

分類学・系統地理学研究の歩みと成果

西海 功 (国立科学博物館動物研究部)

分類学は鳥学会創立当時には日本の鳥学の最も活発な研究領域であった。この研究領域があったからこそ鳥学会は 1912 年という早い時代に創立されたと言っても過言ではない。つまりこの分野は鳥学会創立以来の 100 年ではなく、創立の前史から見ていく必要がある。まずは西洋科学以前から順に見ていきたい。

江戸時代には多数の博物図譜が編纂されたが、江戸幕府の若年寄を務めた堀田正敦 (1755–1832) による「禽譜」がその集大成といえる。18 世紀末から 19 世紀初頭にかけて編纂されたいわゆる「堀田禽譜」は、個々の鳥を一種類ずつ一枚の紙に描き、鳥の名称及び原図の所蔵者などの情報を図の片隅に記している。図と並んで文章も別紙に記されており、そこには、和漢、地方による呼称の別や、外見上の特徴のほか、生息環境など生態の特徴も詳しく記されている。水禽 (ツル目、コウノトリ目、カモ目、チドリ目の一部など)、原禽 (キジ目、スズメ目、チドリ目の各一部など)、林禽 (スズメ目の一部、ハト目など)、山禽 (タカ目、フクロウ目など) の 4 つに分けて編纂されている。もちろんタイプ標本の指定はないし、現在の分類とはかなりの相違があるものの 400 以上の種の外観図や生態的な記述が網羅されており、かなり立派な図鑑といえる。

シーボルト (Philipp Franz Balthasar von Siebold, 1796–1866) が 1823–29 年に集めた標本がオランダのライデン博物館に送られて、それを基にまとめられた「日本動物誌 (Fauna Japonica)」の「鳥類 (Aves)」(Temminck & Schlegel 1844–50) から日本の科学的 (西洋的) 分類学・鳥学は始まる。「鳥類」は主に九州から本州に分布する鳥について 120 枚の原色図版と共に 201 種・亜種 (うち一部は属まで) を記載している。その結果、世界ではそれまでほとんど知られていなかった日本の鳥類相の輪郭が明らかになった。

ブラキストン (Thomas Wright Blakiston, 1832–1891) は、イギリス出身の貿易商で、幕末から明治期にかけての 20 年余り (1861–1884 年) 函館に滞在した。この間、北海道を中心に千島にも渡って鳥類やほ乳類の研究をおこない、1878 年にプライアーとの共著で「日本鳥類目録 (A Catalogue of the Birds of Japan)」を Ibis に発表し、295

種を掲載している。1883 年には津軽海峡に分布境界線が存在することを指摘し、この境界線はのちにブラキストン線と呼ばれるようになった。

外交官として中国に赴任した経験を持ちイギリスの自然史博物館で研究したスウィンホー (Robert Swinhoe, 1836–1877) は東アジアの鳥類分類に関心を持ち中国のみならずブラキストンの標本も研究して 1860 年代以降にコジュリンやシマセンニュウなどについての新種記載もおこなったが、両種を含めてシノニム (同物異名) が多かった。イギリスのアマチュア鳥類学者シーボーム (Henry Seebohm, 1832–1895) は 1880 年代にシマフクロウ、オオセッカ、コゲラ、ノグチゲラなどの新種記載をおこない、1890 年「日本帝国の鳥類 (The Birds of the Japanese Empire)」で 381 種を記した。381 種と言っても例えば、ウグイスは *Cettia cantans* (ウグイス群)、*C. cantillans* (*C. cantans* の雌に付けたシノニム)、*C. diphone* (ハシナガウグイス群) の 3 種に分けられているなど細分主義的傾向が強かった。ノルウェー出身の鳥類学者で、スミソニアン研究所に勤務したスタインガー (Leonhard Hess Stejneger, 1851–1943) もまた同時期の 1880 年代にオオセグロカモメ、アカコッコ、イジマムシクイ等を記載した。19 世紀は主に西洋人によって日本の鳥類が研究され、西洋科学的な土台が作られた時代といえる。

日本人で最初に鳥類の新種・新亜種記載をおこなったのは飯島魁 (1861–1921) で、三宅島産のオーストンヤマガラを動物雑誌に記載した (Ijima, 1893)。飯島が海綿の諸研究を 1894 年以降に発表したことを考えると、海綿に先んじて標本を基礎にした研究を鳥類でおこなっていたことになるが、本論文は日本人が分類命名規約に則って 19 世紀に鳥類の記載をおこなった唯一の論文となった。これに続くのは小川三紀で、1905 年にオオトラツグミやシマメジロ、オサハシブトガラスなどの記載をおこなった。その後は、1922–23 年をピークにしてその前後に黒田長禮や羽山徳太郎などが極めて多数の日本産亜種を記載した。これらにはシノニムも多く、この頃に国内での記載の仕事がほぼ終了を迎えた。

次に東アジアの新地域の調査とそこで採集された新種や新亜種を記載する時代に入る。蜂須賀正

氏は鳥類学者未踏の地の探検のため 1928 年にミンダナオ島南部に向かい翌年アポ山登頂を果たした。帰国後 1929 年と 30 年に前後篇に分けて「フィリピン産鳥類」を記し、後に紀行文「南の探検」(蜂須賀 1943) を記した。蜂須賀はそれ以外にも 1925 年には「日本とイギリス諸島の鳥」を、1926 年に「エジプト産鳥類」を、1927 年に「アイスランドの鳥」を、1939 年に「海南島鳥類目録」を、1950 年～51 年に「台湾の鳥についての最近の寄与」を、1952 年に「中国の鳥の出版目録」を記して、主に海外での鳥類目録などの編纂につとめた。1933 年には第一次満蒙調査研究団が今西錦司を団長として組織され、120 点余りの標本を満州から持ち帰り、報告書の中でスズメを新亜種として記載するなどした(第一次満蒙學術調査研究團 1934)。

新種・新亜種の記載が完了に向かうにつれて、鳥学者の関心は次第に生物地理学に向くようになる。1928 年には蜂須賀や黒田が中心となって生物地理学会が設立された。蜂須賀はまた「琉球列島の生物相」を岡田弥一郎と共著で 1938 年に日本生物地理学会から刊行した。琉球列島の鳥類の生物地理境界が沖縄諸島と先島諸島の間にあることを 1926 年以来指摘し、「蜂須賀線」と呼ばれるようになる。1953 年には宇田川竜男との共著で「琉球諸島の鳥類学への寄与 (Contributions to the ornithology of the Ryukyu Islands)」を記し (Hachisuka & Udagawa 1953; Quart. J. Taiwan Museum 6: 141–279), 黒田長禮 (1925) 「琉球列島の鳥相の知識への寄与 (A contribution to the knowledge of the avifauna of the Riu Kiu Island and the vicinity. Published by the author)」に新知見を加えると共にこれをさらに発展させて渡りルートのタイプ分けをおこなった。

黒田長久 (1972) は生物地理学の教科書「動物地理学」(共立出版) を著し、その中でいわゆる「遺存種」と「新固有種」の区分をおこなった。かつて大陸にも広く分布していたが現在は日本の一部にのみ生き残った固有種を「遺存固有種」、日本列島で特殊化・進化して新しく形成された種を「新固有種」と呼ぶと、日本列島の鳥類は多くが「新固有種」で、哺乳類に「遺存固有種」が多いことと対照的であるとし、鳥類の種分化の速さをその要因と指摘した。日本の固有種のそれぞれがどちらに分けられるのかは、今日でも研究者によって見方が異なっており、分子生物学的な手法に期待が寄せられている (梶田 1999. 日鳥学誌 48:

5–45)。

生物地理学の諸成果は今日では主に DNA の系統から集団の分岐や分散などの形成史を推定する分子系統地理学が引き継いでいる。関伸一は mtDNA を分析し、東アジアのコマドリ属 *Erithacus* がヨーロッパコマドリよりも東アジアのノゴマ属 *Luscinia* (コルリやシマゴマ) により系統的に近いことを示すと共に (Seki 2006. Mol. Phylogenet. Evol. 39: 899–905), 亜種アカヒゲとホントウアカヒゲは遺伝的にもはっきりと分かれ、渡りをおこなう亜種アカヒゲは形態的にも遺伝的にも渡りの距離に応じて南北に分化しつつあることを示唆した (Seki *et al.* 2007. Mol. Ecol. 16: 101–113)。またカラスバトについては限られた遺伝子流動による距離に応じた隔離が起こってきたことや、先島諸島のヨナクニカラスバトは基亜種カラスバトから余り分化していないが、基亜種からヨナクニカラスバトへの遺伝子流動はその逆と違ってほとんどないことが亜種形質の保持に寄与しているであろうことが示唆された (Seki *et al.* 2007. Conserv. Genet. 8: 1109–1121)。江田真毅 (Eda *et al.* 2011. Conserv. Genet. in press) は遺跡のアホウドリ化石骨から mtDNA を抽出して過去の集団の遺伝的構成の復元を実現し、大きく離れた 2 つの遺伝的集団を見つけ、尖閣諸島の集団が鳥島と異なる集団であることを示唆した。長谷川理 (2009. 樋口・黒沢 (編) 鳥の自然史: 39–52. 北大出版会) はウミネコの mtDNA は遺伝的多様性が極めて低く、氷河期にボトルネックを経験していることを示した。馬場芳之 (Baba *et al.* 1999. Jpn. J. Ornithol. 48: 47–60; 2001. Jpn. J. Ornithol. 50: 53–64) はライチョウとエゾライチョウの mtDNA 集団解析をおこない、ライチョウの遺伝的多様性が低いことを示した。坂梨仁彦 (Sakanashi *et al.* 2002. Abstract Vol. 23rd Int. Orn. Congr. 181) はヤマドリ属の系統とヤマドリの亜種の系統について調べ、ヤマドリの起源が古いことを示唆した。西海 (2009. 樋口・黒沢 (編) 鳥の自然史: 17–38. 北大出版会) は日本とその周辺に分布する陸鳥類について集団間の遺伝的差異を調べ、本州と韓国の集団間は形態以上に遺伝的分化が小さく、ブラキストン線や蜂須賀線での大きな遺伝的分化と対照的であることを示唆した。これら諸研究は日本の鳥類相の成り立ちを理解する上でいずれも重要な知見を提供するものである。

鳥類の体系分類における日本での大家は山階芳麿である。山階 (1949. 細胞学に基づく動物の分

類・北方出版社)は細胞学に基づく鳥類の分類を提唱し、人為的な交配によって一代雑種が生まれ、成体にまで発育することがあるグループを同じ科に置き、二代目以降も生まれることがあるようなグループを同じ属に置くことを提案した。宇田川はそれを引き継いで「鳥類の染色体の比較研究、特に分類との関係」により理学博士(北大)の学位を1958年に受けた。生物学的種概念など種概念が確立することによって種の実在性は証明(あるいは確認)されてきた(と私は考える)が、属や科といった上位階級の基準は存在しない。近年、分子系統が次第にはっきりとしてくるに従って、目や科などの高次分類群が増える傾向にあって、扱いづらい方向に向かっているが、もし山階(1949)の成果が世界的に知られていたなら鳥の属や科の基準が世界的にできていたかもしれず、誠に残念なところである。

系統分類学では、形態では黒田長久がミズナギドリ類について骨学的、生態学的、古生物学的な検討をおこなって系統推定した(Kuroda 1954. On the classification and phylogeny of the order Tubinares, particularly the shearwaters (*Puffinus*), with special considerations on their osteology and habit differentiation. published by the author, Tokyo). その結果は、今日明らかになっているミトコンドリア DNA (mtDNA) の分子系統とは若干異なるが(Kennedy & Page 2002. Auk 119: 88–108)、海鳥の形態と生態の進化や地理的分散を考える上で今日的にも重要な研究といえる。森岡弘之は足の筋肉の構造の比較研究によって、アマツバメ類とスズメ目のツバメ類とは系統が異なることを示すなどの研究をおこなった(Morioka 1974. Bull. Natl. Sci. Mus. 17: 1–16)。この2人の世界的にも著名な比較解剖学者が後継者をもたなかったことは誠に残念といえる。

分子系統学では日本国内の研究機関で活躍した研究者として次の人達が挙げられる。まず、山岸哲ほかは適応放散で知られるマダガスカルのおオハシモズ科の分子系統分類をおこない、おオハシモズ科が適応放散によって分化したことを分子データで確認し、ニュートンヒタキがヒタキ科ではなく、おオハシモズ類との共通の祖先を有することを新たに示した(Yamagishi *et al.* 2001. J. Mol. Evol. 53: 39–46)。次に、分子進化学者である長谷川政美が海外の鳥類学者 David P. Mindel や由利たまきと協力して鳥綱の系統的な位置を研究した。彼らは mtDNA の全長配列を比較して、カメが鳥類とワニとからなる系統群の姉妹群となり、哺乳類

がさらにそれら全体との姉妹群であることやスズメ目が鳥類の系統樹の根元に位置することを示唆した(Mindel *et al.* 1999. Syst. Biol. 48: 138–152)。ただし、後者はその後の解析で否定されている(例: Harrison *et al.* 2004. Mol. Biol. Evol. 21: 974–983)。また渡辺麻衣子らは mtDNA の全長配列を使って鳥類全体の系統分類をおこない、ダチョウ等の古口蓋類が分かれた後、次いで新口蓋類の中ではキジ・カモ類が他のグループと分かれたこと、タカ科とハヤブサ科は系統が異なることを示し、ペンギンがコウノトリに近縁である可能性を示唆した(Watanabe *et al.* 2006. Gene 378: 65–73)。

鳥類の分子系統の分野では海外の研究室で学び、活躍した日本人も多い。佐藤秋絵はマックスプランク研究所でダーウィンフィンチの mtDNA の分子系統を調べ、種間交雑を伴う進化と種分化の可能性を示唆し(Sato *et al.* 1999; PNAS 96, 5101–5106)、またダーウィンフィンチの起源が中南米のクビワスズメ類(*Tiaris*)であることを示した(Sato *et al.* 2001. Mol. Biol. Evol. 18: 299–311)。由利たまきはミシガン大学でアトリ科の鳥の mtDNA 分子系統を研究した(Yuri & Mindel 2002. Mol. Phylogenet. Evol. 23: 229–243)。

種の記載論文として最も新しいものはヤンバルクイナ(Yamashina & Mano 1981. J. Yamashina Inst. Ornithol. 13: 147–152)で、先進国における大きな鳥の新種発見として世界を驚かせた。最新の分類学的研究は次のようなものが挙げられる。梶田ら(2002. 山階鳥研報 33: 148–167)は沖縄で繁殖する亜種と考えられていたリュウキュウグイスが越冬集団であり、繁殖しているのは絶滅したと思われていたダイトウグイスである可能性を示したことは驚くべき発見であった。山崎剛史(Yamasaki 2006. Zool. Studies 45: 168–179)はシロガシラについて形態学的に亜種の検討をおこない、南琉球の亜種 *Pycnonotus sinensis orii* が基亜種から分化していないことを示した。西海と森岡(Nishiumi & Morioka 2009. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A 35: 113–124)は西表島のコトラツグミ *Zoothera dauma iriomotensis* の亜種記載をおこない、国内の鳥類ではヤンバルクイナ以来の28年ぶりの種・亜種記載となった。従来、ジャワ島がタイプ産地の亜種 *Z. d. horsfieldi* と同じとされていたが、それとは色彩などがはっきりと異なることが示された。また、齋藤武馬(Saitoh *et al.* 2010. BMC Evol. Biol. 10: 35、齋藤ら 2012. 日鳥学誌 61 in press)はメボソムシクイがはっきりと異なる3つ

の系統からなることを分子系統によって示し、鳴き声においても形態においてもはっきりと3種に区別できることを示した。

Morioka *et al.* (2005. Types of Japanese birds. Nat. Sci. Mus. Monogr. (28)) はこれまでに日本から記載された全ての種と亜種について、原記載、タイプの種類、タイプ産地、タイプ標本の所在と採集データ、分類学的現況についてまとめた。日本の鳥類の分類学的研究の礎となる文献である。

日本鳥類目録第6版において黒田長久と森岡弘之がそれぞれ非スズメ目とスズメ目の分類委員を務めたが、第7版においてはそのように広い分類群にわたって責任を持てる研究者個人はいなくなった。しかし、そのような研究者がいなくなったのは分類学が日本の鳥類分野で不要になったからではなく、目 (order) から亜種のレベルまで、形態学や解剖学はもちろん、遺伝学や生理学から生態学まで鳥類のあらゆる分類レベルと学問分野

の知識を個人がもつことに限界が生じているためである。それは各学問分野が深まり、進歩のスピードも速くなり、全てに精通することが困難になったことも理由であるし、また業績が過度に重視され、短期的な成果ばかりが求められるようになり、ゆっくりと10年、20年あるいはそれ以上のタイムスケールで腰を落ち着けておこなうような、つまりダーウィンがおこなったような、帰納的な研究が成しづらくなったことも理由と思われる。いずれにせよ鳥類分類学全般を日本で担う個人がいなくなったことから、それを集団で、学会としておこなわなければならなくなった。つまりあらゆる分野の研究者が分類学に関心を寄せ、分類学者をも兼ねて、鳥学会全体で分類学をおこなわなければならない時代に入っている。日本の鳥学が100年以上をかけて蓄積してきた分類学分野の成果を鳥学会全体で継承し、さらに発展させていかなければならない。

鳥類形態学の歩み

山崎剛史 (山階鳥類研究所自然誌研究室)

学会黎明期の鳥類形態学

日本鳥学会が結成されたのは明治45年(1912年)のことである。それから3年後の大正4年には、学会初の機関誌である『鳥』の記念すべき第1巻第1号が発行された。その冒頭、初代会頭であった飯島魁は、『本邦鳥類ノ研究ニ就キテ』という表題のもと、わが国の鳥学の歴史を概観した。彼によると、日本では古来より本草学者による鳥類の精密な観察が行われていたが、真に「科学的研究」と言えるものは、テミンクとシュレーゲルが出版した『日本動物誌 Fauna Japonica』(1844~50)が最初であった。その後、ブラキストン、プライヤー、シーボーム、スタイナーとといった外国人研究者が日本の鳥学を担ったが、明治の終わり頃までには、日本人自身の手による研究も数多く見られるようになったことが語られている。しかし、これらの研究はいずれも分類学に関するものであって、それ以外の分野、とくに生態学の発展が本邦ではほとんど見られないことを、飯島は強く問題視した。彼は、『鳥』の発刊にあたって、会員に向け、鳥類生態学の研究に力を注ぐことを強く奨励したのである。飯島の望みは、

今日に至るまでの後進の努力によってかなえられたと言ってもよいだろう。現在、生態学は明らかに日本鳥学会の花形である。では、鳥類形態学について、飯島は当時、どのような考えを持っていたのだろうか。大変残念なことに、彼は上記の寄稿文において、この分野については何一つ語るところがなかった。鳥類形態学は、学会の黎明期において、どうやら等閑視されていたらしく、学会員による研究もほとんど見られない。この頃、学会の主流派であった分類学は、もっぱら外部形態の精査に基づいて新しい種や亜種を見いだす努力を重ねる学問であり、形態学と非常に強い関連を持ってはいたが、かたちの理解自体を目的としたものとは言いがたかった。この時代、国内で鳥類の形態に関する研究を進めていたのは、主として医学の研究者だったようだ。この頃の解剖学関連の雑誌には、日本人の手による、鳥類を対象としたドイツ語論文が散見される。こうした状況は第二次世界大戦の終結まで続いた。

戦後の鳥類形態学

新種や新亜種の発見・報告を目的とする α 分類