

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 $\alpha$ 分類

学に力を注いできた欧米の研究者は、それらがほぼ完成するに至った 1950 年代になると、今度は記載された種のあいだの系統関係を推定する  $\beta$  分類学へと、興味の焦点を移していった。彼らは鳥類の系統関係を解明するための手段として、骨格や筋肉の詳細な調査を精力的に実施するようになっていった。

ところで、一般に、比較形態学のデータに基づいて系統推定を試みる際、大きな障害となるのはホモプラシー（非相同同形）の問題である。類縁関係のまったくない生き物に、同じような淘汰圧がかかることによって、同一の機能を果たす非常に類似した形態（場合によってはまったく同じ形態）が生じてくるというこの現象は、系統に関する情報を一切含んでいない。このような進化を示す形質は  $\beta$  分類学のデータ源として不適であり、事前に解析から取り除くのが望ましい。つまり、この時代の分類学者は、鳥類の個々の形態がどのような淘汰圧を受けて進化してきたものなのかを知る一端的に言えば、個々の形態の機能を知る一必要に迫られていたのである。その結果として、かたちの理解を目的とした機能形態学の視点が鳥学に本格的に導入されるようになったのである。

戦後の日本鳥学会においても、この流れの影響を見て取ることができる。例えば、山階鳥類研究所の所長等を歴任した黒田長久（1916～2009）が 1954 年に著した “On the Classification and Phylogeny of the Order TUBINARES, Particularly the Shearwaters (*Puffinus*), with Special Considerations on their Osteology and Habitat Differentiation (AVES)” はその好例であろう。日本におけるこの分野の代表的人物としては、さらに森岡弘之が挙げられる。彼は、1960 年代、鳥類の機能形態学の分野における世界的権威である米国のウォルター・J・ボックのもとに留学して研鑽を積み、帰国後は国立科学博物館において研究活動に従事した。

機能形態学に基づく  $\beta$  分類学を実践してきた森岡の指摘する「進化の多重経路 (multiple pathways of evolution)」の概念はとても興味深いものである。これは、ある適応を実現するための方法（経路）は複数あるのがふつうだと認識を意味している。例えば、遊泳時に推進力を得ると同一の機能を果たす足の形態には、前三本の趾のあいだに膜が張る蹼足、四本の趾すべてが膜でつながった全僕足、趾の両脇に植物の葉のような構造が付く弁足など、多数の解答がありうる。森岡によると、同一の淘汰圧に対して違った解答を出し

ている鳥（つまり、違った経路を選んでいる鳥）については、通常、類縁関係が遠いと結論を結ぶことができるのである。なぜなら、もしそうした鳥が互いに近縁であるとするれば、当該の形質状態がいったん失われた後、同じ機能を果たすまったく別の形質状態が改めて進化するという状況を想定する必要が出てくるが、そうしたことは、同一の淘汰圧が働き続けている場合、きわめて起こりにくいと考えられるからである。これは、機能形態学の知見に基づいて系統を推定する際、非常に有益な論理である。

### 鳥類形態学の衰退

その後、鳥類の  $\beta$  分類学は、激しい論争を伴いながら、次第にその軸足を機能形態学から生化学・分子生物学へと移していった。生化学・分子生物学側の陣営の一員として、先陣を切ったこの移行を強力に推し進めた人物の一人が米国のチャールズ・G・シブリー（1917～1998）である。彼は卵白タンパク質の電気泳動、DNA-DNA 交雑法を用いた一連の大規模研究によって、分子系統学の時代の幕開けを告げるという歴史的役割を担っていた。鳥類を対象とした分子系統学はその後も順調な発展を続け、いまに至っている。近年、分子系統学の手法は、高次分類群間の系統関係を解明するのに用いられるだけにとどまらず、近縁種間や種内変異の解析（系統地理学）にまで広く使われるようになってきた。日本鳥学会においても、この一連の流れに位置づけられる研究者は、国立科学博物館の西海功をはじめ、数多く存在している。

さて、 $\beta$  分類学への興味という強力なエンジンを、激しい論争のすえ、ほぼ分子生物学に奪われてしまった鳥類形態学は、その後、どうなっていったのだろうか。分子系統学の躍進の陰で鳥類形態学がたどってきた道は、端的に言えば衰退の歴史であった。例えば、2007 年にカナダで出版された “The Inner Bird: Anatomy and Evolution” の序文において著者のゲアリー・W・カイザーは、かつて鳥学の最重要事項として扱われていた解剖学に関する知見が、現代の教科書では申し訳程度に短く紹介されるだけになってしまったことを強く嘆いた。日本鳥学会でも状況はやはり厳しく、黒田・森岡より下の世代には、鳥類形態学の研究者がほとんど見当たらないという状態が長く続いてきた。

こうした事態の到来は、いまから 20 年以上も

昔、偉大な進化学者であり、鳥類分類学者でもあったエルンスト・マイア（1904～2005）により、すでに予言されていた。1989年発行の山階鳥類研究所研究報告第21巻第2号に寄せられた寄稿文「鳥類系統分類学の未来像」の中で、マイアは、系統関係に関する仮説は、独立に進化していると考えられる複数の遺伝子を解析することで検証が可能であるから、形態学のデータはもはや $\beta$ 分類学にとって必須のものではなくなるだろうとの指摘を行っていた。

### 鳥類形態学の復興の兆し

マイアは、同じ寄稿文の中で、鳥類形態学が $\beta$ 分類学から切り離された後に進むと考えられる方向についても予言した。形態学は、共通の祖先を探手がかりとしての役割をDNAに完全にゆずるだろう。そしてその後は、DNAに基づいて推定された系統樹を受け入れ、それをベースにして、形態の機能に関する研究を行う時代が来るだろうと。

近年、大規模な分子系統学の解析が多数行われるようになり、鳥類の系統樹の大幅な書き換えが進んでいる。鳥類形態学は一時、分子系統学との論争によって衰退の時代を経験したが、マイアが予測したように、近年、海外では、分子系統樹に基づいて鳥類の形態的特徴の進化を再解釈するという、新しいスタイルの研究が現れてきている。さらに、最近では、古い時代の形態学者が用いることのできなかった新しい技術（例えば、X線CTスキャナ、3次元レーザースキャナなど）が鳥類形態学の研究に利用されることも増えてきた。また、近年の傾向として、古生物学者の参入が増えることによって、現生鳥類の形態学的研究の活性化が進んでいることも注目に値するだろう。

これらの傾向の萌芽は、最近、若手を中心として、日本鳥学会にも明らかに認められるようになってきた。現代の鳥類形態学には、分子系統学が築き上げつつある確度の高い系統樹をもとにして、鳥類形態の進化を再解釈するという挑戦的課題が待ち受けている。日本の鳥類形態学は、近い将来、大きな発展を遂げるに違いない。

## 行動学研究の歩みと成果

岡ノ谷一夫（東京大学大学院総合文化研究科）

日本鳥学会発足3年目の1915年より学会誌「鳥」が発刊された。初代会長飯島魁（東京大学動物学教授）による辞には、分類学のみ偏る国内鳥学を、渡り・繁殖・食性などの行動観察にも広げようという趣旨が述べられている。我が国では、古くから野鳥を飼育したり鷹を調教したりと、鳥の行動についての興味は強かった。これを学問的なものとして展開しようということであろう。その後、設立20周年記念号には、内田清之助らによるツバメの帰巢性についての世界初の実証的報告が掲載されている。このあたりが日本鳥学における行動学の萌芽と言えよう。

太平洋戦争前後には、殿様学問とされた鳥学研究は非常に困難であった。しかし戦後すぐ、1947年には川村多実二（京都大学動物学教授）による「鳥の歌の科学」が出版されている。この本は、鳥の歌の科学的な扱いとしては、世界に先駆けるものであった。鳥の歌を表現するためにオノマトペのみならず楽譜を用いたこと、歌は本能と学習の

相互作用により獲得されることを示唆したこと、歌の生理学的・内分泌的な機序についても言及していることなど、今読んでみても啓発されるころは多い。もし英文で出版されていたなら、疑いなく鳥の歌研究の古典となったであろう。この本から影響を受け、鳥の行動学研究に進んだ研究者は多い。

小西正一もそのひとりである。小西は北海道大学在学中に鳥の観察に興味を持ち、鳥の歌の科学的研究の始祖とも言えるピーター・マーラーのもとに学んだ。その後プリンストン大学を経てカリフォルニア工科大学に研究室を開いた。小西は、歌はまず聴覚的に記憶され、それを参照しながら運動学習が進んでゆくという「鋳型仮説」を唱え、その後の鳥歌研究を牽引した。小西のもとでは数十人の研究者が育ち、鳥歌研究の一大潮流となっている。国内では、70-80年代より鳥の歌の研究を進めた研究者として中村司（山梨大）、山岸哲（大阪市大）、上田恵介（立教大）、大庭照代（千葉