鳥 類 分 類 学 と 種 及 び 亜 種 の 問 題

Avian systematics and problems of species and subspecies

黒 田 長 久

Nagahisa Kuroda

- I. ま え が き Introduction
- II. 種について The Species
 - 1. 種の見方と分類学的方法 Various viewpoints and taxonomic methods
 - 2. 個体抽出による種の分析 Species analysis in individual level
 - 1) 形態学的分析 Morphological analysis
 - 2) 統計(測定)学的分析 Statistical analysis
 - 3) 実験的分析 Experimental analysis
 - 4) 遺伝・生化学的分析 Geno-biochemical analysis
 - 5) 適応・進化学的分析 Adapto-evolutionary analysis
 - 3. 個体群による種の分析 Species analysis in population level
 - 1) 分布学的分析 Distributional analysis
 - 2) 生態・社会学的分析 Eco-sociological analysis
 - 3) 集団遺伝学的分析 Population-genetic analysis
 - 4. 種の三つの見方 The three points of view
 - 5. 種の総合的見方 The complex nature of species
 - 6. 類縁の親疎 The degree of affinities
- III. 亜種について The Subspecies
 - 1. 品種の性格 Nature of Subspecies
 - 2. 隣種と潜種 The Sibling and Occulto Species
 - 3. 外部形態について The external characters
 - 4. 亜種群と学名 The Subspecies Group and latin name
 - 5. 亜種の生態学的意義 Ecology of Subspecies
- IV. む す び Conclusion
- V. 文 献
- VI. Résumé

I. ま え が き Introduction

鳥学の進歩の基礎をなした鳥類分類学は 1940 年頃までに各国とも動物記載学 Zoography (内田 '55) の面では種以下の下級分類の細部まで概ね研究を完了し、他の分野に先んじて動物基学 Zoonomy (内田 l.c.) への脱皮期に入った。それは Dobzhansky ('37) や Mayr ('42) の集団遺伝学的分類の理論に導かれ、Huxley ('40) の “New Systematics” の布石に刺戟されて発展した。一方日本では戦争の鎖国状態の中で山階の細胞遺伝学的分類法 ('49) が発表された。そしてこれらの人々は新分類学の方角を遺伝学に求め、種その他の分類段階にそれぞれ

* 山階鳥類研究所 Yamashina's Institute for Ornithology and Zoology

の立場で定義を与えた。その間鳥学の中心は新しい生態学、行動学に移りつつあったが、この面が開拓されるにつれてその基礎に立った種の分析を通して分類学に貢献する人々も出てきた。そして徳田 ('55) が生態学の立場から自然に於ける種の在り方を定義したのは鳥学の面からも注目に値した。しかし最近 Sibley ('60) は最微的な分類基準として卵白による分類法を提唱して、鳥類の目、科の分類体系に関する Stresemann ('59) のやや悲観の見方に対し、その確立はこの面からの再検討で可能であろうと述べた。そして血清学的な面からも新たな研究が進められてきた。

筆者は本稿の一部を 1956 年日本動物分類学会の大島広博士還暦祝賀会で発表したか、爾来常にこの問題に留意し、次第に構想がまとまったので 1960 年 6 月の日本鳥学会例会でそれを述べた。本稿はまだ不備な点も多いと思うが、本年はこの問題で大きな業績を残された所長山階博士が還暦を迎えられたので、祝意の一端としてこの稿を奉げたいと思う。

II. 種 について The Species

1. 種の見方と分類学的方法 Various viewpoints of species and taxonomic methods

古典的な種の見方は外部形態による、いわゆる“リンネ種”としての見方であったが、次で種、亜種の違いを分布学的見地から検討するようになり、更に“新分類学”では種を生物学的に分析するため遺伝学的、生理学的に見る気運となった。その輪かくは Huxley ('40) の綜説に尽されている。そして種は次のようなものであるとの指標が与えられた：a) 一定の地理的分布区域をもち、b) 群として自己永続し、c) 形態的 (又は稀には生理的にのみ) に他の近似群から区別され、d) 通常近似群とは交雑せず、多くの場合完全又は半不妊性を示す。新分類学ではこの一応の定義の各項目の細部が究明されつつある。この見地による種はジョルダン種 (内田 '55) とか生物学的種 *biospecies* (Cain '53) とかよばれる。リンネ種から近代の種の見方の変化については Cain '59 が論じている。また構造と機能の有機的関連から種の適応的進化の面や近年の生態学の進歩に伴い生態学的な種の概念が論じられてきた。そこで鳥類の種の概念的な見方をまとめると、大体次のように分けられる：

- 1) 形態的な見方 Morphological
外部形態、内部形態
- 2) 分布的な見方 Distributional
同地性か異地性か (sympatric or allopatric)
 - a) 地理的 (Rensch, Kleinschmidt)
 - b) 生態的 (Gause)
- 3) 生理的な見方 Physiological (*sensu lato*)
 - a) 自然生殖隔離 (Mayr, Miller, Sibley)
 - b) 雑種不妊度 (Yamashina)
 - c) 染色体形態 (Yamashina)
 - d) 血清反応 (Irwin, Mainardi)
 - e) 卵蛋白質 (McCabe & Deutsch, Sibley)
- 4) 形・生態的な見方 Morpho-ecological
- 5) 個体群的な見方 Populational

6) その他

羽じらみ (Timmermann '53), 寄生虫 (Szidat '42), 羽枝の数 (Jeny '53), 色素 (Frank '53), 抱卵日数, 卵数 (Bouvet '49), 雛の成長 (Portman '54), 巢 (Lack '56, Skutch '56) など。

以上は種の見方の分類であるが, これを分類学としての分野の見地からまとめてみると, 次のような区分とすることができる:

A. 個体摘出による方法 Individual level

- 1) 形態学的分析 Morphological analysis
- 2) 統計 (測定) 学的分析 Statistical analysis
- 3) 実験的分析 Experimental analysis
- 4) 遺伝・生化学的分析 Geno-biochemical analysis
- 5) 適応・進化学的分析 Adapto-evolutionary analysis

B. 個体群による方法 Population level

- 1) 分布学的分析 Distributional analysis
- 2) 生態社会学的分析 Eco-sociological analysis
- 3) 集団遺伝学的分析 Population-genetic analysis

鳥学は今や極めて多角的となったが, 分類学だけでもこのような多くの面を含むに至った。以下この順で考察を進めることとする。但し各項は各々孤立しているものではなく相関連し合っているのは勿論である。

2. 個体摘出による種の分析 Species analysis in individual level

1) 形態学的分析 Morphological analysis

従来 of 外部形態による標本を主とした種の分類, 属, 科の綜説なども引続き行われるが, 新たな発展として例えば形態的特徴を遺伝因子的に考察して因子型に分類する (Mayr '32, '56, Mayr & Amadon '41, 山階 '49, p. 12-16, Kuroda '57)。山階はヤマドリの分類をこの法で検討し, 尾の広長形 T と狭短形 t, 及び腰の白の有 W, 無 w を以て遺伝的特徴とし, コシジロヤマドリ *ijimae* WT, アカヤマドリ *soemmerringii* wT, ヤマドリ *seintillans* wt を地理的品種と認め, 気候的な羽色の差によるウスアカヤマドリ *subrufa* とシコクヤマドリ *intermedia* をヤマドリ型の地方形と見做した。

内部形態については恐らく Kattinger ('29) を始めとする骨格などの細部の再検討があり, 特に測定を比率的相対的に行って比較する。Fisher ('39, '40) はコンドルにつき羽区や頭骨を分類学的に論じ, Storer ('46) や Kuroda ('54a, '54b) は後肢や翼の骨格の適応的な測定比例を比較した。清水 ('53-'59) は専門である相対成長の面から骨格の各部の間の測定的関係を多くの鳥について調査した。相対成長の研究はドイツに於て Dinnendahl & Kramer ('57) や Kramer ('58) の論文がある。Glenny ('42-'55) は動脈系の再検討から系統学的意義を説き, 筋肉系については Hudson, etc. ('37, '48, '55, '59), Berger ('56, '57, '59), Kuroda ('60), 骨格に関する Stegman ('59), Wetmore ('57), 脚の対趾足の進化について Bock & Miller ('59) その他の研究が続いている。但し解剖学としての文献に止るものもある。また解剖学的形質の細部には個体変異が多いので, 分類学的考察には十分な注意が必要である (Berger '56b)。Verheyen ('55-'59) は出来るだけ多く (100 件以上) の形態及び解剖学的 (生態も含み) 形質

を考慮する方法をとり、各目の分類を再検討している。そして総ての形質を同価に取扱ひその共通率 % を以て自動的 (“客観的”) に分類することを提唱し、そのため属を基準とすべしと主張した ('59)。これには形質の評価をすべきであるという批判があり、例えばモグリウミツバメ *Pelecanoides* (管鼻目) が海雀目に編入してある。しかし Verheyen は形質の評価そのものに全く主観をなくすることはできないと述べている ('60)。

なお特殊な例に始祖鳥の化石の検討から、翼の第五次列風切欠除性 *aquintocubitalism* が原始的形質であるとの結論に基き鳥類群の進化を論じた Steiner '56 がある。

2) 統計 (測定) 学的分析 Statistical analysis

変異を量的に示すことは近年の分類学的測定の常識として、何らかの統計的処理がなされるが、とくに測定の重複する群 (主に亜種) の分類基準として、Amadon ('49) は亜種の認否について重複測定の 75% rule を提案し、Rand & Trayler ('50) は 80~90% 分離案を出している。また羽色などの質的特徴も量的に示される (Mayr, etc. '53, p. 139, Darham '41)。多数の測定値の統計的取扱による分類学的論文も少くないが、例えば Storer '52, Hanson '51, Austin '52 などを挙げておく。但し数学の適用は個体数に応じて考慮すべきであろう。

3) 実験的分析 Experimental analysis

これはまだ余り文献例に接していないが、将来考慮さるべき面である。即ち光線、温度、湿度 (cf. Jany '48) などの処理によって羽色、色素 (例えば Stegman '56)、成長などの実質を検討する必要がある。山階 ('49, p. 15) は樺太産アカゲラを本州で飼育たところ換羽後は本州産の亜種の如く下面が濃色となった。また Seth-Smith ('07) は濠州の *Munia flaviprymna* (キンパラ科) を湿度を高くして飼ったところ、高湿地に棲む他の亜種に近い羽色となったという (Huxley '48 (42), p. 433 参照)。Beebe も中北米産のインカ鳩 *Scardafella inca* を高湿で飼育したところ、換羽ごとに南米産の色素に富んだ他の種に近い羽色となった (増井 '44)。山階 ('42) はルリカケス '*Lalocitta*' の類縁について羽毛の構造や色素の検討も行つて、インドのミヤマコンヨウキン '*Laletris*' に近いと述べた。交雑実験は雑種の不妊性に関連した種の見方の上から重要であるから、人為的交雑技術の開拓が必要となっている。これに関しては山階 ('53) の大きさの異なるアヒルとバリケンの間の属間交雑を人為的に行う法、ニワトリやハトでの Drimmelen の方法 (?) や渡辺 ('60) の成功したニワトリでの電気刺戟による精液採取技術などは将来の利用価値があろう。なお飼鳥界では籠内のフィンチ類の交雑が研究されている。それには行動学的見地に立って、例えば雌の羽色を他種の特徴に染めたり (これは特定の斑紋でよい)、種特有の交尾姿勢を標本によって造って与えるなど、いろいろ創意工夫ができそうである。

4) 遺伝生化学的分析 Geno-biochemical analysis

新分類学では、種を分類の基本単位とみなし、それを生理的隔離で規定しようとする。それは Mayr の「種は実際に或は潜在的に交雑可能な自然個体群で、他の群から生殖的に隔離されるもの」という定義で代表される。Miller ('55, p. 2) によると Grinnell ('04) が生殖機能を種を分つ基準と考えた最初の人であるが、次で Kattinger ('29) は極めて明瞭に生殖共通性 Fortpflanzungsgemeinschaft を種の基準とみなし、「地理的に特徴づけられた (形態や生態上) 生殖共通者を亜種とし、それらの全体を種とする」と述べ、且その分化の過程をも考察した。Mayr は“自然個体”群を対象としたが、山階は実際の (自然又は人為的) 交雑によって

F₁ を生ずるか否か、更に進んで F₁ (ホモの性染色体の性、鳥では雄) の生殖器官の細胞学的観察による不稔性の検定を基準とする考えにまで進展させ、家禽を含めた。これは植物学に於けるトーレソン (徳田 '55 年) の実験分類学と同じ見解に立つものである。

また、これを側面から支持するため、内部形態の中で最も本質的なものとして大部分の形態、生理、習性などを左右する扇の要の位置と考えられる染色体の研究を進めて、その形態を以て種を論ずる根拠とした。この細胞遺伝学的研究は目下宇田川に引継がれており、彼はオオヨシキリとコヨシキリの分布の違いを染色体の相異から説明しようと試みた ('59)。外国では Saunders ('54)、Matthey ('34) などを見るのみである。

一方近年、より本質的と考えられる他の面、即ち生化学的な分類法が発展してきた。その一つは血清学的基準で、分類学的には Stallcup ('54) が燕雀目ではじめて適用した。Irwin ('47, etc.) はハト類に関する多数の研究に基づいて、免疫学を遺伝学に結びつけ、免疫遺伝学的立場 immunogenetics から種を検討している。またイタリーの Mainardi ('58) はこの研究に記載的暗示法によって分類学的な実用価値を与えるように、技術的に体系づけようとしている。これらの研究者によって得られた事実は、赤血球抗体及び血清は遺伝子の支配下にあり、抗体の共通性は遺伝子の共通を意味し、近似種程多数の共通抗体をもつということである。また雑種には両親の抗体が存在する (場合がある) ことと、両親因子の干渉によって雑種特有の新たな抗体ができることがわかってきた。鳥類の血清、雑種の抗体に関する近年の研究には既に Spärck ('54)、Cotter ('57)、Sibley & Johnsgard ('59) その他多数があり、完全な文献は Sibley ('60) を参照されたい。

もう一つは卵白分類で、McCabe & Deutsch ('52) の外いくつかの研究があったが Sibley ('58) がこれを技術的に改善された起電版 electrophoresis による法で系統立った研究方法として第 12 回国際鳥学会議に発表して反響を呼んだ。そして完成された論文を Ibis 誌 ('60) に報じたが、これで上記のあらゆる研究を綜説し、700 種 5000 記録から 359 種につき科別に論じ、次のような二、三の結論を以て、卵白は鳥類の最も根本的な分類基準であり、他の如何なる形質よりも適応変化を受けない保守的 conservative な形質で蛋白質は核酸とくに DNA と密接な関係にあって、遺伝子の差同を直接に (従って系統的関係を) 反映すると述べ、且卵白は雌親から生ずるが、卵内胚はそれを経口的に吸収し、消化に当って全く同質の蛋白質を体内に再生することを指摘した。そして家禽において外形質や生理の差がいかに著しくとも卵白は全く同質であるから、系統的関係が外形質の変化で不明瞭となっても卵白によって判定することができると述べる。このことは同氏の引用の如く山階の家禽の染色体の比較でも立証されている ('44)。

なお近年のウィルス学の著しい進歩によりウィルスも亦蛋白質の一種からなり、一定の性質を有する種があり且突然変異を起し、また遺伝性を帯びることが知られ、高等動物の遺伝子と極めて類似した性質であることがわかってきた (川喜田氏より)。更にバクテリアやウイルスにいわゆる“雌雄”があり、その結合によって“因子”を交換して増殖するといふ。そこで高等動物の種もウイルスと同じ(?) 性質をもつ因子蛋白質の差同にまで研究を進めなければならない。また細胞の原形質にも生物体に種を特徴づける細胞質遺伝子 (プラスマージン) の存在が考えられることがある。この遺伝方式は一般には信じられていないが、英国の Cannon ('57) は遺伝子従って染色体によらない、下等動物の分裂による“遺伝”は細胞質の化学成分そのものの遺伝性によるという進化説をたて、これが高等動物にも

適用されるとしている (黒田 '59)。ただし単細胞動物の或種では核の中に染色体にやや似た黒い影は見られているが、何であるか明かにされていない。しかしウイルスが遺伝子の集団とさえ考えられる位、メンデル遺伝性をもっていることが知られた点とウイルスの寄生性からみると、後世動物の遺伝性は核内にウイルスが入りこんだことによりはじまったとも考えられてくる。何れにせよ種の最徹的解明をしようとするれば、このような因子の蛋白質の差同に及ばねばならなくなった。

卵白は生体の数多くの蛋白の一部であり、染色体や原形質も蛋白質の一種から構成されるから、このような生化学的分類基準は染色体を有しない下等動物にも適用できる。そして山階 (l. c.) もその著で、染色体を基準とする場合は無性生殖の動物では適用できないことを指摘し、また類縁の遠い雑種の不妊の原因として細胞質や蛋白質の異なることを血清学的関係との関連において論じている (p. 44)。

5) 適応・進化学的分析 Adapto-evolutionary analysis

形態分類では非適応形質を重視するに対し、適応的可変形質を考察し、生態・習性 (生理・心理も含め) との関連において分化・系統を論じようとするものである (例えば Ashley '41 は骨格上可成り均一な小鳥類 Passeres で最も可変性を示す上膊骨頭部の特徴からカラス科の属の分化を論じた) (Wetmore '57 も参照)。遺伝学によれば因子の効果は多面的であり、且非適応因子が某有利適応因子又は因子群 (特に生理的な) に関連して副隨的に表現することがある。Sammalisto '56 はツメナガセキレイ亜種群でそのような例を示した。

構造 (とくに骨格) を機能と関連せしめ習性・生態も考慮して分化過程を論じたものでは Storer ('45) の海雀科 Alcidae の後肢や腰骨の骨の比長の研究や Kuroda ('54a) の同科の骨格・内臓・習性を含めた検索表などがあり、前記の Fisher (コンドル) や清水も習性を加味して考察している。Voous ('49) は南北極圏に棲するフルマカモメを形態・解剖学的比較と分布考察から同属と見做し、Kipp ('54) はキツツキとアリスイの進化的関係を幼期の翼式・尾型・採餌法・声・脳などから論じた。Kuroda ('54b) は管鼻目 Tubinares につき習性 (飛翔と潜水) 分化に伴う骨の比長や形を主とし、外部形態・雛・化石・分布を考慮し系統及分類を論じ、いくつかの習性群 habit-groups に分けた。そして或習性に体の総ての構造機能が適応して内適応関係 endoadaptation にあり ('57, '59), 形質綜合体 character complex 或は適応綜合体 adaptive complex (Mayr '53) をなすことを述べた。なお Starck ('59) は分類学上の骨格や筋肉の重要性を新たに説き、Mayr ('59) も新たな比較解剖学的研究を要望している。

燕雀目について Arvey ('51) はレンジャク科 Bombycillidae で骨格・筋肉・消化器・羽色・誇示・営巣・食物から系統を論じ、Beecher ('53) は燕雀目の分化は食性が根本であるという考えから咬筋を主に比較研究し、これを地質時代の食物 (植物) 状態と考え合せて進化を考察した。しかし小筋のみに頼ったこの研究は失敗であった。なおとくにアトリ科の群については古く Sushkin ('24) 近くは Tordoff ('54) の頭骨による分類, Stallcup ('54) の脚の筋肉と血清学からの分類, Mayr, Hinde & Andrew ('56) の解剖・形態・行動の三方面から分類学的に分析した小論文がある。またこれらにつき Mayr ('55) の批判がある。

とくに習性を取り上げ形態と考慮したものの最初は Delacour & Mayr ('45) の雁鴨の分類であり、Lorenz ('53) もこの類で行動の分類学的な重要性を指摘した。Pitelka ('50) はオオハシシギ *Limnodromus* の 2 種は形態的に極めて近似だが、一は海岸他は淡水域に棲むことを発見し、またブルージェー *Aphelocoma* の形態・生態を検討した ('51)。Meinertzhagen

はヒバリ科 *Alaudidae* のレビューで食物・習性を考慮し、適応特徴を論じ、Lack ('56) はアマツバメ類 *Apodidae* の営巣習性から分類を再検討し、Skutch ('56) はコウシチョウ *Trogon* は現在 1 属に統一されているが、巢の構造からは以前の通り数属が成立つことを指摘した。

習性の種特有性という面から考えれば、種としての生活型、とくに蕃殖に関連した雌雄関係、例えば一夫一妻、一夫多(二)妻、多夫一妻性なども、近似種間で差同があり、一夫多妻にも同時的或は連続的 (Haartman '51) な場合がある。また 'なわばり' 制の有無も種としての特徴に値する点が多く、蕃殖における雌雄の役割も種特有的である。その他生活史に関連した習性に分類学的特徴の一つとして取扱いうるものは多いが、これらの論議は既に本稿の範囲を出る。

最近では Morris ('58) がフィンチ類で、Moynihan ('59) はカモメ科で、Meyerriecks ('60) はサギ科で、行動学的比較からの分類体系を提案した。これら比較習性学的な面から種を検討することは将来の課題であり、例えば鳥の頭のかき方の動作 (Simmons '57, Brown '59, Nice & Schautz '59, Hailman '59) とか尾の振り方 (Andrew '56) や蟻浴 *anting* (Whitaker '57, Simmons '57 などの綜説) などにも類縁、系統的な意義を見出そうとしている。その現状については Tinbergen ('59) の総論があり、行動学的形質は形態と同等の分類学的基準となり、形態・生理・行動は相関連しつつ、全体的適応形質となり、淘汰の対象として進化に関与すると述べている。この面は目下資料の蓄積期にある。

3. 個体群による種の分析 Species analysis in population level

1) 分布学的分析 Distributional analysis

分布から種間関係を検討する見方は地理的及び生態的見地がある。地理的分布からする見方は Kleinschmidt ('26) や Rensch ('29) の提唱として周知であり、近似の種類では重複分布 *sympatric* をなす場合は種、分離分布 *allopatric* ならば亜種とみなす。この考えには生殖的、心理的な隔離の存否の問題が含まれてくるから現今でも種、亜種の判定において一つの重要な助けとなる。例えばアカモズの類で羽色の似た *Lanius cristatus* (カラアカモズ) と *L. phoenicuroides* は西シベリアで重複分布をなすが交雑がみられず、心理的な反はつがあるらしく、一方後者と色彩上全く異なる欧州の *L. collurio* (セアカモズ) と中央アジアで交雑帯を構成し、その雑種に 17 の名が与えられた程で、この両者は亜種関係とみなされた (Stresemann '30)。分布的な重複又は分離性が種の認否の指標となりにくい場合について Miller ('55) は: 1) 島或は生態環境の要求の違いにより分布が分離している場合、2) 2 種の分布の境が、ごくわずかな重なり、交雑が極めて稀な場合、3) 亜種連鎖 *race chain* 又は種環 *species ring* (Rensch '32, Mayr, '42) をなしていて、初めの亜種と環の終りの亜種の違いが進んでしまった場合(後述)をあげている。また山階 ('49, p. 67-8, '57) に従えば、4) として、広く分布する或種の分布区域内に染色体変異によって新種(亜種を経ず)が形成され、小個体群として重複分布をなすことがある。シベリアホオジロの分布内のコマホオジロ *Emberiza jankowskii* がその例で、両種は棲息地に対する適応性は変らないが、羽色(特に斑)、声、卵色を異にし、交雑しない。なお生物地理学的(地史的)見地から種の類縁を考察した基本的な例に山階 ('41, '55) のルリカケス、アカヒゲ、ノグチゲラの研究があり、従来東洋区系とされていたこの三種を旧北区系に編入した。

生態的な分布の見方としては Gause ('34) の実験室での実験による説があり、近似の種は同じ生態的地位(環境・食物)を要求するものは同地域に棲めないという法則として知られ、今

西 ('49) の“すみわけ”の理論と通じるものがある(宮地・森 '55)。鳥類における“すみわけ”(黒田 '59)は、蕃殖場、食物(大きさや種類)、採餌法などにつき、場所的、時間的な要因に関係する。そしてガラパゴス島のダーウィンフィンチ(Lack '45)にみるような高度の特化現象の原因ともなる。Svardson ('49)は種間競争が激しければ種は最適地に狭く分布し、種内競争の場合は劣適地に溢出すると述べた。これはカラ類で Kluijver & Tinbergen ('53)が実験した。Hartley ('53)はカラ類の採餌場について地上、幹、枝先などの高度的すみわけとその季節的变化(食物の違い)を論じ、Lack ('45)や三島('56)はウの類で種の大小による食物(採餌場)の違いを観察し、Bourne ('55)や Kuroda ('60)はミヅナギドリ類の採餌海面の餌による違い(そのため嘴の形も違う)を報告した。また Nørrevang ('60)はデンマークの Faroes 島での崖の海鳥の蕃殖位置のすみわけを報じた。これは日本の海鳥蕃殖地でもよくみられる。

2) 生態・社会学的分析 Eco-sociological analysis

近年の鳥類の生態学の発展は著しく、必然的に環境や習性とそれに伴う適応的な形態を総合的に考察して、このような観点から自然に於ける個体群としての種の在り方を分類しようとする試みが現れている。これは Mayr ('59)が population systematics (個体群分類学)と呼んでいるものである。

Norris ('58)は二種のゴジュウカラ *Sitta pygmea* と *S. pusilla* につき蕃殖センサスと“クリスマスカウンツ”からの資料を検討し、*pygmea* は他より 3 倍個体数が多いが、そのなわばりは小さい。また生産力は大きいが生存率は低く寿命が短かく、数の変動が大きい。生理的にも標準新陳代謝率が高いという結果を得た。この形態、生態、行動学的な事実の総合から、両種が相接しても雑種はできないという生殖隔離が潜在していると述べ、これを“生物学的分類”Biosystematics と呼んでいる。また Dixon ('55)によるとテキサスに於ける Crested Titmice の分布の隣り合う二種は、生理的に気候に対する(例えば湿気)適応性を異にし、二次的には気候差による土壌質、その結果としての植生に対する適応の差を示す。そして中間に介在するポピュレーションは双方の母集団とは移行的気候に対する生理的反応性が違い、湿度適応を示すと述べている。もう一例をあげればハンガリーの Szijj ('57)は分類学的に問題とされる二種のキバシリ *Certhia familiaris* と *C. brachydactyla* につき、前者は広く分布するが亜種が少なく、後者は局地的に分布し亜種が多い。これは後者は氷河期の影響を受けた落葉林の鳥であり、他は寒帯性針葉林の鳥であるからで、形態的にも *brachydactyla* が長い嘴、短かい足の爪、濃い羽色という特徴をもつのは、落葉樹に棲む上で行動や採食上の適応であるという結論を得た。これは地理的分布から見た種の疑問が生態学的分析によって解決された例である。羽田 ('54, '55, '56)は長野県の諸湖に棲息する鴨類の“生態・Kineto-adaptation 並に allometry”に関する一連の研究に於て、湖の栄養度、採食法、体格の相対成長及び“すみわけ”から鴨類“社会”の生活形を分類する新しい試みを発表した。徳田 ('55)は生態学的な種の見方を所論として、種の個体をとり出して実験する生理学的な種の見方に対抗せしめようとした。そして種の自然に於ける実在の生活様式(群としての)を基準とした立場から、「種とは一定の形態機能をもち、環境として一定の生態的地位を要求し、またじっさい上、この地位を獲得することによって生活をなしたたせている個体の集り」と定義を下し、更に「.....各集団間の生殖関係が全くなくなっており、あるいは生活の上で集団が互に相対立し、同じ“生

態的地位”をうばいあって相互否定的なものにまでなり切っている……」とき種というべきであるとして、形態的、生理的 (生殖的)、行動的な隔離も字句の中に漠然と含めた。ただ同じ生態的地位をうばい合うという点はむしろ亜種間及び亜種内にいえることで、種は通常生態的地位の要求が多少とも違い、むしろ重複分布をなすことは前に述べた。但し二種の生態的要求が極めて近いときは相互否定的分離があり得る (Mayr '50 p. 102)。

そして Mayr ('50) は種や亜種の進化に於ける生態学的な面の重要性について論じ、次のような定義を与えている「種は交雑する自然個体群の集りで、他のそのような集りから生殖的に隔離されているばかりでなく、それと競走を行わない程に充分生態的に特化したものである」。

種間の相互関係の一例として、Dilger ('56) はツグミの類につき、採食場が違い、且あらゆる形態 (嘴の中、翼の長さ、脚の長さ) が各々の蕃殖環境に適応した変化を示し、同一地域内でも種間の協調が自然に確立している例を示している。そして “coefficient of species association” を新しい考案として算出している。また Dice ('45, '48) や Cole ('49) は “inter-specific association” の度の測定について論文を書いている。徳田の提唱した生態学的な種の見方も、このような技術的な測定が可能となれば、もっと判然とした定義とすることが可能になるであろう。

3) 集団遺伝学的分析 Population Genetic analysis

集団遺伝学は種の分化という進化の面を遺伝学的に理論づけるという点で新分類学の重要な一面を形成してきた。その原理や諸説は Huxley ('41, '42, '54), Dobzhansky ('37), Mayr ('42), Mayr, etc. ('53) などに詳説されている。ここでは主として二種の鳥類の分布の境における交雑についての業績をのべる (黒田 '57 参照)。Sibley ('57) はとくにこの問題に注意し、二種の自然交雑における行動学的要因例えば鴨の混合群において、Lorenz ('53) の研究で明かとなった、雄の求愛動作や雌の雄の羽色や動作に対する選択性という、行動学的隔離——雑種の雄は両種の特徴を欠くので雌の選択を受けるに不利である——や自然交雑帯における摘出標本の調査から、交雑指数 Hybrid index の検定による種間関係の研究を進めた ('50, '54, '59)。

明かな羽色の違いを示す二種の自然交雑から生じた個体群が、明かな交雑種として命名されている例は、アメリカシクイ (*Vermivora*) (Parkes '51) にみられる。シベリヤのミヤマカケス (*brandti*) とシナカケス (*sinensis*) の中間に分布するペキンカケス (*pekinensis*) は両種の特徴を移行的に混じた恐らく雑種品種であり (Kuroda '57), また前述したアカモズ類の例や西シベリヤにおけるハシボソガラス (*corone*) とハイイロガラス (*cornix*) の交雑帯形成 (Meise, '28) などは著しい例である。

Sibley はこれらの成因について次のように考察した。隔離された個体群に遺伝的变化が蓄積すると、内的隔離 (intrinsic isolation) が生じ、外的障害 (extrinsic barrier) がとけても交雑しなくなる。しかし前者が生じる前に外的障害がとけると交雑が起る。その度は両種の空間的隔りの間に生じた遺伝的变化の度による。この二次的な交雑は遺伝的变化が低い間は雑種は妊性があり、雑種地帯を形成するが、遺伝的变化が進んでいた場合は雑種は不妊性のため消滅してしまうから、両種は再び空間的に分離する。そしてカラスの例では雑種の不妊性が強くもなく、また両種が遺伝的に雑種を淘汰し去ることもない中庸にあるから、著しい雑種帯が保持されていると説明している。

なお連続した亜種が環状をなす場合 (種環 species ring) には最初の亜種と環の終りの亜種

は既に種的分化をとげていて交雑なしに重複分布をなす例はシジュウカラなどについて知られている (Mayr '42)。また山階 ('49) は重複分布においても、一方が完全優性を示す場合には両種が同地域にみられても亜種として取扱いうることを指摘し、分布による種、亜種の判定に例外となりうることを示した。Miller ('56) は広い大陸内では亜種の分化は少なく大陸周辺の地形の複雑なところに小亜種が多く分化することを集団遺伝学的に考察し、Mayr ('54) は種の主分布地周辺に隔離された群 (peripherally isolated population) が特に著しい特徴の分化を示すことにつき、因子交流と群中の因子構成 "genetic environment" 及び群の大きさ (小さいこと) から説明を与えたのは有益で、例えば奄美大島のルリカケスはその一例となろう (Kuroda '57)。山階はシベリアホオジロの分布地域に特殊な分化を示すコマホオジロ *Emberiza jankowskii* の成因を染色体変異の起源として集団遺伝学的に論じ (前記)、またマイクロネシアにおける島の成因、面積、高さで鳥類の分化について考察した ('54)。藤村 ('48) はアカコッコの種としての成立について遺伝学的考慮も含んで、山階 ('41) とは違った意見を発表した。

4. 種の三つの見方 The three points of view

以上の考察から種の見方を分類してみると二つの立場に大別される。第一は種をどこまでも即ち生物学的な究極まで実証的に究明して、特定の基準で明示し、定義しようとする。その要点は次の三点に帰することができる。1) 種の見方は野生種のみでなく家禽種にも適用さるべきである。2) 種の定義は最も普遍的な形質、保守的な形質について一元的 (優位的) に決定さるべきであり、他の形質による考察は従属的に、若しくは分類上無意味なものとして取扱うこととなる (若しこの様な決定的分類基準が制定され他の基準に順位をつけることが可能で、それが動物命名規約に取入れられれば、命名法に科学的基準が与えられることは確かといえる)。3) 種の定義は連続なものを最も適切な点で人為的に区切ることである。この見方では分類学は生物の個体の姿としてよりも、或基本物質を取扱う生化学的仕事が第一義となり微視的な種の見方である。

第二は種を総合体としての生物の生活の面から現象的に分析する行き方であり、その一つは個体単位で従来の形態の見方に習性その他を加味して適応放散的 adaptative radiation な面を考察する。そのためにはなるべく多くの形質を考慮して総合的結論を得ようとする。従って保守的な不変的形質よりもむしろ可変的形質を比較して適応分散がどのような方向に起ったかを種間の差について検討する。この場合種々な形質を同俣に見ようとする人もあるが (Verheyen '59)、各形質の意義は評価すべきである (Mayr '59)。例えばチドリ類は Lowe ('22) が頭骨により分類していたが、Bock ('58) はその上眼窩縁の中は塩水適応による鼻腺 (塩腺) の発達の差であることを指摘した。つまりこの形質は種の系統学的特徴ではなく、生態学的特徴であった。鴨類でも同様なことが言える (黒田 '59)。形質の軽重を類縁の親疎に求めるならば第一の見方となるが、適応的な変化を考え合せて分類しようとするのがこの見方である。その二は種を自然に於ける個体群の見地から生態学的に検討して種相互の在り方を定型的に分類しようとする理論学派であり、徳田が自ら名づけた如く「動的な種のつかみ方」で、巨視的な見方といえる。そこで以上の各様の見方をまとめると次のようになると思う。

1. 系統分類学的分析 Taxonomic analysis.....類縁の親疎 Grade of affinities
細胞遺伝学, 血清学, 免疫遺伝学, 生化学 (卵白)
2. 構造・機能的分析 Structural and functional analysis.....適応放散 Adaptive radiation

形態学, 解剖学, 生理学, 行動学

3. 生態・社会的分析 Eco-sociological analysis.....群社会関係 Social relationships

生態学, 生物社会学, 集団遺伝学, その他 1, 2 の学問に関連。

鳥学では系統分類学は類縁の親疎を究める学問であるという立場に立てば, その基礎は遺伝・生化学分類にまで逆らなければ終極の結論には達しない時代となった。山階 ('49) は「細胞学に基づく動物の分類」において, “時を指定しないならば……, 進化学や系統学は存在しても分類学は存在し得ないのである” とし, “分類学は系統樹の或る時に於ける断面” であると述べた (古く Seebohm (1890) も同じ見解であった)。これは山階が分類の基礎を雑種形成の有無という過去の種類では扱えない基準に立脚したからである。一方 Sibley ('60) はやはり現世の種類においてのみ可能な卵白を材料としつつも, 卵白は最も保守的であるという点で進化的即ち系統的な論拠となると記している。内田 ('55) は分類学は系統学であらねばならないとし, Mayr ('49) は歴史的亜種と現世亜種は同じ性質のものであり, 且種に変わりうると考えている (この点の論議は Sylvester & Bradley '54 にもある)。そしてより保守的 (不変的) 形質は, より古い類縁を示すと考えうるとすれば, それはより長い時間的歴史即ち古い系統的関係を示すものといえる。しかし染色体, 血清, 卵白などこれらの保守的形質は, 比較的新しい系統発生または個体発生上の分化的段階を示し得ない。例えば卵内胚はすでに成体と同じ蛋白質組成をもち (Sibley '60), 染色体もその種の成体に等しい。故に幼期の形質がその種の原始的な形質を示唆するという分化的な新しい歴史を卵白や染色体から直接読みとることはできない。然るに可変形態や行動, 心理は幼期から成体になるにつれて変化し, それを通じてその種の辿った分化の過程を反映する。そして様々な可変的形質を総合的に分析検討することによって, 適応放散の過程を進化学的に考察できる。故にこれは適応進化学的研究手段となる。

第三段階の生物学的分析では, 以上のような保守的, 可変的形質の混合体である個体の集りが, 自然界における生態系の一員としての実生活を通じて, どのように種として存続するための機能を果し, 相互関係を保っているかを見究めようとするものである。それは集団遺伝学的な因子交換 gene flow や因子次寄せ現象 drift (Wright '31) による種, 亜種の分化, その生態学的環境との関連などから過去の環境に至るまで考慮に入れられる。そしてこの面は既に進化学 (小進化) の問題であるから, この稿ではこれ以上触れない。

5. 種の総合的見方 The complex nature of Species

以上の如く考察すると種の夫々の見方は単独では完全であり得ない。筆者は多角的に統合された見方こそ将来種概念を確立する道であろうと考えている。例えば保守的形質である染色体は表型の大部分を支配する因子をもつから, 表型の特徴を染色体の特徴の上から裏づけ批判することはできる。しかし顕微鏡下の染色体をみてその鳥の複雑な適応分散の表型を読むことは難しい。生物の形質は外部から内部に入るに従い保守的 conservative となり, 保守的なものほど元来の関係 (類縁) を知る上に重視さるべきは勿論である。その極は既に述べたように蛋白質まで逆り, 各々の蛋白質は 1 個の遺伝子の支配下にあるといわれる。そして内部的なもの程変異度が低いという比較的な条件が問題とされる。しかし分類上重視される遺伝的形質は, まづ因子の突然変異によって内から外部形態に働きかけるとすればそれが弱い場合は外面の (或部分の) 形質は conservative に不変のまま, むしろ内部的な変化に止まっている場合が生ずるであろう。これは sibling species (後述) の起る状態と考えられる。こ

の場合は外面に保存された不変形質がむしろ本来の類縁関係を残すものと言えないであろうか。

鳥類のうちで最も多角的に研究されてきた雁鴨類（今日では燕雀目に興味が集ってきた）のオシドリを例に考察を進めよう。オシドリ (*Dendrocygna*) とアメリカオシ (*Aix*) は雌は他の鴨の雌に於けるが如く、互に似ているが雄は夫々独特の美しさをもつ。この両者は細胞遺伝学上 (山階 '49, '52) 及び習性上 (Dilger & Johnsgard) は可なり異なる (ただし共に樹枝に止り樹洞蕃殖の習性は共通である) が、血清学的に Cotter ('57) は卵蛋白質、血清蛋白質及び serum gamma globulin の三種から検討してオシドリとアメリカオシの関係はマガモとペキンアヒルの間に相当する程近いと述べ、Sibley の卵蛋白検定もこれを支持した。形態的にはアメリカオシの方が一般の鴨型に近い原型的体格を保っており、他の鴨と雑種も生ずるが、オシドリは他の鴨やアメリカオシと交雑しても卵は孵化せず、生殖隔離を示す (Heinroth '58, etc.)。即ち両者の類縁関係は細胞遺伝、血清、蛋白質、羽色、骨格、習性等の各々の形質において親疎が入り混った総合として実在するもので、雄の著しい違いは細胞遺伝学的な結論と一致するが、一方雌の類似は生化学的な共通の保守的形質の表型として保有されているかにみえる。かように生物の種は近似種との間に複雑な (+ - の) 関係が温存されたモザイク総合体 mosaic character complex——最近 Mayr は進化の面でも mosaic evolution という言葉を用いている——であり、これは総合的な研究によってはじめて解明されるであろう。

なお外部形態の特殊なものが保存されて一見明かに異なる種の類縁を明示している例を附加しておこう。モズにおいてアフリカの *Lanius dorsalis* (外 3 種) は雌、*Corvinella* は雄においてのみ脇に一束の栗色の特殊な羽毛をもつ。もしこれがなければ *Corvinella* は真正モズ *Lanius* とは全く異った羽色 (前者は羽毛に縦斑があるが、後者は常に横斑であるなど) である。即ち最も可変性の羽毛の中にも栗色の一束の羽毛という保守的形質が混って残っているのである。筆者が最も優れた総合的 (多角的) 統合分類の例と思っているのは Mayr & Vaurie ('48) の “Evolution in the Family Dicruridae” である。

6. 類縁の親疎 The degree of affinities

上記のように種は複合的に見るべきと考えるが、然らば類縁の親疎は種間で常に一樣ではない筈である。そして種は連続的なものであろうか、不連続ではっきりと境されるものであろうか。この点の考察にこそ実証的な種の見方が重要である。しかし筆者は今まで種に与えられた定義は総て人為的であると思う。最もはっきりと定義されたのは山階方式である。それによると種は F_1 の雄が細胞学的に完全妊性を有する場合であり、多少とも不妊を起す (染色体組の不相同により) 場合は別種とみなされる。これは十と一による明かな不連続を以て種が規定されたかに見える。しかし山階によるとその原則となるのは F_1 の雄が多少とも、即ち一個でも正常の精子を生ずる能力があれば完全妊性雑種とみなし (最大妊性の法則)、従って両親は同種とされる。そして + (完全妊性) と - (不完全妊性) の境は類縁の親疎により連続的な差があり、 F_1 には完全妊性、不完全妊性 (精子は第一成熟分裂まで、又は退化精子として止る)、完全不妊性 (第一分裂失敗、第一精母細胞退化、第一精母細胞欠除の三型がある) の各段階があり、且その程度は個体変異があり、妊度 (生殖巣内の配偶子の数と理論上生ずべき配偶子の数の比) を計算する一般式が与えられた。そしてこの連続性を十か一かで区切るために最大妊性の法則が適用される。従って実際の交配実験では F_1 を生ぜず、或は F_2 が不妊である場合で

も細胞学的には完全な精子を多少とも生じている場合があり、例えばコウライキジとキジの交配においてこのようなことが起る。結局十と一の差は紙一重であり、連続的なものをそれによって区切るためにやはり人為的な定義がつくられたわけである。そしてこの連続的な差を統計的な手段によって処理することは、他の形態的な差を統計的に処理するのと同じであり、Mairaldi ('58) の血清学的及び Sibley ('60) の卵白検定も同様な原理である。

結論として、実在する近似動物の類縁の親疎は種々な形質がモザイク的に連続したもので、その境を区切るのは如何なる手段にせよ人為的な定義によらねばならない。そして実在する生物群として種なり亜種なりを定義しようとすれば、今のところ徳田や Mayr が提示したような漠然たる言葉を用いねばならない。しかし将来各々の見方が正確さを増したなら、もう少しはっきりした統合的な定義が可能になるかも知れない。そのためには将来は分類学を、博物館(標本)、実験室(飼育)、野外(観察)での研究を総合する方向に進め量的な研究成果を得るようにせねばならない (Dice '52, Miller '55)。そして Miller (p. 15) はその 10 項目を挙げている。

III. 亜種について The Subspecies

1. 品種の性格 Nature of Subspecies

筆者は以上の如く山階の細胞遺伝学に基づく種の本質に関する学説を検討してきたが、種が生殖、即ち遺伝によって保存されていくのは論を待たない。そしてこの見地からする種の見方が本質的であることは疑なく、大部分の外面的形質(習性も含め)がその支配を受ける。山階学説の貢献は、属一種一亜種(潜種としての)の類縁の親疎を決定するのを染色体組の不相同(染色体変異及び遺伝子接合力の変異)の度による雑種不稔性、染色体上の因子の変異に起因する外形質の変異をそれと全く別の範ちゅうに属する品種的な性質のもの(対立因子の変異)として区別すべきことを提唱した点である。そしてダーウィンに戻って人為的な家禽の品種と自然品種が同質のものであることも明かにされた(これは Sibley の卵白検定でも立証された)。これによりニワトリにおける自然種では同種とはみられないような差異も、同種内の品種的変異の累積に外ならないという充分の理由が与えられ、一方この種の変異は、類縁とは関係なく種間、属間、科間にすら併行的に現われる(時々は復帰変異ともなる)理由も解明された。その例は氏の原著に多数掲載しており、例えば長毛品種とか、足のゆびの数、などもこれであるが、注意すべきは羽色や大きさ、体の比例長などの外因的、或は適応的(機能的)な併行変異が多いことである。

筆者はここで全く内部的な、そして恐らく因子による遺伝的な併行変異の例として鳥類の盲腸の変異をあげてみよう(なお Verheyen ('58) は類縁の近いものの間では paramorphogenesis と呼び、遠いものの間では convergence と呼ぶことを提唱しているが、遺伝学的にはその必要はないと思う)。盲腸は食性適応によって発達程度が違うが、近似の種類で盲腸の発達の例外的な併行的変異をみることがある。例えばシギ類は殆んどが中位の長さの盲腸を有するが、タカブシギ(近似のクサシギは一般型)、アカアシシギ及びオオソリハシシギでは粒状に退化している。又近似の海鴨であるクロガモとビロウドキスクロにおいて後者は他の鴨同様中位の長さであるが、クロガモでは退化し、しかも一側のみに残っている。海雀目ではケイマフリのみが稍長く、その他では退化し、鷗目ではトウゾクカモメのみで長い。但しこれらでは食

性適応も加味されるかもしれない。また人や動物の血液型も生理的な併行変異といえる。

更にこの品種的な差は亜種内にもみることができ、多型現象 polymorphism として現れる。Huxley ('54) は遺伝的な多型現象に対して型 “morphism” なる便利な語を与え多数の例を示した (型と訳したが、山階は型は外因的な非遺伝的なものに用いた。ここではそれを形(?) と改称したい)。例えばカッコウの赤色型のような plumage morphism, 同じくその卵の色に関する生理的な morphism (地方的に雌によって違う “gentes” がある) もあり、これは生理的品種 physiological race とよぶ人もある。また Edwards ('54) は別に “morph” という語 (例えば striped morph, swamp morph など) を提唱し、種々種内段階を論じた山階は品種を人為、地理的、生態に分けたが、これに生理的品種も加えられるわけであり、習性的品種も考えられる。浜名湖の越冬ツバメは目下標識実験中にあるが、それによって渡性を遺伝的に失った習性品種の系統であることがわかるかも知れない。そして近年の暖冬はその生存に有利になってきた。

また Geyr von Schweppenburg ('56) はカッコウが沼地で採食しているのを観察し、これは森林育ちのものに見られない習性であるとし、“Marschenkuckucke” (沼カッコウ) と呼んだ。その他樹上営巣の鳥が地上で営巣する例が時々報告される。例えばハシボソガラス (Hohlt '56), コクマルガラス (Scott '59), カササギ (Epping '56), アカハラ (井出進 '59), ゴイサギ (立花 '60) などがある。これは恐らくは単に環境的な原因によると思うが、遺伝的な習性変異であれば一つの生態型 morphism ということができる。水上営巣の北米のセイブカイツブリが某地で地上営巣に代った例 (Nero, etc. '59) もあるが、干ばつの後に起った現象で恐らくは環境的なものであろう。Koskimies ('56) はアマツバメにはキツツキの穴や巣箱営巣性のものと岩や家屋営巣性のポピュレーションがあるが、遺伝的ではなく心理的であるらしいという。更に渡りの方向性についてコウノトリ、カラス、ホシムクドリなどで、地方的に生来の遺伝的方向性がある (Schüz '49) という報告があり、Berdel & Nass ('58) は地形などによる必然的な方向性が遺伝的に固定する可能性を論じた。これも方向性に関する地方品種であるか否かが問題となる。

2. 蔭種と潜種 Sibling and Occulto Species

遺伝的形質が属一種一亜種 (潜種) の段階と品種的段階に区別されるという山階学説について上に述べたが、然らばこの二つは関連は完くないであろうか。それによる外形質の差は常に明かに区別されるであろうか、品種段階は或因子の変異に基づくからそれによる外形質の変異は一般に部分的であるが、極めて明かな変異でもありうる。一方属種段階は染色体の違いによる生理的な反応であるから必ずしも外形質の違いとは併行せず、一般に類縁が遠ければ因子の違いが多いので外形質の差は大きく、近縁のものではそれが少い。この点は Irwin や Mainardi により蛋白質や血清の差同についても立証され、それはこれらが因子と関連しているからである。そして終には外形質の差が殆んど認められない場合がある。このような最低の段階は Mayr の定義からすると蔭種 sibling species (Huxley の 'species-pair') であり、外形的差は極めて少いが重複分布をなし、生殖的隔離を生じているものと定義され、山階 ('44) は雑種に不妊性が起らない程度の微小な染色体組の不相同を生じているものを以て、潜種 occulto-species と定義した。この定義では外部形質には言及されず、それが殆んど区別されない最低の場合も含まれる。この点は前に触れた如く内形質より外形質が保守性を示し、従って元来の

類縁はこの外形質によって判断すべきであるという理論が成立つ。このような境界線にあるものの例に、コガラ *Parus atricapillus* とハシブトガラ *P. palustris* の如く形態差が殆んど頭部の黒色に光りがあるか無いかのみの場合もある。ただしこの二種は囀りがかなり違い、同じような例といえるカッコウとツツドリでは声の差は著しく、それは両者の心理的な生殖隔離の原因となつていてと考えられる。ただこれらを含み山階の提唱する潜種の例は、実験的にはまだ確められてはいない。

3. 外部形態について The external characters

遺伝的形質の差は隠種や潜種のように外形上明かでない場合もあるが、何らかの点で外部形態として現れてくるのが通例である。前に述べたオシドリとアメリカオシの外形的類似と相違を遺伝学的、生化学的な差同と思ひ合せればよい。また外部形態は外因的、適応的な反作用を直接示して、個体としての種を特徴づける。それ故外部形態は構造機能の分化という点に於て軽視すべきではなく、その僅かな差同の意義を裏づけるために内部形態の研究の意義がある。また保守的な内部形態の差同によって、外部的構造機能の分化の過程が系統立てられることも忘れてはならない。しかし或特定の内部形態に頼って、全体としての種の個体を見失ひ偏見に陥ることがある。例えば Beecher ('51) の咬筋に頼った燕雀目の分類がそれであった。個体が諸形質の総合体として行動する習性や心理も外部形質に包含される。鳥類の分類にはまだ混乱が少くないが、近年多角的に研究が進むにつれて昔の専ら外形に頼った分類に環元する場合のあるのは、外部形態があらゆる内部的形質を何らかの形で表現しているからとみてよからう。ただより内部的、基礎的な形質の研究によってその意義が確立されていく。また時には外部形質がより保守的である場合の可能性は前に触れた。

4. 亜種群と学名 The Subspecies Group and latin name

分類学上 (特に学名上) 最も問題の多いのは種とすべきか亜種とすべきかの判断と亜種の内容が非常に雑多なことである。属一種一亜種の間に介在するいろいろな段階や亜種の内容及びその成立の進化学的考察については、あまり触れないこととし、筆者の心がけた次のような参考文献を挙げておく: Amadon ('50), Berlioz ('51), Brown & Wilson ('54), Bullough ('45), Burma ('54), Burma & Mayr ('49), Edwards ('54), Fennah ('55), Fox ('55), Gosline ('54), 今泉 ('58), Mayr ('42, '49, '52a-c, '53, '54, '55, 56), Moore ('54), Moreau ('48), Parkes ('55), Poult ('55), Ripley ('45), Sabrosky ('55), 佐竹 ('58), Sibley ('54), Sody ('47), Stone ('35), Sylvester-Bradley ('54), Verheyen ('46), Wilson & Brown ('53) など。

学名 は分類学のみならず、あらゆる生物学の部門で取扱う動物を示す基準となるが、それを厳格な意味で表現しようとすれば、如何なる理由によって採用したかを示さねばならない。この件について第 30 回動物学会総会 (東京 '59) で田中茂穂博士が分類学者としての長年の経験の総決算として告白された。特に魚学では見解が多様なため一種を表現するのに最もよいのは数個の学名を連記することだと提案され、それによってはじめてその魚が何であるか判明する場合があるといわれた。これは魚学が学問の進化における '複雑化' の過程にあるからである。その時内海博士から発言があった如く、多くの見解が統一される時期がくれば一つの学名で足りることになる。そして魚学はまだ学問の進化の最終段階である統一期には程遠いようである。このことは魚学より分類学的に進化の先んじている鳥学でもまだ言える。鳥学における複雑化の段階は生態、生理、行動学の発達と共に一層その度を増し、統一期にはやっと

二、三の面で足がかりがつけられたところである。その一方で複雑化した各分野では技術的、思想的な‘精巧化’が進んでいる。(この複雑化、精巧化の混乱から‘多角的統合’へ進むことは、生物進化のみならず、学問、産業技術、経済の総てに通じる法則と思っている)(黒田, '59, '60)。鳥学におけるその実例は後に述べるが、学名の制定に当っては二つの着眼すなわち第一にその学名の使用に充分な理由のあること、第二に実用的にもその鳥を最もよく指示できることであると思うが、これは屢々両立しないことがある。それは種一亜種のいろいろな段階のものが一様に三命名法によって表現されるからである。

例えば、日本キジは細胞遺伝学的定義からはコウライキジと同種となり、山階によると 4 対 8 種の形質の組合せにより 6 亜種群に分れキジはそれの中の一亜種群にすぎない。しかし頸の白輪(ないものもあるが)、下面の褐色というコウライキジ型に対し、キジ型は頸の白輪なく、下面緑色という極めて明瞭な区別があり、それぞれの型に地方品種がある。そこでキジ亜種群を他のコウライキジ型亜種群から分つことにより実用的により明瞭にキジの特徴を示すことができ、例えば生態学的論文では *Phasianus colchicus* (コウライキジ) を用いたか、*Ph. versicolor* (キジ) を用いたかを示すのが便利である。同様にカケスについても、色彩や翼の白色の配合の異なるミヤマカケス型 (*brandti*) と日本カケス型 (*japonicus*)、オウシュウカケス型 (*glandarius*)、シナカケス型 (*sinensis*) の各亜種群があるが、現行学名では各亜種群中の地方型が等しく三命名法を以て同格に扱われているから、学名のみではどの亜種群に属するかがわからない。この不合理は解決できないであろうか。

例えば *japonicus* とか *glandarius* とかのカケスの亜種群は明かな遺伝的地理的な群であるが、その各々の中の地方的変異は気候的な傾向 (cline) を示し、遺伝的素質は殆んど同じである(山階がヤマドリで示したように尾の型などに遺伝的変異を含むことがある)。そこで学名の上で亜種群 (Mayr '42 が種群を superspecies と名づけたように、これは super-subspecies という性質のもので、別に semispecies なる語の提案もあり、種と亜種の境界として考えられる) を基準とするのがよいと思う。そこで日本列島のカケス亜種群を示すには、それを () に入れて種名の後に附加し、*Garrulus glandarius (japonicus)* で総称し、亜種群内の例えばヒュウガカケスを示す場合は *Garrulus glandarius (japonicus) hiugensis* とすることを提案したい。キタキジは *Phasianus colchicus (versicolor) robustipes* となり *versicolor* 亜種群に属することを示す。四字となるが例えば亜属を () で入れる場合を考えれば同じこととなる。

5. 亜種の生態学的意義 Ecology of Subspecies

上に述べた亜種群は生物学的にも一つの類縁的集合である。例えばコウライキジ亜種群とキジ亜種群との間の妊度は亜種群内の妊度より低く、或程度の不妊性が生じ(細胞学的には精子を生じても)、生態的にもキジの方が湿性地に強いが、両種が混るとコウライキジが優勢となってキジを制圧するのがハワイへの輸入の例で知られ、日本でも本州のコウライキジ放鳥はこれがため中止された。カケスとミヤマカケスの間にも同じような遺伝学的関係にあると考える。

亜種群内の気候形は通常亜種として取扱われるが、例えば八丈島のオオコノハヅクは沖縄のものと同色であるためリュウキウオオコノハヅクの亜種名 *pryeri* で現されている。しかしこれは明かに同様な気候条件のために併行的に同色となったものに過ぎないと思う。ゴジュウカラに於ても本州高地のものが淡色で北海道産と同色であるため、同一亜種名を与えられているが、これは血縁的には明かに本州のものと連り、北海道のものとは血縁はない筈である。即ち

このような併行的類似は分類学的な価値より、むしろ生態学的意義に代ってくる。

測定においても Bergmann の法則とか渡りとの関係 (翼の使用度) とかで、その差異には生物学的意義が重要である。そこでこれらは細かく分つ程意味が出てくる (今泉 l.c.), 例えばキツキ類は本州→北海道と連続的に大形となる傾向 (cline) を示し、樺太で再び小型となるが、これはキツキ類の生棲条件や気候が北海道までは好適で Bergmann の法則に従うが樺太では既に気候的に生活限度に達することを示すと思われる (黒田 '55)。また日本のヒバリは九州 (カゴシマヒバリ) から本州→北海道と少しずつ大型となり、翼の測定 (♂) は平均: 南九州 96.9 mm., 本州 99.6 mm., 南北海道 101.5 mm., 北北海道 (雅内) 105.5 mm., 南樺太 96-103 mm. となり、雅内で最大で南樺太ではかえって小型となる。これは日本のヒバリが元来南方の *gulgula* 系であることを示し、一方樺太にはカラフトヒバリ *lönnerbergi* がおり、これはシベリヤに北上するに随いオオヒバリ *pekinensis* としてより大型な亜種となる (Kuroda '53)。即ちこの群は寒地性のヒバリで Gloger の法則が日本ヒバリでは北海道で止り、次でオオヒバリ群について樺太から再びはじまるのである。なおこの法則による大型化の限度については Mayr ('60) も参照されたい。

渡りと関連しても翼長や生理の上で適応的变化がみられ、渡る種又は亜種は翼が長いが、Williamson ('58) は同一亜種の地方群の間で渡りの距り (越冬地の遠さ) で翼長の違いのあることを報告し、Salomonsen ('54, '55) は北半球の渡り鳥で熱帯に越冬するものは温帯、亜熱帯に越冬する近似種より小さい。即ち越冬地の気候要因について Bergmann の法則が成立ち、越冬期間の長いもの程その効果が大きく、同法則の例外がこれで説明されることがあると論じた。

終りにその外二三の例をあげておこう。Warner & Harrell ('57) は中米のウタウズラ *Dactylorhynchus thoracicus* について、この種はメキシコからガテマラ、エルサルバドル、オンドラスに亙り低地から 10,000 ft. にまで分布するから生活環境の変化が多く、9 亜種に分かれ最大亜種は最高地帯、最小は低地、最濃色は cloud forest に、最淡色のものはユカタンの降雨及び落葉樹林に棲むことを発見した。Mayaud ('52) はタヒバリの一種 *Anthus petrosus* と *A. kleinschmidtii* とは換羽において地理的変異を示すが、これは北方群では雲の量が多く、従って光の量が少く、内分泌機能が不活潑になるからだといっている。また Sammalisto ('56) はツメナガセキレイの困難な亜種間の問題を次のように解明した。南フィンランド 65°N 以南では balanced polymorphism の状態にあり (各型の間で自由な交配がある)、中間型 (heterozygote) (基亜種 *flava* と *thunbergi* との中間型) がどの環境でも最も多く発見される。しかしこの中間型は耕地よりも沼地により多く棲む。即ち中間型は他の型より沼地に適応している。これは他の純すいの型よりも北極圏の開闊性沼地での局地気候に対する生理的抵抗性の高さ (雛の生存において) を示す。この生理機能の源となる因子は同時に適応には無関係 (adaptively neutral) な頭部の中間的羽色を伴っている。そして一見遺伝的な混乱と見えるのは実は二次的な移行であり、遺伝的变化性ではないことを解決した。これは遺伝学的考察の野外鳥学への適用として興味深い。この中間型は生理的な雑種強勢の例であろう。なお最近 Selander ('59) は Brown Jay で白尾型と褐色型の気候適応を論じた。

IV. む す び Conclusion

以上長く述べて来たことを要約すると、種の将来の見方は、微視的な実証的な結論 (遺伝生

化学的) を取入れ、且種を適応及び現実の生活の面からも分析して、総合的に見るべきであること、亜種については、単なる分類に止らず、生態学的、生物学的な意義を究明するよう心掛くべきであること、また学名の制定に当っては亜種群の区別を明かに示すよう工夫すべきことを述べた。

V. 文 献 Bibliography

(頁数が多くなるため次号に送る。To be given in next number.)

Résumé

Avian taxonomy of 'Linnean species' category had nearly been finished by 1940, 'New systematics' was proposed in 1940 by leadership of J. Huxley, and great contributions have been made by Dobzhansky, '37, Mayr, '42 and many others. The species problem was now attacked genetically and biologically, and therefore the 'biological species' concept arose. In Japan, Yamashina advanced cytogenetic method of classification based on hybrid sterility and chromosome karyotype (by means of special technique devised in Japan) and gave definitions to each category of classification from this basis.

The recent concept of taxonomy and species problem developed in two ways: one towards more and more molecular, or biochemical, analysis, such as egg protein (Sibley) and blood serum (Irwin, Mainardi) and the other towards more comprehensive analysis. The latter comprises two categories; first the structural-functional analysis with special consideration on the adaptive radiation among related species, the second being eco-sociological analysis in population level, which Mayr calls the 'population systematics', and Tokuda names it the 'dynamic concept' of species.

It can be said that the more conservative and inner is the character, the older phylogenetic affinity could be suggested. But, if the more variable and outer characters with direct influence of environment were neglected, we fail to realize the history of adaptive differentiation of a bird as a whole, because such innermost characters as egg proteins, blood serum, or chromosomes, are conservative to such extent that they are invariable even in ontogeny, which reflects some historic pattern of speciation. It was also pointed out that in such cases as sibling or occulto (Yamashina) species, the slight internal or genetic change has not yet influenced the external characters which remain unchanged conservatively. The population level concept sees the birds' society as unit and classify their species-specific types of life in the ecological system taking in consideration every biological characters; therefore it is the most comprehensive concept of species.

The ornithology has now become very complex, comprising many fields and data from each field, morphological, physiological, ecological and ethological, can be some contributions to taxonomy, and the species is a 'mosaic whole' of characters. The author is of the opinion that the species concept should be comprehensive and biological. But, data from various fields, which are being accumulated, are still too fragmental for a definite complex definition of species. Everything, living organisms, science, and industry, etc., evolve through the 'complication' and 'intensification' into the final stage of complex totality.

As to subspecies, it was added among others, that 'subspecies-group' should be expressed in birds' latin names in parenthesis after the species name, and the need of bio-ecological study of subspecies is commented.

This paper is dedicated to Dr. Y. Yamashina, the Director, who has made a great contribution to this problem, for his year of the 60th birthday.