

対馬産キリシマミドリシジミの 尾状突起における多様性

星 野 啓 太

はじめに

キリシマミドリシジミ *Thermozephyrus kirishimaensis* (Okajima, 1922) はシジミチョウ科ミドリシジミ族に属する蝶の 1 種である。和名は発見された鹿児島県霧島山にちなみ命名されたキリシマシジミ (岡島, 1922) に由来すると推察される。本種はインド西北部から中国西南部、台湾、そして日本に分布する 1 つの種 *Chrysozephyrus ataxus* (Westwood, 1851) として扱われ地域ごとに 6 亜種とされていた (藤岡, 2001)。その後の分類学的検討により亜種が種へと昇格すると共にベトナム産の新種が加わりキリシマミドリシジミ属 *Thermozephyrus* に所属する 4 種と整理されている (長谷川, 2015)。その結果、日本産は屋久島産とそれ以外で別亜種とされていたものが同種キリシマミドリシジミの 2 亜種、本州 (関東以西)・四国・九州に分布する原名亜種 *kirishimaensis* および屋久島の別亜種 *yakushimaensis* となった。国外では韓国最南部にしろれるのみで原名亜種に含まれる (神垣 et al., 1994)。また、九州と朝鮮半島の上に位置する対馬にも分布しており別亜種とはされていないが翅の斑紋に特徴がある旨ほとんどの図説で記述されている。すなわち対馬産は雄の翅表面の外縁黒帯が細く雌の前翅表面の青藍色紋が発達することを特徴としている。雌の青藍色紋は別亜種 *yakushimaensis* でも発達する一方、分布東限周辺では逆に減退することがしろれる (藤岡, 1981; 白水, 2006 など)。これと同時に後翅後縁に付随する尾状突起の長さにも地域的な特徴がみられ、屋久島亜種は極めて短い短尾型を示すのに対し原名亜種は通常有尾型であるが東限付近では短尾型も出現するというものである (山根, 1973; 藤岡, 1981; 有田・前田, 2013; 浅野・建石, 2001)。さらに、その他の長尾型産地

においても稀に短尾型が出現することが報告されており、対馬においても短尾型の現れることが飼育個体の研究から明らかとなっている（浅野・金子, 2012）。

尾状突起は蝶類全般に見られる形態の特徴であり、アゲハチョウでは飛翔能力を高める機能を持つことが示唆される他、シジミチョウでは当該部位の模様と相まって“false head（偽の頭部）”を形成し後翅を動かす行動（hind wing movement: HWM）により尾状突起を触角に似せるとされている（Robbins, 1981; Park *et al.*, 2010; López-Palafox *et al.*, 2015）。したがって、シジミチョウは false head と HWM によって天敵を欺き致命的攻撃を逸らしていることになる。実際に天敵側のクモの 1 種では学習により false head を襲わなくなる例まで報告されている（Sourakov, 2013）。これら検証例には国外ではあるがミドリシジミ類のものが含まれており、日本産ミドリシジミ類の尾状突起とその周囲の模様にも false head の機能があるものと推察される。その証拠に日本産ミドリシジミ類の後翅裏面の尾状突起付近には赤橙色の眼状紋発現が共通しており尾状突起所有の種も多く見出すことができる。ところがその中であってキリシマミドリシジミの尾状突起に長尾型から極めて無尾に近い短尾型まで多様性が見られることは極めて異例で興味深い現象である。

ミドリシジミの仲間はゼフィルスという呼称で自然愛好家に親しまれている。学名におけるゼフィルスは無効名であるが現在でも属名の一部に使用されており国内では総称として生きていることとなる。ゼフィルスは一般に成虫の出現時期が短く木の高所を飛ぶため野外における観察は容易ではない。しかし、ゼフィルス研究者の長年にわたる生態解明により冬季に越冬卵を得ることで生息状況から斑紋および尾状突起にいたるまで研究が可能となっている。対馬産キリシマミドリシジミについても同様に解明が進んできたが、尾状突起に関しては長尾型の中では短い傾向にあると指摘されるのみで（山根, 1973; 浅野・金子, 2012）、これに着目した報告に乏しく改めて見直す価値がある。特に野外における行動および翅に残された天敵による攻撃痕の調査は、対馬産のみならず本種の尾状突起に多様性が見られる現在の状況に至った進化的背景を推測するうえで欠かせない知見である。今回、対馬における本種の尾状突起に関する HWM の行動観察および翅の攻撃痕の調査ならびに野外採集個体の解析を併せて尾状突起の多様性と

進化について考察したい。

1. 研究方法および試料

長崎県対馬で観察を行った。観察地点は以下の3箇所での名称は簡略化して表記した。簡略表記とその正式な地名は以下の通りである。Mt. Ariake : Mt. Ariake, Kitazato, Izuhara T., Tsushima C. Nagasaki Pref. (長崎県対馬市厳原町北里有明山)、Mt. Tatera : Mt. Tatera, Azamo, Izuhara T., Tsushima C. Nagasaki Pref. (長崎県対馬市厳原町浅藻竜良山)、Mt. Meishiidan : Mt. Meishiidan, Uchiyama, Izuhara T., Tsushima C. Nagasaki Pref. (長崎県対馬市厳原町内山舞石の壇山)、Mt. Otorige : Mt. Otorige, Kashine, Izuhara T., Tsushima C. Nagasaki Pref. (長崎県対馬市厳原町檜根大鳥毛山) である。いずれの地域においても環境の破壊には十分に注意し、竜良山では特別保護地域から十分に離れた地点で調査を行った。生態観察は林道・登山道を歩きながら目視で行い写真撮影によって記録した。採集したサンプルについては展翅乾燥させた specimen を作製して尾状突起ならびに斑紋の比較解析に使用した。尾状突起は山根 (1973)、浅野・建石 (2001) を参考に太くて短いもの (2.5mm 以下) を短尾型、糸状となり長いものを長尾型と判定した。採集個体のデータは以下のとおりである。性別は雄：♂、雌：♀、採集日は2019年12月5日であれば5-XII, 2019のように表した。採集者は Coll. 採集者名で表し無表記は著者である。すべての specimen は著者の個人蔵として保管している。

披 検 specimens : 1♂, Mt. Ariake, 23-VII, 2011; 1♂, Mt. Meishiidan, 24-VII, 2011; 2♂, Mt. Tatera, 5-VII, 2019 (図 2-1) ; 1♂, Mt. Otorige, 6-VII, 2019 (図 2-2) ; 1♀, Mt. Otorige, 6-VII, 2019 (Coll. Y. Hoshino); 2♀, Mt. Otorige, 7-VII, 2019 (図 2-4; 2-5) ; 1♀, Mt. Otorige, 9-VII, 2019; 2♂1♀, Mt. Otorige, 11-VII, 2019 (図 2-6) ; 1♂, Mt. Otorige, 12-VII, 2019; 1♂, Mt. Otorige, 13-VII, 2019 (Coll. Y. Hoshino); 1♂, Mt. Otorige, 13-VII, 2019 (図 2-3) .

2. 結果

対馬におけるキリシマミドリシジミの生態観察を行った。その結果、葉上で静止しているときに HWM 特有の行動が見られた。すなわち、前翅は同位置で重なり合ったままで後翅だけを互い違いに擦り合わせるようにして矢状面に沿って動かすものであった (図 1-1)。さらに、尾状突起が短尾型の個体も発見でき (1♀, Mt. Otorige, 7-VII, 2019、写真のみ、尾状突起は 1.0–1.5mm と推測される)、同個体に HWM が確認された (図 1-2)。また、訪花行動は龍良山ではモチノキ、大鳥毛山ではモチノキ、ネムノキ、リョウブの花で雌雄ともに頻繁に観察された。訪花している時にも HWM を伴うことが撮影画像データにより明らかとなった。天敵から襲われた痕跡だと思われる翅の破損が後翅後縁に見られる個体を確認した (1♂, Mt. Ariake, 23-VII, 2011; 1♂, Mt. Otorige, 13-VII, 2019 (図 2-3) ; 1♂, Mt. Otorige, 13-VII, 2019, 写真のみ)。いずれも翅を閉じた状態で尾状突起周辺を攻撃されたもので左右の翅に対称となるものである。

今回新たに得られた specimen は雄 10 個体、雌 5 個体で全 15 個体であった。そのうちの雌雄各 3 個体を図 2 に示した。上段に背側(翅の表面)、下段に腹面(同裏面)を示し、上段は平面上でサイズを計測するために展翅板上で撮影したものである。上段に付したスケールは 10mm を示す。これらを解析した結果、短尾型 (2.5mm) が 1 個体確認でき (図 2-2)、残りはすべて長尾型であった。長尾型には対馬産に典型的な 3.5–4.0mm 前後の個体がほとんどであったが (図 2-3, 2-4)、4.5mm 以上のものも含まれ (図 2-1, 2-5) 最長は 5.0mm に達するものであった (図 2-6)。斑紋については、図 2-1、他 2 例の大型の雄で表面外縁の黒帯が細いという対馬産の雄の特徴に合致しない傾向がみられ、雌の前翅表面の青藍色領域についてはすべての specimens ならびに野外観察においてゆるぎないものであった。また前翅長は雄 17.7–22.8mm、雌 20.0–21.8mm と個体サイズには幅がみられ特に雄で顕著であった。

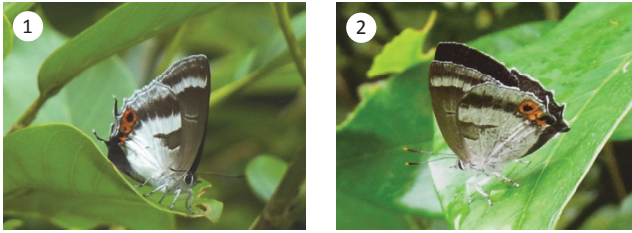


図 1. 後翅を動かすキリシマミドリシジミ雌 (1: 長尾型, 2: 短尾型)

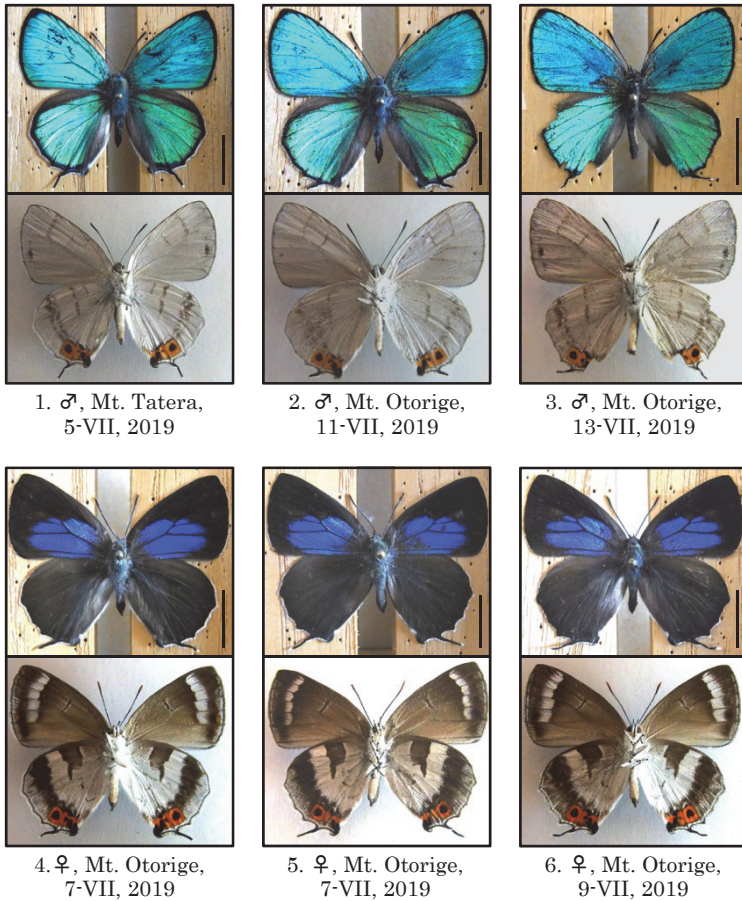


図 2. 対馬産キリシマミドリシジミ (上段: 表面, 下段: 裏面)

3. 考察

対馬産キリシマミドリシジミの尾状突起は長尾型がメインであるが短尾型(1.0–2.5mm)が少ないながら野外でも出現していることが明らかとなった。また、従来長尾型の中では短いタイプとされてきた対馬の個体群に非常に長いタイプ(5.0mm)が含まれていることが新たに確認された。まとめると対馬産の尾状突起には野外において長短2型が認められ、しかも両者の中にもバリエーションがあることになる。つまり尾状突起の多様性の観点では対馬の個体群には遺伝的多様性が高レベルで保持されていることになる。対馬周辺で比較すると、屋久島亜種の無尾に近い短尾型、また、各種図説から窺うことができる九州本土の長尾型、韓国南部の短めの長尾型(有田・前田, 2012; 神垣 *et al.*, 1994)のいずれとも異なる状況といえる。このような状況が生れた背景には生態系の中で何らかの意味があったものと推察せざるを得ない。観察地は対馬で特別保護地区となっている龍良山、白嶽、御嶽にみられる原生林と類似した原生自然環境の残存する環境であり、この長く持続してきた生態系が本種の遺伝的多様性を生み出していると予想される。

天敵対策の観点によれば、尾状突起部分には天敵に啄ばまれた痕跡を確認できたので対馬産本種においても false head が機能していることが明らかとなった。また、頻繁に HWM が観察されたことから HWM が天敵対策のひとつであることは確実である。False head 部分にも見られる眼状紋について、注意を惹かせることで脅し作用を持つように色彩・形状的に進化してきたという検証例があり(Yorzinski *et al.*, 2015)、本種眼状紋の赤橙色と酷似した色彩の翅端部(尾状突起はない)を持つビロードハマキという蛾の1種にも攻撃痕が高頻度に認められたことから、false head の色彩・模様が少なくとも一部の天敵相の視覚・色覚的に訴えるものとして収斂してきたことを示している。ただし、ハエトリグモのように頭部と認識して攻撃する天敵には尾状突起が必要となるところに、対馬では短尾型であっても無尾とはならない理由を求めることができる。また、博物館収蔵サンプルを用いた大規模な調査によると false head の構成要素が多いほど天敵対策には機能的とされるので(López-Palafox *et al.*, 2015)、短尾型は尾状突起とい

う false head 構成要素が1つ弱まることになるが、色彩・模様には HWM が加わることが補償となっているものと予想される。したがって、天敵対策の文脈によると、対馬産本種の尾状突起は対馬の生態系における多様な天敵相を反映して多様性が生じていると解釈される。

翅に見られる攻撃痕の調査において雌には少なくとも雄のような顕著な左右対称性攻撃痕が見出せないのは興味深い点である。翅の攻撃痕に雌雄の行動による差異はないとされるが (Galicia, 2019)、本種のように翅の裏面 (閉じた時に天敵にさらされる面) に顕著な雌雄差のある種は対象とされていない。また、同様の解析から保護色を持つよりも活発である方が攻撃を回避できるとの見解がある (Molleman et al., 2020)。しかし、本種雌は雄よりも活発ではなく雌特異的な翅の模様となっていることを考慮すれば、雌の主な行動圏である森林内においては保護色効果が十分に発揮されていると言えるのではないだろうか。翅裏面の模様が保護色であるとすれば大まかな傾向が保持されていれば多少の変化は許容されるはずであり、実際に対馬産でバリエーションが確認されていることにも矛盾しない (星野, 2009)。一方、表面は同種雄へのシグナルとして繁殖に重要であるがために対馬や屋久島では発達した青藍色紋が固定されたものと考えられる。ちなみに雄の翅表の金緑色は同種雄に縄張りを主張するための目印であり (Nijhout, 2003)、その起源は林冠を居とする森林動物に共通する保護色ではなかったかとの推察がある (Hoshino, 2018)。対馬産雄の外縁黒帯が細くなるという特徴は微々たるものではあるが金緑色部分が個体サイズ認識に重要であれば意味を持つてくるとも考えられる。この予想は雄の縄張り争いは先に羽化した個体が優位であるとされ (Thornhill and Alcock, 1983; 竹内, 2007)、出現時期の初期に得られる個体はサイズが大きいという今回の野外調査でも見られた傾向から導き出されるものであるが今後のさらなる検証を要する。

最後に、尾状突起にみられる多様性の進化について考察してみたい。分布の南限屋久島と東限周辺に短尾型がみられるのは、天敵が少なくなった故に尾状突起の必要性から解放されていると考えることができる。なぜならば、分布の端は本種の生息できる限界の環境と考えられ、天敵相にとっても同じと考えればその数は少なくなることが想定されるからである。次に、尾状突起は翅の原基細胞が余

分に増殖した後に細胞死によって形成される (Nijhout and McKenna, 2018) ので短尾型の方がコストとはならない。また翅原基の増殖は幼虫発育完了(摂食終了)後に起こるため (Nijhout, 1991)、もし栄養分の足りない状況となれば尾状突起を削る方向に進化しやすい面があると予想される。この発育的なコストによって制約がかかるという説は他産地と比較して小型であるとされる屋久島産 (藤岡, 1981; 有田・前田, 2013) に対してより適合しやすいものとなる。つまり分布の両端部にみられる短尾型は異なる要因が生み出している可能性があり得る。発育的な制約説に関しては、対馬産にも小型化する傾向が発見当初から指摘されていた (白水, 1956) のみならず、今回のデータではそれを上回る矮小個体も見られたことから対馬の個体群にも最終サイズ決定の閾値が低い方へシフトしていることが推測される。ただし、対馬産本種では絶対的小型化ではなくサイズに幅がみられ尾状突起は削られないがために矮小個体の出現を導いているとも解釈できる。そこで、対馬や屋久島でサイズに変化が起こる理由を幼虫期の栄養状態に関与する食樹アカガシに求めてみたい。アカガシを含むいわゆるドングリには年ごとに豊凶の差の大きい現象が mast seeding としてしられ、この現象は地域のドングリ結実において同調することがあるとされる (森廣, 2010)。これに伴って本種が越冬卵を産下するアカガシの冬芽の形成に関しても毎年同じである保証はなく、ただでさえ結実とは2年成で年ごとに冬芽形成に違いがあることも想定される。つまり島嶼という閉鎖された環境ではなおさらのことアカガシおよび食樹となり得る近縁のカシ類の冬芽形成が同調して不十分となる年が生じたことで小型化の遺伝形質が広まったというシナリオとなる。屋久島にも極めて稀に有尾型が出現するとの記述が認められる (藤岡, 1981; 白水, 2006) のは特化する前の遺伝的多様性がわずかに残存していて検出されていると考えれば矛盾はない。

以上のように、対馬産キシマミドリシジミの尾状突起の多様性について明らかとすると共に、本種の生態および進化について新たな洞察を示すことができた。本種はその分布範囲において日本的要素の強い蝶であり、郵便切手のデザインにも選出される日本を代表する蝶の1つである。しかし、現在、本種は絶滅危惧種Ⅱ類に指定されるなど決して個体数の多いものではなく、その生息環境自体が日本特有の貴重な生態系であることにも気付かされる結果となった。近年、重要性

の増している生物多様性の概念には一般に知られる種の多様性に加えて遺伝的多様性、生態系にも多様性があるとの定義が普及しているが (Wilson, 1988)、本テーマにはそれらの要素がバランスよく内包されることになり生き物を題材にした学習が自然科学教育に貢献することが示唆された。

謝辞

対馬における研究試料の採集で協力いただいた小宮秀光氏、父雄二に感謝いたします。末筆ながら、投稿の機会をいただき編集でお世話になった成城大学共通教育論集の編集委員の皆さまに深謝いたします。

参考文献

- 有田 齊, 前田 善広. 2013. 珠玉の標本箱 日本産蝶類標本写真およびデータベース (2) シジミチョウ科 2. 37pp. NRC.
- 浅野 隆, 建石 敏光. 2001. 静岡県以東の地域におけるキリシマドリシジミの地理的変異 (I). 月刊むし. 365:10–17.
- 浅野 隆, 金子 操. 2012. キリシマドリシジミの長尾型産地で出現する短尾型. 月刊むし. 497:22–24.
- 藤岡 知夫. 1981. 日本産蝶類大図鑑 (改訂増補). 152pp. (図版) + 336pp. (解説) + 164pp. (資料). 講談社.
- 藤岡 知夫. 2001. 世界のキリシマドリシジミ. 月刊むし. 364:5–9.
- Galicía EN, Luis Martínez MA, Cordero C. 2019. False head complexity and evidence of predator attacks in male and female hairstreak butterflies (Lepidoptera: Theclinae: Eumaeini) from Mexico. Peer J 7: e7143.
- 長谷川 大. 2015. キリシマドリシジミ属の自然史. 月刊むし. 533:45–49.
- 星野 啓太. 2009. 対馬におけるキリシマドリシジミの採集記録およびその翅紋に関する一考察. 長崎県生物学会誌. 66:29–37.
- Hoshino K. 2018. Insects & Old Growth Forest —Tokyo—. 64pp. Kindle Publishing. Amazon.com, Inc.
- 神垣 健司, 長谷川 大, 小田 切顕一. 1994. 朝鮮半島のキリシマドリシジミ. 月刊むし. 284:2–6.
- López-Palafox TG, Luis-Martínez A, Cordero C. 2015. The movement of “false antennae” in butterflies with “false head” wing patterns. Current Zoology. 61:758–764.
- Mollemann F, Javoš J, Davis RB, Whitaker MRL, Tammaru T, Prinzing A, Öunap E, Wahlberg N, Kodandaramaiah U, Aduse-Poku K, Kaasik A, Carey JR. 2020. Quantifying the effects

- of species traits on predation risk in nature: A comparative study of butterfly wing damage. *Journal of Animal Ecology*. 89:716–729
- 森廣信子 . 2010. ドングリの戦略 . 255pp. 八坂書房 .
- Nijhout HF. 1991. *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. 297pp. Smithsonian Institution Press.
- Nijhout HF. 2003. チョウの翅の色模様の発生と進化 . In: 関村利朗 , 野地澄晴 , 森田利仁 (共編) *生物の形の多様性と進化－遺伝子から生態系まで－* . pp.46–57. 裳華房 .
- Nijhout HF, McKenna KZ. 2018. Wing morphogenesis in *Lepidoptera*. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*. 137:88–94.
- 岡島銀次 . 1922. 霧島山産未記録の小灰蝶一種に就て . *動物学雑誌* . 34:584–588.
- Park H, Bae K, Lee B, Jeon W-P, Choi H. 2010. Aerodynamic performance of a gliding swallow-tail butterfly wing model. *Experimental Mechanics* 50:1313–1321.
- Robbins RK. 1981. The "false head" hypothesis: predation and wing pattern variation of lycaenid butterflies. *American Naturalist*. 118:770–775.
- 白水隆 . 1956. 対馬のミドリシジミ類の 3 種 . *新昆虫* . 9:45.
- 白水隆 . 2006. *日本産蝶類標準図鑑* . 336pp. 学研 .
- Sourakov A. 2013. Two heads are better than one: false head allows *Calycopis cecrops* (Lycaenidae) to escape predation by a Jumping Spider, *Phidippus pulcherrimus* (Salticidae). *Journal of Natural History*. 47:1047–1054.
- 竹内剛 . 2007. ゼフィルスはどのように縄張り争いするのか? . *月刊むし* . 437: 34–38.
- Thornhill R., Alcock J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press.
- Wilson EO (ed.). 1988. *Biodiversity*. 538pp. The National Academy Press.
- 山根知之 . 1973. 静岡県愛鷹山産キシマミドリシジミの尾状突起の変異について . *蝶と蛾* . 24:55–56.
- Yorzinski JL, Platt ML, Adams GK. 2015. Eye-spots in *Lepidoptera* attract attention in humans. *Royal Society Open Science*. 2:150155.