生上の特殊な位置にある一部のグループに限られるように思います。したがって大部分のグループでは私の方法が有効であるように思います。

このきりかえがどうやっておこるのかはまだわかりません。それがわからないかぎり、私のアゲハチョウ科の研究というのは完結しないのです。毎晩博物館から少しずつ標本を持ち帰っては分析をやっているのですが、擬態をして雌に多型現象が出る種には頭をかかえざるをえません。そういう種は不思議なことに、雄の方も地理的に非常に変ります。また同じ地域でも個体変異のばらつきが大きい。常識的にかかれた系統樹ではいちばんトッ

プにくるもっともすすんだグループにそういう現象があらわれます。ほかのグループではそうじゃない。非常に安定している。そこがやはり進化というものの不思議で面白いところだろうと思うわけです。あまり答にならなかったかもしれませんが、現象としてはそういうことです。

異所的分化と同所的分化

渡辺 アオスジアゲハ亜属の等種数分布図について、同じ種群に属する種の段階ではアロパトリックになるという説明がありましたが、*Eurypylus* 種群の場合には種のレベルでも分布がかなりだぶっているということでした。この図についてもう少しご説明下さい。

日浦 痛いところです。系統樹の方を見て頂きますと、この系統樹を作りあげた三枝君らも *Eurypylus complex* として片付けているでしょう。じっさいに自分で調べたことはありませんが、この類は形態上非常によく似ているのです。彼らが系統分岐図をきちんと提示できなかった理由がわかるほどよく似たグループなのです。だからこのグループに限っては同所的種分化というのがおこなわれたかかもしれません。この群をのぞけば分類群を低次にとればとる程分布関係はクリアーにわかれてきてアロパトリックになっていく。これは認めてもよいだろうと思います。*Eurypylus* の場合はほかのアロパトリックな関係にある種どうしのちがい以上に接近した形態をもっている。それは斑紋だけでなく交尾器をはじめあらゆる形質でよく似ているのです。したがってヘニツヒ流の分岐学的分析では何ともやりようがない。しかも地理的分布というのは同所的である。だから全アゲハチョウが地理的隔離によって種分化を起すというのはやはり言いすぎであって、大多数はたしかに生殖集団として地理的に隔離されることから始まるのだらうけれども、例外的に同所的な種分化というものを考えざるをえないかも知れない。その例はこの *Eurypylus* 群に求められるかもしれない。それはまだ何とも言えません。ともあれ、現実にはこういうものがあるわけです。

もう少し説明を加えますと、いろいろな蝶について等種数分布図を書く。あるいは近縁種群の種毎の分布図を一枚の地図に書くという作業を行なってみますと、やはり大多数の種分化というのは地理的な生殖集団の隔離による分化にはじまっているように思います。しかし決してそれが全てではないように思います。例にあげましたカラスアゲハ種群でも日本でこそ何とか同定できますが、中国大陸北部あたりの標本ですと種の同定に頭をかかえるような種があるわけです。そういう種は分布図をえがくとやはりシンパトリックになる。だから7割か8割は生殖集団の地理的隔離が種分化の出発点だろうけども、1割か2割かは同所的な種分化というものを考えざるを

えないのではないかと。そう思うのだけでもそれをつつとむための系統解析というのができないのですね。だからつつこめない。そういう問題が厳然としてあります。

渡辺 もう一点お聞きしたいのですが、同所的種分化をしているのではないかと思えるようなものは、植物ではブナ科などの多い熱帯のボルネオとかマレーシアとかそういう地域に多くて、北のたとえば日本とか旧北区地域とかにはアロパトリックな種分化をしているものが多いように思うのですが、昆虫でもそういう現象はあるのでしょうか。

日浦 そう思いたいですね。環境のマイルドな所ではちょっとした契機で生殖集団が分離するということがあったら分離されたどちらも生きていける。しかし北のきびしい環境下ではなかなかそうもいかないという、そういう物語を書きたい気持ちはしますけれども、まだ自分の材料ではそういう法則性を確信をもって言えるところまでできておりません。

小川 種や種群の同定に意見がわかれる場合がありますね。そうした場合には、土地がちがうからちょっとしたちがいで分けていくというやり方が多いように思います。したがってよりこまかく分けていくほど分布は異所的になる。逆にいえば、同所的なもののほど分類の基準がむづかしくてうまく分類できないということではないか。

日浦 植物ではどうか知りませんが、蝶に関する限りその問題はまずないと思います。日本鱗翅学会には四千人の会員がいます。日本最大の学会ではないかと思えます。ほとんどがアマチュアの人です。蝶をとるのが好きで好きで仕方がないという人が日本中をかけめぐって採集し、展翅して標本箱を毎晩にらんでいるわけです。何とか新種をみつけてやりたいと必死になっているわけです(笑)。

日本産アゲハチョウ科で日本特産のものはヒメウスバシロチョウ、オキナワカラスアゲハ、ギフチョウの3種です。ヒメウスバシロチョウはつい最近まで西はアルタイから中国大陆の北半分、朝鮮、ウスリー、アムール、樺太、北海道にまでいる種の地理的亜種だと考えられていました。斑紋などは全く同じで外観で同定せよといわれてもわからないのです。ところが雄のゲニタリアを解剖すると確然とちがうのです。それでこれは別種であるということにしたのですけれども、非常に批難ごうごうでして、雄の生殖器の形が少しちがうくらいで別種にされてたまるかという意見があります。オキナワカラスアゲハは先程同所的種分化との関係で問題になったカラスアゲハ種群の一部ですが、やはり琉球列島の島毎にちがう変異が増幅されたものであってカラスアゲハという一つの種の極端な地理的亜種にすぎないという意見があります。しかし一方でいろいろまじめに調べてちがう点を指摘した仕事もありますので別種にしてあります。

最近築地書館から「蝶—富士川から日本列島へ」とい

う本が出されましたのでぜひお読み頂きたいと思います。静岡の高等学校の先生のお仕事なのですが、キマダラヒカゲという日本の蝶の中では普通種の最たるものを、長年の研究の末2種類に分けたわけです。ヤマキマダラヒカゲとサトキマダラヒカゲです。それらは分布からいっても生態からいってもオーバーラップします。サトの方がネザサ食でヤマの方がササ食ですが混生しているところはいくらでもあります。それで明治以来一種とされてきたのですが、いろんな角度から検討を加えて別種だと結論されたわけです。そしてそれはうけ入れられております。たとえば幼虫の日週活動がちがう、一日のうち何時頃餌を食うかという習性までがちがうわけです。それから幼虫の形態ですが2令幼虫の顔のかたちがちがう。3令以後はまたずっと同じかたちです。斑紋にもよくみると安定した差があります。こういうパラパトリックと言われるような例も見つかりました。

同じ人がヒメジャノメというこれも普通種の蝶で日本から中国大陆、台湾、インドシナ半島まで分布していますが、この蝶のいままで琉球亜種とされていたものを独立種としました。これは、八重山のものが最もちがっていて、北へいくほど本土のものに似てくるので、単なる地理的亜種である、変異はクラインだという風に考えられていたものです。これを島どうし、及び島のものと本土のものとの間のぜんぶの組合せをかけ合せて、その F_1 、 F_2 の出現率を調べ、ゲニタリアが少しちがうということなども含めて別種だという結論を出されました。

アロパトリックに分化した分類群を種とみとめるかどうかという問題は常につきまといますけれども、あらゆる手段を用いて検証しようとしておりますので、ほかの虫はともかく、蝶に関するかぎりはまず信頼できる判断を下せるのじゃないかと思えます。外国の場合ですとフィリピンではアジア大陸側とスダラント側とであらゆるものがちがう、その程度は亜種くらいのものから種がちがうと誰もがみとめるものまでいろいろです。こういう場所ではアロパトリックな分類群のみとめ方というのは確かに問題になるのですが、日本では少なくともアロパトリックにちがうから別種にするといったやり方の段階は通りこしています。

現在の分布と古環境

高田 カンアオイの種分化に時間をくみこんだり、カンアオイとオサムシの現在の分布から、2万年前のウルム氷期の古環境を復元したりする作業にはかなりむづかしい面があるように思います。たとえばヒメカンアオイとミヤコアオイの分布のちがいですね。新しい大阪層群上にはヒメカンアオイがあり、基岩の古い葛城山などにはミヤコアオイがある。こういう事実からヒメカンアオイがより新しく分化した種であると結論されている。植物

の場合、いつもいちばん適した場所に生えているとは限らないわけですから、ニッチェを占めるうえで自分よりすぐれたものがくると、追いつめられて自分の都合の悪い場所に逃げこむということもずいぶんあるわけです。どちらが新しい古いということはこれでは言えない。こういうことを根拠に種分化の時間を考えることには無理があると思うのです。

それからウルム氷期の環境の復元図についてなのですが、花粉分析の結果にもとづいてたとえば塚田さんが描いているものとはずいぶんちがっている。地表の環境区分の復元ということなので、北海道型森林などと区分がより細くなっていることはわかるのですが、花粉分析の結果によるものとどこが一致するのか、どこがちがっているのか、もう少し詳しく説明して下さい。とくにウルム氷期に照葉樹林帯がどこまで残ったか、暖帯上部・温帯下部という日本の動植物にとっていちばん多様性の高い部分がどうなっていたのかということとの関連ではどうなのでしょう。

日浦 最初はこういう大それたことを言うつもりはなかったのです。ギフチョウの分布調査をしておりますうちにヒメカンアオイが生えているところと、他のカンアオイが生えているところとにちがいがあということに気がついたので。

伊賀盆地の調査結果について申し上げますと、西に大和高原とか東大和山地とよばれる基盤岩があり、東に布引山地とか鈴鹿山地があり、その間に伊賀盆地があります。伊賀盆地には古琵琶湖層群というのがあって、地史学者の研究によって水域の拡大・縮小が説明されているわけです。実際には古琵琶湖層群というのは盆地全体に連続してあるわけではなく、低い丘陵の周囲にきれぎれになって分布しています。それらの堆積した時代は調べられてわかっていて、それから復元して水域の範囲を考えているわけです。現実ここで分布調査をしてみますと、東西の基岩の上にミヤコアオイがあるわけです。一部盆地側においてきている場所もあります。ヒメカンアオイは私の説明では新しい堆積層の上にはしかないように思われるかもしれませんが、そうではなく古琵琶湖層群の分布域の中の基盤岩類の上にあることが多いのです。基盤岩類が頭を出しているところもかつては古琵琶湖層群が堆積していたと考えられ、そのごの地史的な経過の中で削剥されたものですね。そういうところの古琵琶湖層群と接触する地域や古琵琶湖層群の上にヒメカンアオイが生えています。したがってヒメカンアオイそのものは花崗岩の真砂のところの方が生育がいいのだと考えられますが、地理的にとらえると伊賀盆地の中に分布がおさまるわけです。

それから紀ノ川の上流地域では、今少しずつ調べているのですが、南に紀伊山地、北西に金剛生駒山地、北東

に大和高原があって、その間にたくさんの段丘が発達しています。ここではミヤコアオイは山地や高位段丘にあって、下位段丘にはカントウカンアオイ系の別のカンアオイがあるのですが、どちらも沖積層の上におりてきているわけです。ここは堆積した地層から何万年前に水域であったかがわかっているわけですが、そのうえにおいてきている程度がミヤコアオイの方がずっと小さい。そうすると、ミヤコアオイは分散速度がおそくて、かつて水域がひろがっていた場所が陸化したときにさっと分布域をひろげてそこを生息の場とすることができない種類で、逆にカントウカンアオイ系の地方型はそこへざっとひろがってこれる種類である。そうとしか考えようがないわけです。それでその根拠を知りたいために調べてみますと、ひとつの花あたりの種子の数がちがうのです。ミヤコアオイはひとつの花あたりの種子数が平均で6.6個です。一方ヒメカンアオイ及びカントウカンアオイ系の地方型は11.4個前後です。2倍とまではいかないまでも、これだけの種子生産量のちがいがあわけです。こういうことがひとつの論拠です。

高田 カンアオイは林床性の植物ですね。そういう林床性の植物が気候変動に耐えて同じ場所にとどまることができたのかという疑問があるわけです。

日浦 そこは堀田さんにも批判されたところですが。私は森林であるかぎり、上空をおおう樹種がどのように変わると、そこにがんばって生えていることができたのだらうと思います。

高田 林床のL層の厚さ、Ao層の厚さなどはずいぶん変化したと思うのです。そういう生態的条件をこえて生育できたのでしょうか。

日浦 私はそう思いますね。それから、これは経験的に気づいたことなのですが、いろいろなカンアオイを庭先に植えて放っておくと、葉の大きなミヤコアオイやほかのカンアオイはいじけて葉の小さなヒメカンアオイの葉形に似てきます。ところがヒメカンアオイはもともとのままの姿です。そして管理が悪いものですから森林性の動きの鈍いカンアオイはどんどん枯れていきます。残るのはヒメカンアオイです。それからじっさいに生育場所をみてみますと、ヒメカンアオイは平気で林の外に生えている。田の畔とかゴルフ場のまん中とかそういうところに生えているわけです。ところが葉の大きいほかのカンアオイはそういう場所には殆んどでてこない。日やけしてだめになってしまいます。種子はアリによって運ばれますから、両者に種子の分散能力の点で差があるとは考えられません。種子のサイズにも形にもちがいはないわけです。種子の生産能力と非森林的な、オープンな環境に生えられる能力に差がある。そういうことを自分で確めたものですから、こういうことを言ってもいいのではないかと思っているわけです。だから、カンアオイ類

は少々の植生の変動が起っても、生育地が森林的環境であるかぎり、なんとか生き残って来た植物であると思いたいのです。そのような植物の分布にもとづいて過去の環境の復元作業をするためには、まずその植物群の系統分岐図を確立する作業をきちんとしないと、単なる想像に終わってしまうのじゃないか、それが言いたかったのです。基礎作業としては、カンアオイのもっている形態を単位形質の子孫的・祖先的状态の共有にもとづいてくみあげてみる。そうすると、林床性で大きな葉をつけて、種子を少ししかつけないカンアオイが分化したと思われる地史的時間と、ヒメカンアオイのような新しく分散したと思われる種子をたくさんつけて、耐陽性に強いものの分化の時間との新旧というのははっきりしているのじゃないか。こういうような操作とつきあわせなければ、たしかに絵にかいた餅に終わってしまう。系統分類学の目的は、**General reference system** の確立である。

生物を歴史的に考えようとする場合に、すべてそこから出発し、それを基準にしなければならないものが系統分岐図である。それなしにいかなる生物の歴史性への追究もありえないというのが、最近の系統分類学者の主張です。だからそういうものをとり入れて、自分の野外での観察とあわせてやっていこうと思っているわけです。それを考えているから、きょうこの場に呼ばれて出かけてきたのです。もう10何年も前から、いま批判されたようなことを私は言われつつづけているわけです。それでもしょうこりもなくやっている。私は上空がブナの林になろうとカシの林になろうとコメツガの林になろうと、がんばって生きておれるような林床性の植物があっていいと思います。それが日本の植物の全部だというと、それはもう大嘘ですよ。たいていの植物はそうじゃない。例外をとりあげているのです。それがわかってもらえない。永遠にわかってもらえないかもしれない。

次にウルム氷期の環境の復元図について申しますと、塚田さんの花粉分析の結果にもとづく図（共立出版、生態学講座、古生態学）と意識的につきあわせてみることはやっております。ただ、塚田さんの図で自分が虫とか草を見てきた経験からおかしいと思ったことは、ウルム氷期最盛期における照葉樹林の分布が屋久島か種子島にしか残らない点です。大まけにまけて、鹿児島県の中中部あたりまで照葉樹林帯をあげることにするという記述があります（古生態学か、岩波の花粉分析か）。ところがそういうふうにと考えると、現在の照葉樹林の構成要素というのは、2万年前に種子島・屋久島を出発して、2万年間に現在の位置まで分布を拡げなければいけない。そう考えて、はたして照葉樹林に現在生息する全生物の分布を説明できるのだろうか。そういう疑問が根底にあります。塚田さんの図はじっさいに年代測定をしたサンプルから分析しているのですから否定はできませんが、

塚田さんの記述自体にあいまいな要素があるように、確定されたものではないわけです。また大阪自然史博物館の同僚である那須さんの話によれば、絶対年代の測定から2万年前と確定された地層からの花粉分析の資料というものは少ないのだそうです。だから塚田さんの図は十分に基礎のしっかりしたものというよりも、かなり推定をまじえているものだということです。最初に申しましたように古生物学の資料には、地域的に全地域をカバーできない、時代的に全時代をカバーできない、サンプルが当時の生物相全体を代表していない、同定にむつきしさがある、という四つの弱みがあります。そこでやはり、自分の材料で考えたいということが私のそもそもの出発点だったわけです。

プリントで配りました古環境図では、海岸線はだいたい100mの等深線に従って記入してあります。ウルム氷期最盛期の海面降下量については2つの説があって今だに決着をみないわけです。ひとつはマイナス85m説、ひとつはマイナス140m説です。その間の100mをとって書いてみたわけです。また日本海側斜面にコシノカンアオイのような節間ののびた、豪雪に適応した形態をもち、しかも常緑の草本やかん木がたくさんあることから、ウルム氷期最盛期に日本海側に豪雪を降らす条件があったと考えざるをえない。すなわち、対馬海峡が開いていて、黒潮の分流である対馬暖流が流入していて、海面の蒸気圧が高まって、それを北西の季節風が運んで雪にして降らせていた。もしそういう条件がなかったとしたら、本州の日本海斜面では乾燥プラス寒冷の条件が支配していたにちがいない。こういう考え方に支えられております。但し、朝鮮海峡が閉じていて、暖流が流入しなかった場合に、どのくらい雪が降るかというシミュレーションは自分ではできないので、そういう条件でも北陸や山陰の日本海斜面に豪雪に適応した植物が生き残れるかどうかということは自分ではわからない。そこで、いちおう朝鮮海峡はウルム氷期最盛期には開いていたと考えているわけです。

地理的隔離と種分化

井上 ギフチョウの種分化では食草の分化が重要な原因となっているということですが、昆虫の種分化では一般に食草の分化が種分化の大きな要因となるのでしょうか。それともほかになにかあるのでしょうか。

日浦 私の言い方がよくなかったと思います。また書いたものでもまずい書き方をしてきたのですが、食草がちがったから種が分化したとは考えていないのです。やはり生殖集団の地理的隔離が主要因だと考えています。昆虫では一年のうちある季節しか繁殖しないという、繁殖期の厳格に決まっているものがたくさんあって、正木進三さん（弘前大学）が気候的種分化とか季節的種分化と

かおっしゃっておられるような例もありますが、やはり主要には生殖集団の地理的隔離によって分化するのだと思います。

ただ、私のこの考え方には、日本の材料で非常に有力な反証があります。テントウムシの場合です。同所的種分化もあるということを言っておかないと片手おちだと思しますので紹介しておきます。ナミテントウという、その名の通りどこにでもいるテントウムシですが、成虫では全く区別がつかないのに幼虫の斑紋でちがっているものがあるのです。それは単なる種内変異として片付けられていたのですが、福井大学の佐々治さんの調べで、マツにつくアブラムシを攻撃するテントウムシは全く別の種類であることがわかりました。彼のところに標本を持っていってもやめてくれと言われるくらいよく似ていて、成虫では区別がつかないのですが、生きている幼虫の斑紋をみるとちがう。この型と、ふつうのどこにでもいるナミテントウとを交配させてみても成功しない。この場合でも地理的隔離による種分化がからんでいなかったという証明はありませんが、とにかく同所的にすんでいて、まちがいなく別種であるという事実があります。また雨の多い日本で、マツという植物が自然植生のマイナーな構成要素でしかないということも考えると、そのマツにつくアブラムシを攻撃するテントウムシは同所的種分化の例にあげられるように思います。このように日本でも今後の研究を通して同所的種分化の例がたくさんみつかってくる可能性はあると思いますが、私の経験だけから言うとやはり種分化の大きなひきがねは地理的隔離ではないかと思えます。

井上 地理的に隔離されたから分化するとはかぎりませんね。

日浦 そうです。もういちど生殖集団としてひとつづきになる可能性はあります。

地理的隔離との関係ではもうひとつ申しあげておきたいことがあります。日本の中で地理的分化の多い群を系統的にまったくちがったもの、生活様式もまったくちがったものからえらびだして（これは昆虫であったり、植物であったりするわけですが）、それらの群の近縁種どうしの種分化をおこしたと考えられる境界線を重ねあわせてみると、これはどこにでもあるわけではないのです。日本列島の特定の地域に集中する傾向がある。そのひとつは前川先生のおっしゃる糸魚川・静岡線にやっぱりあるのです。厳密にいうと糸静線の北のはしを少し東にずれるのですが、東北日本と西南日本で近縁種群の姉妹種の分布がこの線でわかれる例はわりに多いのです。現在昆虫学で研究のさかんなオオニジュウヤホシテントウの例もそうです。またオサムシとか、羽根のないカミキリムシとか、カワトンボとか、いくつかの群で例をあげることができます。そうするとこれは、いろいろな生物群

に共通する普遍的分化境界だと言えらると思うのです。こういうものをひろいだしてこのような境界線が、なぜ、いつの時代に成立したのかを、その地域の地質学的データから考えていきたいと思っています。海の中に普遍的分化境界がある場合ですと、最近海洋地質学がすすんだといってもやはり、海の底の地質の歴史についてはわからないことが多いのですが、陸上に普遍的分化境界がある場合ですと、その地域の堆積物によって境界の成立した時代を推定することが可能です。そういうやり方で種分化の時代がおさえられると思っています。

現生生物からの系統と編年

森田 今日のお話では系統分岐図を作ることがまず大事だ。それを作ったうえで分布類型とつきあわせてみないと編年はできないんだということですが、これまでの日浦さんがいろいろなところでお書きになってきた主張とだいぶちがうように思います。これまでは分布類型を平面的パターンとしてとらえるだけでは駄目だということで、そこに生えている植物なら植物の生活様式を克明に見つめていくことによって、たとえば満鮮要素の植物の渡来の時期は草原的植生が日本にひろがった時期だろう、草原的植生が日本にひろがったのは地史的にはこの時期だったろうという推定の仕方もあったわけですね。そういう方法と系統分岐図がまず大事だということとは、どこがむすびつくのでしょうか。

日浦 今までは生物学者としての努力を傾けて情報を収集してそれを地質学者の説にのっけていけば何とかなるだろうという甘い考えをもっていただけです。ところが、こういうやり方では地質学者の考えがころっと変れば自分も変らなければならないわけですね。これではだめだろう。地史学者の提出した資料に全面的におんぶしなければならぬような編年をやっているのはだめだという反省があるのです。生物を歴史的に見ようということを行った以上は、現在科学を歴史科学にまで高める努力をしなければだめだろう。そうでなければ現生生物を相手にしているものが編年をやる意味がない。生物学者と地史学者がたまたま出会って話をしたらできてしまうような編年しかできない。そうすると残された道は **General reference system** としての系統学を自分の中に確立することしかないのではないかという風に思っているわけです。

植物の人が分岐学による系統分析をあまりやらないというのは、雑種起原で成立した種が多いということに原因があるのだらうと思います。ただひとつ、植物の素人としての立場から疑問に思うことは、植物でも雑種による分化というのは種レベルの話であって、科や目が雑種起原でできるというようなことはないのじゃないか。だから植物の場合でも高次の分類群の場合には、分岐学に

よる系統分析の手法が有効なのではないかと思っています。先程から質問されてばかりですので、こんどはひとつ私の疑問に答えて下さい。若い人どうでしょうか。

森田 その問題は堀田先生あたりに答えていただくのが適当かと思います。私の感想なのですが、私は編年ということにすごく憶病なんです。そういうことを言うときぐたたかれそうな気がするし、自分でも非科学的な憶測を言っているように思う。ここに集まっている人も大部分そうじゃないかと思っています。でも日浦さんの書かれたものを読んだり、今日のお話を聞いたりしているうちに、もっと大胆に言う必要があるという気もしてきました。

日浦 そこが大学で研究している人と大学の外で研究している人のちがいだと思うのです。大学にいる人はやはりまじめな論文をたくさん書いて助教授になったり教授になったりしていかなければならない。ぼくは何を言ってもどっちみち教授にはなれないし、学生が来るわけでもないし、アカデミズムとは何の関係もないわけです。そういう社会的におかれた条件の差というものがあると思います。もうひとつは学問の進歩ということを見ると、物事をあいまいにしておくとうまくない。間違っているのははっきりと主張すれば、その主張はここが間違っているという批判ができる。そうすればそこを出発点として、批判した方も批判された方も進歩できる。それをやらないと、どこが問題の本質なのか、かなめなのかがいづまでたってもはっきりしない。そう思っております。

堀田先生、系統分析についてはいかがでしょうか。

堀田 雑種による進化という問題は、高次の分類群の起原に関してはそれほど重要でないと思います。細かいレベルでみると雑種はよくでてくるし、属の間でもこのような例はあるわけですが、そのような雑種から非常に新しい型の植物が生じてくるということはあまりないように思います。この点では植物も動物も事情は同じである。しかし、先程の普遍的分化境界の話のあたりから、やはり動物と植物とはずいぶんちがうものだという印象を強くしています。植物では気候的な分化境界の方が明瞭で一般的です。たとえば表日本と裏日本に対応する分化がそれです。動かないものの方がかえってよく動くということなのかもしれません。

系統分析については、私自身テンナンショウ属の種の系統関係についてつめきれていないというのが実状です。

矢原 植物の分類をやっている者としての感想ですが、植物の場合形質を祖先的か子孫的かと判断することがむづかしい場合が多いように思います。たとえば雄蕊の数ですと、12と6とあって、12から6に減ったという場合もありますが、いろいろな数があってどちらが先でどちらが後か判断に苦しむ場合がきわめて多いと思います。とくに近縁な種の間ほどそういう解析がむづかしくなるので、大方の植物の系統分類学者はもっと高位の分類群

でもっと精密な解析のできる材料を使って仕事をしている。それがうまくいかないようなたとえばテンナンショウのグループなどを相手にするとなかなかはっきりした答がでてきていないように思います。昆虫の話を伺っていると、外骨格を持っているせいか、非常にきっちり変化しているという印象をうけます。そのへんの事情のちがいが、植物の分野でヘニツヒ流の分岐学的手法がはやらない理由のひとつではないでしょうか。

植物の分布を系統関係を基礎において考えていくためには、館岡さんのお仕事にみられるような、2倍体と倍数体の分布をはっきりさせていくやり方、この場合には明らかに倍数体の方があとから出てきたもので、分布の上でも倍数体の分布域を派生的なものとしてとらえることができるわけです。それから、それに準ずるものとして、雑種の分布とその両親の分布を比較するやり方、そうした仕事もう少しふえてこないか、分布類型からぬけ出した議論というのはなかなかむづかしいのじゃないかと思っています。

それから、日浦さんのお話で少し残念だったことは、植物の生活についての話題がぬけてしまった。植物の分布を考えていくうえでオーソドックスな系統論に基礎をおくという姿勢は至極当然で大賛成なのですが、分布類型からもう一步ふみこんで、分布類型が成立してきた脈絡をみていく場合に、植物の生活内容というものがやはり問題です。動物であれば何を食っているかとか、はっきり見えるものがあるのですが、植物が何を食うかといってもむづかしい。むづかしいけれども、オープンなところと林床とでは食っている光がちがうという面もあると思うのです。しかしこれまで植物分野の人は、生活内容が問題だと言いながら、なかなかそれを引き出せずにいた。それを日浦さんは、植物をやっている人とはちがった感覚でとらえておられる。いわば動物を見る目で植物を見ておられるように思えるのです。種子の分散であるとか、種子生産であるとか、そうしたことを非常にすなおにとらえ出しておられるし、生活域といったものにも植物の人にはない感覚をもっておられるように思います。そのへんのお話をもう少し伺いたかった。

最後に、生活域との関連で植物地理の問題を考えていく材料として、最近考えていることを少し申し上げておきます。植物の生活にとって森林というものは非常に大きな意味をもつ存在で、過去の地史的過程では非常にたくさんの植物が森林の移動とともに動いただろうと思われます。日浦さんは最近、ギフチョウは暖帯落葉樹林のチョウだということをおっしゃっておられますが、この暖帯落葉樹林やその他の森林生態系が成立してきた背景を大陸域までひくくめて考えていく必要がある。そのさい、従来は大陸から植物が入ってきたということが言われているわけですが、過去に暖帯落葉樹林や温帯落葉

樹林が成立し得たのはやはり大陸の沿岸部であって、内陸部では乾燥気候の影響を受けて他の種類の森林がひろがっていたのではないか。そうすると、日本列島はそうした生態系に本拠地をもつ植物がもともと生育していた場所の一部として考えておく必要があるのではないか。そんなことを考えております。

日浦 人間やはり色気がありまして、せっかくこういう

機会が与えられると、少しはちがったことも考えているんだということを言いたくなるわけです。今日はそこで、従来言ったり書いたりしてきたことを言わずに自分が視野をひろげたいと思っていることを中心に話しました。(この後も、議論はつづきましたが記録はここまでで終わります。)

編集後記

第5号の編集は、従来どおり河野昭一（富山大学教養部）、阪本寧男（京都大学農学部）、堀田満（京都大学教養部）の3名の編集委員が編集にあたり、矢原徹一（京都大学理学部）が編集事務を担当いたしました。編集には例年よりも早くとりかかりましたが、編集者の海外調査や公務のために、演者の方々に校正の段階で時間的に余裕のない無理なお願いをしなければならなくなりました。討論のテープの文章化作業は、高須英樹、河原太八ら若手の会員で行ない、堀田と矢原が文章上の整理と統一を行ないました。可能なかぎり、発言内容に忠実であるように努めました。編集者の未熟さから誤った文章化を行なった箇所があるかもしれません。また事務上の手ちがい、一部の報告についての討論を再録することができませんでした。以上のような不手際につきまして、この場をかりてお詫び申しあげる次第です。

「種生物学研究」も5冊目を数えることになりました。この5冊に集録された報告と討論の中には、種生物学という学際的分野の日本における発展のあしどりが、いきいきと示されていると言えるでしょう。それはこれから種生物学を志す若手や、種生物学へ関心をもち始めている研究者にとって、またとないすぐれたテキストの役目をはたしてくれることと思います。5冊を通読してみると、実にさまざまな問題がとりあげられています。自然集団の染色体構成とその動態、交配様式や繁殖様式をめぐる諸問題、種の生活史と適応戦略、個体群動態とその調節機構、地理的亜種形成・クライン・生態型分化・雑種形成・倍数体形成などさまざまなパターンの種分化

の解析、種の多様性と適応、そして今回とりあげられた生物地理や雑草の生物学をめぐる諸問題等々です。これからのシンポジウムにおいては、これらの諸問題についての過去の報告と討論をふまえて、さらに一步すすんだ議論がたたかわされることが必要でしょう。「種生物学研究」5冊をそのためにおいに役立ててほしいと思います。

「種生物学研究」の発行は、もとより大学院生を中心とする若手の熱意と努力によってはじめられたものでした。5号を重ねる中で創刊号の編集にたずさわった者の多くが職を得るに至り、編集事務は次の世代へ引き継がれようとしております。この間、植物実験分類シンポジウムは種生物学シンポジウムと名を改め、会員制に移行して組織的にはずいぶん整理がすすみました。しかし一方では、シンポジウム参加者が多くなったために自由な発言や煮詰めた議論ができにくくなっているなどの問題点も指摘されています。こうした問題点の改善もふくめて、シンポジウムの運営や「種生物学研究」の編集に対して、そして何よりも種生物学研究そのものの発展に対して、若手が積極的な意見をもって参加していく責任を感じるものです。

最後になりましたが、2年間続けてシンポジウム開催のお世話をいただいた、鈴木昌友、荻原靖夫両氏をはじめとする水戸の実行委員会の方々に、心からのお礼を申し上げます。またこの号の編集には梅林正芳、伊藤元己、木下栄一郎の各氏にいろいろとご協力をいただきました。記してお礼を申し上げます。(矢原記)