

ギフチョウは氷河期をいかに過ごしたか

加納 康嗣*

もうすでに2年程前になるが、日浦勇さんの名著『蝶のきた道』の感想文をアングラ雑誌“はねなし段丘”に投稿したことがある。主題は日浦さんが『蝶のきた道』で書きもうしたと思われる、ギフチョウがウルム氷期の最寒期をどのように過ごしたかということであった。今またあきもせず同じ内容のことをここに再度述べてみようと思う。ほとんどが前回のものであるが、後の方で多少新しい着想を書き加えてみた。とは言っても貧弱な私の頭脳のこと。本誌の会員のみなさんご批判にたえるものとはどうてい考えていない。しかし伊賀の片すみにチョウならギフチョウしか知らない男が、毎春になると浮足だつて丘陵地をかけ回っている姿を想像して失笑して下されば幸いである。

1. マクシマム・ウルムをヒメギフチョウはいかに過ごしたか

ウルム氷期最盛期は現在よりも気温が8℃程低かった。海水面低下は現在の水準線よりマイナス140mともマイナス85mともいわれている。雪線は1200～1300mも現在より下っていた。ギフチョウにとっては、気候的には非常な悪環境であったと思われる。氷河期における生物の耐寒性を過小に評価することは正しくないだろう。すこしぐらゐの暑さや寒さならじっと耐えただろう。

ヒメギフチョウは北海道東部に分布している。兎新世になって、津軽海峡や宗谷海峡を渡ってきたのではないことは、ギフチョウ属の固着的、非移動的な生態から考えて明らかである。宗谷海峡はかなり後までとじていたようだが、気候は南から温暖になっていくのが当然だから北から南下したことは考えられない。それにサハリンにはヒメギフチョウはいない。それならば、彼等は極寒の北海道でウルム氷期を生きぬいたことになる。

渡島半島の大部分と日高山脈の南西斜面をのぞく北海道には、周氷河作用による浪状地が残っている。これは氷河時代に地表が雪や氷におおわれずに露出し、寒冷な空気にさらされてソリフラクションが盛んにあったことを意味するという。この無積雪地帯では森林は破壊された。天塩川上流の風連(alt. 100m)石狩低地帯の秩父別(alt. 40m)の泥炭における花粉分析では、草本性の花粉が圧倒的に多く、カンバ属も高率に出現するという。カンバ類の半数以上

* 現住所 〒518-04 名張市

はナナカンバやヤチカンバで、ナナカンバは周北極分布、ヤチカンバは低木状で十勝平野の湿原に局所的に残存している。エゾマツ・トドマツは少なくなっている。これらの植生から考えられる環境は、森林ツンドラだそうだ。ツンドラから森林への過渡地帯をさしているらしい。低木が叢林をつくったり、点在したり、裸地に帯状にのびていたりしていたのであろう。裸地にシマ模様やパッチ模様に矮小植生がみられたのであろう。オクエゾサイシンは、現在サハリンの北部にも分布している。おそらくウルム氷期には低木叢林植生にふみとどまっていただろう。しかしトメギフチョウにとってはそうはいかない。真冬を過ごすためには最低森林や雪のおおいが必要ではなからうか。冬に積雪がなく、激しい北風の吹きさらしにあう森林ツンドラでは、あまりにも厳しすぎる。彼等は森林ツンドラの南側、少しは乾燥と寒さをやわらげる亜寒帯樹林の茂げる渡島半島や日高山脈南西山麓に避寒した可能性が高い。そしてさらに厳密に考えると、今のトメギフチョウの分布から推測して日高山脈南西山麓がもっとも可能性の強い避寒地に思える。

なぜ、石狩低地帯以西ではだめなのであろうか。石狩低地帯以西には、現在トメギフチョウは分布していない。それにオクエゾサイシンまでも石狩低地帯と胆振^{イデ}地方中心部には分布していないようだ。この辺りは第四紀に火山活動が活発になったグリーンタフ地帯にあたっている。この火山活動は完新世にまでおよんでいるようだ。現在までその活動を伝えているのは支笏・洞爺カルデラを中心とした火山群である。トメギフチョウは北から分布を広げたのか、南から分布を広げたのかという問題は別にしても、いつかの時点でこの回廊を通過したはずである。やがてウルム氷期がやってきた。支笏・洞爺火山は激しく爆発し、軽石を降下させ、熔結凝灰岩を押し出し、大きなカルデラが現出した。寒冷な気候のため森林が狭められている上に、火山活動による裸地が広がった。道東と道西のトメギフチョウは分離され、道東のトメギフチョウは日高山麓に逃げこみ、道西のトメギフチョウはより温暖な気候と火山の影響の少ない安定した環境を求めて、陸化している津軽海峡を南下してしまった。完新世になってもオクエゾサイシンの分布拡大は遅々として進まなかった。また纏文海進は石狩地帯を狭い海峡に変えてしまった。それ以後の年月は彼等が分布を広げるのにはあまりに短かったのだろう。

本州に渡ったトメギフチョウはどうなったのだろうか。彼等とて寒冷化の影響をたぶんに受けただろう。しかし北海道のポピュレーションから分離した時期が新しかったために形態的には大きなへだたりはない。石塚祺法さんは終令幼虫の体節間膜の白化や、成虫の斑紋を比較して、中部地方のトメギフチョウ

より東北地方のトメギフチヨウの方が北海道のトメギフチヨウに近いことを立証している。

さて、これだけではマクシмум・ウルムを過ぎた答えにはならないだろう。微等の生理が寒さや当時の気候にどのように適合していたかを証明しなければならぬだろう。

日浦さんも例証に利用している弘前大学の木村さんの研究によると、トメギフチヨウの蛹の成虫化に必要な発育可能な温度範囲を $6^{\circ}\text{C}\sim 20^{\circ}\text{C}$ (6°C はグラフを読んだもので不明確)としている。蛹は夏・秋・冬・春の温度変化の周期におかれて実験された。温度変化の幅の比率を変えないで113113の周期を設定したところ、6ヵ月では羽化してこなかったが、8ヵ月以上の周期では羽化してきた。6ヵ月でも蛹の中ではすでに成体ができあがっていた。冬の寒さに相当する冷温期間が短かったために、蛹のカラを薄くするホルモンの分泌が不十分だったのではないかと結論している。6ヵ月周期での発育可能な中温期は十分にあったと考えられ、その期間は不明確なグラフをむりやり読むと約45日程度であった。

ギフチヨウの蛹の成虫化に関して最近、京都大学の石井突さんの実験が発表された。いろいろの日長と温度における実験の結果、石井さんは次のように結論された。

京都における蛹の成虫化に要する臨界日長は無難なところで14時間45分である。これは8月上旬の真夏の日長で意外に長い。臨界日長には地理的変異があり、当然のこととして緯度が高くなるほど長くなる傾向がみられた。しかし成虫化はただ単に日長だけによって規制されているのではなく、従来の各氏の実験でも明らかになったように、気温によっても規制されている。いうなら二重のストッパーがかけられていることになる。日高敏隆博士は 22°C の中温で成虫化がすすむと以前に結論されている。京都付近では平均気温が 22°C を割るのは9月中旬頃であり日長は当然臨界日長よりも短かくなっているため、この頃成虫化が開始されるのである。

市川・石井両氏の努力によってギフチヨウ属の発生生理がかなり明らかになった。両氏の実験結果の中に、米河期にギフチヨウが生き残った生理的原因がかくされているようだ。

日高山脈西南山麓に近い蒲河の月平均気温は次のとおりだ。マクシмум・ウルムには現在より 7.5°C 低温であったとしよう。(立山山頂の雪線約4200m、当時の雪線は2700m、雪線が1500mさがっていたとして200m上昇するのに 1°C 低下するとして約 7.5°C となる。)すると、単純計算して表1の気温になる。

ギフチョウは氷河期をいかに過ごせたか。

表1. 浦河における現在とウルム氷期の月平均気温の比較

	5月	6月	7月	8月	9月	10月
現在 (1941~70平均)	9.3	12.8	17.4	20.0	16.9	11.5
ウルム氷期 (予想)	1.8	5.3	9.9	12.5	9.4	4.0

日高様似町アポイ岳付近では5月2日、6日の採集例がある。同じ日高支庁
 砂流郡平取町字宿主別では5月3日と、ボロボロの♀が6月8日に採集されて
 いる。発生最盛期は5月上旬のようだ。浦河での5月平均気温は9.3℃で、ウ
 ルム氷期予想平均気温の7月の気温にピッタリだ。氷期の7月上旬はまだ気温
 が十分に上昇していなかったかも知れない。でも私の1976年の観察例では、寒
 い春がづいた時で、一日の平均気温6.6℃の低温(最高15.3最低マイナス2.9)
 のときにギフチョウは羽化している。木村さんの実験例でも0℃の人工の冬の
 後、6℃という低温でも羽化してくる例があったという。ギフチョウ属は意外
 に寒さには強く、低温でも羽化することができるのだろう。日が照れば礎が、
 太陽をあびる高山蝶と同じような成虫の生活を送ったものと思われ、日が照れ
 ば飛び出す習性は、長い氷期の間を獲得されたものであろう。

以上の理由でウルム氷期には、7月上旬には羽化できたものと思われる。7~
 8月の成虫・幼虫期間を経て蛹化し、約1月半ほどの成虫化をはたして冬をむ
 かえたのであろう。ギフチョウにおける成虫化の臨界日長は、京都では8月上
 旬に達する。北海道でもだいたい同じ頃には臨界日長に達したであろう(ギフ
 チョウでは高緯度ほど長くなる)。気温の条件も成虫化にはOKだ。この臨界
 日長が意外に長いのは、氷河期での適応の結果獲得した生理ではないだろうか。
 温度の面でも、臨界日長の面でも、氷河期以来持っている発育の生理を少しも
 変える必要はなかったのだ。

もうひとつ蛹の耐凍性、耐寒性が残っている。札幌でのキアゲハの例では、
 耐凍性マイナス198℃過冷却点マイナス22.5℃。エゾシロチョウでは、耐凍性
 マイナス196℃過冷却点マイナス13.3エ1.0℃である。ナミアゲハは仙台では
 耐凍性はなく過冷却点マイナス22.5℃である。ギフチョウで調べられた例はな
 い。枝先で蛹化するキアゲハやエゾシロチョウほど耐寒性はないだろう。ナミ
 アゲハの北方での分布とヒメギフチョウの分布はよく似ている。ナミアゲハぐ
 らいの耐寒性があれば、ギフチョウには十分であろう。札幌の観察例では、大
 気温がマイナス10℃以下になっても立枯れたオオウバユリの莖の中、地上約10

cmのところでは、84cmの積雪に保護され0℃であった。Lメギフチヨウはたとえナミアゲハより過冷却点が高くても、雪のおおいに保護されて極寒の冬を耐えぬいたことだろう。

2. ギフチヨウのルーツについて思うこと

ギフチヨウという種がどのようにして生まれたか。ウスバサイシンを食べていたLメギフチヨウがその分布の南限地域でカンアオイ属、特にその中でもLメカンアオイを食草として獲得することによって分化し、ギフチヨウに変わったとする高橋昭さんや日浦さんのすばらしい仮説がある。前述した『蝶のきた道』の中で日浦さんはそのことについて詳しく述べている。今私がその仮説に建設的な着想を加えることができるのであれば、ただ次のことだけだ。建設的といった意味は、すこしでもこれからの仮説のより大きな発展に寄与したいという願望を表わしたまでのことで、本当に建設的であるか、いささかうたがわしい。日浦さんの結論はこうだ。

大阪層群相当層（いわゆる鮮新・更新統）の末期、もしくはそれと段丘層のあいだの不整合時代（中期更新世の早い時代、氷河性気候変動の激しい時代）にカンアオイは属分布圏の東北のフロント、本州中央部において新しい第四紀型の種、Lメカンアオイを生みだした。Lメカンアオイはその耐寒性・耐乾性・耐陽性や種子の受精効率の高さなどを発揮して属本来の生育圏である常緑樹林帯からはみだし、落葉樹林帯に進出し、その林床に古くから生えていたウスバサイシンと混生するようになった。ウスバサイシンを食べていたLメギフチヨウの中に、Lメカンアオイへ食性をひろげた地域個体群があらわれた。この地域個体群のポピュレーションはごく小さいものだった。この個体群はたとえばフォッサ・マグナと呼ばれる低地にひろがったギフチヨウ属の生育をゆるさない火山草原などのような環境によって隔離され、Lメギフチヨウ本体との戻し交雑が防がれた。そしてギフチヨウへ進化した。

私がここで言いたいのは隔離機構のことである。日浦さんは例として、火山草原などの地理的環境をその要因と考えておられる。しかし待つてほしい。気候の変動による食草生育環境の分断と小さなポピュレーションの成立といった蝶の側よりも、食草の側より考えてみてはどうだろうか。ウスバサイシンを良く知らないでよくもこんな大きな事が言えるものと自分自身あきれているが、ウスバサイシンは耐暑性に強い植物なのだろうかという疑問から出発してみよう。カンアオイならある程度気候変動に耐えられる植物であることをいくつかの観察で実感しているし、その上日浦さんの詳しい立証がある。ギフチヨウは

トメカンアオイ節の回廊を北へ分布を広げていった。トメギフテョウはどうか。ギフテョウが生まれる前なら食草があるかぎり南へ分布を広げたはずだ。しかし、いかんせんウスバサイシンは暑さに弱かった。氷河期の気候変動により間氷期には高地を残して北へ避暑しなければならなかった。寒さが帰ってきてまた盛り返してもカンアオイ属のようにはその地にとどまることができなかった。高地に取り残されて点在するポピュレーションには細々とトメギフテョウが取りついていった。しかしトメギフテョウの多くは環境悪化により死滅したが、一部の地域（それは中部日本ではなく、もっと近畿圏に近い地域でなければならぬ）ではトメカンアオイに食性転換をはかることによって種を維持できた。ふつとひろがるカンアオイ属に食性を変えることによってトメギフテョウは新しい種、ギフテョウに变身した。ギフテョウは西と東に分布を広げはじめた。リュードルフィア線はまさにその動的な分布の接点であり、かなり新しい時代にトメギフテョウとギフテョウが遭遇したことを示しているのではないだろうか。

いろいろの文献を乱雑に引用して、いかにも自分が研究したことのように勝手な話をつくってしまった。また仮説を事実であるかのように引用したかも知れない。そこはフィクションだと思っておゆるしねがいたい。

参考文献

- 鈴木秀夫 (1975) 氷河時代. 講談社現代新書.
貝塚爽平 (1977) 日本の地形. 岩波新書.
地学団体研究会 (1977) 日本の自然. 平凡社.
日浦 勇 (1978) 蝶のきた道. 蒼樹書房.
木村利幸 (1975) 春を待つギフテョウ. インセクタリウム, 12(4):
4~7.
石井 実 (1981) ギフテョウの蛹はいつめざめるか. インセクタリウム,
18(5): 4~11.
石塚棋法 (1980) Lueddorffiaの類縁関係に関する一考察. 昆虫と自然,
15(5): 13~17.
丹野皓三 (1978) 極低温に耐える昆虫の秘密. アニマ, (68): 24~
28.