

NEJIREBANE, No. 115, 15. Nov. 2005

オオオサムシ属 (*Ohomopterus*) における雑種集団の安定化・ 分布域拡大・種分化

Stabilization, Expansion of the Distributional Range and Speciation
in Hybrid-Derived Populations of the Genus *Ohomopterus* (Coleoptera, Carabidae)

オオオサムシ属の分子系統研究グループ*1

(Research Group of Molecular Phylogeny on the *Ohomopterus* Ground Beetles*1)

1. まえがき

多くの昆虫愛好家にとって、興味の対象がいろいろな昆虫の分類や系統にあることはいうまでもない。それだからこそ新種や新亜種の記載に情熱を傾け、昆虫の雑誌には毎号多数の新種・新亜種の記載論文が載る。これは昆虫の多様性を認識する第一歩として欠くべからざる行為であろう。しかし、主として形態からの新種や新亜種については、各人各様の基準で認定し、処置しているように思われる。「種とは何か」をまず議論するのが順序であるが、ここでは、この問題は一応棚上げにして、亜種 (subspecies) とは何かをまず問題にしてみたい。一口に言えば、亜種とは多くの場合、種の地方変異集団 geographical races (または populations) である。同種における地域的形態変異がどれだけ大きければ別亜種とするかは、各人の判断にゆだねられていて、一定の基準があるわけではない。したがって、わずかな形態差で多くの亜種を作る人 (splitters) もいれば、よほどの差がなければ亜種と認めない人 (lumpers) もいる。要するに、現状ではその人まかせである。私たちが現在興味をもって研究を進めているオオサムシ、特にオオオサムシ属 (*Ohomopterus*) の種数はおそらく 10 前後だが、亜種となるとその数は 100 にも手が届きそうな勢いである。その是非はさておき、かなりの専門家さえ産地が分らないと亜種の同定ができないというような事態になっていることも事実である。以下は、私たちが調べたオオオサムシ属のうち、特にオオオサムシとヤコンオオサムシ

に焦点をあて、これまで亜種と言われてきた近畿～中部地方のこれらの“種”は雑種 (hybrids), または 雑種由来 (hybrid-derivatives) であることを述べ、それらの安定化とその分布域拡大のメカニズムについての幾つかの作業仮説 (working hypotheses) を提案する。なお、オオオサムシ、ヤコンオサムシ以外にも多くの安定化した雑種由来のオオオサムシ属の種が存在することは4項で触れる。それらについてのかかなりの部分、特に近畿・中部地方のものについては、富永ら (2005) がかなり詳しく議論したが、日本列島における全体像は別の機会に報告する。この問題を議論した後、雑種や亜種が種に分化し得るかどうかについても言及する。

2. DNA 解析による亜種と雑種の区分け

近縁種が隣接して生息する場合、交雑帯を形成し、雑種ができて子孫を残すことはあっても、数代で不妊となることが多いのはギフチョウとヒメギフチョウの例を引くまでもない。雑種は最終的には崩壊してしまうのか、それとも分布を拡げ、雑種由来の集団 (純粋の亜種ではない) として定着できる場合があるのかは、オサムシのみならず、他の動物についても、MAYR (1963, pp.110~135) の強力な否定的意見もあってか、最近あまり論議の対象にならなかったことがないと思われる。

私達の *Ohomopterus* の研究から明らかになったことの一つは、これまで亜種とされていたものの多数が雑種または雑種由来で、純粋の geographical race といえるものはそんなに多くはないという事実である (富永ら, 2005; IMURA *et al.*, 2005; OKAMOTO *et al.*, 2005; TOMINAGA *et al.*, 2005 を参照)。これまで、形態や生態から見て明らかに雑種と認定された例は少なくないが、形態からは分からない“雑種由来集団 (hybrid-derived populations)”の存在が分子系統の手法によって初めて明るみに出されたと言えよう。オオオサムシ属の DNA 解析の結果をみれば、条件さえ整えばこのような定着は広く起きたとみられる。例えば、オオオサムシ (*Ohomopterus dehaanii*) やヤコンオサムシ (*O. yaconinus*) は西日本*2) 起源で、ともに「純系」の独立種と考えているが、近畿地方以東のこれらの“種”は後に詳しく述べるように、他種との交雑を経た雑種由来集団である。これら2種の「純系」は地域変異により多くの亜種に分割されているが、近畿以東の雑種由来集団もいくつかの“亜種”が記載されている。雑種由来集団でもそれらが安定化し、地理的に隔離されれば、純系の亜種と同じように geographical race に分化しても不思議ではない。例えば近畿ヤコンオサムシは *cupidicornis*, *sotai* や *blairi* (一部)、近畿・中部のオオオサムシは *punctatostriatus*, *imafukui* *3) などに形態や地理的分布面で互いに区別され、亜種として命名されている。また、これらと純系種間の形態的な差が、分布圏の違いだけによるのではなく、交雑で他種の遺伝子の混入も原因の一つとなっている可能性もある。これらを純系の亜種と区別するなら“雑種由来亜種”とでも言うべきであろうか。なお、純系、雑種系を問わずミトコンドリア ND5 遺伝子の系統樹では、一部を除いて、同一名の亜種が、別々の系統に出たりして、単系統のクラスターを形成しない。その原因の一部は、系統樹の分解能の不完全さによるのかもしれないが、どうもそれだけではなく、特にヤコンオサムシでは形態、分布による亜種の区分け自身にも問題があるように思われる (OKAMOTO *et al.*, 2005)。なお、近畿地方では、多数の雑種由来「亜種」が記載されている。これらのいくつかは、将来、集団として固定されるかもしれないが、多くは遠からず消滅する過渡的集団の可能性も否定できない。

3. オオオサムシ属の「純系」とは

純系 (authentic line or population) とは、種分岐以降、他種との交雑のなかった系統に属するものと定義する。但し、「純系種」が、他種と交雑しても、その母系統に他種の DNA の混入が起きなければ、母系統のみは「純系」として扱いうる。純系かどうかの判定は、実は容易でない。私たちは各地からの多数のオオオサムシ属の種を用いて、ミトコンドリア DNA と核 DNA の分子系統樹を作成、両者を比較・検討下記の条件を備えるものを近似的に「純系」と見なした (富永ら, 2005) : ミトコンドリア DNA (ここでは ND5 遺伝子) の系統樹で、問題の形態種が“特定の系統のクラス

ター”を形成し、かつ、それらが ITS I (核リボソーム RNA 間のスパーサー領域の一つ)の系統樹内の“特定の系統のクラスター”と常に対応するもの(問題の ND5, ITS の「純系」クラスターには、上述のように、他種(雑種)が混入している場合があるので、あえて単系統という表現は避けたが、母系統は実質的には単系統である)。さらに、私どもが用いた核 DNA は ITS I だけだから、厳密に言えば ITS が「純系」のすべての DNA の代表と見なしうるのか、あるいは、ありそうもない可能性ではあるが、過去の交雑(もしあったなら)により他種の DNA が混入しているのか、100%の確かさで断定することはできない。しかし現在の私どもの研究体制では、すべての核 DNA を解析することができないのでこの判定方法を用いている。ND5 の場合は、COI 遺伝子でも本質的に同じ系統樹を与えるので、ミトコンドリア DNA の代表と見なして問題ないと考えられる。これまでのところ、上記の基準を用いてほとんどの事実が矛盾なく説明できるので、第一近似として許容可能とみてよい。

4. 分類をどうするか?

上に述べた「純系」の条件を満たすものは、日本海島嶼のヒメオサムシとオキオサムシ、西日本のオオオサムシ、西日本のヤコンオサムシ、キイオサムシ(イワワキオサムシにあらず)、ミカワオサムシ、マヤサンオサムシ(一部)で、これらだけを用いた ND5 と ITS I の系統樹は完全に同一の位置関係(topology)を与える。上記以外の形態種または亜種を入れると、ND5 と ITS の系統樹上の位置関係は一致しない。これは加えたものが、雑種、雑種由来種、または雑種由来亜種だからである。その内訳は一部不確実なものもあるが、オオオサムシの近畿・中部亜種、ヤコンオサムシの近畿と能登半島先端部の亜種、イワワキオサムシ、ミカワオサムシの一部の亜種、ドウキョウオサムシ、マヤサンオサムシの多くの亜種、アオオサムシ*、ヤマトオサムシ*、ヒメオサムシ*、ダイセンオサムシ(*?), アキオサムシ(*?), クロオサムシ*である(富永ら, 2005 参照)。これを見ると、日本のオオオサムシ属の種や亜種の大部分は、少なくとも 1 回は他種との交雑を経ていると推定される。以上の中で(*)を付したものは、上述の「純系」種に加えて、日本列島で *Ohomopterus* が放散した時代に分化し、その後、他種との交雑(多分 1 回)を経た“種”と考えられる(富永ら, 2005)。トサオサムシ、シズオカオサムシ、スルガオサムシ、ルイスオサムシについては、現在検討中であるが、トサオサムシ以外は多分雑種由来であろう。上述の雑種由来種や亜種の分類学的な取り扱いをどうすべきかが問題となる。MAYR (1971, p.349) は雑種の命名について次のように述べている: “雑種とは通常、個体であり、集団ではない。よって分類単位として扱うことはできない。国際動物命名規約も、その条 1 に‘雑種標本そのものに対して与えられた名称は無効である’と明確に述べている。また同規約の条 17(2) は‘後に雑種由来であることが判明した動物に対して与えられた名称は、単にホモニム関係を論じる目的のためだけに有用なものとして残されるものであり、シノニム関係を論じる目的のために残されるものではない’”と述べている。雑種に対して与えられた名称は両親いずれの種に対しても適用はなされない。一方で規約は、雑種集団から抽出された標本に対して与えられた名称に対しては、これをどのように扱うべきかを規定していない。2 種間の交雑例に対しては条 17(2) を適用するべきであろうが、こうした名称は亜種間の移行状態を示す集団の場合においては、ホモニム、シノニム双方を論じる目的のために有効であると考えられる。このような集団は通常、非常に変化に富むものであり、もし中間的な状態を示す集団を独立した亜種として認める場合にも、この集団中における個体に対する名称としては(それがもし適切なものであるなら)隣接する 2 亜種のうち、より近縁と思われる方の名を用いるべきであろう”。

オオオサムシやヤコンオサムシ以外に、もう一つ具体的な例をあげよう。ミトコンドリア DNA と核遺伝子双方の解析から、イワワキオサムシ(形態学的な分類に基づき、基亜種、ヌノビキオサムシ、シマオサムシと名付けられてきた 3 集団を指し、純系の独立種と見なされるキイオサムシとムロウオサムシを除く)は、キイオサムシ(*O. kiiensis*)とマヤサンオサムシ(*O. maiyasanus*)との交雑に由来する集団であるらしいことが判明している(IMURA *et al.*, 2005)。このような集団に対して、

従来どおり *iwawakianus* (ならびに *narukawai* や *shima*) という学名を用いるべきか否か、上の MAYR の解説、ならびに現行の国際動物命名規約に照らし合わせても、その判断は極めて困難である。単発で生じた雑種個体そのものに対して与えられた名称は無効であるとしても、今なお連綿と世代を継続しつつある種の集団のなかにも、もともとは2種間の交雑に由来するものが多々あることは、この節の始めに述べた通りである。これらに対する学名はどのように扱うべきか、さらに、亜種として命名されているものの、その実態が同一種内の他亜種との間ではなく、あきらかに別種と見なしうるものとの間に生じた雑種由来である集団に関してどのような学名を用いるべきか、現段階では明確な見解がないと言わざるをえない。これらに対し、これまで与えられてきた名称をそのまま適用することは、各集団の由来がまったく隠蔽されてしまうばかりではなく、系統分類という立場からみても明らかに誤りを含む表記方法になってしまう。その一方で、これら雑種由来の集団に対して、みだりに新たな名称を提唱すれば、オオオサムシ属の分類が大幅に混乱することになる。こうした混乱を避けるためにも、近い将来、何らかの新しい基準の設定が必要となるだろう。このような事情により、いわゆるイワワキオサムシについては、学名を併記することによる混乱を避けるため、本文中では便宜的に和名のみを表記した。すなわち、本稿中で「イワワキオサムシ」と記したものは「キイオサムシとマヤサンオサムシとの交雑に由来する集団」を指すと解釈されたい。また、本文中にしばしば「イワワキオサムシ・タイプの ITS (または ND5)」という表現を用いたが、上記のように、イワワキオサムシは純系ではないので、本来、あまり適切な表現とはいえない。しかしながら、理解を容易にするための便宜的な処置と考えられたい。

5. 雑種の安定化と分布圏拡大

ここではオオオサムシとヤコンオサムシを例にとり、この問題をもう少し深く考察してみたい。オオオサムシもヤコンオサムシも、西日本のものに限ってこの「純系」の条件を満たす。一方、近畿・中部地方のオオオサムシと近畿地方のヤコンオサムシは、西日本系のような「純系」の条件に合わない。具体的には、オオオサムシの ITS は西日本の「純系」と同系統にはいるが、ミトコンドリア DNA はマヤサンオサムシ (*O. maiyasanus*) タイプである。また、近畿のヤコンオサムシでは ITS は西日本ヤコンオサムシ・タイプのもので、イワワキオサムシ・タイプのもものが半々に現れ、ミトコンドリア DNA はすべてイワワキオサムシ・タイプである。これらの事実は、オオオサムシとヤコンオサムシは、古く近畿地方へ侵入し、オオオサムシはマヤサンオサムシと、ヤコンオサムシはイワワキオサムシ (またはマヤサンオサムシ; 後出) と交雑、これらは雑種由来にもかかわらず、近畿から中部地方 (オオオサムシの場合) 分布を拡げていて崩壊の兆しは見られないことを強く示唆している。このような事実からみると、少なくともこれらのオオオサムシ属の種については、条件さえ整えば交雑由来集団でも安定化して長期間繁殖しつつ、分布域を拡大できるといえよう。言い換えれば、両者に共通する点は、オオオサムシのミトコンドリアはマヤサンオサムシのそれと、ヤコンオサムシのミトコンドリアはマヤサンオサムシ (一部) やイワワキオサムシを含むクラスタのミトコンドリアと置換されていて、本来のオオオサムシやヤコンオサムシのミトコンドリア DNA を持つ「純系」は近畿・中部地方では全く見られないことである。しかし交尾器を含む外部形態は、それぞれ、いわゆる“形態種”ヤコンオサムシ、オオオサムシの表現型 (phenotype) をとる (冨永ら, 2005, 図5; なお大澤ら, 2002, pp.154-176; OSAWA *et al.*, 2004, pp.102-120 も参照されたい)。

6. 雑種形成における一方向性ミトコンドリア置換と交尾器の「錠と鍵」の関係

上に述べた事実は: (1) 侵入し、交雑に関与したオオオサムシとヤコンオサムシはすべて♂で、それぞれの相手方のマヤサンオサムシとイワワキオサムシは♀であったことを意味する (一方向性ミトコンドリア置換; unidirectional replacement of mitochondria, 大澤ら, 2002, pp.173-176; OSAWA *et al.*, 2004, pp. 109,118-120 を参照)。この現象は常識的には、交尾器の構造上の問題 (い

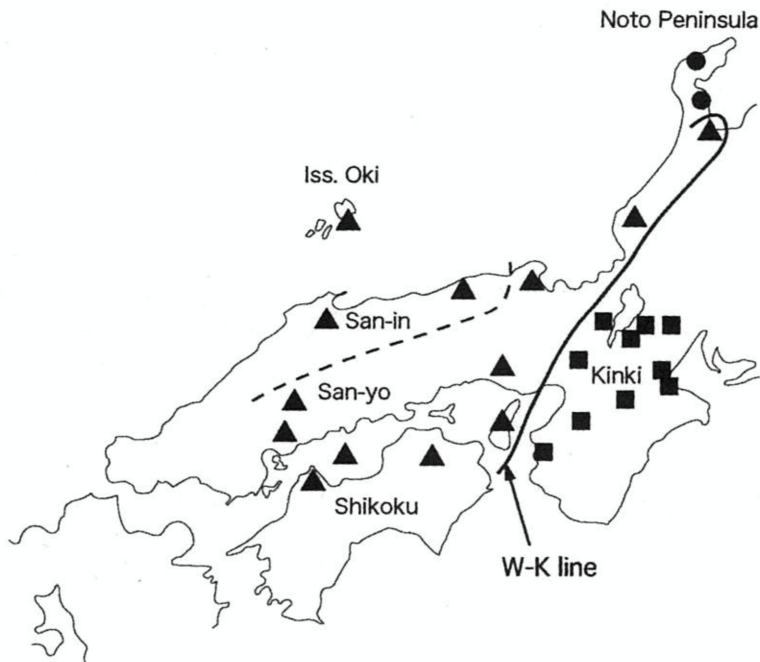


図1：ヤコンオサムシの分布

黒三角：「純系」。黒四角：雑種由来集団。W-K line は両者の境界線。黒丸はヤコンオサムシ♂とミカワオサムシ♀の交雑由来。本稿では議論しない (OKAMOTO *et al.*, 2005 より)。

わゆる錠と鍵の関係)の登場となる。マヤサンオサムシの♂交尾器の指状片はこん棒〜へら状で大きい。オオオサムシのそれは長三角形でより小さい。したがってマヤサンオサムシの♂とオオオサムシの♀の交尾は成立しがたいが、逆の組み合わせなら可能で、一応「錠と鍵」の関係から説明できないことはない。しかし、イワワキオサムシは、ヤコンオサムシの亜種とされていたこともあるくらいで、交尾器は類似しており「錠と鍵」の関係では説明が難しい。また、近畿系ヤコンオサムシの半数の個体のITSはイワワキオサムシ・タイプで、5項で解説した可能性以外に、これらは、近畿系ヤコンオサムシ (ITS: ヤコンオサムシ・タイプ) とイワワキオサムシの二次交雑体かもしれない。この場合も「錠と鍵」の関係は成立しない。この「一方向性ミトコンドリア置換」のメカニズムは今後の興味ある研究課題である。澤村京一博士からの私信によれば「オサムシの種間交雑を通じた遺伝子浸透の可能性とその一方向性は、たいへん面白いテーマだと思います。ショウジョウバエやマウスなどでも同様の例がたくさん知られるようになってきましたので、これらのモデル生物を通して見た研究はこれからもこの分野に貢献できるものと考えております」とある。更に、ヒメギフチョウとギフチョウ、ヒメウスバシロチョウとウスバシロチョウは、通常は分布域を異にしているが偶然に混棲地があり、そこではしばしば自然雑種が発見される。人工的には前種が♂、後種が♀の組み合わせの間でのみ、交雑が容易に成立しF₁ができる。これはウスバシロチョウのウックス (uncus) が短いと言われているので (KITAHARA & KAWATA, 1991)、この一方向性交雑は「錠と鍵」の関係が原因かもしれない。野外での雑種も、♀のウスバシロチョウと♂のヒメウスバシロチョウ♀の間のF₁であることがミトコンドリアDNAの解析から明らかになっている。すなわち、

雑種のミトコンドリアはウスバシロチョウ・タイプということである (YAGI & OMOTO, 2001). ギフチョウとヒメギフチョウの場合は、交尾器のウックスの形状からギフチョウの♀とヒメギフチョウの♂の組み合わせのほうが、その逆より人工交尾が容易だとのことであるから、これも一応「錠と鍵」の関係で説明可能である。以上の例は、2種の混生地における一方向性の雑種形成であるが、それらのすべては、オオオサムシやヤコンオサムシの場合のように雑種系が安定化して分布域を拡大したものではない。オオオサムシ属では、かなりの数の安定化した雑種由来集団が存在することはすでに触れた (富永ら, 2005)。アオオサムシとミカワオサムシの場合は少し事情が異なる。両者の分布域の接点付近 (糸魚川・静岡構造線) では両者の入り組んだ交雑帯がある。この交雑帯のもの表現型はすべてアオオサムシ・タイプで、わずかな形態的差異と分布域によっていくつかのアオオサムシの亜種 (*kiso*, *shinano*, *sado* など) に分けられている。これらのミトコンドリア DNA のほとんどはミカワオサムシ・タイプだが、ITS はミカワオサムシとアオオサムシ・タイプを半々に持っていて、両種の F₁ 雑種であることを示唆している。例えば、*subsp. shinano* の1個体から独立に分離した ITS の10クローンを調べてみると、半数のクローンはアオオサムシ・タイプ、他の半数のクローンはミカワオサムシ・タイプだった。つまり、ミカワオサムシ♀×アオオサムシ♂の交雑によってミカワオサムシのミトコンドリアが一方向的に雑種 F₁ に渡ったということである。これらの雑種は上記の蝶の場合と同じように、野外では恒常的に境界上で交雑が起きているが、安定化した雑種集団を形成することなく、大部分が F₁ 止まりだと推察される。ちなみに、ミカワオサムシとアオオサムシの♂交尾器指状片はへら状~棒状で互いに酷似しており、「錠と鍵」の関係はない。以上の事実から、「一方向性ミトコンドリア置換」は、動物界においてかなり普遍的なものようであるが、「錠と鍵」の関係は必ずしも一般的とは言えないようである。

(2) すでに述べたように、「純系」のオオオサムシとヤコンオサムシは、近畿地方への侵入時点あたりで、消滅したことを意味する (富永, 1999; 富永ら, 2005; OKAMOTO *et al.*, 2005)。つまり、近畿地方では繁殖できなかったということである。この理由は明らかでないが、後に議論するように、雑種由来のものとの競合に負けて淘汰された可能性、あるいは雑種と「純系」の複数回の戻し交雑による核染色体のオオオサムシ系への「復帰」と、その集団の近畿 (中部地方) への偶然による分布域拡大の可能性などが考えられる。図1にヤコンオサムシの「純系」と「雑種系」の分布図を示した (OKAMOTO *et al.*, 2005, Fig.1 より)。雑種集団は紀伊半島南部を除く近畿地方に広く分布している。オオオサムシの場合も本質的に同じだが、ヤコンオサムシとの違いは雑種由来集団の分布域が中部地方にまで拡大している点にある (図2, 近畿オサムシ研究グループ, 1979を改変)。

7. 遺伝学的にみた雑種の安定化、分布域形成のメカニズムに関する幾つかの仮説

さて、動物界では、異種間で交雑が起きると、遅かれ早かれ主として異種間遺伝子の不和合が起き、ほとんどが雑種崩壊で消滅するといわれている (例えば MAYR, 1974)。雑種崩壊は現象別に (a) hybrid inviability, (b) hybrid sterility と (c) hybrid break-down に区分けされる (AYALA & KIGER, 1984, p. 872 参照)。(a) は雑種が発生しえないか、生殖的に成熟できない場合。(b) は雑種が配偶子を作りえない場合。(c) は雑種の子孫 F₂ または戻し交雑で生存能や生殖能力に障害が出る場合、である。この観点からすると、近畿・中部のオオオサムシやヤコンオサムシはなぜ継続的な繁殖が可能であったか。

図3は雑種形成とその後の運命を教科書的 (4b~5b) に、または澤村京一博士の新しい説 (4a~5a) にしたがって解説したものである。後者は、つい最近の GS コミュニケーションズ (日本遺伝学会第2機関誌) に、澤村京一博士のエッセイ「いま進化遺伝学が面白い」(2005) に掲載されたものである。アナナスショウジョウバエ類の話で、少し長くなるが重要な部分を引用してみよう。「異なった染色体にある遺伝子は普通独立に遺伝するが、これらの間に見かけの連鎖が認められたのである。減数分裂の際に、同種由来の染色体が同一極に分配される傾向があるのかもしれない。あるいは、適応度が低い遺伝子の組み合わせ (遺伝的不和合) は、系統から選択的に排除された可能性もある」。

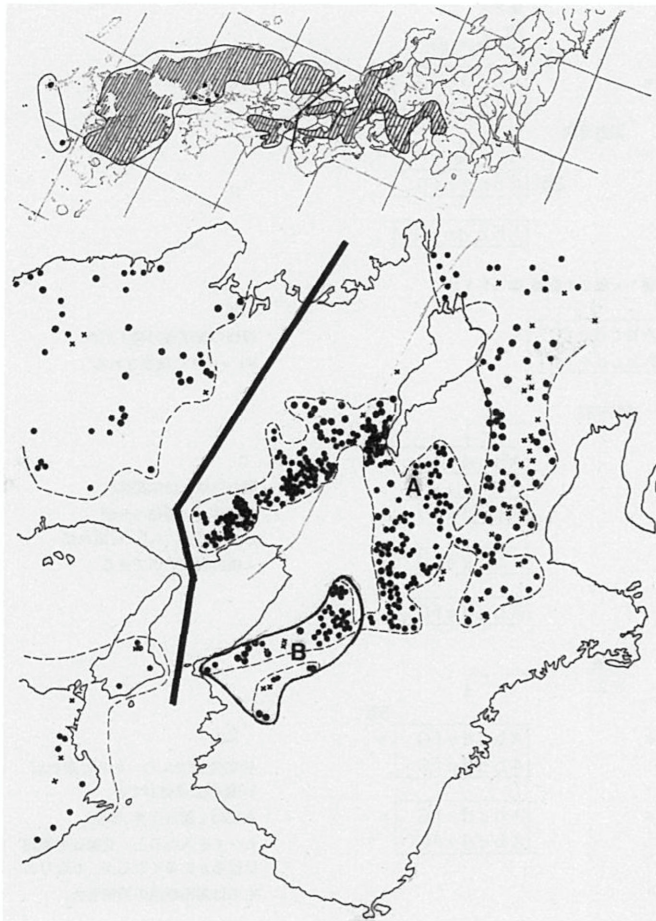


図2：オオオサムシの分布

上の図は日本全土の、下の図は近畿地方におけるオオオサムシの分布。西日本と近畿の間のラインは「純系」と雑種系の推定境界線（現在未確定）。図中の黒丸は近畿オサムシ研究グループが調査した標本の採集地で、これらすべての産地のDNAを分析したわけではない。分子系統樹（富永ら、2005）を詳細に検討すると、近畿地方のオオオサムシには2系統あるようで、一つは近畿の大部分から中部地方にかけての系統（下の図A）。もう一つは和歌山付近から紀ノ川に沿い金剛山系に達する系統である（下の図B）。前者は後者より早く近畿地方に中国地方から侵入し、マヤサンオサムシ（♀）と交雑して分布を中部地方にまで広げた。後者はそれより後に多分四国・淡路島、または瀬戸内沿岸の一部経由で入ったもので、交雑の相手（♀）は近畿系ヤコンオサムシかイワキオサムシと思われるが、現状では特定できない（近畿オサムシ研究グループ、1979を改変）。

なお、以下の説明には、戻し交雑や、染色体組み替えのプロセスは複雑になるので入れていない。これらについては、後に詳しく議論する。

それでは、近畿・中部のオオオサムシやヤコンオサムシについて、澤村博士の一番目（4a-5a）と二番目（4b-5b）の可能性を、図3を見ながら考えてみよう。図3の1～3までは初歩的なことだが、議論を進める上に必要と考え記入した。

（1）図3、最上段の右の黒字で示した種1は「純系」のヤコンオサムシ（またはオオオサムシ）♂、左の赤字の種2は交雑相手のイワキオサムシ（またはマヤサンオサムシ）♀で、その下（1）にそれぞれの diploid (2n) 細胞の核染色体構成 (genotype) を枠で囲って示した。勿論、A~G は染色体であって、単一遺伝子を示すものではない。ミトコンドリア染色体（枠外の右肩の*）はそれぞれの種に特異的である。

（2）はこれらが減数分裂をした haploid (n) の生殖細胞（卵子と精子）染色体構成を示す。A は ITS を含んだ染色体、G は形態を支配する遺伝子を乗せた染色体（複数あると思われるが、便宜上、一括してGで表す。オサムシでは未知）、b~f はその他の染色体である。

（3）（2）の黒と赤が交配すれば、3のような両者の染色体を半々に持った雑種 (F₁) ができる。ミトコンドリアは母系遺伝だから、この雑種では「純系」のミトコンドリアはすべて母型（マヤサンオサムシまたはイワキオサムシ）のミトコンドリアに置換される。

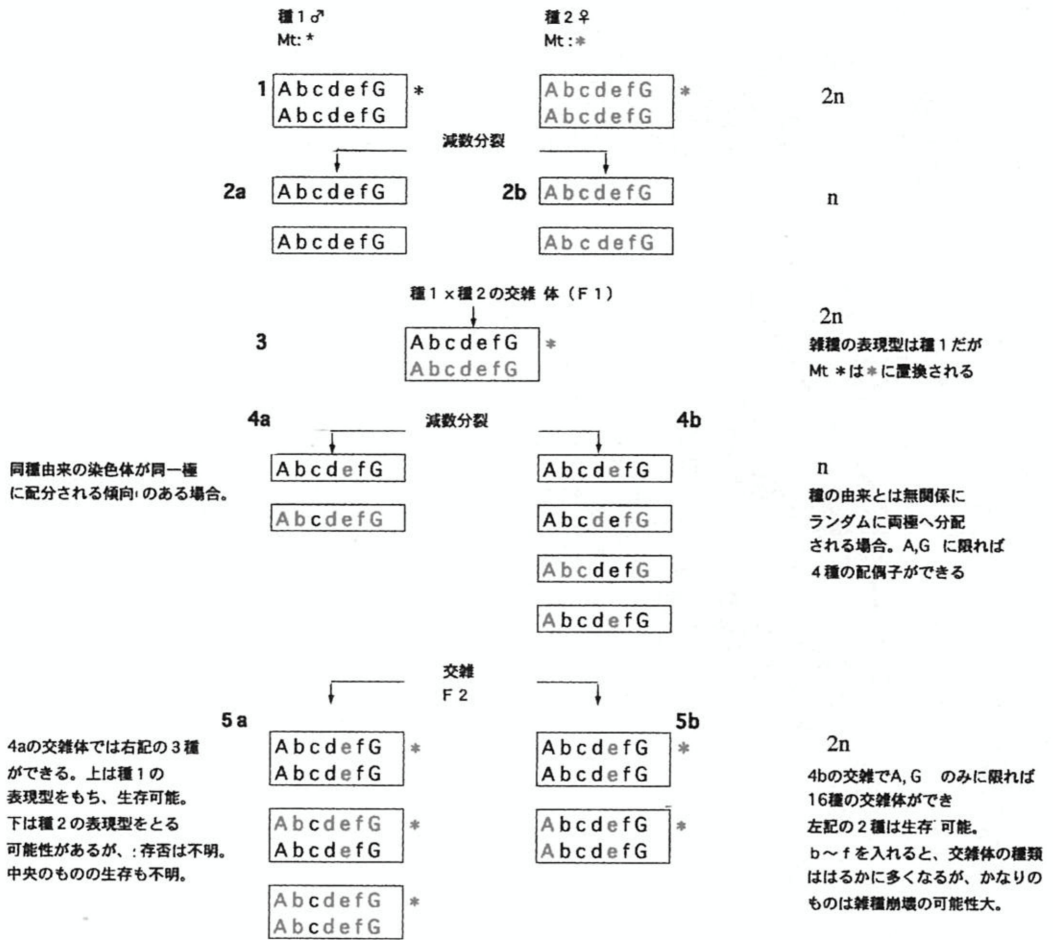


図3：雑種由来集団が安定繁殖できるメカニズムの仮説

A: ITS I を含む染色体; G: 形態形成に関する遺伝子を含む染色体; b~f: その他の染色体; Mt: ミトコンドリア (ここでは ND5 遺伝子)。種1にはオオオサムシまたはヤコンオサムシを、種2にはマヤサンオサムシまたはイワキオサムシを充てる。近畿・中部地方には「純系 authentic line」に属するオオオサムシもヤコンオサムシもないし、複雑になるので、それらとの戻し交雑は考慮しなかった。但し否定しているわけではなく、その可能性も十分考えられる (本文参照)。同種由来の染色体が完全に同一極に配分されれば、種1、種2の核染色体構成を持つものに復帰するが、そのような可能性は極めて低く、F₂ は多少なりとも種1と種2の染色体キメラであろう。5aの上は近畿・中部系のオオオサムシを、5bは近畿系ヤコンオサムシを充てることができる。5bの2種も同種由来の染色体が、同一極に配分される傾向があるとする場合でも生じうる (本文参照)。近畿系ヤコンオサムシはヤコンオサムシ・タイプの ITS I を持つものと、イワキオサムシ・タイプの ITS I を持つものがある。本文と、この図で解説した以外に、前者のヤコンオサムシはイワキオサムシとの雑種、後者はそれとイワキオサムシの2次雑種の可能性もある。いずれの場合も「錠と鍵」の関係は成立しない (本文参照) (大澤, 2005b より)。

(4) 問題はこれ以降で、上のF₁から減数分裂 (meiosis) によって haploid の生殖細胞が生ずると、通常、各染色体は独立に行動し分配されるので (メンデルの第1法則; 但し“遺伝形質”を染色体に置き換えた)、A と G だけに限れば4bのように4種類ができる。それ以外の a~f で示した染色体を考慮すると、その数はこれよりはるかに多くなる。しかし、一方でもし同種の染色体は連鎖して同一極に配分される傾向があるなら、種1由来の場合は4a (上) に示したようになる。この連鎖は多分絶対的なものではない (種や生物群によって程度が異なる) と思われるので、あえて赤染色体 (ヒストンや複製、転写、翻訳関連遺伝子群など、進化速度が遅く、機能的に種特異性の低い遺伝子群“必須遺伝子群 essential genes”からなる染色体) を一つ加えた。勿論、赤が遺伝的不和合の原因になる遺伝子を含む場合はF₂以降で淘汰される。4a (下) は種2の染色体が連鎖して配分される傾向を示した一例であるが、この文の本旨とは直接関係がない。

(5) 4aの配偶子から生ずるF₂のdiploid染色体構成は5aに示す3種であるが、この解説は後回しにし、これまでの遺伝学の常識に従って4bの側から説明する。4bの4種からは、AとGだけに限れば、各染色体は独立に行動するので、16種のF₂の組み合わせが可能である (メンデルの第2法則)。しかし、これら16種の組み合わせでは、AとGだけに注目していて、他の染色体b~fは考慮していない。これらを考慮すると、F₂の種類は大幅に増大し、遺伝的不和合の確率ははるかに高くなるので、生存・繁殖が可能なF₂の出現頻度は極めて低い。一方、4aと4bに示した生殖細胞から、次の交配の結果、どのようなF₂が生ずるか? まず5a (上) 以降を議論の対象とするが、その遺伝子構成は単純で、ITS (A) も形態支配の遺伝子群 (G) をもつが、ITSはすべてオオオサムシ・タイプで、ミトコンドリアがマヤサオサムシのそれと置換された近畿・中部系オオオサムシとなる。5a (中) と5b (下) も組み合わせとしてはできるが、それらの生存の可能性も存否も不明である。他方、ヤコンオサムシの場合は、5b (上) は、A、Gともにヤコンオサムシタイプ (但し、ミトコンドリアはイワキオサムシ由来)、5b (下) のAはイワキオサムシ・タイプ、Gはヤコンオサムシ・タイプである。これから近畿ヤコンオサムシのITSがヤコンオサムシ・タイプとイワキオサムシ・タイプが半々に出てくる事実を説明することができる。しかし、5b (上) や5b (下) のような生存可能なF₂が生ずる確率は著しく低いことは既に述べた通りであるから、ヤコンオサムシの場合も(3)の減数分裂での配偶子形成の際、4aではかなりのITS (A) を含む染色体がオオオサムシの場合 (4a) に近い行動をとったと考えたほうがいいのかも (オオオサムシの場合より同一種の染色体が連鎖して配分される度合いが少し緩いのか)。いずれにせよ、上に議論した5aや5b (特に5a) にいたる過程を考えれば、交雑体由来のオオオサムシなり、ヤコンオサムシなりがそれぞれの種の表現型を保持し、長期にわたって繁殖している事実が説明できる。これを一般化すれば、雑種の減数分裂に際して、同一種の染色体が同じ極に分配される傾向があり、それがもし100%の確率で起きれば、ミトコンドリアの置換以外には純系種と染色体構成が同じとなるから、100%生存可能ということになる。しかし、現実にはそういうことは多分なく、同種由来の染色体が同一極に分配される傾向が高いものほど生存の確率が高くなる可能性が強いと言えそうである。但し、雑種強勢になるような組み合わせができれば、「純系」より繁殖力がまさることもありうることは後節で解説する。なお、これまでの議論では「減数分裂の際に、同種由来の染色体が同一極に分配される傾向があるのかもしれない」という可能性を強調したが、「適応度が低い遺伝子の組み合わせ (遺伝的不和合) は、系統から選択的に排除された」という可能性も否定できない (4b, 5bの場合)。どちらの原因であれ結果としては全く同じ (見かけの連鎖) であるが、後者の遺伝的負荷は前者よりはるかに大きい。もし、4a~5aのプロセスが正しいとすれば、異なる染色体にあると思われる遺伝子が、あたかも同一染色体に存在し、連鎖群 (linkage group) を形成しているかのような行動をとっていること意味し、メンデルの法則に合わない。しかし、逆に、4a, 4bの出現には大きな遺伝的負荷 (genetic load) がかかるため、雑種崩壊の頻度が高く、そのため自然界では雑種の生存・繁殖が稀にしか起きないのかもしれない。現在のところGの正体も不明だし、*Ohomopterus*の染色体数も種特異性も全く分かっていないので、上に書いたことで一応事実の説明は可能であるが、仮説の域

を出ないことをお断りしておく。今後、これらの仮説を実証するためには、DNA 解析のみならず、染色体レベルの研究も重要になることを指摘しておきたい。

8. 近畿 (中部) 系オオオサムシとヤコンオサムシは戻し交雑で生じたか、あるいは雑種強勢により「純系」を駆逐したのか?

A. 戻し交雑 (back cross) の可能性: これまでの考察では説明が複雑になるので、戻し交雑や染色体組み替えを無視してきた。しかし、これらは生物の遺伝現象の中で普遍的なものであり、避けて通ることはできないので、これら (特に戻し交雑) について検討を加えた。

雑種 F₁ (図3の3) のその後の運命について、まず思い浮かぶのは「純系」との戻し交雑である。まず、オオオサムシを例にとる。黒 (4b) の配偶子と純系オオオサムシ (♂に限る) との戻し交雑では、組み替えが起きなければ、複数回の戻し交雑により最終的にはオオオサムシの核染色体構成を持ちながら、マヤサンオサムシのミトコンドリアを持つ集団が形成される。黒 (4a の上) の卵子と「純系」の精子の受精では、4b の場合よりはるかに急速に近畿・中部系オオオサムシができる。4a でも 4b でも、これと逆の組み合わせ (オオオサムシ♀との) の戻し交雑が起きれば、核もミトコンドリアもほぼ純系のオオオサムシに復帰する。これら二通りの組み合わせのどちらも起きたとすれば、結果としてできる F₂ は、selection とは無関係なミトコンドリアだけの違いで、マヤサンオサムシ・タイプのミトコンドリアを持ったものよりも有利で、そのため後者が、オオオサムシ・タイプのそれを持ったものを駆逐したとは考えにくく、偶然に前者が広がったと考えるほかない。これが、オオオサムシ・タイプのミトコンドリアを持った近畿・中部系オオオサムシはいないという事実の説明かもしれない。これは集団中のある遺伝子 (A) が中立的に変異を起こし (A') となり、それが偶然に遺伝的浮動 (random genetic drift) で集団中に拡散、固定されることによってすべて A' に置き換わった、という集団遺伝学の理論からの説明である。但し、交雑の過程では、多かれ少なかれ染色体の組み替えがあると考えられるので、完全に元の核遺伝子構成に復帰することはないと考えたほうがよい (次の B 項参照)。

このようなメカニズムで近畿・中部系オオオサムシが生まれたとすれば、その可能性の一つは、西側の純系生息地と東側のマヤサンオサムシの当時の分布境界あたりの一部でまず一方方向性の交雑が起き、その雑種 F₁ が純系オオオサムシと戻し交雑を繰り返したことになる。その境界付近には純系のオオオサムシもいたはずだから、かなり長期にわたる戻し交雑の間に、なぜ近畿地方に純系が侵入できなかったのか、何らかの補足説明が必要であろう。もう一つの可能性は、純系のオオオサムシの分布地をふくむ近畿地方に侵入、そのどこかでマヤサンオサムシと交雑、さらにそれと純系オオオサムシとの戻し交雑で近畿オオオサムシが生まれた。これらは、核遺伝子の構成は組み替えがない限り純系とほぼ同じになり、ミトコンドリアだけが置換されたものとなる。この説明はいくつかの条件を付加すれば、上の第一の可能性の説明にも援用できる。

ヤコンオサムシの場合は ITS がヤコンオサムシ・タイプのもので、イワキオサムシ・タイプのものである。事情はオオオサムシの場合のように簡単でない。2種の ITS が存在するのは、戻し交雑の途中で、完全に復帰していないという可能性は、戻し交雑に必要な純系のヤコンオサムシは近畿地方にいないので、ありそうにない (但し、戻し交雑が完了したものが、再度イワキオサムシと交雑したという可能性は排除できない)。飼育条件下では、戻し交雑は“人工的”にごく普通に起こしうるし、育種分野では有用な方法としてよく知られている。しかし、オサムシのみならず昆虫一般において、同じ戻し交雑が野外で繰り返したという例は寡聞にして知らない。例えば、ギフチョウとヒメギフチョウ、ウスバシロチョウとヒメウスバシロチョウの混棲地では、交雑が起きており、F₁ が発見されるから、戻し交雑が起きるチャンスはある。しかし、両者間で戻し交雑個体が出来たという証拠もなく、ましてそれが分布圏を広げ1種になることはない。他の昆虫でも交雑帯を形成するものはいくらでもあるが、戻し交雑の報告はない。根拠は必ずしも明らかではないとはいえ、MAYR (1979, p.133) は野外での戻し交雑個体の安定化に否定な意見を述べている。

B. 雑種強勢 (hybrid vigor) の可能性：別の可能性としては、侵入した純系オオオサムシ♀がマヤサンオサムシ♀と交雑し、その結果、多少なりともマヤサンオサムシの核 DNA を持った雑種 (近畿・中部系オオオサムシ) が生まれ、純系より生存上有利となって急速に純系オオオサムシを駆逐した、と考えることもできる (雑種強勢 hybrid vigor)。ヤコンオサムシについては、ITS がヤコンオサムシ・タイプとイワワキオサムシ・タイプが半々に現れ (図3の説明参照)、複雑になるので省略するが、やはり雑種強勢を仮定することで説明可能である。戻し交雑か雑種強勢かは、純系種と雑種由来種の全染色体 (と遺伝子) 解析の結果から判断するより外はなく、残念ながら現在のところどちらとも言えない。有利な遺伝子の突然変異は極めて稀で、ほとんど起きず、大部分は不利 (deleterious) か中立 (neutral) の変異である。しかし、これらのことは、他種の遺伝子導入の結果、母種より有利になる雑種強勢とは別の現象で、同一に論ずることはできない。雑種強勢については、遺伝学の教科書に詳しいので省略する。MAYR (1979, pp. 110~135) は、雑種は雑種強勢を示すものでさえ、遺伝的不和合によって致死的になると書いているが、分子による解析のなかった MAYR の時代の意見は、戻し交雑のそれも含めて、再検討の必要があろう。

9. 染色体の組み替え (crossing-over)

ITS と形態支配遺伝子が別の染色体にあるのではなく、同一染色体に含まれていて (上述の連鎖群)、図3の (3) の段階で、ヤコンオサムシの場合、イワワキオサムシとの交雑にあたり、組み替えが起きれば ITS はヤコンオサムシ・タイプ、形態支配遺伝子群はイワワキオサムシ・タイプになる。一方オオオサムシの場合は組み替えが起きなかったため、ITS も形態遺伝子群もオオオサムシ・タイプとなったという可能性がある。勿論、現状で何の証拠もない。オオオサムシ、ヤコンオサムシ以外にも多数存在するオオオサムシ属の雑種 (富永ら, 2005) を含めて、どの程度一般性があるかは未検討で将来の重要課題である。

10. 亜種や雑種は種に進化するか?

以上の議論から、雑種由来集団と亜種 (geographical race) は同じ分類学的カテゴリーで扱うのは生物学的には適当でないことは明らかで、その問題も含めて、“亜種” は、はたして種に進化する前段階なのかという問題を議論してみたい。MAYR (1974, p.349) は “in many cases the subspecies is an artifact and that it is not a unit of evolution” としている。私たちのオオオサムシ属の分子系統解析でも、地理的隔離に起因する亜種 (geographical race) が種に分化したと考えられる事例を見いだすことができなかった。亜種は国際命名規約で種の下に認められている唯一のタクソンだから、一般にはすべての亜種は種の前段階と思うのも無理からぬところである。しかし、命名規約は亜種にそのような意味をもたせているわけではなく、あくまでも便宜的な処置であることを忘れてはならない。純粋な geographical race (亜種) では、生殖隔離をもたらすような大きな遺伝的な変異が起きない限り、原則として新種はできないと思われる。隔離は種形成の必要 (に近い) 条件だが、十分条件ではないのである。言い換えればほとんどの亜種は種に進化することはないが、必要条件さえ整えばその中の少数から新種が分化する可能性があるということである。このように考えると MAYR の “subspecies is not a unit of evolution” と言うのは、必ずしも正しい表現ではない。また、たとえ遺伝的変異が起きて、集団中に拡がって、最終的に固定されなければいずれば消滅してしまう。固定に要する時間は集団が小さい程短い。安定化した雑種集団が2つに隔離され、その一つの中で種として区別されるような遺伝的変異が起きれば、原理的には亜種の場合と同じように種分化が起きてもいいはずである。

それでは、安定化した雑種由来集団 (も純系亜種も) が種に進化した例があるのだろうか? 長期にわたって安定化された幾つかのオオオサムシ属の亜種や雑種由来集団を見ると、多少の形態差があるにしても (だから“亜種”とされている) 元のいずれかの母種の形態から大きく外れて明らかな種分化を起こしたと認めうるものは下記の1例を除いて見当たらない。もっとも、これは形態差

だけを問題にしての話で、生殖隔離が成立しているかどうかは不明である。

その“下記の一例”とは、近畿地方のごく限られた金剛山系の高所に生息するドウキョウオサムシ (*O. uenoi*) である。この種は DNA 解析の結果、明らかに交雑由来集団 (ミカワオサムシ (*O. arrowianus*) ♂×イワキオサムシ♀) であるが、その成立はかなり古く、長期にわたって絶滅することなく生息していると思われる。このオサムシの外見は、母種のミカワオサムシに似ているが、*Ohomopterus* のどの種からもかけはなれた極端に巨大化した♂交尾器を持つのが大きな特徴である。古くは、この周辺にもミカワオサムシが生息していたが、現在は金剛山系には生息していないことから、地理的に隔離され孤立し、まずはこの山系特有の亜種に分化、さらにこれがキオサムシと交雑。その後、交尾器に大きな形態変異が起きたため、他種と生殖的に隔離されて顕著な新種ができ上がったと想像している。集団のサイズが小さいことも、比較的短期間で新種集団の形成を可能にしたのであろう (TOMINAGA, IMURA *et al.*, 2005)。

11. 核 DNA とミトコンドリア DNA の系統推定における限界

蛇足として一言。最近、ミトコンドリア遺伝子は種の系統を正しく表しておらず、核遺伝子の系統樹こそが正しいと言う主張がしばしば見られるようになった。種 (または形態) は核遺伝子支配であるから、この見解は一見正しく思われがちだが、実は、単純にこの図式にしたがった解析からの結論には、しばしば大きな誤りが含まれていることを指摘しておきたい。ミトコンドリアは母系遺伝をし、その染色体は haploid (n) タイプで、しかも組み替えがないと言われているから、ミトコンドリア DNA で描いた系統樹は、分子時計の条件を満たすかぎりにおいて、それ自身としては正しい。但し、種 A と種 B が交雑すればその F₁ のミトコンドリアは種 A が♀の場合は A タイプとなり、F₁ 以降は表現型が種 A、または B であるにかかわらず、ミトコンドリアは A タイプとなる。したがって、雑種由来のものを含む場合は、種の系統を表すものではない。核 DNA の場合も、これまでの記述から明らかなように、雑種を含む場合は、たとえ減数分裂に際して同一種の染色体が同一極に配分される傾向がある場合でも、これはあくまでも傾向であって 100% そうなるわけではなく、さらにミトコンドリアとは違って染色体の組み替えもあるから、種 a と種 b の雑種由来個体の核染色体構成は多かれ少なかれ 2 種の (または遺伝子や ITS の) キメラ (chimera) である (但し、戻し交雑によって核染色体が組み替えもなく純系の染色体構成に復帰したものがもしあれば、それらを除く)。雑種の分析の結果えられたある核遺伝子 (または ITS) が種 a 由来か、種 b 由来かは、「純系」のそれが分からなければ判断できないのである。また、形態種 a と思われる個体から、複数の遺伝子を解析した場合、それらを加算しても、それが雑種由来の場合は種 a のものというより、むしろ種 a と種 b のキメラである可能性が高いので、その結論は信頼性に欠ける。「純系」の推定はすでに述べたように容易ではないが、広範な産地の多数の個体についてミトコンドリア DNA と核 DNA の分析をおこなえば、かなりの程度可能である (富永ら, 2005)。厳密に言えば、ミトコンドリア DNA と核 DNA が調和 (congruency) している場合でも、系統樹作成にあたり雑種由来集団を含まない「純系」に関してのみ有効なのである。例えば、近畿系ヤコンオサムシの ND5 はすべてイワキオサムシ・タイプで、その半数の ITS (核 DNA) はヤコンオサムシ・タイプ、残りの半数の ITS はイワキオサムシ・タイプである。つまり、この半数の個体の表現型はヤコンオサムシであるにもかかわらず、ND5 も核 ITS もイワキオサムシ・タイプなのである。このことからみても核 DNA が必ずしも種の指標となりえず、絶対的な種の系統樹を描くことはできないことが分かる。また、ミカワオサムシの亜種として記載された *O. arrowianus kirimurai* はミトコンドリア DNA、核 ITS とともにミカワオサムシ型だが、♀交尾器の形態からイワキオサムシとミカワオサムシの雑種由来の可能性が示唆された (IMURA, AKITA *et al.*, 2005)。私たちの *Ohomopterus* の解析 (富永ら, 2005) から分かるように、「純系」を推定し、核とミトコンドリア DNA の双方の系統樹を比較、考察することにより、これまでいろいろな説が入り乱れていたオオオサムシ属の種の進化史のかんりの部分を明らかにすることができたと考えている。

12. まとめ

(1) 本文では、主として西日本のオオオサムシやヤコンオサムシ（純系と推定）が、近畿・中部地方のものとはミトコンドリア DNA（ヤコンオサムシの一部では核 ITS I DNA）によって区別されることを述べた。この過程はそれぞれオオオサムシ♂とマヤサンオサムシ♀、及びヤコンオサムシ♂とイワキオサムシ♀の交雑による一方向的なミトコンドリア置換として認識できる。これら雑種由来のオオオサムシとヤコンオサムシは、近畿・中部地方（オオオサムシの場合）で雑種崩壊することなく分布を拡大、繁殖していることを指摘した。

(2) このような雑種集団の安定化の要因について幾つかの可能性をあげた。(a) 雑種崩壊を免れた極めて稀な染色体組み合わせによって雑種が安定化した。(b) 減数分裂の際、同種の染色体が同一極に分配される傾向があるとすれば、ミトコンドリアは置換されても、純系に近い核染色体構成をもつ F₂ が生じ、雑種の安定化をもたらした。(c) 雑種 F₂ と純系オオオサムシまたはヤコンオサムシ間の複数回の戻し交雑により、ほぼ純系の核染色体構成に復帰した。(d) 交雑によって異種遺伝子が導入された結果、雑種強勢となり、純系を駆逐した。これらすべての過程に染色体組み替えが何らかの役割を果たした可能性がある。a~d はすべて working hypotheses で何一つ証明されたものはなく、他のオオオサムシ属の種や雑種を加えて今後の研究に待つより他ない。但し、いずれの議論も論理的な筋道は通したつもりである。これらの解明には形態からの研究に加えて、分子進化・細胞進化学的研究、交雑実験など広範な生物学的手法が重要な役割を果たすことは疑いない。さらにこれらの研究から、種、亜種、雑種の概念など、分類学の基本概念の見直しも必要になるであろう。なお、雑種の分類学的扱いについては MAYR (1971, pp. 32~35; p.195) が議論し、基準を提唱しているが、ここに報告した *Ohomopterus* の雑種由来集団に対しては適用の困難な部分が多い。

(3) ドウキョウオサムシを例にとり、雑種からの種分化の可能性を指摘した。

(4) 系統樹作成に際し、ミトコンドリア DNA も核 DNA も「純系種」のみについては有効であるが、雑種を含む場合はそのままでは誤った結論を導く。ミトコンドリア DNA はそれ自身の系統樹としては信頼性があるが、種の系統樹を表すものではない。一方、2 種以上の間の雑種の核 DNA は、それらの種の染色体（従って遺伝子も）のキメラとなるので、必ずしも系統関係を反映しえない。

13. おわりに

この文を書く機会を与えてくださり、適切なアドバイスをいただいた澤村京一博士、蝶の雑種についてご教示をいただいた藤岡知夫博士、大野義昭氏、原稿を読んで貴重なコメントをいただいた堀田康雄博士に深謝する。本稿は、大澤が昆虫 DNA 研究会ニュースレター 2 号、3 号 (2005a, b) に載せたエッセイをもとに、グループ全員で議論を重ね、同研究会から許可をいただき、大幅に加筆、再編成したものである。DNA 解析の事実をもとにして議論を展開したとはいえ、仮説や speculation が大半を占めていることは否定できない。しかし、オオオサムシ属の進化の様式や分布域の成立などについて、新しい観点からの問題提起ができたことは、無意味ではなかったと考えている。次号では、さらなるいくつかの問題を議論する。

<引用文献>

- AYALA, F. J. & J. A. KIGER, Jr., 1984. *Modern Genetics*, Second Edition. 924 pp. Benjamin/Cummings Publishing Co., Menlo, Calif.
- IMURA, Y., K. AKITA, M. OKAMOTO, O. TOMINAGA, N. KASHIWA, Z.-H. SU, T. OJIKI & S. OSAWA, 2005. *Ohomopterus arrowianus kirimurai* (Coleoptera; Carabidae) as examined by phylogenetic trees of mitochondrial ND5 gene and nuclear ITS I as well as morphology of genital organs. *Ent. Rev. Japan* 60: 35–38.
- IMURA, Y., O. TOMINAGA, N. KASHIWA, M. OKAMOTO, Z.-H. SU, K. AKITA, T. OJIKI, & S. OSAWA, 2005*. Phylogenetic properties of *Ohomopterus iwawakianus* (Coleoptera, Carabidae) as evidenced by the sequence comparisons of mitochondrial ND5 gene and nuclear internal transcribed spacer I; Extensive participation of *O. iwawakianus* in the

- faunal establishment of the genus *Ohomopterus* in the Kinki District. *Elytra*, 33:13–24.
- KITAHARA, H. & M. KAWATA, 1991. Fertility of artificial and natural hybrids between *Parnassius glacialis* and *P. hoenei* SCHWEITZER (Papilionidae). *Tyo Ga* 44: 120–126.
- 近畿オサムシ研究グループ, 1979. 近畿地方のオサムシ. 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録 第11集, pp. 83.
- MAYR, E., 1963. *Animal Species and Evolution*, pp. 797. Belknap Press of Harvard University Press.
- MAYR, E., 1971. *Principles of Systematic Zoology*. pp. 428. TATA McGraw-Hill Publishing Com., New Delhi (reprinted 1982).
- OKAMOTO, M., O. TOMINAGA, Z.-H. SU., Y. IMURA, K. KASHIWAI, T. OJIKI., K. AKITA & S. OSAWA, 2005*. Differentiation of *Ohomopterus yacoinus* (Coleoptera, Carabidae) inferred from the DNA sequences of mitochondrial ND5 gene and internal transcribed spacer (ITS I). *Elytra*, 33: 363–370.
- 大澤省三, 2005a. 亜種や雑種は種に進化しうるか? 昆虫 DNA 研究ニュースレター, 2: 1–2.
- 大澤省三, 2005b. オオオサムシ属 (*Ohomopterus*) の雑種由来集団が安定繁殖できるメカニズム. 昆虫 DNA 研究会ニュースレター, 3: 3–7.
- 大澤省三, 蘇 智慧, 井村有希, 2002*. DNA でたどるオサムシの系統と進化. 哲学書房, pp. 272.
- OSAWA, S., Z.-H. SU. & Y. IMURA, 2004*. Molecular Phylogeny and Evolution of Carabid Ground Beetles. pp. 191, Springer Verlag Tokyo.
- 澤村京一, 2005. いま進化遺伝学が面白い, GSJ コミュニケーションズ No.80, 16–17.
- 富永 修, 1999. 近畿トライアングルの *Ohomopterus*. BRH おさむしニュースレター No.20, 36–37.
- 富永 修, 岡本宗祐, 井村有希, 蘇 智慧, 大澤省三, 小鹿 亨, 柏井伸夫, 秋田勝巳, 2005*. 日本のオオオサムシ属 *Ohomopterus* 相の形成, 特に近畿・中部日本系について～分子系統樹からの推定～. 昆虫DNA研究会ニュースレター, 2: 7–24.
- TOMINAGA, O., Y. IMURA, M. OKAMOTO, S.-Z. SU, T. OJIKI, N. KASHIWAI & S. OSAWA, 2005*. Origin of *Ohomopterus uenoi* (Coleoptera: Carabinae) as deduced from comparisons of DNA sequences of mitochondrial ND5 gene and nuclear internal transcribed spacer (ITS I) with morphological characters. *Ent. Rev. Japan*, 60: 23–33
- YAGI, T. & K. OMOTO, 2001. Molecular identification of maternal species of natural hybrids between *Parnassius citrinarius* and *P. stubbendorffii* (Lepidoptera, Papilionidae) in Hokkaido. *Trans. Lepido. Soc. Japan* 52; 163–167.
- *印を付けた文献は, この報文に関係のある系統樹を含む。

p.1 脚注 1)

順不同

- 富永 修 Osamu TOMINAGA : osamushi@mug.biglobe.ne.jp
 岡本宗祐 Munehiro OKAMOTO: mokamoto@muses.tottori-u.ac.jp
 井村有希 Yūki IMURA: imura5500@nifty.com
 蘇 智慧 Zhi-Hui SU: su.zhihui@brh.co.jp
 小鹿 亨 Tooru OJIKI: tooru-ojika@muc.biglobe.ne.jp
 秋田勝巳 Katsumi AKITA: pachyta@topaz.plala.or.jp
 柏井伸夫 Nobuo KASHIWAI: qqfa7u59@galaxy.ocn.ne.jp
 永幡嘉之 Yoshiyuki NAGAHATA: rosalia@muse.ocn.ne.jp
 大澤省三 Syozo OSAWA: osawasyozo@nifty.com

p.2 脚注 2)

この文で言う西日本は, 中国地方, 九州, 四国で, 近畿地方は含まない。

p.2 脚注 3)

オオオサムシについては, そもそも基準産地の特定もできておらず, 形態からの分類学的処置は不十分である. 分布域の北東部に産するものに対しては *punctatostriatus* の名が適用されているが, 中部地方南部から近畿地方の集団にもこの名を充ててよいかどうかは不明である. この報文では DNA 解析の結果をふまえ, とりあえず中部から近畿一帯に産するものすべてを便宜的に *punctatostriatus* として扱った. なお, 木曾駒ヶ岳から1早のみの標本に基づいて亜種として記載された *imafukui* は, 中部地方に産する同種の一変異に対して与えられた名であろうとの暗黙の了解があるようだが, ホロタイプを検した井村によれば, 小型で黒く, かなり変わった個体で, 付けられているラベルも原記載にある地名とは異なっており, 単なる個体変異なのか, あるいは同様の形質を持つ集団がどこかに残されているのかははっきりしない. DNA も未分析である.

地域甲虫自然史 (1): 荒田家の邸宅内で採集された甲虫類の目録 訂正 (2) *

水野弘造

Elmidae ひめどろむし科 p. 33-34 のうち, 05. *Leptelmis gracilis* SHARP ヨコミゾドロムシ [80-7] に関しては, 誤同定と判明したため次のように訂正する.

05. *Leptelmis parallela* NOMURA ホソヨコミゾドロムシ [80-8]
舞鶴市高野台, 18. IX. 1999, 13. VIII. 2004, 荒田弥五郎.

ヨコミゾドロムシは希少種として全国的に記録が少ないもので, 飛翔能力もないのではないかと考える由, 林成多氏より指摘をいただいたため, 標本を大阪市立自然史博物館の初宿成彦氏に検視してもらい, 上のように誤同定が明らかとなった. 両氏に厚く御礼申し上げる. 著者の能力不足から他にも誤同定に気づかず発表していると思うので, 疑問の種については遠慮無くご指摘を賜りたい. なお, ホソヨコミゾドロムシも希少種の一つのことなので, ラベルデータとともに写真を掲載しておく.

* 訂正 (1) : ねじればね, (114): 13-14.



ホソヨコミゾドロムシ 舞鶴市高野台, 18. IX. 1999, 13. VIII. 2004, 荒田弥五郎採集.

[新刊の紹介]

京都大学総合博物館 編 「日本の動物はいつどこからきたのか」
(岩波科学ライブラリー109, 岩波書店, 2005, 112pp)

日本列島の動物地理学を最近の DNA 系統解析の結果も盛りこんで一般向けに平易に解説されており、貝類、魚類、両生類、爬虫類、昆虫類、哺乳類、と対象は多岐に亙るが種分化の機構を理解するには好適な読み物である。昆虫については、甲虫類を題材として次の2篇が解説されている。

- ・佐藤 綾・堀 道雄. 海浜性ハンミョウのすみわけと食いわけ, pp. 53-60.
- ・曾田貞滋. 湿地の宝石ネクイハムシ, pp. 61-70.

いずれの著者も日本甲虫学会において講演をされており、特にハンミョウの話は 2005 年春季例会で詳しく解説していただいたので記憶に新しい会員も多いと思う。「ねじればね」誌上にアブストラクトの掲載をお願いしようかと思案していたが、今回の冊子に纏められたので関心のある方はぜひ購読されたい。曾田先生の当学会での講演はオサムシとヒメハナカミキリに関する内容だったので今回の冊子のものとは別であったが、ネクイハムシそのものについては林 成多 氏に講演していただいております。曾田先生との共同研究成果ということである。DNA 系統解析が種分化を論じるためには必須の手法として定着してきたことがこの冊子全体を通じて読み取れる。

(水野弘造)

ねじればね 115号 Nejirebane No. 115

2005年11月15日 15. Nov. 2005

発行者：日本甲虫学会（会長 佐々治寛之） The Japan Coleopterological Society

発行所：日本甲虫学会 〒546-0034 大阪市東住吉区長居公園 1-23 大阪市立自然史博物館・昆虫研究室気付

Entomological Laboratory, Osaka Museum of Natural History, Osaka, 546-0034, Japan

振替口座: 00990-8-39672

URL: <http://www.mus-nh.city.osaka.jp/jcs.html>

Tel. 06-6697-6221 Fax. 06-6697-6225 E-mail: shiyake@mus-nh.city.osaka.jp

編集：水野弘造, 林靖彦, 谷角素彦, 初宿成彦, 保科英人, 伊藤建夫

原稿送付先：水野弘造 〒611-0002 宇治市木幡熊小路 19-35 Tel & Fax. 0774-32-4929

E-mail: kzmizuno@oak.ocn.ne.jp (和文, E-mail での投稿を歓迎します)

入会及び会費問合せ先：野村英世 〒590-0144 堺市赤坂台 1-18-5 Tel. 0722-98-4066 (年会費 5,000 円)

昆虫学評論原稿送付先(英文)：吉川鮎美 〒534-0023 大阪市都島区都島南通 1-17-1 大業商会