

本邦蝶類における生態学的諸問題

1. 生態的地位の等しい種同志の競争の有無をめぐって

辻 英 明

(京都大学農学部昆虫学教室)

On Some Ecological Problems in Japanese Butterflies

1. Possibility of Interspecific Competition between Two or More Species
Which Have Nearly Equal Ecological Niches

By

Hideaki Tsuji

Entomological Laboratory, Kyoto University, Kyoto

一般に認められている“生態的地位”をめぐる諸原理のうち、等しい地位を要求する種間では競争が起ること、競争のあるところでは、その種が占める生活場所や地理的分布の条件の幅は一般に最適のところ（自分にとって競争者より有利なところ）にかぎられて來ること、特に近縁な種では生態的地位が等しいと考えてもよい位互に似ていることがあるが、同時に自然界では、近縁種や非常に似た要求をもった種が地理分布を異にしたり、同じ土地でも生活場所が異なったり、食草・活動時期等を異にしていて、実際には競争がさけられていることが多いらしいこと、そして『1つの生態的地位には1つの種』が多くの場合保たれていることなどが重要とされている。

同じ生活上の要求をもち同じ習性をもつ、すなわち生態的地位の等しい2種が、或る一定の環境で出会う場合についての Lotka の数学的研究の結論は、到達する平衡状態として (1) 兩種類が他種類をおかずよりも自身の増殖をはばんで、その結果両種ともに共存する、(2) 第1の種類が第2の種類の増殖を抑えて、その結果第2の種類は絶滅し第1の種類のみとなる、(3) 第2の場合の逆、(4) 兩種類が共に自身の増殖をはばむよりも他種の増殖に制限を与える、その結果両種類の始めの密度の高低によって結果が定まつてくる。と云ふ場合のあることを示した。

この実験的検証が、Gause, Crombie, Park, 内田等の研究によって行われているが（例えは内田, 1956を見よ）、本邦に於ける蝶類も、野外に於ける有力な資料を提供するのではないかと思われる所以、2・3 の例で問題を見出す手がかりとしたい。

1. *Zephyrus* の産卵をめぐる問題

成虫の産卵行動は幼虫の生活する位置と関係が深いが、それについて興味ある問題を提供する例がこれである。通常的にゼフィルスとよばれる本邦 20 数種の近縁種は、その経過がほとんど同じで、卵態趣冬・年1化であり、それらの生活史を調べることは食樹をつきとると云うことで解決される事が多かった。その間、林氏らの推進した越冬卵採集と云うユニークな研究法が、各種の産卵習性や食樹の種類をめぐって、すぐれた資料を提供するのである。このグループの中には食樹を共有するもののがかなりあり、産卵場所として選ばれる場所が又くわしく知られている。そしてその植物上のごくかぎられた産卵部位をも共有する種間関係が見出される。一般に孵化したばかりの幼虫は、早春もえ出る食樹の若芽の中にくいこんで摂食を開始するが、産卵は前年の夏にその芽のつけ根やそれにつづく細枝・大枝・樹幹と各種によって大体きまとった傾向をみて行われる。詳しいことは専門家におゆずりして、ここでは種間関係で問題となる場合を簡単に記しておく。

成虫の産卵にあたって“食樹の枝が無数にあっても、その樹の附近の地形、一群の樹林中に占める位置、枝の張り具合などから、母蝶の好んで産卵を行う位置が自ら限定されて来る”（林, 1952）。こうした真の利用空間のせましさ他の昆虫でも一般的であろう。こうして定まった枝でも更にこまかい部分の選択も自ら限定されて来て、それが種により差の少い場合（多くの場合、このグループはこの点でもよく似ている）。興味ある現象が見出される。

かくて同一の場所に、しばしば相並んで異なる種の卵が産みつけられる（林, 1952）。例えは、カシワの樹幹の割目にダイセンシジミ（クボウラミスジ）と *Favonius*

sp. の卵が和並んで産まれており, *Fevonius* sp. とジョウザンミドリシジミ, オオミドリシジミの卵が隣り合って発見され, ミズナラの休眠芽にアイノミドリシジミとジョウザンミドリシジミ, 又アイノミドリシジミとエゾミドリシジミ, 或いは, ダイモンシジミとジョウザンミドリシジミ等の卵がしばしば相並んで産みつけられているのが認められる(大場, 1951)。興味あることに, ゼフィルスの多くの種によって食草として利用されるコナラでは“休眠芽がミズナラより小型であるためか, 1種類で沢山だと云わんばかりに, どの休眠芽も殆んど1種類(の卵)が, がんばっている”のが観察されている(大場, 1951)。利用空間が限定された時, 産卵行動をめぐる密度効果が顕著に現れる例がアズキゾウムシとヨツモンマメゾウムシの種間競争で実験的に明らかにされている(吉田, 未発表, 内田 1956による)が, 同様なことがあるかも知れない。又このことに関連あると思われるが, 単にコナラのみからなる樹林で, クヌギ・ミズナラ・カシワ等の他種を混じない場合には“*Zephyrus* 相は驚くほど貧弱となり, しばしばオオミドリシジミのみを, しかも数少く産すると云う状態に達する”と云う(林, 1952)。

こうした事実は, 食樹の休眠芽をめぐる *Zephyrus* の勢力関係・其後の個体群の成長に, 種間関係がどのように働くか, 或いは全く無関係なのか等に大きな興味をおこさせるものがあるが, これは産卵に利用される空間, 幼虫の生活に利用される空間をめぐって, 成虫や卵の“個体数”的大小のもたらす棲息密度効果を中心にして展開をみせる問題であるように思われる。

従って, 一見似てやや異なる問題が, 同種内でもこの“個体数”的大小を通じて起つて来る, 1つのコナラの休眠芽に6箇ものアイノミドリシジミの卵が産みつけられていた(大場, 1951)場合と1箇のみの場合との前後の事情は果して同じであろうか。こうした利用空間当たりの個体数の多少は各種の特性に応じて, 今後研究すべき

点が多いと思われる。

2. クマキチョウークモマツマキチョウの関係

この両種の混飛はすでに認められた事実であるが, 幼虫同志の関係についてはまだなにも判っていない。その地方でのアブラナ科の花・果実を幼虫の食餌として共有する両種が, 先述の *Zephyrus* に於ける休眠芽以上に特殊な生活場所をめぐってどんな関係にあるかは興味ある問題である。しかし両種の幼虫が出会う事が *Zephyrus* のように実際に起る可能性があるかどうか判っていないようである。この事は *Papilio* のあるグループでも同様であろう。

ここでも種内に於ける幼虫個体数と, この限られた食物空間との関係を幼虫の習性を加味して研究する必要がある。クモマツマキチョウの飼育では, 幼虫の独居性が強く, 2頭が出会うと相手を退陣させるまで咬み合ふと云う直接的な“闘争”を展開する(清沢, 1951)。野外でこのことの起るかどうかは, 成虫の産卵習性に強く依存することになるが, さほど神經質に調べられていないようである。もし闘争の現場が容易に発見されれば, 種内の生存闘争が野外で実証される事になるので重要な問題と云わねばならない。

3. 群棲の問題

ついでであるが, クモマツマキチョウの様に排他的なものと, 少くとも同一種内ではむしろ群居することが生育上必要であるようなものとは明らかに両極端をなして居る。後者では食草は多数の幼虫を養うに足る形態的・生態的特性をもつて居ることが多いが, 群居の性質そのものは虫自体の特性である。このようなものでは, 種間・種内を通じての個体数の動きは自ずから独居するものとは異なるであろう。ヒオドシチョウなどでは1頭の母蝶が産みつけた卵塊の上に更に他の母蝶が卵塊を産みつけ大卵塊を形成することが認められ, 同様の例は他にもある(林, 1951)。

幼虫の群居を示すものの近縁種関係では, クジャクチ

Table 1 群居の強さの強さ

成虫の産卵の仕方	幼虫の棲み方	分散する時期	群居の強さ
1個ずつはなして産卵	1頭ずつ		小
↓ 数個ずつかためて (又は附近に)	集合せず棲息		
↓ 多数かためて(卵塊) (又は附近に)	集合して棲息…… 後で分散	若令で分散(孵化直後) 老令で分散(蛹化直前)	大

* 分散する時期は種によって定まっている。

ヨウコヒオドシ(イラクサが食草), サカハチチョウ(アカマダラ(やはりイラクサ類)等の好材料がある。ここでも種間で, *Zephyrus* のように同一植物上への産卵があり得るかどうかが問題の出発点であろう。

同時に群居性の強さ(強さ)にも注意せねばならない。私は一応第1表のように分けられると思う。即ち上段から下段に行くほど、その種の(幼虫の)群居性が強いと見えると思う。そうして近縁種では寒地に分布がずれているものの方が群居性が強いこと、又同種内でも寒地産のものの方が集中性が強くなることが認められるようである。このことは又別にふれることとして、この群居性の強さの相異が、種間関係の中で示す意義は歴史的にも又現在の生活の中でも考えねばならないと思われる。森下(1941)のみた樹上でのアリの種間関係では、占有種と非占有種に大別出来、占有種は集団的に枝を占有して侵入者を攻撃するが、これは群行動の大きいものであると云う。鱗翅目の幼虫の場合、むしろ先天的な群居は発育を促進し、経過をそろえるのに役立っているようである(細谷, 1956, 深沢, 1951)。

いずれにせよ、個体数の大小が考えられる時は特に群居性の問題を無視する事は出来ないであろう。

以上の例の外に、ヤマキチョウ、スジボソヤマキチョウ、イチモンジチョウ、アサマイチモンジ、スジグロチョウ、エゾスジグロチョウ等多くの問題があるようと思われる。

私は決して一方的な結論を出そうとつとめているわけではないので、実際野外ではまだなにも判っていないと云った方が正しい位に思われる。それで先覚の資料を借りて一応の問題の提起をしたにすぎない。そのついでに、2・3つけ加えておく事にしたい。

Lotkaの結論でも明らかな様に競争結果は、一方の種の絶滅をもたらすのではなくて、共存の場合も含まれ得るのである。

一方、Lackは同じ生態的地位を要求する2種でも、それらの個体数が共通の寄生動物や捕食者(別の環境要因でもかまわないであろうが)によって制限されれば、両種が何らの競争なしに共存するだろうと予見したのを、内田は生態的地位の等しいと考えられるアズキゾウムシとヨツモンマメゾウにゾウムシコガネコバチを寄生させる事によって、両方のゾウムシが共存する事を示してその実験的実証を行った。同時に野外の群聚構成にお

いて、層位の下位の種類数が上位の種類数より多いのはこの実証を認めることによって始めて説明され得るのではないかと強調している。野外の蝶ではむしろこうした組合せの方がより普通ではなかろうか(内田, 1952)。

更に別の問題として、一見同じ生態的地位を要求するようにみえる2種が、よく研究してみると意外にも互に見事な要求のズレを示している可能性もある。Lackは同じ水域で餌をとり同じだけで巢を作る2種の魚食鳥 *Phalacrocorax carbo* 及び *P. aristotelis* をよくしらべた結果、実際に巣を作る場所は異って居り、食物も後者が水の上層部の魚を喰うのに対し前者は底棲の生物を喰うので、実は競争がない事が判った(Lack, 1945)。

本邦の蝶類ではこのような荒っぽい調査段階はすでに通りすぎたものも少くないが、食性に関する地理的な差異、産卵習性などの相異など、ミクロな問題では決して油断は出来ない。こうした意味で、今後の蝶類生態学の前進のためにまずはこのような種間関係を念頭においた、生活史、習性、分布等の再検討がはなやかに行われる必要のある事を痛感するのである。

最後に、本邦蝶類の生活史の研究を高度のレベルにひきあげて来た人々に対して、改めて敬意を表する次第である。

文 献

(蝶類に関する文献は、あまりに多いのでごく一部のみ)

- 林慶二郎(1951). 日本蝶類解説、日新書院。
- 林慶二郎(1952). 新昆虫、5(1-3).
- 細谷純子(1956). 衛生動物、7(2), 77-82.
- 深沢 拓(1951). 新昆虫、4(10), 14-16.
- 清沢晴親(1951). ニュー・エントモロジスト、1(2), 19-21.
- Lack, David(1945). J. Anim. Ecol. 14: 12-16.
- 森下正明(1941). 昆虫、15(1), 1-9.
- 大場 衛(1951). ニュー・エントモロジスト、1(1), 43-45.
- 内田俊郎(1952). 個体群生態学の研究(I). p. 166-171, 京都大学昆虫学教室編集。
- 内田俊郎(1956). 昆虫の実験個体群についての生態学的研究(集団遺伝学一培風館)。

本邦蝶類に於ける生態学的諸問題

2. 近縁種間関係の考察・特に競争と進化

辻 美 明

(京都大学農学部昆虫学研究室)

On Some Ecological Problems in Japanese Butterflies.

2. A Consideration of the Interspecific Relationships between the Closely Related Species, with the Special References to Competition and Evolution.

By

Hideakira Tsuji

(Entomological Laboratory, Kyoto University, Kyoto)

はしき

先に同じ戸に入る近縁種同志の競争の有無をめぐる問題をとりあげたが(辻 1957), この問題は一方において、200種に近い本邦蝶類の中又はそれに準ずる各近縁グループ内で、どんな種間関係がみられるか、それが何を物語るかを考えさせずにはおかない。これは“蝶”が種間関係の上でどんな特徴をもつ生物であるかと云うことでもある。

本邦蝶類の野外での経過・習性等の研究は、白水・林・磐瀬・新村各氏等の直接間接の影響下に、多くのナチュラリストの努力によって、近々10年余りのうちに飛躍すべき進展をみせ(この間の事情は磐瀬(1954)に詳しい)、江崎・白水(1951)、林(1951)の労作にこれらの成果が結集された感じである。こうして大部分の生活史までも明らかにされてしまった後は、蝶類の生活史研究への転向の傾きもあって、蝶類の生態に関する研究は発展的な糸口を求めて低調になっているのが現状のようである。その間、新村氏は新しい研究面を開こうとして

暗示に富む著書(例えは 1951)を残されたが、30余歳の若さで急逝されたことは多くの人々によって惜しまれている。

さて、本邦蝶類をめぐるナチュラルヒストリーの山なす集積は、分布地域、棲息場所、幼虫食草、成虫発生回数、成虫出現時期、越冬態、成虫や幼虫の習性行動等、巨範な内容をもっている。

それでは、これらの事項をめぐって近縁種の種間関係はどのようなかたちで実在するのであろうか。又なぜそのようなかたちでなければ実在できなかつたのであろうか。

もちろん、現在検討できる資料は相当に詳しいといふても、もともと種間関係を研究するためのものではなかったものが多い。しかし、それ故に生ずる限界も承知の上で、一應頗引な前進を試みることも必要ではなかろうか。

種間関係のタイプ分け

例えば、現在多数の種について割合一様な正確さで比較出来、しかも生態的な種間関係で常に重視されて来た4つの項目、すなわち、分布地域、幼虫食草、年発生回数、越冬態だけをまずとりあげて、それらの一一致不一致あるいは重なり合いの有無から、同属又はそれに準ずる種間関係のタイプ分けを行い、その実例を示すと第1表の通りである。他の項目については、このタイプ分けの中で検討した方が、少なくとも現在のところでは便利の

ようである。又形態(大きさや斑紋など)についてもそう思われる。

この場合重要であるのは、各項目が各種についてこれこれであると云うことではなくて、そのこれこれが同属又はそれに準ずる種間で一致又は重なりを示すか(○で示した)、不一致又は重なりを示さないか(×で示した)と云うことであると思う。そしてこれらの4項目(もちろん他の項目もそうであろうが)が生態的にどんな意味

をもっているかと云うことが“関係”的具体的な意味づけになると思う。

分布地域：もちろん、地理的な空間の占有関係を示すもので、分布地域の不連続は無競争を保証するであろう。しかし地理的に“すみわけ”についても、境界が接している場合には、その境界が競争の最前線を意味している場合をも含む可能性があろう。分布をこまかくみて行くと“棲息場所”(habitat)につながることになる。これは別に1項目を成すべき性質のものであるが、残念ながらこの棲息場所を個体数の調査を通じて明確に表現した資料は少ない。しかし幼虫の棲息場所が食草の在り場所にまず限定されることは好都合なことである。問題は食草のある場所によって蝶が利用したりしなかったりする場合、食草上の位置(部分)によって利用の有無のある場所等に残るであろう。しかし、現在までのところ棲息場所の見事なすみわけは食草を通じてのもの以外は調べられたものが少ない。

幼虫の食草：限られた食性をもつ生物にとって、食物をめぐる種間関係は決定的な重要さをもっている。蝶では幼虫の食草に関する資料が主である(もちろん成虫についてもいくらかの知見はある。例えば新村 1951)のでこれをとりあげた。利用される食草(樹)の立地条件は、幼虫の棲息場所又は成虫の産卵活動の場をも同時に特徴づけるものであり、なによりも、幼虫の時代は蝶の一生のうちで生长期の大部分を占め、食性的範囲も限られている種が大部分であるから、このとりあげ方も意義深いと思う。

年発生回数：年間の世代のくりかえしの回数は、その環境に対する適応の方向を示す場合が多いようであ

る。例えは、食草が限られた期間だけしか利用出来ない場合には1化性の種が有利であり、その反対の場合には多化性の方が有利であろう。こうした有利・不利の関係は種間関係を理解するのに役立つと思われる。年発生回数は、休眠型式・発育速度等に関連しているが、一部を除いてそうした内容の研究はまだ不十分である。以下のことでは、内容を厳密にとりあげよりも、野外で1化性か多化性か、多化性の場合何回かと云うようにとりあげた方が便利である。それ故、なるべくはっきりした例を用いるようにした。

越冬態：同じ発生回数の近縁種でも、成虫の出現する時期が異なる場合がある。このことは、その種の個体群の年令構成(age distribution)の季節的変化に種的特徴を与えるメカニズムのあることを意味している。これは越冬態が種的特性を示すためであるとして大過ないと思われる。この事実は、本邦のように寒暑の移りかわりとそれに伴う食草の生育の移りかわりの明らかなところでは重要なことであると思われるが、従来は生理的な考察が多かったようである。しかし、現実にみられる昆虫一般の近縁種間関係で、越冬態が異れば同一時期に於ける個体群の年令構成がかなりはっきりちがって来ることが、その適応的な評価とともに重要であると考えられる。

タイプ分けに戻ろう。もちろん、このタイプ分けは前述のための一法にすぎない。とりあげた例も、よく調べれば他の型に移されねばならないものもある。実際ははっきり割切れる例は少ない。そのことも含めて、うなずける点や気になる点が統出するところに、この方法の手段としての有効性が示されていると思う。

各 タ イ プ の 検 討

1型

越冬態、発生回数、食草、分布地域の4項目を異にする近縁種間関係は見出せないようである。

2型

4項目のうちひとつだけが一致又は重なっているような近縁種間関係では、分布地域の重なる2D型のみが認められるようである。フタスジショウ(食草シモツケ科、3令幼虫越冬、1化性)——コミシジ(マメ科、老熟幼虫、多化性)の関係とか、オオミスジ——コミシジなどがその例になるかと思う。

3型

3A・3B・3C型：3型のうちでも分布地域の重なり合いをみせないA・B・C型は見出せないようで、このことは1型のA・B・Cが見出せないこと関係がある

と思われる。そしてこれはむしろ同種内の地方変異の中で期待される。

以上のことながら一見偶然のように見えて、実は相当積極的に本邦における現在の“種”的あり方とその由來を物語るものであるとしてさしつかえないと思う。一方地理的分布が重なっている場合に、他の2項目が重ならない関係は見出すことが容易である。

3D型：“シジミショウ”と呼ばれた1種が、実は1化性対多化性と互に発生回数を異にする2種の混合群であることが判り、更に両種の食草が全く別物であることが判ったのは、私の記憶にもまだ生き残っている(荒川、1951 a. b.)。卵で越冬し、成虫が同一地域に混じて生活しているヒメシジミ——ミヤマシジミの関係がこれであり、前者は1化性でキク科のヤマボクチ等を

Table 1 4項目の一一致不一致重合の有無にもとづく種間関係のタイプ分けとその例

タイプ	越冬態	発生回数	食草	分布	例
1	×	×	×	×	
2	A	○	×	×	
	B	×	○	×	
	C	×	×	○	
	D	×	×	×	○ オオミスジ — コミスジ
3	A	○	○	×	
	B	○	×	○	
	C	×	○	○	
	D	○	×	×	ヒメシジミ — ミヤマシジミ
	E	×	○	×	ミスジチョウ — オオミスジ
	F	×	×	○	ゴマダラチョウ — オオムラサキ
4	A	○	○	○	ギフチョウ — ヒメギフチョウ
	B	○	○	×	ヒメシジミ — アサマシジミ
	C	○	×	○	(ホシミスジ — フタスジチョウ)
	D	×	○	○	ヒメジャノメ — コジャノメ
5	○	○	○	○	ツマキチョウ — クモマツツマキチョウ アカマダラ — サカハチチョウ

○種間で一致又は重なり合う場合。

×種間で不一致又は重なり合わない場合。

食草とし、後者は1多化性でマメ科のコマツナギを食草とする。ミヤマシジミ—アサマシジミの関係もこのタイプである。

3E型：この関係に相当するのはミスジチョウ—オオミスジの場合であろう。前者は4令幼虫越冬、カエデ類が食樹であり、後者は2令幼虫越冬でウメ・アンズ等が食樹である。両者共に年1回発生である。フタスジチョウ—ミスジチョウ、フタスジチョウ—オオミスジの関係もこのタイプのようである。

3F型：この関係にはゴマダラチョウ—オオムラサキの場合があつてはまる。両者の分布は重なり合って居り、エノキ等を食樹として共有している。しかし、前者は多化性で、4令幼虫で越冬し、第1回発生の成虫は5~6月に出現するのに対し、後者は年1回だけ発生し、3令幼虫越冬、成虫は6~7月に出現する。すなわち、両種個体群の年令構成の移りかわりは相当なズレを示していると云える。このズレのもつ意味は、まだ実証的に検討されてはいない。前者は小型であり、後者は大型である点は、量を考える時一考を要しよう。

以上、3型では2つの項目の重ならないこと、又特に形態的な差異も大きい場合が多い点など、一般に“生態

的地位”が大きくズレているものに相当するとしてよからう。系統上の問題としても興味がある。

4型

この型のように、1項目だけが重ならない近縁関係は、3型にくらべてより多く見出されるようである。この場合、各項目のもつ意味が具体的に考えやすいし、実験可能な場合は、それを確めやすいと思う。このことは結局1~3型の関係を考える上にも便宜を与えると思う。

4A型：

分布地域の分れているものの例は、この4A型のみに実在することは注目に値する。この例は、不規則な境界線をもって相接して分布し、しかもよく棲み分けていると云われるギフチョウ—ヒメギフチョウの関係をあげることができる。前者は食草としてカンアオイ類、ウスバサイシンを利用できるが、後者はウスバサイシンのみを利用でき、あるていどはそれによって分布が限定されているらしい(野平 1955, 新村 1950, 北沢 1950)。しかし、進化史上の問題としてギフチョウが何故にウスバサイシン・ヒメギフチョウ地帯に侵入した分布を示すに到らないまま現在に及んでいるのであろうか。現在ギフチョウは大体カンアオイだけに産卵するとみられるが、特殊な混棲地(境界線上のデリケートなと

ころ)ではウスバサイシンにも産卵がみられ、生育の正常さも認められている(細野 1951)。もちろん環境に対する生理的な反応は、両種間で多少の差異を示すであろうが(実際は現在でも両種の必要とする物理的環境の巾は広く重なって問題にならないようである)、現在のすみわけをもたらしたものは、おそらく(少くとも歴史的には)両種間の競争関係ではなかろうか。特殊な混棲地でこの方面を現在の問題として一応研究する価値がある。もっとも、両種とも食草があっても分布しない地域もある(高橋 1954)。又別の問題であるが、ギフチョウは地方により異った種のカンアオイを利用するらしい(葛谷・高橋 1957)。混棲地を局所的にもつウラミスジシジミ—クボウラミスジシジミの関係にも、このような問題が含まれているかもしれない。

一方、同種内で地理的亜種と云われる(混棲しないものを地理的亜種とすると云う位だから、多くはそれらの個体群同志は不連続に分布している)ものの関係は大部分 4 A 型とみてよいと思われる。

要するに、本邦における 4 A 型には、同じ種に属している地理的亜種、また真的種間関係として 5 型(又は 6 型)の地理的分布の重なり合いの極端に少ないものに近いものの 2 通りの例がみられるわけである。前者の関係が後者の関係に到るまでは、生殖的隔離(狭義の)の成立→再会→競争→安定した種間関係、の道を通ることが必要な場合がかなり多かったように思われる。

ちなみに、1 型、2 ABC 型、3 ABC 型(いずれも分布が重なり合わず、他の項目も一部又は全部が重なり合わない)が実在しないことが確実となれば 2 D 型(分布だけが重なり合い、他は全部重なり合わない)のあることと、この 4 A 型とを思い合せると、少くとも本邦でみられる種間関係の進化は、分布以外の項目においてはっきりした差異ができる時直ちに分布が重なり合うような方向をもつ面があり、かくあらしめたものは種間の競争であったと考えることが出来るようになるとするのは無理であろうか。

4 B 型： 食草だけが異っているタイプにはヒメシジミ—アサシジミの例がある。共に卵で越冬し、年一回発生、分布は重なり合うが食草がヤマボクチ—ナンテンハギ等と異っている。エゾシロチョウ—ミヤマシロチョウ(但し分布の重なり合うのは大陸においてである)もこのタイプに入れてよからう。これらは現在において競争はないとしてよいと思う。

一方食草が分類学的にもさほどかけはなれて居らず、場合によっては重なり合うモンシロチョウ—スジグロチョウ(前者は野外では大方キャベツ、後者は大根や多くは野生のアブラナ科植物、野草では共通のものもある

る)のような関係では、丁度分布をめぐるギフチョウ—ヒメギフチョウの関係に似ていて、ここでは棲息場所のスケールで空間の占有関係が問題を残している。

4 C 型： 発生回数だけが異なる関係では、はつきりしたことは判らないがホシミスジ—フタスジチョウの関係が引用され得るのではないだろうか。前者は暖地で 2 化するらしい。後者は 1 化性で前者より小型である。両方とも 3 令幼虫で越冬し、食草はシモツケを共有する。この両種の現在の関係をみると、ホシミスジが北海道にいないこと、大別的には広いけれども実は局地散在型の分布、又フタスジチョウの北海道多産、中部地方における強い山地性と多い個体数、東北地方における分布の空白の可能性など、意味ありげな分布相が展開されている。大きさや化性は、この分布に伴う 2 次的な生理適応であろうか。棲息場所に近い広さで分布をみると 4 A 型に近い型となるかもしれない。とにかく、ギフチョウ—ヒメギフチョウの関係に匹敵する興味ある例である。

4 D 型： 越冬態だけが異なる関係にはヒメジャノメ—コジャノメの関係がある。前者は終令幼虫で越冬し、第 1 回成虫は 5 月中旬～6 月中旬に現われ、後者は終令幼虫で越冬し、4 月末～5 月に第 1 化の成虫が出現する。両者共多化性で年 3 回位と云う。食草はチヂミザサ(イネ科)を共有し、前者ではタケ科も報告されている。食性が完全に一致しているのか、一方がより広い食性を示すのか、あるいは各々が共通の食草の他に互に共通でない食草をめいめいがもっているのか等は重要なことであると思われるが、資料は不十分である。ここでも越冬態の差にもとづく経過のちがいの他に、食草の問題が気になる。

ところで、コジャノメ・ヒメジャノメの個体群の年令構成の差異が、種間関係上どんな役割りを果しているか(例えは、相互作用との関係、環境に対する有利性・不利性、即ち分布や食物の生長との関係等)具体的に論ずるべき野外での資料がない。しかし、近似種においては越冬態が若い時期にある種ほど分布が北よりになるのは注目してよいと思う(辻 1956)。これについては別の機会にゆずるが、とにかく、環境に対する 2 次的な適応としての意義はおそらくかなり大きいであろう。

見落せない事実は、コジャノメの成虫がヒメジャノメよりも一層陰地を好むことで、産卵や幼虫の棲息場所に関連して重要な事実であると思われる。ここでも又、棲息場所の問題が生ずるわけである。

以上 4 型は、3 型にくらべて、その移りゆきなど、互に一層デリケートな関係を示して居ると云えよう。

5 型(又は 6 型)

越冬態、発生回数、食草、分布地域のすべてに重なり

合いをみせる近縁種間関係は，“生態的地位”をめぐる諸原理、特に競争関係の有無を考えると重要であると思われる。

実は前報でとりあげたもの(辻 1957)はすべてこのタイプになろうと思われるもので、ゾノミドリンシミーーエゾミドリシジミ、ツマキチョウ——クモマツマキチョウ、*Papilio* のあるもの同志、クジャクチョウ——コヒオドシ?、サカハチチョウ——アカマダラ、ヤマキチョウ——スジボソヤマキチョウ、イチモンジチョウ——

アサマイチモンジ、スジグロチョウ——エゾスジグロチョウ? 等である。ここでは検討をくりかえすことをせず、このような関係の実例が、蝶類ではかなり存在することを指摘し、その中には“6型”とも云うべき、“生態的地位”的なとんど等しいものと、4項目以外の点で地位の喰いちがいを示すものが混合されている可能性を否定しないこと、競争が期待される関係でも、条件次第で共存しているものがむしろ多いであろうことを附記するにとどめる(辻 1957 参照)。

各タイプと種間競争と進化

進化を論ずることは結局遺伝的変異と淘汰を論ずることになりそうである。

私自身は、変異と淘汰の結果として現実にみられる種内の品種間及び種間の“形質”的変異の方向性(特にその平行性)——例えば旧北区の北部に分布する蝶類は、同種内でも近縁種間でも北方に分布するものほど小型であると云うような)について特に興味をもっている。ところで、そのような種内の品種的差異が種間の形質差異にそのまま残されていると云っても、現在の品種と云うものと種と云うものが全く連続的な移りゆきを示していないわけではない。両者の間に大きなギャップはすでに大方に認められているところである。

このギャップを説明するためには、単なる“形質”的変異の方向性の問題とは全く異なり、多くの品種間関係、種間関係を検討して、その“関係”的変化について考察を加える必要があると考えられる。

現在の種間の形質差異(もちろん生態的にも)に対しては、品種間のそれがほとんど残されている。しかし更に同じ場所で同じ時に存在する場合の2つの個体群の間の遺伝的交流が不可能であることによって新たに考えられる種間競争が、同種内では考えられなかった新しい淘汰要因として働いているとみてよいのではなかろうか。すなわち、品種間関係と種間関係とは質的に異なるものである。現実に認められるギャップは、こうした質的なものが反映しているものと思われる。

次に以上のような観点から種間競争と進化について考えてみたいと思う。

先述したように遺伝的交流の不能の(どのようにして不能となったかはまた別の大きな問題であるが)個体群同志の関係では、個体数をめぐる勢力関係は淘汰的な働きを通じて、両個体群の遺伝的特性の変化の方向に影響を与えることが考えられる。種間関係の歴史は、少なくともその若いだんかいの相当な部分で、このことを経験したように考える方が妥当ではないだろうか。例え

Lack (1949) は、近縁な鳥類が、分布地域、棲息場所、食物の相異、のいずれかで生態的に隔離されているのは、競争による必然的成行きであると云い、内田(1952)は実験的に6型の条件を作り出して得た結果から、“いわゆるすみわけの構造、いいかえれば sympatric segregation や allopatric segregation も明らかにここに示したような競争結果を通じてみちびかれたものに違いない”と述べている。しかし、これを現在の一群の系統的なグループで具体的にだんかいづけを行い、その方向がどのていど事実の説明に役立つかためしてみたものはあまりないようである。ところで、本邦蝶類では、それを試みることができるかもしれない。

先述したすみわけの一一般的由来についての最も明確な内田(1952)の考え方、すなわち、すみわけが競争結果を通じてみちびかれたと云う考え方を認め、かつそれを前提とするならば、本論における最後の試みとして、近縁な種間関係の進化について考えることができる。

すなわち、近縁の種間関係の進化方向が“すみわけ”にみちびかれて行く方向であり、それが競争を通じてみちびかれたものとすれば、6型から2D型に向う進化方向に一連のだんかいづけの可能性を感じられる。6型に相当する実験的な関係においても、条件によっては2種が共存することは実証されている(内田 1952)。しかし、6型の状態では共存できず競争が(永年にわたり)あれば、さし当たり空間的な分布を重ね合せることができないままに経過する可能性が最も大きい。すなわち6型で安定せず、4A型に向って直行するであろう。しかし、途中で他の項目に(例えば食草に) 差異が確立した後には、あるいは確立と平行して、比較的速かに空間的分布をわけあう必要がなくなってしまうことになる。そこで4A型を簡単に通過することになる。4A型以外には分布の重なり合わない近縁種間関係が見出し難いのはこのためと考えれば説明がつこう。もっとも、この途中で陸地の大変化や食草の欠陥などが起ると、そのような関係

も地域的には生じて来ることができる。例えば、大陸では分布が重なり合うが本邦では重なり合わない本邦のミヤマシロチョウと北海道のエゾシロチョウの関係はそれに当るかもしれない(4B型参照)。又、4A以外の4型に直接移行した場合は、おそらくはやかれ、分布の重なり合っていた個体群が種間関係を作り出すことになるが、その場合でも、もっとミクロな“棲息場所”的な分野が先行する可能性も大きい。

遺伝的交流の不能化以前のだんかいについての諸説(私自身はこの部分についてはここで特にどれが正しい

と云うようなことはふれないでおく)も含めて、上記の過程が導かれる場合の想像に、現在あいまいながらも各位置の“近く”で一応平衡を保っている実例と思われるものをそえて模式的に示すと第1図の通りである。

この図について誤解のないようにつけ加えると次の通りである。

1. 各項目は一致しないもの、又は重なり合わないものを示している。
2. 種内の問題は本文では特に論じていない。
3. 分化して間もない(うちから安定して来た?)関係

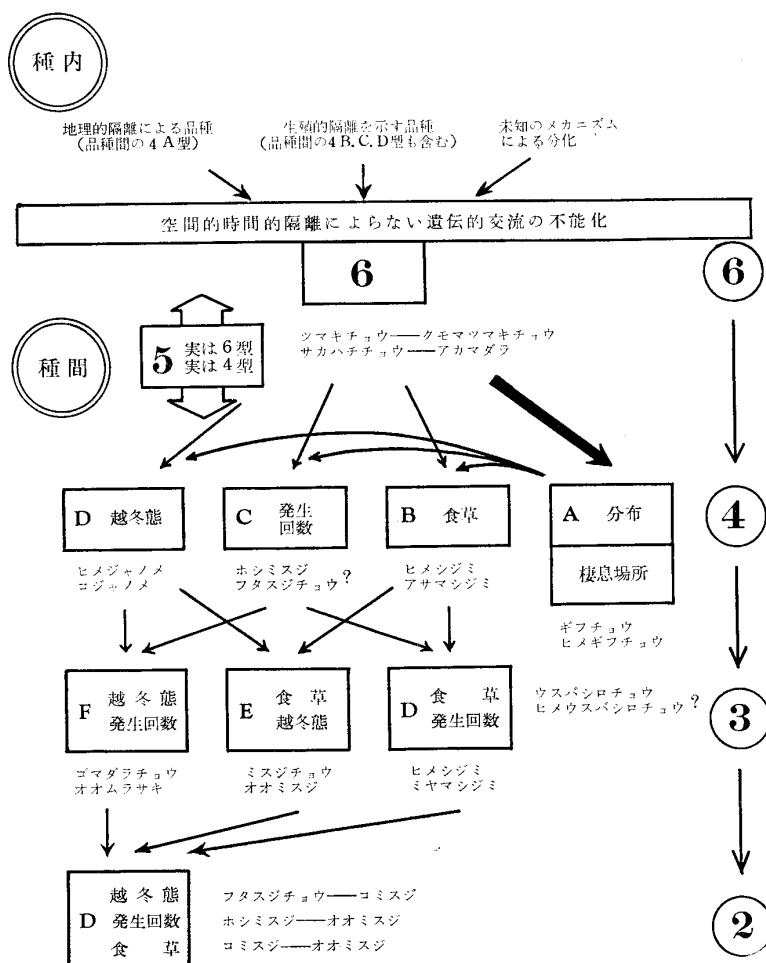


Fig. 1 近縁な蝶類の種間関係の進化方向の推定図

は根幹部(6~4型)にあり、とり残されたものと更に進化したものとの関係は末端部(2D型)にある。但し、分化後の絶対的な年数はグループ毎に異々であろう。“間もない”と云うのは絶対的な年数のことではない。

4. 6型状態で一たん安定してしまったものは、競争によって4型に進むことは割合起りにくいことであろう。

5. 現在の4型のものは、2個体群が再会した当時は6型に一時的的部分になつたであろうが、そこで安定が許されなかつたため4型に移つたものと思われる。再会当時から完全な4型である場合はむしろ少ないと想う。

6. 現在の種間関係に一時的(長い進化の歴史からみ

て)な安定を保たせているものは、各項目の差そのものであるか(食草等は決定的であろう)天敵や環境条件の働きであるか、自身の増殖抑制であるか等、各だんかいによって異なるであろうが、結局種間に無競争に近い状態を保たせるものである筈である。

7. これらの問題及び原理は、生態学とりわけ個体群生態学の研究によって解かれ導かれる部分が大きいと思われる。

8. この図は“関係”的進化方向を示しているのであって“形質”的進化方向については別に論すべきであると思うから、次の機会にゆずる。

結び

以上、強引な試みではあるが、生態的に重要な項目の重なり合いの有無から本邦の近縁な蝶類の種間関係のタイプ分けを行い、更に種間競争を通じての種間関係の進化の方向について推定し、同時にあがる問題の発見と提出につとめた。この試みが多少なりとも有効ではないかと自らなぐさめているが、大方の建設的な御教示、

御批判をお願いしたい。

要するに(蝶にかぎらず)種間・種内の生活史の比較研究、比較習性学や比較分布学(棲息場所も含め)とも云うべき諸分野の知見を今後ますます増加させることは、本邦蝶類の実り多い研究方向のひとつであり、生態学ひいては生物学の発展に寄与するところが大きいと思われる。

文献

- 荒川 昭 (1951, a) 新昆虫, **4** (11) : 15-16.
 ——— (1951, b) 新昆虫, **4** (12) : 14-15.
 江崎悌三・白水 隆 (1951) 日本の蝶特集, 新昆虫 **4** (9) 117pp.
 林慶二郎 (1951) 日本の蝶類解説, 日新書院, 210 pp.
 細野 淳 (1951) 新昆虫, **4** (4) : 20-21.
 磐瀬太郎 (1954) ニュー・エントモロジスト, **3** (4) : 1-8.
 北沢右三 (1950) 新昆虫, **3** (3) : 9-11.
 萩谷 健・高橋真弓 (1957) 新昆虫, **10** (4) : 35.
 Lack, D. (1949) Genetics, Paleontology, and Evolution, 299-308.
 宮地伝三郎・森 主一 (1953) 動物の生態, 岩波書店, 221 pp.
 新村太朗 (1950) 新昆虫, **3** (3) : 2-8.
 ——— (1951) 蝶の生活, 北隆館, 133 pp.
 野平安芸雄 (1955) 新昆虫, **8** (3) : 21-22.
 高橋真弓 (1954) 駿河の昆虫, (6) : 118-135.
 辻 英明 (1956) 日本昆虫学会第8回近畿支部大会講演(日本昆虫学会近畿支部会報 No. 4).
 ——— (1957) 生態昆虫, **6** (16) : 160-162.
 内田俊郎 (1952) 個体群生態学の研究, (I) : 166-172. 京都大学昆虫学教室編集.

