

総説

日本列島におけるセキレイ属近縁 2 種の分布変遷と種分化

Historical Biogeography and Speciation of Two Closely Related Species of the Genus *Motacilla* in the Japanese Archipelago中村一恵¹⁾Kazue NAKAMURA¹⁾

Abstract. The White Wagtail superspecies comprises five species of the genus *Motacilla*. Among them, the origin and speciation of *M. grandis* and *M. alba* were particularly discussed. Three steps are presumed in evolutionary process of the members of superspecies on the basis of their allopatric distribution. Firstly three species, *M. aguimp*, *M. maderaspatensis* and *M. samveasnae*, diverged from their common ancestor. The secondary *M. grandis* rised from *M. maderaspatensis*. Lastly *M. alba* would evolved from *M. grandis* endemic to the areas around the Sea of Japan, but still continues their speciation and dispersal. According to the pre-copulation display of male and moult; *M. grandis* just once per year, whereas *M. alba* twice per year, and so it is reaffirmed that *M. grandis* may be more closer to *M. maderaspatensis* than to *M. alba*. Both *M. maderaspatensis* and *M. grandis* are phylogenetically an older form, and *M. alba* is considered to be newly one (see Nakamura, 1985a). The species is not endemic species to Japan unlike previously suggested by most ornithologists. It is quite possible that *M. grandis* had widely distributed in the areas around the Sea of Japan.

Key words: range extention, climatic change, speciation, Wagtails

はじめに

スズメ目セキレイ科セキレイ属 *Motacilla* に分類されるハクセキレイ *M. alba*、セグロセキレイ *M. grandis*、オオハクセキレイ *M. maderaspatensis*、ハジロハクセキレイ *M. aguimp* の 4 種はハクセキレイ上種 *Motacilla alba* superspecies を形成する (Mayr & Greenway, 1960)。2001 年にメコン河流域 (カンボジア北東部とラオス南部) から新種のセキレイ属の 1 種 *M. samveasnae* が発見された (Duckworth *et al.*, 2001)。本種も、上記ハクセ

レイ上種 (超種) に含まれるものと考えられる (cf. Alström & Mild, 2003)。原記載ホロタイプを基準にメコンセキレイと新称し、標準和名とする。メコンセキレイが新たに加わり、都合、5 種がハクセキレイ上種の構成種となる (Mayr & Greenway, 1960; Alström & Mild, 2003)。

これらのうち、ハジロハクセキレイをのぞいて、セグロセキレイ、オオハクセキレイ、メコンセキレイは亜種を含まない単型種である。ハジロハクセキレイは 2 亜種に分類されている (Keith *et al.*, 1992)。しかし形態上の差異は僅少であり、有意な地理的分化は認められない (Hall & Moreau, 1970)。したがって本論文では亜種を認めず、本種を単型種として扱う。この処置によって上種 5 種

¹⁾ 神奈川県立生命の星・地球博物館名誉館員
〒250-0031 神奈川県小田原市入生田 449
Curator Emeritus, Kanagawa Prefectural Museum of
Natural History
499 Iryuda, Odawara, Kanagawa 250-0031, Japan

のうち4種はすべて単型種ということになる。

一方、ハクセキレイは9～11亜種から構成される顕著な多型種であり (Mayr & Greenway, 1960; Alström & Mild, 2003)、ハクセキレイ-コンプレックス *Motacilla alba complex* とよばれる (Cramp, 1988)。この点が、他のハクセキレイ上種4種との大きな相違点となっている。

現在の日本列島には、ハクセキレイ上種属に分類される、近縁な2種の白黒セキレイがいて北海道から九州まで広く分布している。すなわち、セグロセキレイ *M. grandis* とハクセキレイ *M. alba* の2種である。セグロセキレイの変異個体 (後述) のあるものがハクセキレイのいくつかの亜種に似ることは両者の類縁の近さを暗示させる (樋口・平野, 1983)。セグロセキレイだけの世界であったところに、近年、大陸系のハクセキレイ *M. alba* の2つの亜種、ハクセキレイ *M. a. lugens* とホオジロハクセキレイ *M. a. leucopsis* が新たに侵入し、「白黒セキレイの世界」は著しい変貌を遂げつつある。

目的と資料

ハクセキレイの繁殖分布拡大については中村 (1978a, 1978b, 1980, 1983, 1985a, 1986, 1987) および樋口・中村 (1983) によって追跡がなされてきた。本論文では、日本列島におけるハクセキレイ2亜種の分布拡大の様相を総括し、筆者がかかえてきた「セキレイの諸問題」を発展させ、解明することを目的とした。すなわち、ハクセキレイ上種の種分化の問題、さらにはセグロセキレイの起源およびハクセキレイの進化の問題等について推考するものである。

セグロセキレイとハクセキレイの種分化を考えるには、上種の理解と応用が不可欠である。そこで、まず、生物地理学あるいは生物進化における上種のコンセプトならびにハクセキレイ上種の地理的分布について、その概要を述べ、ハクセキレイ上種の種分化を考察し、とくにセグロセキレイの起源に関する仮説を構築することをめざした。

「上種 *superspecies* には2つの定義があり、[1] 半種 (生殖的隔離機構が完全ではないために、部分的に互いに隔離されている集団の一つ) からなる、種分化の研究に便宜的に用いられるグループであり、命名規約に規定されるタクソンではない。あるいは[2] かつては同一種の地理的品種あるいは亜種であったものが、分化が進み明らかに種のレベルに達したと判断される単系統的な複数の種集団を指し、その構成種間に生殖隔離が存在する場合を指して、Mayr (1942) が生物地理学の立場から設けたものである。相互にまったく、あるいはほとんど異所的に分布するために異所種

allospecies と呼ばれることもあり、形態的にはっきり異なる。さらに時間が経過して分布域が相互に大きく重なるようになった場合には種群 *species group* とよんで区別する。上種は比較的近い過去に共通祖先が分化した集団であり、もっとも確実に生物進化を立証する例とされる」 (八杉ほか, 2007a)。Mayr (1942) による「同系で異所的な種の集まり」がもっとも簡潔な上種の定義である。近縁な2種のセキレイ類が同所的に生息し、かつ交雑することなく共存できることは、それらの鳥たちがもはや同種ではなく、別種の関係にある (山階, 1934; Mayr, 1965)。したがって本論文では、上記の[2]が適用される。

ハクセキレイ *subsp. lugens* とセグロセキレイの種間の行動学的比較研究、また両種の環境選択や繁殖期の違いなど生態学的研究 (Higuchi & Hirano, 1983, 1989 など) が進展する中で、セグロセキレイの頭部と胸の羽色に著しい変異が発現することが初めて明らかにされた。

こうした羽色変異個体 (=ハクセキレイ型羽色変異) については樋口・平野 (1983)、中村 (1985b, 1987)、中村・岩本 (1985) によって報告され、さらに内田 (1995)、茂田 (1995, 1996b) による標識のために捕獲された個体についての羽色変異個体の調査成果も報告された。また高野凱夫氏から未発表の貴重な資料の提供を受け、これらも参考資料とした。

羽色変異個体はセグロセキレイとハクセキレイの種分化の道筋を知るうえで重要な手がかりになるものと思われる。また、これらの記録を整理統合し、セグロセキレイの羽色変異個体がハクセキレイ-コンプレックス *Motacilla alba complex* の亜種分化とどのような関わりをもっているのかを検証し、ハクセキレイの起源についても仮説を提示した。

結 果

1. ハクセキレイ上種の分類と地理的分布

ハクセキレイ上種 *Motacilla alba superspecies* の繁殖分布の概略は、以下のようにまとめられる。その地理的分布を Fig. 1 に示す。

- ・ *Motacilla alba* (ハクセキレイ / ヨーロッパ、アジア、モロッコ)
- ・ *Motacilla grandis* (セグロセキレイ / 日本、韓国、極東ロシア?)
- ・ *Motacilla maderaspatensis* (オオハクセキレイ / パキスタン、インド、ネパール)
- ・ *Motacilla aguimp* (ハジロハクセキレイ / エジプト、サハラ以南のアフリカ)
- ・ *Motacilla samveasnae* (メコンセキレイ / カンボジア、ラオス)

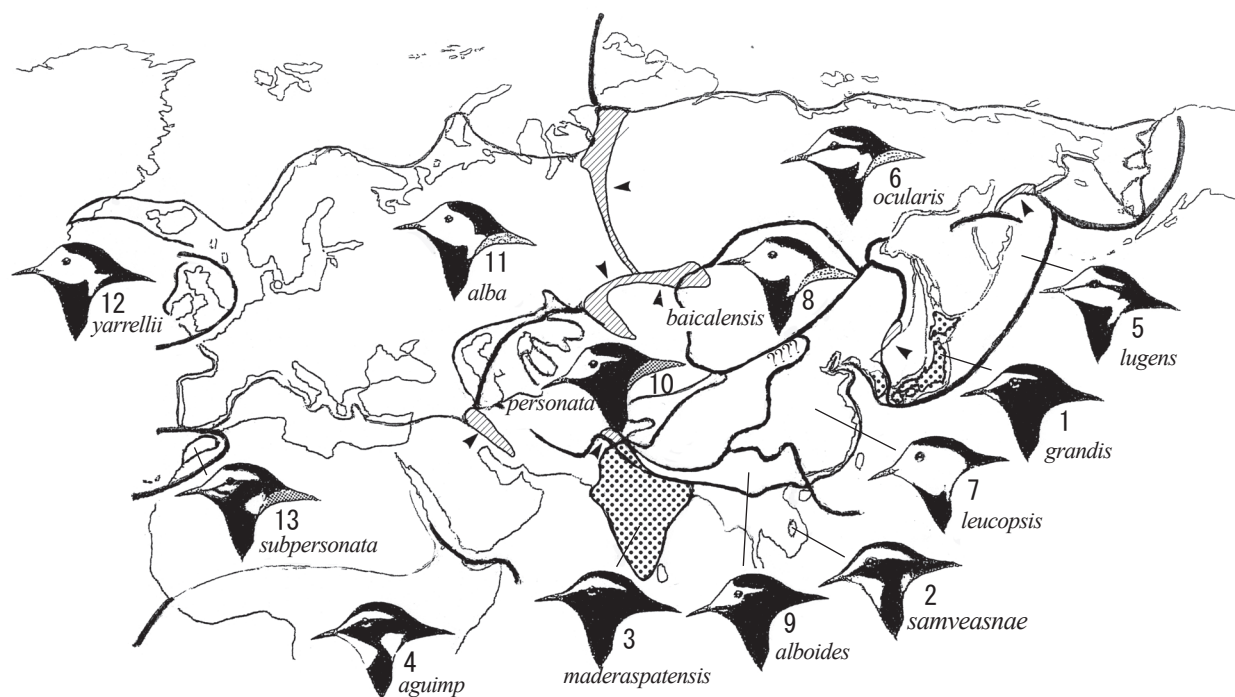


Fig. 1. Geographical distribution of the *Motacilla alba* superspecies. Map is mainly illustrated based on Alström & Mild (2003). Head pattern of each species and subspecies show adult male with summer plumage drawn by the author. 1: *M. grandis*; 2: *M. samveasnae*; 3: *M. maderaspatensis*; 4: *M. aguimp*; 5 ~ 13: The White Wagtail complex. Arrows indicates interbreeding region between subspecies.

ハクセキレイ - コンプレックスはユーラシアのほぼ全域を占め、Fig. 1-5 ~ 13 に示されるように最終氷期以降の地理的分布は飽和状態に達したものと考えられる。しかしハクセキレイ *M. alba* はさらに繁殖分布を旧世界から新世界にまで拡大させており、グリーンランド南東部岸では1885年に初めてハクセキレイ subsp. *alba* (Fig. 1-11) の生息が確認された (Voous, 1960)。また、アラスカ最西部岸でもタイワンハクセキレイ subsp. *ocularis* (Fig. 1-6) が繁殖し、北米西岸からメキシコまでの渡りがある。ハクセキレイ subsp. *lugens* (Fig. 1-5) も北米最西岸で1972年以来記録され、アラスカ西部での繁殖が1973年に1例知られている (茂田, 1996a)。

なお、上記の実例で理解されるように「ハクセキレイ」という種名と「ハクセキレイ」という亜種名が同一なのはきわめて不都合ではある。そこで、とくに断らない限り、以下、適宜、ハクセキレイと書いた場合、「種ハクセキレイ *M. alba*」を指し、亜種を意味する「ハクセキレイ」のときは、「ハクセキレイ subsp. *lugens*」のように書いて区別する。文面から判別できる場合はこの限りでない。その他の亜種も同様の扱いをする。

茂田 (1995) は、亜種ハクセキレイに「セグロハクセキレイ (英名 Black-backed Wagtail にもとづく)」という亜種名を提案している。妥当な提案と思われる。しかしハクセキレイと言えば、即、

「亜種ハクセキレイ」を指すほどまでに、すでに一般の図鑑等で定着した名称でもあり、また、変更することにより過去のハクセキレイ *M. a. lugens* の記録との混乱が生じる恐れもある。そのため、現時点では採用を控えたい。

ハクセキレイ - コンプレックスのうち、日本で繁殖するようになったハクセキレイ *M. alba* は、冒頭に述べたように、ハクセキレイ subsp. *lugens* (Fig. 1-5) とホオジロハクセキレイ subsp. *leucopsis* (Fig. 1-7) の2亜種である。近年、とくに前者の著しい分布拡大が起きている。

2. ハクセキレイはいつ頃日本列島に侵入したか

まず、新たに報告または確認された繁殖記録および拡大の様相を示す既報の資料を追加して、以下に主に中村 (1980, 1983, 1985a, 1986, 1987) と樋口・中村 (1983) にもとづき本州・四国・九州におけるハクセキレイ subsp. *lugens* の分布拡大について、その概要を述べる。後者の報告は、1983年5月に日本野鳥の会の研究委員会が機関誌『野鳥』(48巻5号)を通して全国の会員に情報の提供を呼びかけて得られた資料である。

標識調査によれば、カムチャツカ南部とサハリンで繁殖するハクセキレイ subsp. *lugens* の多くが日本に渡って来て越冬することがわかっている (McClure, 1974)。1970年頃までのハクセキレイは少なくとも関東地方のどの地域においても冬鳥

として渡来する渡り鳥であった。むろん、神奈川県でも冬鳥であった(中村, 1974)。多摩川では11月上旬に渡来上昇の極に達し、渡去は4月に始まり下旬に完了する(三島, 1957)。こうした渡りの傾向は1970年代初期まで続いていた。だが、筆者(中村, 1978a)が1972年6月に横浜市中区伊勢佐木町の運河で3羽のハクセキレイを目撃し、そのうち1羽は明らかに巣だち幼鳥であった。これ以来、本種の繁殖分布の拡大が全国規模で起きていることに気づき、その動向を20年以上にわたって追跡してきた。

茨城県の海岸部(水戸市、東海村)では1968～1970年頃、千葉県の海岸部(市川市)では1975年頃、神奈川県東部の海岸部(川崎市、横浜市)では1972～1973年頃から繁殖が開始され、茨城県とは同緯度に位置していても、埼玉県や栃木県のような内陸県では、上記の地域の繁殖開始時期から数年遅れて開始されている。埼玉県では1974年頃から繁殖が開始され、現在では平野部の多くの地域で繁殖している(日本野鳥の会埼玉県支部, 1979)。

栃木県では1976年にハクセキレイの繁殖が開始されている。1980年に鹿沼市、真岡市、那須郡西那須野町で繁殖が確認され、宇都宮市では1979年以降記録が増えている(樋口・平野, 1981)、長野県の内陸部への侵入時期(1983～1985年)よりは早い。群馬県では1983年に前橋市、安中市、高崎市、箕郷町で繁殖が確認された(樋口・中村, 1983)。長野県より西に位置する愛知県、三重県、和歌山県、大阪府、京都府、兵庫県、鳥取県、広島県などの近畿・中国地方への侵入はすでに1980～1983年頃に行われており、長野県よりは早いか、ほぼ同じ頃である。これらのほとんどすべてが海岸または海岸に近い所より得られた繁殖記録である。兵庫県の1980年の記録は淡路島からのものである(兵庫野鳥の会, 1990)。

ひるがえって本州北部に目を向けると、ハクセキレイは本州北部から次第に南下しながら、繁殖分布を拡大させていったことが理解できる(Fig. 2-A～C)。O. S. J (1958)によれば、ハクセキレイの生息状況は北海道の沿岸に夏鳥として普通に生息し、青森県、秋田県、岩手県、宮城県、新潟県、石川県の沿岸部でも繁殖すると記載されている。1960年頃までは、本州のハクセキレイの繁殖地は北部の海岸部に限られていたことがわかる。具体的な記録にもとづいた中村(1980)の報告との矛盾はない。

Austin & Kuroda (1953)も、ハクセキレイは北海道の北部および東部に普通には繁殖するが、南部では少なく、本州北部ではきわめて稀であると記載している。時代をさかのぼると、下村(1936)も、本種は北海道北部以北に繁殖すると書いていて、

本州北部についての繁殖には言及していない。さらに、『日本帝国の鳥類』を著したSeebohm (1890)は、「ハクセキレイは北海道には非常に稀にしか繁殖していない」と記述している。

Fig. 2に日本列島におけるハクセキレイの繁殖分布を示す。1930年代、1955年、1980年の3期に分けて図示してある。ハクセキレイは少なくとも1930年代までは本州に繁殖していなかったとする判断が筆者の結論である(中村, 1980, 1987)。1955年頃には太平洋側では宮城県牡鹿半島付近、日本海側の本土では山形県と新潟県の県境付近、島嶼では粟島、佐渡、舳倉島を結ぶラインまで海岸部を南下し(Fig. 2-B)、1980年頃までには太平洋側、日本海側とも本州中部まで繁殖分布を広げ、海岸部から内陸へと分布を拡大させていった(Fig. 2-C)。

Fig. 2に示されたように、かつてハクセキレイは本州北部に棲みついていたとしても、北部の海岸部に低密度でしかなかったであろう(Fig. 2-A)。北海道でも非常に少なかったと考えられる。ここで再度、Seebohm (1890)による記述を引用すると、当時「ハクセキレイは北海道には非常に稀にしか繁殖していなかった」ことから、ハクセキレイは北海道の明治期(開拓期初期)以降に個体数を増加させていったと推定しても大きな誤りとはならないであろう。

後氷期を迎えた北海道の自然に起きたもっとも著しい環境の変化は、温暖・湿潤化気候のもとで森林植生が発達し、北海道の大地の大部分が厚い森林で覆われたことであった(石城, 1994)。『明治開拓使事業報告』に明治初年の北海道は「本道到ル処山林ナラザルハナシ」と記載されてある(俵, 1979)。北海道全土への和人の定住は明治2年(1869)年に始まり、森林から農耕地(畑・果樹園)へと土地利用の急激な変化は1890年以降に起きている(石城, 1994)。

2-1. 近畿・中国地方への進出

1980年代初期のハクセキレイの繁殖分布の西端は名古屋市周辺と考えられていたが(浅沼・山口, 1981)、その後も、愛知県からの記録(1981年)を含めて、福井県(1982年)、三重県(1983年)、京都府(1983年)、和歌山県(1983年)、大阪府(1983年)、兵庫県淡路島(1983年)、鳥取県(1983年)、広島県(1983年)などで繁殖が確認された(中村, 1983, 1985a; 樋口・中村, 1983)。これらの初期の繁殖記録のほとんどが海岸または海岸に近い場所から得られた記録である(中村, 1986)。分布の広がりには次第に内陸部に波及するようになり、岐阜県では郡上郡白鳥町(現郡上市)で1985年に初めて繁殖が確認された(大塚・福井, 1991)。福井県では1983年に福井市福新町で繁殖が確認さ

れ、大飯郡大飯町（現おおい町）で繁殖の可能性が報告されていたが、断片的であった（樋口・中村, 1983）。しかし大迫（1996）による大野市の大野盆地における 1994 年の調査によれば、13 ヶ所での繁殖行動や巣が確認されたことから、現在では本亜種が安定して繁殖しているものと判断されている。大阪府でも、1983 年に繁殖が確認されて以来、府下南部を中心に繁殖記録が増え、近年は、次第に繁殖域が府下北部に広がりつつある（日本野鳥の会大阪支部, 2002）。兵庫県では、1980 年代後半頃から淡路島を除く県内でも夏季にも生息

が確認されるようになり、1995 年以降急速に生息範囲を広げ、現在ではセグロセキレイをしのぐ個体数を見る場所もあると指摘されている（日本野鳥の会兵庫県支部, 2006）。中国地方の山口県では 1984 年に初めてハクセキレイの繁殖が確認され、長門市（1986 年）、山口市（1985 年）、徳山市（現周南市 1987 年）で繁殖が記録されたほか、宇部市では幼鳥が、岩国市ではディスプレイが観察されている（日本野鳥の会山口県支部, 1990）。

2-2. 四国・九州への進出

四国における繁殖記録はまず、1983 年に愛媛県

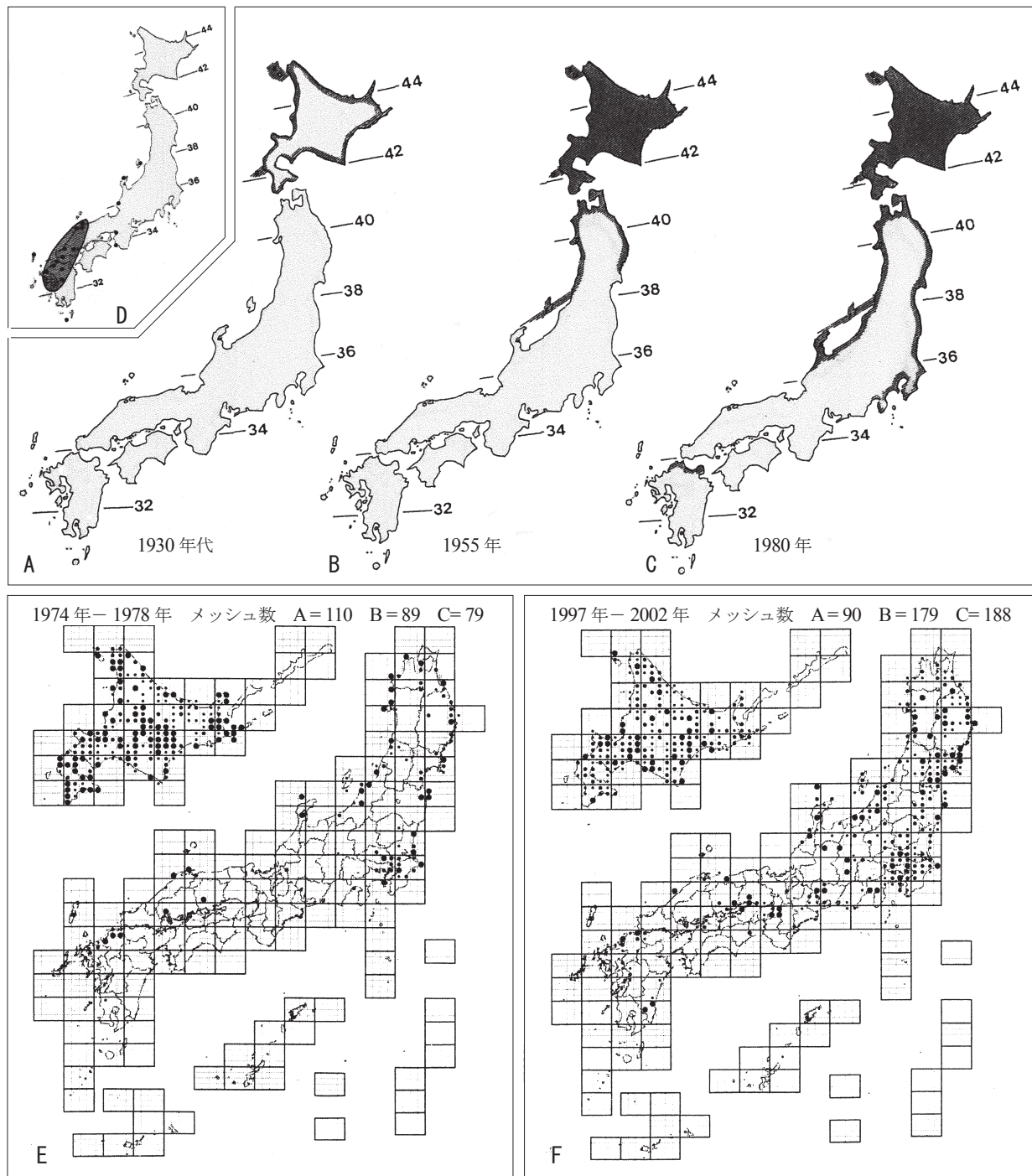


Fig. 2. Breeding distribution of *M. alba* in the Japanese Archipelago. A ~ C: Kamchatkan White Wagtail *M. alba lugens*; D: Chinese White Wagtail *M. a. leucopsis* (Nakamura, 1987), E: *M. alba* (Wild Bird Society of Japan, 1980); F: *M. alba* (Biodiversity Center of Japan, 2004).

松山市の4ヶ所から繁殖の記録が報告され、香川県善通寺市から繁殖の可能性のある記録が4ヶ所報告された(樋口・中村, 1983)。その後、愛媛県東予地方では1990年代前半より夏季にも観察されるようになり、新居浜市や東予市では1995～1998年にかけて繁殖が確認されている(野鳥の会愛媛東予地区連絡会, 2000)。初期の侵入は本州同様、海岸部であったようである。1994年には徳島県那賀郡那賀川町(現阿南市)で繁殖が確認された(増谷, 1995)。2004年に高知県高知市の高知平野で同県初の繁殖記録が報告され、2007年にも高知市介良丙でも繁殖が確認された(田中, 2005, 2009)。

九州の具体的な繁殖事例は、一部の地域を除いて、情報はあまり多くはない。九州北部の福岡県北九州市若松区、小倉北区、小倉南区、京都郡等から繁殖記録が得られており、少数ながら定着のきざしがみえる。大分県南東部でも少数繁殖している(岡山, 1986; 日本野鳥の会山口県支部, 1990)。1983年に福岡県筑紫野市からも繁殖記録が得られている(樋口・中村, 1983)。熊本県では少数が留鳥として生息する(日本野鳥の会熊本県支部, 1986)。鹿児島県では鹿児島市で1996年に繁殖が確認されている(所崎・山本, 1999)。宮崎県では、1990年代現在では冬鳥である(宮崎県環境保健部, 1994)が、その後の情報は得ていない。以上から、ハクセキレイの近畿・中国地方・四国(愛媛県・香川県)、九州(福岡県)への初期の侵入は1980～1983年頃に行われたと考えられる。

複雑なことに、北九州の北東部沿岸域では1974年頃から夏季にもハクセキレイ *subsp. lugens* の姿が見られるようになり、1976年6月に地元の熱心な研究家の岡山速俊氏により門司区大積や紫川で繁殖が確認されるに至った(Fig. 2-C)。とくに紫川では、ホオジロハクセキレイ(Fig. 3-1)とハクセキ

レイ(Fig. 3-2)の2亜種がセグロセキレイと同一河川域で繁殖した(岡山, 1986)のは注目に値する。

沿海州の沿岸で標識されたウミネコ *Larus crassirostris* のほとんどが九州および中国地方西部で回収されていることや、同じく沿海州で標識されたウミウ *Phalacrocorax capillatus* のヒナが韓国、九州、中国地方西部で回収されている(吉井, 1985)。したがって、九州は鳥類の分布上きわめて大陸的な色彩の濃い地域であると言える。

この点に注目するならば、北海道および以北の地域から本州の太平洋沿岸および日本海沿岸を経由して越冬地に向かう渡りのルートとは別に、ハクセキレイ *subsp. lugens* には、もう1つ、大陸の沿海州を南下し、朝鮮半島を経由して九州に達するルートが想定される。標識個体の回収がないと何とも言えないが、本州とは異なる別のルートから侵入したハクセキレイが福岡県および大分県の九州北東部の沿岸部に繁殖するようになったものと推定した(中村, 1987)。1976～78年頃の本土におけるハクセキレイの繁殖分布南限地は、日本海側では石川県との県境に近い富山県高岡市、太平洋側では静岡県富士市であり、九州までは到達していなかった(中村, 1980, 1985a)。このことから、1976～77年の繁殖に関わった福岡県飯塚市(細川, 1978)や北九州市のハクセキレイ *subsp. lugens* は本州からの分布拡大個体群に由来するものではないであろう、このように判断した。

2-3. ホオジロハクセキレイの繁殖分布について

ホオジロハクセキレイ(Fig. 3-1)は1968年に太田(1970)によって熊本県球磨郡相良村で日本における初めての繁殖が確認された。それ以後、長崎県対馬、鹿児島県(屋久島)、佐賀県、福岡県、島根県、鳥取県、和歌山県、大阪府、福井県、石川県、新潟県佐渡など西日本の沿岸部や島嶼を中心に繁殖記録

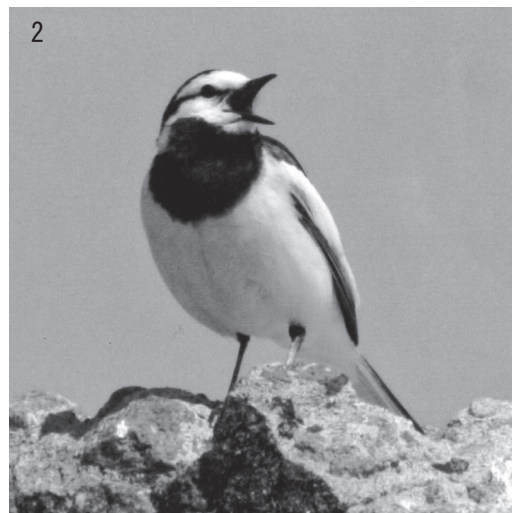
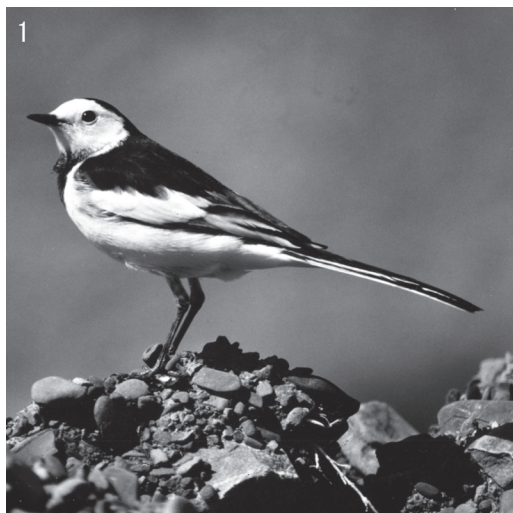


Fig. 3. Two subspecies of *M. alba* in Japan. 3-1: Chinese White Wagtail *M. a. leucopsis* at Tsushima. Photo by S. Ishie; 3-2: Kamchatkan White Wagtail *M. a. lugens* at Teuri-jima, Hokkaido. Photo by T. Takano.

が報告されるようになった(中村, 1985a; Fig. 2-D)。福井県ではホオジロハクセキレイが福井市福井新港や白方町等を中心に20年連続して観察され、その間、繁殖も行われている(上木, 1993)。山口県宇部市においても1985年に初めて、ホオジロハクセキレイの繁殖が確認された(村田・原田, 1985)。

現時点では、分布の中心地は中国地方と九州北西部にある(Fig. 2-D)。上記の地理的分布から判断してホオジロハクセキレイは朝鮮半島経由で分布を拡大させたものと考えられる。セグロセキレイだけが繁殖していた中国地方、九州に大陸系のハクセキレイ *M. alba* 2亜種の侵入が行われたのである。この点で西日本は東日本と異なっており、注目すべき地域である。同所性が強まれば、亜種間の交雑も考えられる。福岡県北九州市門司区の紫川以外でも、岡山(1990)によれば、大阪市の大津川では2亜種が同じ地域で繁殖し、京都府苅田町の埋立地でも2亜種がほぼ同じ場所で同時期に繁殖したという。

なお、日本野鳥の会(1980)および生物多様性センター(2004)による全国調査では中国地方や九州など西日本における記録は、おそらくはその多くがハクセキレイ *M. alba* として一括され、2亜種が区別されずに分布図に図示されているので、記録の扱いや読み取りには注意が必要である。

3. 海岸から内陸部への侵入と定着

ハクセキレイ *subsp. lugens* は今でこそ内陸部で普通に繁殖するようになっているが、分布拡大の初期の状態は海岸部にまず足がかりを得て、その後、大河川や中河川に沿って内陸部に進出する傾向は全国的に認められる現象である。ハクセキレイは本来、海岸の鳥である。沿海州のプリモリーエでは海岸の急峻な崖地に生息し、岩の割れ目や岩棚に営巣する。傾斜の緩やかな崖地にも営巣し、こうした環境下では海岸に打ち上げられた木材や板、箱などの陰に巣を作る。居住地にも営巣するが、内陸部には全く入らず、海岸から2 km以上離れた居住地には棲んでいない(ナザレンコ, 1968)。南千島のクナシリ島や色丹島等の島々でも、海岸全域のいくつかの湖の岩の多い崖地に棲息するが、湖岸には繁殖していない。クナシリ島ではハクセキレイは典型的な海岸性の鳥である(ネチャエフ, 1969)。北千島(下村, 1936)やサハリン(岡田, 1940)でも同様である。

以上のような観察事例を参考に考えれば、おそらく、北海道における定着の初期の段階(Fig. 2-A)では海岸域の鳥としての生態的地位を占めていたにちがいない。少なくとも1960年代頃までの本州中部以北におけるハクセキレイの繁殖環境は、本土から少し離れた大小の島々や本土の海岸部に

限られていた。立花(1960)は、宮城県の追波湾にある、海岸から1 kmほど離れた小島でハクセキレイの繁殖を確認しているが、巣は岩地に生えるハイネズの下や草間に作られてあったと報じている。本州においても、このような海岸の岩場が、ハクセキレイ本来の繁殖環境であった。ところが、この頃からハクセキレイは北陸や東北地方では海岸部から次第に大河川や中河川に沿って内陸部への侵入を開始していた。

宮城県では1966～67年には海岸から15 km内陸の登米町や津山町(以上2町現登米市)、1970年には35 km内陸の迫町(現登米市)や桶谷町で繁殖していたことが立花繁信氏(私信)によって確認されていた。1980年代に入るとさらに内陸深く侵入し、1981年にはついに奥羽山脈が目前にせまる宮城県鳴子町(現大崎市)での繁殖が確認された。宮城県における内陸進出が例外ではなかった事は、立花氏によって1975年から85年の間に、岩手県の盛岡市、川崎村(現一関市)、山形県の戸沢村、最上町、山形市、福島県の磐梯町、会津若松市などからも繁殖が確認されたことから明らかである。山形県最上町は日本海からさかのぼること90 km以上の地点であり、奥羽山脈が目前に迫る所である。

鳥海(1987)は中村(1980)とは別個に、山形県の内陸部へのハクセキレイの進出記録を報じた。それによると、日本海沿岸の庄内海岸にハクセキレイが繁殖期に出現したのが1950年中期、1960年代の末期から1970年代初期までに庄内海岸に定着し、1970年代中期から最上川の中流域へ、さらに1980年代以降に最上川流域の米沢市へ進出し定着したとしている。

1970年代初期～中期という時代は、ハクセキレイが関東地方の海岸部で繁殖を開始した時期であり、それより北に位置する本州北部ではすでに内陸部で繁殖していた事が示されたことになる。中部地方の長野県では、1977～78年にかけて野尻湖畔や信濃町で夏季にハクセキレイの生息が確認されるようになった(日本野鳥の会長野支部, 1979)。大町市で繁殖が確認されたのは1983年であり、1985年には明科町でも繁殖し、筆者は同じ1985年に白馬村でハクセキレイの繁殖を確認した。これらは日本海にそそぐ姫川に沿った地域である(中村, 1986)。太平洋にそそぐ天竜川の上・中流域に当たる伊那谷では、1991年に高森町でハクセキレイの繁殖が初めて確認され、天竜川沿いの地域を中心に急速にハクセキレイの繁殖分布が拡大している(桐生, 2005)。

以上から、主として本州の中部以北の海岸部に限定されていたハクセキレイの繁殖分布(Fig. 2-C)は1980年代以降、急速に内陸部までその分

布域を拡大させ、2000年頃には本州中部以北の内陸部の大部分を占めるに至ったことが明らかとなった (cf. 生物多様性センター, 2004)。

4. 「種の多様性調査」結果との比較

ここに1冊の報告書がある。『鳥類繁殖地図調査1978』(日本野鳥の会, 1980)がそれである。日本野鳥の会が独自に始めた鳥類繁殖地図調査が発展して、国の調査となった。この調査から20年が経過し、その間に鳥の世界で何が起きているのか、それを明らかにするために日本野鳥の会が環境庁の委託事業として、1997～2002年にかけて2回目の全国調査が実施され、『種の多様性 鳥類生息分布調査報告種』の書名で公にされた(生物多様性センター, 2004)。

筆者による文献調査結果(中村, 1987)にもとづいて得られたハクセキレイの分布変遷をFig. 2のA～Cに、日本野鳥の会(1980)および生物多様性センター(2004)によって実施された調査にもとづく分布をFig. 2のE～Fにそれぞれ示す。筆者によって描かれた分布図は、すでに述べたように、1930年代、1955年、1980年の3期に分けて図示されている。一方、日本野鳥の会(1980)の分布図は第1回の調査が1974～1978年、第2回が1997～2002年に実施されている。筆者の最初の報告は1978年(中村, 1978b)であるから、偶然にも、全国規模の文献調査と全国的な現地調査がほぼ同時に実施されていたことになる。

一見すると、筆者の1980年当時の分布図(Fig. 2-C)と日本野鳥の会による1997～1978年の分布図(Fig. 2-E)とに違いがあるかのように見える。筆者の図では、中国地方から九州にかけての地域からの「ハクセキレイ」の記録が、九州北東部を除いてほとんど欠けている。だが、その違いを説明することに複雑なことは何一つない。先にも述べたことだが、日本野鳥の会は、ハクセキレイ subsp. *lugens* とホオジロハクセキレイ subsp. *leucopsis* の2つの亜種(Fig. 3-1 および Fig. 3-2)を区別しないで分布図を作成しているからである。

ホオジロハクセキレイの分布図をFig. 2-Dに示し

た。この図をFig. 2-Cに重ね合わせれば、Fig. 2-Aとほぼ同じ分布パターンとなるはずである。1980年初期の日本列島におけるハクセキレイ *M. alba* の分布は、本州中部以北の沿岸部にハクセキレイ subsp. *lugens* が普通に、以西の沿岸部にホオジロハクセキレイがまばらに分布していたという結論となる。

ハクセキレイの分布が著しく変化したのは1980年以降である。沿岸部から内陸部へと急速に分布を拡大したことは3節で詳述した。日本野鳥の会(1980)および生物多様性センター(2004)の調査結果(Fig. 2-F)でもその様相が明白に示されており、筆者の調査結果と整合する。西日本のホオジロハクセキレイの繁殖記録は今後も増加していくのか、あるいは消滅してしまうのか、現段階では不明ではある。2亜種を区別せずに一括して分布図を描くのは現実的ではない。ハクセキレイやホオジロハクセキレイのいずれかが種に昇格となれば、分布地図での記録の取り扱いや読み方もちがってくるだろう(事実、ロシアの研究者の見解にもとづいて、AOU(米国鳥学者連合)がハクセキレイ subsp. *lugens* を独立種 *M. lugens* にした経緯が過去にあった(cf. Stepanyan, 1983)。

5. なぜ、ハクセキレイは分布を広げることができたのか

中村(1980)以降、まず樋口・平野(1981)による「栃木県におけるハクセキレイの繁殖記録と繁殖環境」の報告があった。それによると、ハクセキレイの繁殖環境は、砂礫地のない河川、水路のある工業団地、市街地などであった。これらの環境にはセグロセキレイは低密度でしか生息しなかったとしている。またハクセキレイの繁殖時期は、セグロセキレイのそれより1～2ヶ月遅く、この繁殖時期の遅れは、ハクセキレイがセグロセキレイのいる地域に入り込んで繁殖するのに、役立っているとも指摘している。

Nakamura *et al.* (1984)による茨城県水戸市における「ハクセキレイとセグロセキレイの繁殖生態と種間関係」の報告によると、市街地およびその周辺におけるハクセキレイの繁殖期は4月から7月であ

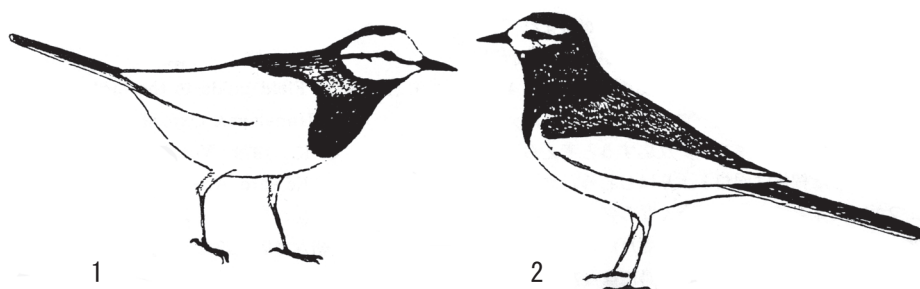


Fig. 4. Individuals with aberrant plumages of the Japanese Wagtail *M. grandis*. 1: *M. a. lugens* type variant; 2: *M. a. alboides* - likeness type variant (Nakamura & Iwamoto, 1985).

り、セグロセキレイのなかで同じ環境に繁殖する個体の繁殖期と大きく重複していたことを述べ、両種とも市街地周辺では建造物に営巣し、同じ営巣場所を利用することもあったが、セグロセキレイは力関係においてハクセキレイに対し明らかに優位であり、その攻撃性が、両種の繁殖分布の重複部における生息地分離の一因となっているとも指摘している。

さらに、平野（1985）による「宇都宮市におけるセキレイ類3種の繁殖環境」についての報告があった。それによると、ハクセキレイの生息記録は、著しく限られた地域から得られ、この種の繁殖環境は、住宅地（45.3%）、建物の密集地（29.1%）、工業団地（17.7%）、水田地帯（9.7%）であり、大河川にはまったく繁殖していなかった。同じ調査区域において同じ調査方法により3種（セグロセキレイ・ハクセキレイ・キセキレイ）の生息分布を20年後に再調査した平野（2005）の「宇都宮市におけるセキレイ類の3種の生息分布と生息環境の変化」の報告は貴重である。

それによると、セグロセキレイの生息分布とその環境は20年前と比較して変化はなかったが、ハクセキレイは生息分布と生息環境ともに著しく変化した。すなわち20年前にはほとんど記録されなかった農耕地や大河川に分布を拡大していた。そのため、セグロセキレイとハクセキレイの間に、生息環境に有意な違いはなくなった。このようなハクセキレイの分布変化の原因の1つとして、調査地の都市化による営巣場所の増加が考えられたというものであった。

神奈川県におけるハクセキレイの繁殖調査をした中村（1986）は、その営巣場所は、火力発電所、大企業の工場、国鉄工場等の大型施設内の建造物への営巣例（24例中15例）がもっとも多く、その他、高速道路・橋（3例）、駅（2例）、ビルの屋上（2例）、看板やゴルフ場の建物（各1例）を選択していたことを報じた。大迫（1996）による「福井県大野盆地における夏期のセキレイ類の分布とハクセキレイの繁殖」の報告があった。それによると、観察されたハクセキレイの巣は、すべて近年に建てられた工場や倉庫などの建造物に作られていた。水田地という採食環境があれば、セグロセキレイは河川に依存することなく、ハクセキレイとともに水田に囲まれた集落とその周辺に生息繁殖していたと報告している。また、ハクセキレイがセグロセキレイと同所的に繁殖しているのは、優位種であるセグロセキレイの多雪による生息密度の低下と繁殖時期の違いによる結果だとしている。長野県飯田市松尾の天竜川沿いの地区で3種のセキレイ類（セグロセキレイ・ハクセキレイ・キセキレイ）の生態調査を行った桐生（2005）は、ハク

セキレイはセグロセキレイの利用していない環境に営巣することによって優位にあるセグロセキレイの生息域に侵入できたのであろうと指摘した。

埼玉県入間市では1981年頃からハクセキレイが夏季に見られるようになった。入間市環境経済部みどりの課（2006）は、市内を500 m四方ごとに区分し、合計205メッシュで定量的な調査を実施し、ハクセキレイとセグロセキレイの2種の繁殖分布が20年の間にどのように変化したのか、その実情を明らかにした。それによると、ハクセキレイは1984年には8メッシュで14羽、1994年には40メッシュで73羽、2004年には91メッシュで236羽がそれぞれ出現している。出現個体数は84年に比較して、1994年では5.2倍、2004年では16.9倍と驚異的な増加を示した。舗装された道路や工場敷地、埋立地、丈の低い草地（芝生）など、水系から離れた場所でも生息可能であり、工場建物の隙間などで繁殖するものが増えているとしている。一方、セグロセキレイは、1984年には62メッシュで154羽が出現し、1994年には59メッシュで118羽が出現し、2004年には17メッシュで33羽が出現している。出現個体数では1984年に比較して1994年には76.6%に減少し、2004年では21.4%までに急激に減少している。

6. セグロセキレイの羽色変異個体について

鳥の羽色は、多くの場合、性・年齢・地域・季節などによって異なる。それらの違いを別としても、同種内の個体間にはある程度の個体差がある。けれども、この普通に見られる個体変異では、平均的な羽色の濃さと、その変異のバラツキの範囲は、種内でほぼ決まっている。しかし、時には、この変異の中に全く入らない「変わりもの」もいる（Fig. 4）。このような「変わりもの」はしばしば突然変異個体と呼ばれる。ただし、突然変異個体という言葉は、現在ではもっと広い微少な変化しかともなっていないものを含む、すべての遺伝的変異に対して使われている（樋口, 1976）。セグロセキレイにも、ハクセキレイにも「変わりもの」が出現する（茂田, 1995, 1996b）。ここではセグロセキレイに限定して「変わりもの」を整理してみる。

羽色変異個体-1（樋口・平野, 1983）

調査は栃木県宇都宮市において、1976年3月から1983年7月まで行われ、17例の羽色変異個体が観察された。もっとも注目すべきは、変異個体のあるものは、たとえば、カムチャツカ、サハリン、ウスリー、日本産の亜種 *subsp. lugens*、主に中国東部産の亜種 *subsp. leucopsis*、ヒマラヤ、中国中央部産の亜種 *subsp. alboides*、モロッコ産の亜種 *subsp. subpersonata* などハクセキレイ *M. alba* のいくつか

の亜種の顔つきに似ていることが指摘されたことである（それぞれの雄・成鳥夏羽の顔の特徴は Fig. 1 を参照）。このことはセグロセキレイとハクセキレイの類縁の近さを暗示させるものだと樋口・平野（1983）は示唆した。また、これらの個体がハクセキレイとの交雑個体、あるいはハクセキレイの部分黒化個体である可能性は少ないとも指摘し、すべて部分白化にもとづくものと考えられるという。変異は頭と胸に集中していた。地鳴きはすべてセグロセキレイのものであった。

羽色変異個体 -2（中村・岩本，1985）

1984 年 8 月に神奈川県秦野市の水無川と 1978 年 3 月に小田原市酒匂川で羽色変異個体が各 1 例観察された。いずれも地鳴きはセグロセキレイのものであった。前者は雄・成鳥夏羽のハクセキレイの亜種 *subsp. lugens* に似る（Fig. 4-1）。後者は雄・成鳥夏羽の亜種 *subsp. alboides* に似るものの、腮に白斑をもつことと、眼の後側が黒線で二分されていることが、それとはやや異なっていた（Fig. 4-2）。

羽色変異個体 -3（中村，1985）

羽色変異個体 3 例が報告された。いずれもセグロセキレイであった。第 1 例は 1980 年に神奈川県藤沢市辻堂の引地川で中村によって観察された。第 2 例は 1982 年に厚木市関口の相模川で石江馨氏によって観察撮影された。第 3 例は 1982 年に松田町の中津川で石江馨氏によって観察撮影された。第 1 例は、とくだんハクセキレイ *M. alba* の亜種に似るという特徴をもった個体ではなかったが、過眼線より上の白色部がハクセキレイ *subsp. lugens* のように顕著に広範囲に白く、また背の色も典型的な雌の色と比較して著しく淡色で、石版灰色をしていたのが特徴的であった。第 2 例も、とくにハクセキレイの亜種に似るという特徴をもった個体ではなかったが、眼の下から喉にかけての黒白の模様に著しい「みだれ」が認められた。第 3 例の特徴は、前 2 例とは異なり、頭部がほぼ左右に部分的に色素が欠如し、とくに頬および耳羽の一部と後頸にかけた部分が白化している。頸側にも若干白化がおよんでおり、嘴と脚の色素も欠如している。この個体は茂田（1996b）によって再報告されたが、それによると性不明・第 1 回冬羽で、ハクセキレイの亜種 *subsp. alboides*（雌冬羽）にやや似ると指摘された。

羽色変異個体 -4（内田，1995）

羽色変異個体でもっとも重要な指摘したのは内田（1995）であろう。1990 年 1 月から 1990 年 3 月の間に埼玉県東松山市の都幾川流域において捕獲された 224 羽のセグロセキレイのうち 8 羽に部分白化のある羽色変異個体が含まれていた。ハクセキレイ型の羽色変異個体は、どの個体も顔の部

分の白色部にわずかながら黒い羽が残り、ハクセキレイ *subsp. lugens* のように完全な白色ではなかった。8 羽のうち、6 羽は幼羽から成鳥羽までのものがいたが、年齢による変異の差はなく、幼羽のうちから顔の部分には白色部分が多く、黒い過眼線があった。これらの個体には他の部分白化の個体が示す嘴や爪、脚などに出る白化は見られなかった。地鳴きはセグロセキレイのものであった。これらのハクセキレイ型羽色変異個体のうち、成鳥雄 1 羽、第 1 回冬羽の雄 1 羽、成長雌 1 羽はいずれも正常な羽色をしたセグロセキレイとペアになった。1989 年の集団罫での調査では、累計 730 羽のうちに羽色変異個体が 12 羽（1.6%）出現し、そのうちハクセキレイ型の羽色変異個体は 8 例（1.1%）で部分白化型は 4 例（0.5%）であった。

樋口・平野（1983）は、羽色変異個体をすべて「部分白化」として一括しているが、内田（1995）は、セグロセキレイの羽色変異個体をハクセキレイ *M. alba* に酷似する変異（ハクセキレイ型変異）と白化がランダムに見られる部分白化による変異（白化型）の 2 型に分けて分析している。樋口・平野（1983）の挿入図をみると、一部、内田の言う白化型が含まれるが、大部分は「ハクセキレイ型変異」のようである。ハクセキレイ *subsp. lugens* に酷似するような羽色変異個体では、白化は体羽についてだけであり、しかも眉斑と喉から頸側にかけての部分だけに見られ、他の部分には白化が見られない。このような変異は捕獲しなければわからないことであり、内田のこの指摘は重要である。なお、中村（1994）は純粋な白化（＝白子）と白変（＝部分白化）とは厳密に区別すべきだと主張したが普及しなかったようである。

羽色変異個体 -5（高野凱夫氏の観察から）

2008 年 2 月 19 日に神奈川県山北町の尺里川で観察撮影された 2 羽の黒化個体で、そのうちの 1 羽（Fig. 5-1; 個体 No. 1）は典型的なセグロセキレイ（Fig. 5-2）にある腮の小白斑はあるものの、眼の上の白い眉斑は非常に小さく、また額の白斑も汚白色を呈して不鮮明であり、そのため全体に顔は黒く見える（Fig. 5-1）。飛び立った瞬間の写真をみると、腹部にタヒバリ類にあるような太くて黒い縦縞模様が出ている。縦縞らしきものは背にもあるように見える。個体 No. 2 の顔の羽色は典型的な個体（Fig. 5-2）と変わりはないが、腹部には、No. 1 のものと似た黒い縦縞がある。Fig. 5-1 の No. 1 個体は高野氏撮影の写真にもとづいて筆者によって復元されたものである。地鳴きはセグロセキレイのものであった。

非常に珍しい黒化個体であると思う。筆者の直感的感想を述べれば、「白黒セキレイ」の祖先型は、No. 1 のような個体に似ていたのではあるまいか。

いわゆる「先祖返り」である。「先祖返り」とは、現在では一般に認められない先祖の形質が、ある個体では偶然のように出現する現象や、このような形質をもつ個体のことを指す（田名部, 2004）。

以上を整理すると、セグロセキレイの羽色変異は、以下の4つのタイプに分けられる。

第1の型は完全な白化型（アルビノ）であり、たとえば、三重県上野市でこの型のセグロセキレイが観察されている（前澤, 1981）。全身白化個体はメラニンを生成する酵素であるチロシナーゼの欠如などが原因で生じる、遺伝的に病的なものと考えられており、視力が弱く、生存能力は普通劣っている（樋口, 1976）。

第2の型はランダムな部分白化型であり、部分的に色素欠乏をとまなう。たとえば、山口県徳山市（現周南市）でこの型のセグロセキレイが観察されている。頭から前背、腹にかけては白色で尾の3/4くらいは黒く、喉と胸の一部は黒色のまだらになっている。翼、眼は正常な個体とほぼ同じで、嘴は灰色、両脚は全体に薄いピンク色であった（二村, 1976）。部分白化は、チロシナーゼが欠如するために生じるのではなく、この酵素の作用が著しく抑制されるために生ずるもので、肉体的には普通健全である（樋口, 1976）。

第3の型はハクセキレイ型羽色変異である。顔や胸だけに変異が生じ、ハクセキレイのいくつか

の亜種に似るものが含まれる（樋口・平野, 1983; 中村・岩本, 1985; 内田, 1995）。本論文においても注目した羽色変異である。内田（1995）によれば、ハクセキレイ型羽色変異型の方が部分白化型より出現頻度は高いと指摘されている。色素が部分的に欠乏した「部分白化個体」と「ハクセキレイ型羽色変異個体」とは分けて考えるべきであり、後者については顔の変異がどのハクセキレイ *M. alba* の亜種に似ているか、その特徴を写真やスケッチに残し、地鳴きなどを記録しておくことが重要と思われる。

第4の型は黒化である。黒化個体例は白化個体より少ないが、宮城県仙台市と北海道札幌市では眉斑を欠いたセグロセキレイの黒化個体の観察例もある（松木, 1967）。この場合は、Fig. 5-1の個体のように顔全体が黒くなるのであろう。

考 察

1. オオハクセキレイとセグロセキレイの系統上の関係

結果6節で詳しく見てきたように、セグロセキレイ *M. grandis* の変異個体の中に、ハクセキレイ *M. alba* の羽色パターン（顔や胸）に似た個体が顕著に現れる。この事実は、両者が非常に近縁であることを暗示させるものである（樋口・平野, 1983）。したがって、セグロセキレイからハクセキレイが分化したのか、それともハクセキレイからセグロセキレイが分化したのか、両者がごく近縁な関係にあるだけに、鳥類学者であれば、大いに関心をもつ話題であらう。

Mayr (1965: p.503) は、以下のように書いている。

The Pied Wagtail of Europe and Asia, *Motacilla alba*, has developed two essentially allopatric species on the periphery of its range. However, the Indian *M. maderaspatensis* has invaded the range of *M. alba* in Kashmir, and *M. alba* has invaded the range of the Japanese *M. grandis* in Hokkaido and northern Honshu. There is no interbreeding in these area of overlap.

これを受けて樋口（1984）はこう述べている（括弧内は筆者による補足）。

「ハクセキレイの分布は、おそらく氷河や大河川や大山脈などによっていくつにも分断され、それぞれの地域個体群が羽色や大きさや鳴き声などに地理的変異を生じさせた。その後いくつかの地域個体群が分布を広げることになったが、そうしたなかでアジア大陸東北部から日本の北部に侵入した個体群と、インドからカシミール（インド北西、パキスタン北東の地方）に侵入した個体群は、侵入先にもとからいた個体群と交雑せずに共存することになった

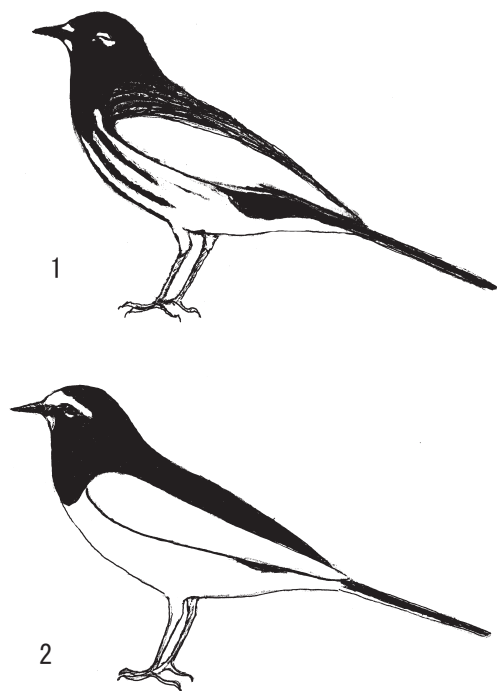


Fig. 5. Reconstruction of a probable atavistic individual of *M. grandis*. 1: This was reconstructed by using several photographs taken by T. Takano. Six black vertical strips on the flanks and under-parts are the greatest characteristics found in the individual; 2: This shows a typical individual of the same species for comparison.

た。つまり、日本とインドの個体群は、地理的に隔離されていた間に大きな違いを発達させ、それらの共通祖先から別種に分化していたのである。

日本のセグロセキレイは、日本列島が大陸から隔離されたあとに、ハクセキレイ *M. alba* から分化し別種にまでなった。樋口がこう唱えたのは「隔離分化説」である。これに対する別の見方は「遺存固有説」である（川辺, 1983; 中村 1985a）。

川辺（1983）は、1983 年の日本鳥学会大会のシンポジウム『ハクセキレイとセグロセキレイの分布と生態』で、「羽色、体の大きさ、性行動の比較から、ハクセキレイからセグロセキレイが分化したとする Mayr（1965）の見解を否定する」と発表した。原文から Mayr の見解を正確に伝えるならば、樋口（1984）が示唆したように、オオハクセキレイとセグロセキレイは両種ともハクセキレイから分化したということになる。

オオハクセキレイの雄は交尾の前に雌の前で両翼を高く垂直に上げる（Ali & Ripley, 1973）。この動作は、セグロセキレイの雄の交尾前ディスプレイに似る（中村, 1985a）。一方、ハクセキレイでは翼を下げる（Cramp, 1988）。雄の交尾前ディスプレイの類似する点が、セグロセキレイはハクセキレイよりもオオハクセキレイに系統上近い関係にある根拠とされた。その後、Higuchi & Hirano（1989）も、セグロセキレイの雄の交尾前ディスプレイがオオハクセキレイのそれに似ることから、両種が近縁な関係にあることを示唆した。

別の根拠も提示されている。換羽様式に違いがある。オオハクセキレイとセグロセキレイの換羽は年 1 回である（Ali & Ripley, 1973; Alström & Mild, 2003）が、ハクセキレイでは年 2 回である（Morlan, 1981; Cramp, 1988）。おそらくセグロセキレイは春に夏羽への換羽をほとんどしないようであり、この換羽様式はセキレイ科の中でも特異なものであり、セグロセキレイがハクセキレイよりオオハクセキレイに近縁であることを示すものと思われる（茂田, 1996b）。なぜなら換羽は遺伝的に制御されている（Berthold & Querner, 1982）からである。

2. ハクセキレイ上種の種分化

セグロセキレイからハクセキレイが分化したのか、ハクセキレイからセグロセキレイが分化したのかは、ハクセキレイ上種の種分化を考えるさいに重要な問題ではある。だが、事の本質は別のところにある。前章で抜粋した Mayr の一節を「否定するとか、しない」とかの単純な問題でもない。彼の一節は、Mayr の有力な縁辺種分化説を言外に示唆したものであり、「The Pied Wagtail of Europe and Asia, *Motacilla alba*, has developed two

essentially allopatric species on the periphery of its range.」とは、ハクセキレイは分布の縁辺部で 2 つの異所種 *allopatric species* を生み出したという意味である。2 つの異所種とは、インドのオオハクセキレイと日本のセグロセキレイを指している。筆者の結論はすでに述べてある（中村, 1985a）。セグロセキレイからハクセキレイが分化したとするもので、Mayr から導かれた樋口（1984）の結論とは異なっている。異なる種分化説（たとえば、二所的種分化説）にもとづく解釈によっては、ハクセキレイからセグロセキレイが分化したということにもなるのである。

込み入ったハクセキレイ上種の地理的分布（Fig. 1）からオオハクセキレイ、ハジロハクセキレイ、メコンセキレイ、セグロセキレイ、ハクセキレイの 5 種をクローズアップすると、ハクセキレイ上種の分散の様相（Fig. 6）がより鮮明化する期待感をもてるだろう。想定されるハクセキレイ上種の種分化のプロセスを Fig. 7 に示す。

図にもとづき具体的にみていくと、最初のステップは、共通祖先種からハジロハクセキレイ（種 A）、オオハクセキレイ（種 B）、メコンセキレイ（種 C）の 3 種の種分化と分散（Fig. 7-A ~ C）があったであろう。生物地理学と種分化を研究する際、おそらくもっとも有益な分類学的ユニットは上種である。上種は一連の異所種から構成され、それぞれの種は分離された地域を占め、それによって種分化の最初のステップが隔離と分岐を通して例証される（Newton, 2003）。上種の分布パターンとその構成種の異所種は、最近縁種に関する情報、また過去のレフュジアの位置と潜在的な種間の接触地帯を明らかにする。それ故、ある特定の鳥類の起源を理解するためには上種のコンセプトに焦点をあて、その分布パターンを考える必要がある（Hall & Moreau, 1970）。上種のコンセプトにもとづけば、また、異所種が北方域よりもはるかに熱帯域に卓越して存在する（Newton, 2003）ことを重視するならば、ハジロセキレイ、オオハクセキレイ、メコンセキレイの 3 種が上種の中で最初に種分化したことは明白であろう。これら 3 種はいずれも熱帯の鳥である。

次のステップはオオハクセキレイからセグロセキレイ（種 D）への種分化と分散、そしてもっとも新しいステップはセグロセキレイ（種 D）からハクセキレイ（種 E）への種分化と分散が起きた。筆者はまずこのように推考した。ハクセキレイ上種の分散（Fig. 6）は、このような種分化のプロセスにもとづいて描いたものである。

ミトコンドリア DNA の解析結果（Alström & Mild, 2003）によれば、アフリカのハジロハクセキ

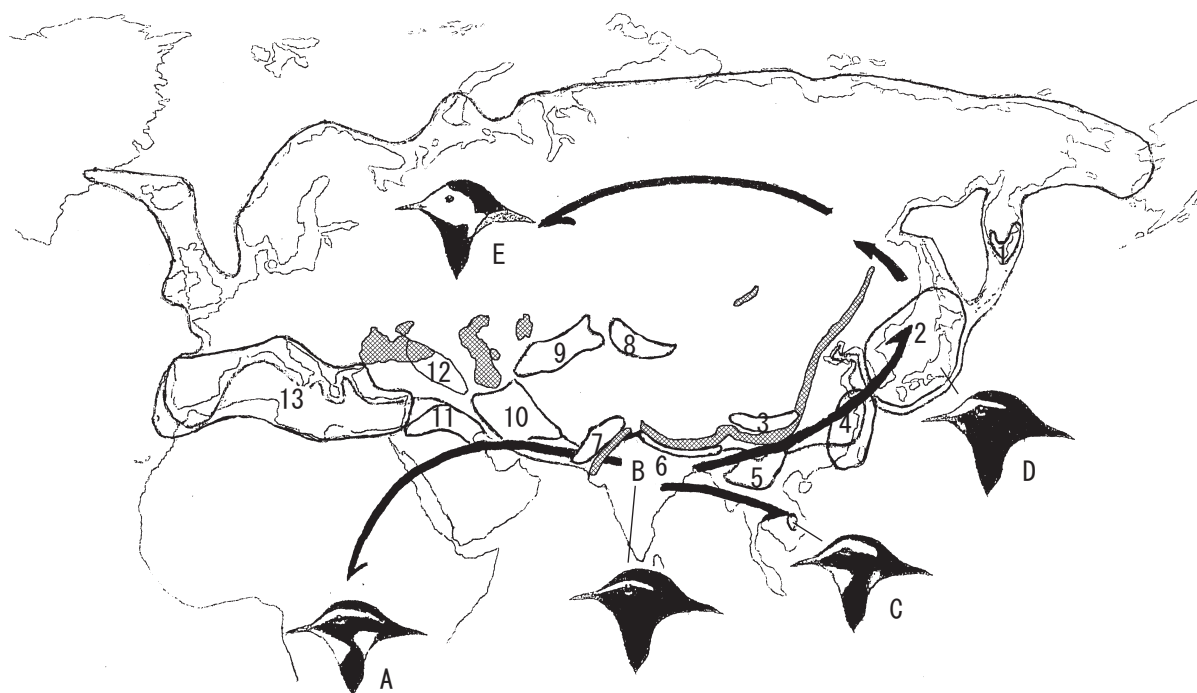


Fig. 6. Presumed dispersal direction of the *Motacilla alba* superspecies and the distribution of refugia in Würm Glaciation. A: *M. aguimp*; B: *M. maderaspatensis*; C: *M. samveasnae*; D: *M. grandis*; E: *M. alba*. Dark thick line shows high mountains and plateau. From west, Hin-du Kush, Himalaya, Tibet and Mts. Takhingan. 1: Kamchatkan Center; 2: Areas around Sea of Japan C.; 3: Northwestern China C.; 4: East China C.; 5: West China C.; 6: Himalayan C.; 7: Hind-du Kush C.; 8: Mongolian C.; 9: Turkestan C.; 10: Ilan C.; 11: Syria C.; 12: Coucasus C.; 13: Mediterranean C., Names and distribution of refugia in Würm Glaciation are cited from Nishimura (1990).

レイとユーラシアの白黒セキレイ類（オオハクセキレイ、メコンセキレイ、セグロセキレイ、ハクセキレイ）は単系統群を形成し、ハジロハクセキレイはハクセキレイともっとも遠縁の関係にある。そしてハジロハクセキレイとメコンセキレイの遺伝距離は、オオハクセキレイとセグロセキレイのそれよりも大きい。これらの指摘は、オオハクセキレイとセグロセキレイの類縁関係およびセグロセキレイとハクセキレイの類縁関係を照らしあわせて考えるならば、ハクセキレイ上種5種の種分化と分散の方向（Fig. 6）を支持するものであろう。

ハジロハクセキレイはアフリカ大陸に、メコンセキレイはインドシナ半島に、そしてオオハクセキレイはヒマラヤ温帯からインド亜大陸に広がったのであろう。分散は種間の競争を避ける最善の方策である。

上種4種の頭部のプロフィールを示す Fig. 8 を用いてその系統を確認すると、メコンセキレイ、ハジロハクセキレイ、オオハクセキレイの3種（Fig. 8-A~C）の頭中央線が上嘴の基部まで達している。この事は3種のセキレイ類が共通の祖先種から分化したことを示唆するものであろう。セグロセキレイ（Fig. 8-D）では額にそのような頭中央線を欠き、上記3種の白黒セキレイとは異なっている。

セグロセキレイはオオハクセキレイとも類縁関

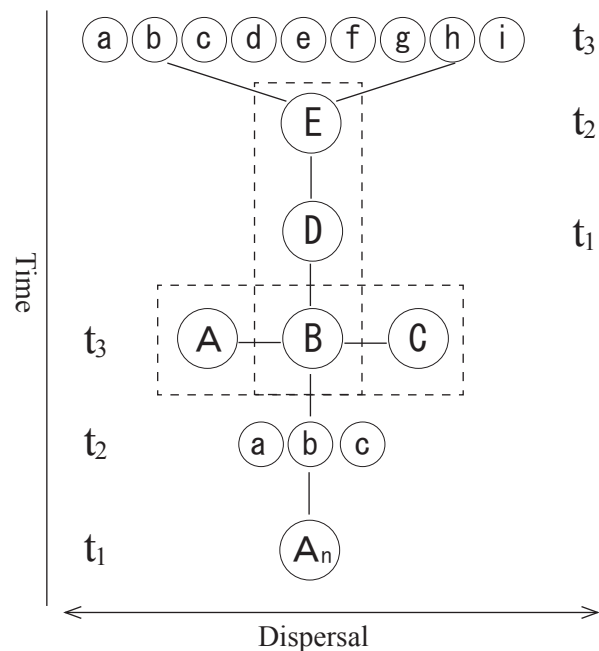


Fig. 7. Speciation and dispersal of the *Motacilla alba* superspecies. Small alphabet shows subspecies and large one species. A: *M. aguimp*; B: *M. maderaspatensis*; C: *M. samveasnae*; D: *M. grandis*; E: *M. alba*, A ~ D: Monotypic species; E: Polytypic species. Evolution of the *Motacilla alba* superspecies is compared to hop-skip-&-jump; hop (A ~ C), skip (B ~ D) & jump (D ~ E), *M. alba* was successful in jump and became “a new success species”.

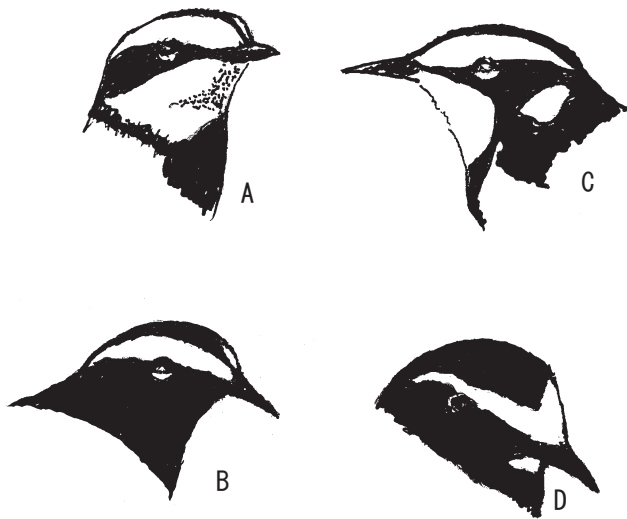


Fig. 8. Head pattern profile of four species of the *Motacilla alba* superspecies. A: *M. samveasnae*; B: *M. maderaspatensis*; C: *M. aguimp*; D: *M. grandis*. A central black line from the crown reaches to the base of upper mandible (A ~ C). Contrarily, it is noted that there is no such character in *M. grandis*.

係にあり、また、セグロセキレイの顔にハクセキレイに似た羽色変異個体が発現することは、セグロセキレイがハクセキレイとも類縁関係にあると指摘できる。本種を上記3種の白黒セキレイとハクセキレイとを連関する種と位置づけたのは、これらの理由にもとづくものである。

3. セグロセキレイはどこで誕生したのか

セグロセキレイはどこで誕生したのか。日本の固有種なのだから、日本列島で誕生したに決まっているのではないか。これまでの常識では、その通りである。セグロセキレイは、何の疑いもなく日本固有種と考えられてきた(川辺, 2004 など)。だが、セグロセキレイは環日本海(=周日本海)固有種である(中村, 1989; 茂田, 1996b)。近年の韓国における調査結果(Choi & Nam, 2008)によれば、セグロセキレイに関する270例の記録が得られ、それらにもとづいて4つの主な繁殖地が確認されている。その詳細は三つの河川(Han川、Seomjin川、Nakdong川)と東海岸の4ヶ所である。しかしながら、韓国では繁殖適地が少ないために稀であり、分布は局所的と報告されている。

韓国以外の国外におけるセグロセキレイの繁殖に関する記録としては、1875年5月の古い繁殖記録がある。ウスリー川上流における1巣5卵の記録がそれである(Taczanowski, 1876)。また、サハリン南部のクリルオン半島南西岸から1937年5月に雄の採集記録がある(高橋, 1938; ネチャエフ, 1991)。サハリン南部からは他に、渡りの記録として1960年~61年にかけて数例の報告がある(パノ

フ, 1973)。極東ロシアからは他には、沿海州における数例の記録があるが、迷鳥として位置づけられている(ネチャエフ & ガモヴァ, 2009)。これらの記録を照らし合わせて考えるならば、現在の極東ロシアにセグロセキレイは繁殖していない可能性もあるだろう。だが、かつてセグロセキレイは日本列島を始めとして朝鮮半島沿海州やサハリン南部などを含む環日本海地域に広く分布していたに相違ない。沿海州は広大である。我が国のように野鳥観察人口が多いわけではない。将来、ウスリー地域からセグロセキレイの孤立した繁殖地が発見されないとも限らないだろう。

では、生物地理学上、環日本海地域とはどのような地域を指すのだろうか。

日華区系とよばれる植物区系区(北村, 1957)をFig. 9に示す。図の縦線域のうち南樺太北海道区(A)、日本温帯南部区(B)、日鮮暖帯区(C)、満州区(D)、朝鮮区(E)の5区からなる地域、筆者の判断では、これらの5区を合わせた地域がおよその環日本海地域(Fig. 9-gの黒く縁どりした地域)に該当する。満州区はウスリー区が沿海区に改称した方がよいだろう。Fig. 6に示されたレフュジアの他にもレフュジアはあったはずである。たとえば、ウスリーもレフュジアである(ヴォロビョフ, 1954)が、これは環日本海地域に含まれる(Fig. 9参照)。

オオハクセキレイはインド亜大陸に広く分布するが、ヒマラヤにも生息する。ヒマラヤ山麓では主に標高900 m以下の地域に生息するが、地域によってはおよそ1,500 mまで分布する(Alli & Ripley, 1973)。ネパールでは主に915 mまではごく普通に留鳥として生息し、時に1,700 mまで分布する(Grimett *et al.*, 2000)。ヒマラヤの標高1,000 mから2,500 mまでの山地帯の気候は夏のモンスーンによる雨季に続き、10月から5月までは乾季となる温帯である。つまり、オオハクセキレイはヒマラヤでは温帯の鳥である。

ハクセキレイ上種の種分化と分散に影響を与えた気候変動は比較的近い過去の氷期、つまり、1) リス氷期、2) リス/ウルム間氷期、3) ウルム氷期、4) ウルム後氷期の2回の氷期と2回の間氷期であったと筆者は考える。

大陸、特に熱帯には植生、気候その他自然障壁が数多くある。更新世および更新世以降の気候変動の間、多くの、おそらく大部分の種の分布域は分断され、残った生物はレフュジア(避難所)に追い込まれた(マイア, 1988)。おそらくリス氷期に上種3種(オオハクセキレイ、ハジロハクセキレイ、メコンセキレイ)の共通祖先種の分布域も分断され、分散を余儀なくされ、結果として3つの異なる個体群に分岐したのであろう。3つのう

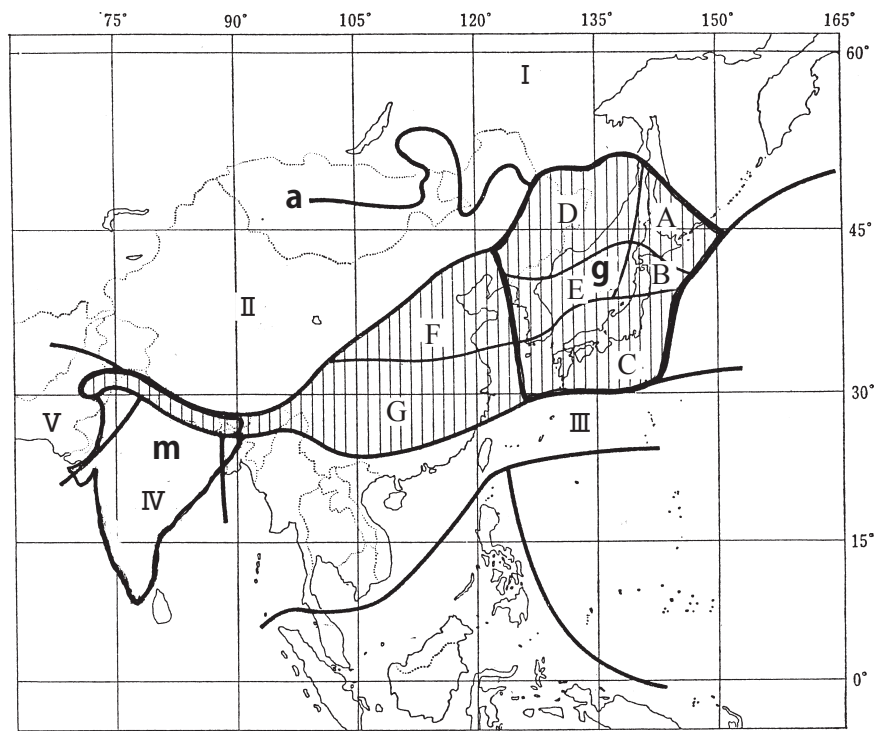


Fig. 9. Disjunct distribution of *M. maderaspatensis* and *M. grandis*. A ~ E: Areas around the Sea of Japan; F: North China Division; G: Central China Division in Sino-Japanese floral region (after Kitamura, 1957). m: *M. maderaspatensis*; g: *M. grandis*; a: *M. alba*.

ちの1つの個体群がオオハクセキレイである。現在の分布域 (Fig. 1 および 6) から判断して、オオハクセキレイのレフュジアはヒマラヤセンター (Fig. 6-6) であったと考えられる。なお、セグロセキレイについても、上記3種の共通祖先種から分化した可能性が残されているが、筆者の考えは、それとは異なっている (既述, Fig. 7 ~ 8 参照)。

日華区系区の植物は、第三紀周北極植物群の多数が生き残っていることが重要な特徴であり、北半球でもっとも多様性に富む温帯植物相からなっている (堀田, 1979)。この区系は、アジア東部の南千島・南サハリン・興安嶺以東の中国東北・日本・中国東部・西南部から、いわゆるヒマラヤ回廊をへてアフガニスタンのヌーリスタンにおよぶ地域を指す。中国西南部に縦谷が発達して気温低下の際にも多くの植物の南北移動を容易にした (八杉ほか, 2007b)。鳥類や哺乳類のような分散能力の高い動物の北上分散はさらに容易に行われたであろう。

オオハクセキレイを親種として生まれた小集団はヒマラヤ回廊から中国西南部をへて東アジアの環日本海地域まで分散できたにちがいない。環日本海型の分布を示す生物が、セグロセキレイのように遺伝的な性格をもった種族であれば、当然、彼らは環日本海地域で更新世の氷期、少なくともウルム氷期を生き延びたということになる (Fig. 9)。ウルム氷期のレフュジアの中でも、日本海およびそれを取り巻く地域は、北半球でも有数なものとみなされている。

そこは氷期においても苛烈な気候条件下におかれたわけではなく、むしろ、生物群集をそこに温存させるような、かなりマイルドな環境として存在していたものと思われるのである。そうした状況下で、生き物を生き残らせ、次の後氷期あるいは間氷期にはそこから分散を開始させるセンターの役目を果たした (西村, 1990)。

運よく環日本海地域に到達できた小集団はすみやかに個体群を増大させ、定着に成功したのであろう。地理的に隔離されたことで、元の種とは遺伝的に異なる個体群へと変化したのであろう。この場合、オオハクセキレイ-セグロセキレイの不連続分布 (Fig. 1-3 および Fig. 1-1 を参照) を説明するには、唯一の手段しかない。それはこうである。

地理的な種分化プロセスの古典的概念は、広くゆきわたった種の存在範囲が、地理的障害によって2つに大きく分断される、というものであった。これはいわゆる亜鈴の図で示されるものであるが、異所的種分化というときにはほとんどの研究者が思い浮かべるのは、この考え方である。これに対して、マイアはまったく新しい理論を提唱し、従来の異所的種分化モデル、つまり二所的種分化説との混同を避けるために縁辺的 (= 周辺の) 種分化説と呼ぶことを提案した (Mayr, 1954)。

「創設者の原理」と呼ばれる Mayr (1965) の考えを、速水 (1982) は次のようにまとめている。

1) 種の分布域の縁辺部で小集団が主要な集団か

ら地理的に隔離されて遺伝子の交流が絶たれる。2) このような集団には遺伝的浮動が働きやすく、かつその地域特有の環境に応じた自然選択が効率的に働くので、主要集団との遺伝的性質の差異が急速に広がる。3) その結果、萌芽的な新しい種が生じ、ついには隔離の障壁が取り除かれても、元の種と交雑しなくなって種分化が完了する。つまり、種分化の現場は主要集団から遺伝的に隔離された小集団(=創設者個体群)であり、その小集団内での遺伝的浮動がその過程で重要な役割をはたす点で、二所の種分化説とは異なっている。

おそらくリス/ウルク間氷期にヒマラヤ温帯の親集団から分散した小個体群がヒマラヤ回廊をへて環日本海地域のレフュジアに隔離されたことで、親種とは不連続分布となった(Fig. 9)。このことはまた、2つの個体群が顕著に異所的になった結果、一方の個体群(分岐個体群)に種分化が起きたことを意味している。オオハクセキレイに由来した小集団は環日本海地域に地理的に隔離され、その地の固有個体群になった。当然、時間の経過を通して別種としての形態的变化をとげたであろう。

親集団から分岐した小集団の大半はやがて消滅してしまうか、親種に吸収されてしまう。だが、縁辺種分化説では親種はほとんど不変のまま残ると想定されているので、そうした分岐と分散は唯1回しか行われなかったと考える必要はない。

セグロセキレイは遺存種に位置づけられている(中村, 1985a, 1987)。初期固有種族と遺存固有種族とは、たとえ同じ地域に分布が局限されていても、その生物地理学意味はまったく異なっているから、はっきり区別して考えなくてはならない。と同時に、これはあくまでも相対的な区分であって決して絶対的な概念ではない。場合によっては、初期固有から遺存固有へ、また遺存固有から初期固有へという相互転換が可能な、すぐれて動的で歴史的な概念である(西村, 1990)。

ヒマラヤのオオハクセキレイ(Fig. 9-m)から分岐して環日本海地域で成立したセグロセキレイ(Fig. 9-g)は、その広大な地域の固有種となったが、その後、その地に新たに定着したことによって初期固有に転じ、ハクセキレイ(Fig. 9-a)を生み出す原動力となったのであろう。環日本海地域のセグロセキレイから分岐した複数の萌芽的小集団が、氷期の和らぐリス/ウルク間氷期(およそ11万年~7万年前)には、環日本海地域のセンターからユーラシアに分散したと考えることは、あながち無謀な推定ではない。環日本海地域から分散を開始したセグロセキレイの縁辺個体群、すなわち子

孫個体群は速やかに生息可能なあらゆる方向に分散を開始したであろう。

ここでも、マイアの縁辺種分化説によって説明がつくだろう。この説では、親種(セグロセキレイ)の分布域、すなわち環日本海地域(Fig. 7)の縁辺部に隔離された小集団が急速に別種(ハクセキレイ)に進化すると考える。セグロセキレイは日本固有種だという既成概念に捉われていれば、このような発想は生まれない。新種の進化に創設者効果 founder effect が大きな役割をはたす点で、二所の種分化説とは異なっている。

創設者効果とは、「親集団の遺伝的変異の一部しかもっていない少数の創設者(=創始者)によって出発した新しい集団の確立」と定義され、初期の小さな集団にある間に経験する遺伝的浮動とその後の自然選択(淘汰)により、元とは異なった遺伝的環境下で急速に新しい種が進化すると仮定されている。この場合、創設者にせよ、残存者にせよ小さい個体群の遺伝子プールは急速に、また多かれ少なかれ劇的に再編され、ふつうは形態的な大きな変化と生態的な変更がもたらされる(Mayr, 1965; マイア, 1988)。

4. セグロセキレイからハクセキレイへ

セグロセキレイの顔の変異に関する遺伝的メカニズムが解明されていない中で、議論するのは危険ではあるが、筆者は、以下のように考察した。一つの試論である。

自然淘汰は各種の突然変異によって生じた遺伝的変異に作用するが、そのとき突然変異は淘汰のための素材を提供するにすぎない。新しい突然変異の頻度が増加し、元来の遺伝子にとって代わるのは、その新遺伝子が環境によく適している場合だけであり、その増加と交代は環境が変化したとき、あるいは変化しつつあるときに起こりやすい。つまり、不安定な環境こそが種形成の鍵といえよう(パターンソン, 1978)。

不安定な環境とは、氷床の発達をとまなうような氷期における大規模な気候変動を想定することができる。上記のようなハクセキレイ型変異の多くは、おそらくは遺伝的支配を受けている。したがって空間的に隔離された集団が異なった遺伝的形質を固定しやすいことは明らかである(片倉, 1996)。けれども、通常では大多数の正常な個体との交雑により、そうした変異個体は消滅してしまうのであろう。顔に変異をもつセグロセキレイの羽色変異個体が集団内に急速に広まり、遺伝的に固定される機会があるとすれば、それはどのような状況のもとで起こり得るだろうか。

縁辺種分化説では、初期の小さい集団サイズの間

に経験する遺伝的浮動とその後の選択（淘汰）により、元とは異なった遺伝的環境下で急速に新しい種が進化すると仮定されている（Mayr, 1965）。

では、「初期の小さい集団サイズ」と「元とは異なった遺伝的環境下」の2つの要件を満たすような場所とは、どのようなところだろうか。

個々の集団が異なった環境条件のもとで隔離が維持されるのであれば、たとえば、氷期にカムチャツカ南部のレフュジア（Fig. 6-1）に追い込まれた小集団は、いわば主要集団由来のサイズの小さい縁辺個体群であるから、少数の個体しかいないとすると、必然的に近親交配が起こることで、自然淘汰あるいは遺伝子浮動による遺伝子の固定が速まるだろう。その結果、セグロセキレイ由来のハクセキレイ型変異個体 *lugens* type variant（Fig. 4-1）は消滅することなく温存されるだろう。縁辺個体群の個々の集団はそれぞれ少しずつ異なった環境条件のもとにあるから、自然淘汰によって集団ごとに異なる突然変異が固定されていくだろう。

最盛期のウルム氷期はおよそ2万6,000～1万4,000年前まで続き、北半球の1/3が厚い氷床でおおわれた。そのためユーラシアに進出したハクセキレイ *M. alba* は大幅に分布を後退・縮小させたであろう。小集団は、もともと連続的に生息していた主要集団の一部が分断されて孤立化することによって出来上がってくるのだから、分布域が拡大しているときよりも、縮小している場合の方が創設者となり得る小集団を維持する時間が長いと考えられる。そして創設者たる小集団では、遺伝子の偶然の浮動などで主要集団とは異なった突然変異が支配的とならなければならないので、そのために十分な程度の待ち時間・固定待ちの時間は、小集団のままでいなければならない（吉岡, 1986）。長引く氷期のもとでレフュジアに「陸封」された生活は、そのような条件が整う場であつたろう。かくして複数の異なるレフュジアに創設者たる小集団が隔離されたことで、ハクセキレイは多彩な地理的変異をとげ、9～11亜種に分化するまでに多様化したのであろう（Fig. 1）。Fig. 6に示されたレフュジアの数と位置が唯一絶対のものと考える必要はない。

種の分化、地理的変異を論ずるうえで必要なのが、分散と隔離という一見矛盾した概念である。個体群の分散と、それに続く個体群の隔離の結果が地域集団としての分布に反映されるのであろう。ハクセキレイはおそらくは地域ごとに遺伝的に異なる地域個体群として分離分布するようになったのであり、その地理的配分は、Fig. 1に示されたように基本的に異所的である。また、それぞれの地域個体群が「亜種」である以上、そうでなければならない。

おわりに

セグロセキレイとハクセキレイはたがいに近縁種でありながら、その生態と行動は対照的である。セグロセキレイは河川環境に特殊化した種であるが、ハクセキレイはそうではない。丹沢の神ノ川で観察したことだが、山間部を流れる川の水辺や浅瀬に入って「落ち葉返し」をする。水中に積もった落ち葉を1枚ずつ嘴で素早く返し、その下に潜む水生昆虫を探るのである。南ウスリーのセグロセキレイも水際を歩き、素早い動きで主にケショウヤナギの落ち葉を裏返すと報じられたが、ハクセキレイでは、そのような行動はみられなかった（パノフ, 1973）。河原で過ごす時間はセグロセキレイの方がハクセキレイより明らかに長く、また、セグロセキレイはより水辺で、ハクセキレイはより乾燥したところで採食する傾向がある（Higuchi & Hirano, 1983）。河川における力関係においても、両者に違いがある。少なくとも河川では、セグロセキレイはハクセキレイよりも強い（平野・樋口, 1986）。セグロセキレイの定住性は強固である。いったん縄張りに定着した個体の定住性は雌雄ともきわめて高く、繁殖分散はあまり起きない（内田・永田, 2000）。

セグロセキレイは、保守的な性質を強固することによって固有の生活の場と行動型をつくりあげた。だが、そのシステムは、現代のような急激な環境の変動に対する柔軟性を欠くことになるのではないか。第四紀という時代は寒冷化と乾燥化によって環境の多様化を促進したが、その一方で人類の営力によって原植生の破壊が進み、耕地やオープンランドのような類草原的植生の増大と都市化の拡大を招いた。それはセグロセキレイではなくハクセキレイに、より向いた変化であつたと考えられる。

神奈川県各地における1999年から2008年までの10年間の定線センサス結果（日本野鳥の会神奈川支部, 2011）によれば、この10年間でセグロセキレイとハクセキレイの経年変化は、セグロセキレイは400～500羽、ハクセキレイは1,200～1,400羽の範囲で安定している。だが、総個体数ではハクセキレイはセグロセキレイのおよそ3倍であり、ハクセキレイが明らかに優勢な種となっている。

種の置き換わりが現象として認められたとしても、環境の変化によってそれぞれの環境条件にもっとも適した種が相互にあまり関係なく順番に消長していった場合、一見、種の置き換わりがあつたかのように見える場合もあるから、それが本当に競争の結果として起きたのかどうかを判断することは実際には非常に困難をとまなう問題であるが、今後ともセグロセキレイの推移を見定めていく必要がある。セグロセキレイには河川環境の指標種としての機能がある。これに対して、ハクセキ

レイは、その高い繁殖分散力、広い分布の連続性、生息環境の選択幅の広さから考えて、ハクセキレイ上種の中でもっとも新しく起こった種で、現代の環境の変化に対応できている新興種である。

特定の環境条件に特殊化している種、ある環境の傾度に対して明確な反応をもつ種、特定の生物群集に特異的に出現する種などは、その種の存在によってそれとかがかわる物理・化学・生物学的状態を知ることが可能となる。このような役割を持った種が指標種であり、モニタリングの対象に選ばれることが多い。鳥類は一般に広範な環境に出現し観察しやすいという特性から、指標種としての価値を認められることも多い(前田, 2004)。セグロセキレイは、その該当種の1つになるだろう。

謝 辞

本論文をまとめるに当たり、青木雄司、内田 博、加藤ゆき、川辺百樹、木村 力、小林繁樹、中村秀哉、樋口広芳、谷地森秀二、山本貴仁の各氏からは文献や情報をいただいた。石江 進と高野凱夫の両氏からは貴重な写真の提供をいただき、高野凱夫氏は、氏撮影の写真から復元図を描くことを許可下さった。以上の方々にに対し衷心より御礼申し上げます。

引用文献

- Ali, S. & S. D. Ripley, 1973. Handbook of the birds of India and Pakistan, vol. 9. 301pp. Oxford University Press, New York.
- Alström, P. & K. Mild, 2003. Pipits & wagtails. 496pp. Princeton University Press.
- 浅沼秀夫・山口昭雄, 1981. ハクセキレイ (繁殖). 野鳥, **46**(11): 26.
- Austin, O. Jr. & N. Kuroda, 1953. The birds of Japan, their status and distribution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **109**(4): 279-637.
- Berthold, P. & U. Querner, 1982. Genetic moult, wing length, and body weight in a migratory bird species, *Sylvia atricapilla*. *Experientia*, **38**: 801-802.
- Choi, C-Y & H-Y. Nam, 2008. Distribution of the Japanese Wagtail *Motacilla grandis* in Korea. *Ornithol. Sci.*, **7**: 85-91.
- Cramp, S. 1988. Handbook of the birds of Europe and the Middle East and North Africa. vol. 5. 1063pp. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Grimmett, R., C. Instrap & T. Instrap, 2000. Birds of Nepal. 288pp. Princeton University Press.
- Duckworth, J. A. P. Alström, P. Evans, T. D. Poole, C. M. Tan & R. J. Timmins, 2001. A new species of wagtail from the lower Mekong basin. *Bull. Brit. Orn. Cl.*, **121**: 152-182.
- Hall, B. P. & R. E. Moreau, 1970. An atlas of African passerine birds. 423pp. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- 速水 格, 1982. 進化の過程 - 古生物研究の現状と問題点 -. 科学, **52**(4): 274-280.
- 樋口広芳, 1976. いろいろな変わりもの. 野鳥, **41**(9): 26-31.
- 樋口広芳, 1984. 種分化と資源分割. 森岡弘之・中村登流・樋口広芳編, 現代の鳥類学, pp.216-236. 朝倉書店, 東京.
- 樋口広芳・平野敏明, 1981. 栃木県におけるハクセキレイ (*Motacilla alba*) の繁殖記録と繁殖環境. *Tori*, **29**: 121-128.
- Higuchi, H. & T. Hirano, 1983. Comparative ecology of White and Japanese Wagtails *Motacilla alba* and *M. grandis*, in winter. *Tori*, **32**: 1-11.
- 樋口広芳・平野敏明, 1983. セグロセキレイの羽色変異個体. *Strix*, **2**: 76-84.
- Higuchi, H. & T. Hirano, 1989. Breeding season, courtship behaviour, and territoriality of White and Japanese Wagtails, *Motacilla alba* and *M. grandis*. *Ibis*, **131**: 578-588.
- 樋口広芳・中村一恵, 1983. 日本各地におけるハクセキレイの繁殖期の生息状況. *Strix*, **2**: 85-93.
- 平野敏明, 1985. 宇都宮市におけるセキレイ類3種の繁殖環境. *Strix*, **4**: 1-8.
- 平野敏明, 2005. 宇都宮市におけるセキレイ類3種の生息分布と生息環境の変化. *Bird Research*, **1**: A25-A32.
- 平野敏明・樋口広芳, 1986. 河川におけるセキレイ類の順位性. *Jap. J. Ornithol.*, **35**: 79-80.
- 細川隆英監修, 1978. 福岡県の野鳥. 72pp. 福岡県の自然を守る会, 福岡市.
- 堀田 満, 1979. 植物の分化と分布. 400pp. 三省堂, 東京.
- 兵庫野鳥の会, 1990. 兵庫の鳥増補新訂版. 339pp. 神戸市.
- 入間市環境経済部みどりの課, 2006. 入間市の野鳥. 187pp. 入間市, 埼玉県.
- 石城謙吉, 1994. 変貌の世紀—北海道の行くえ—. 石城謙吉・福田正巳編著, 北海道・自然のなりたち, pp.195-207. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 片倉晴雄, 1966. 動物による種分化の機構. 岩槻邦男・馬渡俊輔編, 生物の種多様性, pp.190-216. 裳華房, 東京.
- 川辺百樹, 1983. 北海道におけるハクセキレイとセグロセキレイの種間関係. *Tori*, **32**(4): 184.
- 川辺百樹, 2004. セグロセキレイの生息地と分布制限要因. 上士幌町ひがし大雪博物館研究報告, (26): 59-78.
- Keith, S., E. K. Urban & C. H. Fry, 1992. The birds of Africa. vol. 4. 609pp. Academic Press, London.
- 北村四郎, 1957. 植物の分布. 原色日本植物図鑑(上), pp.246-264. 保育社, 大阪.
- 桐生尊義, 2005. なぜハクセキレイはセグロセキレイの生息域に侵入できたのか? 伊奈谷自然史論集, (6): 121-129.
- McClure, H. E. 1974. Migration & Survival of the birds of Asia. 476pp. US. Army Component SEATO Medical Research Laboratory. Bangkok, Thailand.
- 前田 琢, 2004. 指標種. 山岸 哲・森岡弘之・樋口広芳監修, 鳥類学辞典, p.324. 昭和堂, 京都市.
- 前澤昭彦, 1981. セグロセキレイ (白化). 野鳥, **46**(11): 26.

- 増谷正幸, 1995. 須賀川町の鳥類. 阿波学会研究紀要, (41): 63-83.
- 松木勝彦, 1967. 最近見た野鳥の中から. 野鳥, 32(2): 4-7.
- Mayr, E., 1942. Systematics and the origin of species. 334pp. Columbia University Press.
- Mayr, E., 1954. Change of genetic environment and evolution. In Huxley J., A. C. Hardy & E. B. Ford(eds.), Evolution as a process. pp.157-180. Allen & Unwin, London.
- Mayr, E., 1965. Animal species and evolution. 797pp. Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts.
- マイア, E. (Mayr, E.), 1988. Toward a new philosophy of biology. 八杉貞夫・新妻昭夫訳, 1994. 進化論と生物哲学. 545pp. 化学同人社, 東京.
- Mayr, E. & C. Greenway, 1960. Check-list of birds of the world. A continuous of the work of James L. Peters. 506pp. University of Comparative Museum, Cambridge & Massachusetts.
- 三島冬嗣, 1957. セキレイ類の渡来と渡去の観察. 鳥獣集報, 16(1): 99-100.
- Morlan, J., 1981. Status and identification of forms of White Wagtails in western North America. *Continental Birdlife*, 2(2): 37-50.
- 村田省吾・原田量介, 1985. 宇部市におけるホオジロハクセキレイ *Motacilla alba leucopsis* の繁殖. *Strix*, 4: 65-67.
- 宮崎県環境保健部編, 1994. 宮崎の野鳥. 202pp. 日本野鳥の会宮崎県支部, 宮崎市.
- 中村一恵, 1974. 神奈川県鳥類誌 2.38pp., 16 pls. 神奈川県立博物館, 横浜市.
- 中村一恵, 1978a. 神奈川におけるハクセキレイ (*Motacilla alba lugens*) の繁殖分布拡張-多摩川流域を中心に-. 川崎市文化財調査収録, 第13集, pp.33-39.
- 中村一恵, 1978b. 本州におけるハクセキレイ (*Motacilla alba lugens*) の繁殖分布拡張に関する資料とその予報的考察. 神奈川県博物館協会々報, (38): 1-10.
- 中村一恵, 1980. ハクセキレイの本州侵入について. 野鳥, 45(6): 38-42.
- 中村一恵, 1983. ハクセキレイの分布拡大にみる最近の変化. 日本鳥学会 1983 年度大会講演要旨, Tori, 32(4): 183.
- 中村一恵, 1985a. 日本列島におけるセキレイ属近縁 2 種の地理的分布の変遷 (予報). 神奈川県立博物館研究報告 (自然科学), (16): 23-36.
- 中村一恵, 1985b. セグロセキレイの羽色変異個体二, 三. 神奈川自然誌資料, (6): 47-50.
- 中村一恵, 1986.2 種のセキレイの分布境界域における 15 年間の記録. 神奈川自然誌資料, (7): 1-14.
- 中村一恵, 1987. ハクセキレイとセグロセキレイの分布総説. 日本の生物, 1(5): 44-51.
- 中村一恵, 1989. 韓国のセグロセキレイ. 鳥と自然, (54): 9-12.
- 中村一恵, 1994. なぜ白いのか. 野鳥, 53(1): 14-17.
- 中村一恵・岩本重治, 1985. ハクセキレイとセグロセキレイの交雑個体について. 神奈川自然誌資料, (6): 41-45.
- Nakamura, S., H. Hashimoto & O. Saotome, 1984. Breeding ecology of *Motacilla alba* and *M. grandis* and their interspecific relationship. *J. Yamashina Ornith.*, 16: 114-135.
- ナザレンコ A. A. (Nazarenko, A. A.), 1968. 藤巻裕蔵訳, 1986. 南プリモリーエにおけるハクセキレイ二型の相互関係. 極東鳥類研究会ニューズレター, (8 補遺): 6-10.
- ネチャエフ, V. A. (Nechaev, V. A.), 1969. 藤巻裕蔵訳, 1979. 南千島の鳥類. 200pp. 日本鳥学会.
- ネチャエフ, V. A. (Nechaev, V. A.), 1991. 藤巻裕蔵訳, 1995-96. サハリンの鳥. 336pp. 極東鳥類研究会, 帯広市.
- ネチャエフ, V. A. & T. V. ガモヴァ (Nechaev, V. A. & T. V. Gamova) 2009. 藤巻裕蔵訳. 2012. ロシア極東鳥類目録 2. 205pp. 極東鳥類研究会, 帯広市.
- Newton, I. 2003. The Speciation and biogeography of birds. 668pp. Academic Press London
- 日本野鳥の会, 1980. 第 2 回自然環境保全調査, 動物分布調査報告書 (鳥類全国版), 鳥類繁殖地図調査 1978.560pp. 日本野鳥の会, 東京.
- 日本野鳥の会兵庫県支部編, 2006. 兵庫県における鳥類の分布と変遷. 兵庫県立人と自然の博物館自然環境モノグラフ, (2): 1-187.
- 日本野鳥の会神奈川支部, 2011. 神奈川県定線センサス I, 神奈川県における定線センサスの結果, - 1999-2008 年 10 年間のまとめ. 46pp. 日本野鳥の会神奈川支部, 横浜市.
- 日本野鳥の会熊本県支部, 1986. 熊本県の野鳥. 212pp. 熊本県林務水産部森林保全課. 熊本市.
- 日本野鳥の会長野支部, 1979. 長野県鳥類目録 - 1972 ~ 1978 の記録 -. 226pp. 日本野鳥の会長野支部, 長野市.
- 日本野鳥の会大阪支部, 2002. 大阪府鳥類目録 2001.135pp. 日本野鳥の会大阪支部, 大阪市.
- 日本野鳥の会埼玉県支部, 1983. 埼玉四季の鳥. 287pp. 埼玉新聞社, 浦和市.
- 日本野鳥の会山口県支部, 1990. 山口県版鳥類繁殖地図調査報告書. 337pp. 日本野鳥の会山口県支部, 山口市.
- 二村一男, 1976. 白化したセグロセキレイ. 野鳥, 41(5): 48-49.
- 西村三郎, 1990. 日本海の成立, 生物地理学からのアプローチ (改訂版). 230pp. 築地書館, 東京.
- 岡田宣一, 1940. 樺太の鳥. 82pp. 樺太庁, 東京市.
- 岡山速俊, 1986. 北九州におけるハクセキレイとセグロセキレイの繁殖. わたしたちの自然史, (22): 1-4.
- 岡山速俊, 1990. 都市環境下の鳥類 7, 身のまわりの鳥たち. 58pp. 私家版.
- 太田真也, 1970. ホオジロハクセキレイの巣作り. 野鳥, 35(1): 26-27
- O. S. J., 1958. A Hand-list of the Japanese birds, Fourth and Revised Edition. 264pp. The Ornithological Society of Japan, Tokyo.
- 大迫義人, 1996. 福井県大野盆地における夏期のセキレイ類の分布とハクセキレイの繁殖. *Strix*, 14: 107-112.
- 大塚之稔・福井強志, 1991. 岐阜市の都市鳥. 都市鳥研究会編, 全国主要都市の都市鳥 1990, pp.82-85. 都市鳥研究会, 東京.
- パターンソン, C. (Patterson, C.), 1978. Evolution. 磯野

- 直秀・磯野裕子訳 1982, 現代の進化論. 207pp. 岩波書店, 東京.
- パノフ, E. N. (Panov, E. N.), 1973. 藤巻裕蔵訳, 1992. 南ウスリーの鳥類 2, pp.104-204. 極東鳥類研究会, 帯広市.
- Seebohm, H., 1890. The bird of Japanese Empire. 386pp. R. H. Porter, London.
- 生物多様性センター, 2004. 種の多様性調査 鳥類繁殖分布調査. 343pp. 環境庁自然環境局生物多様性センター, 富士吉田市.
- 茂田良光, 1995. ハクセキレイとセグロセキレイ (1) - 両種の識別. *Birder*, 9(12): 47-53.
- 茂田良光, 1996a. ハクセキレイとセグロセキレイ (2) - ハクセキレイの亜種と齢・性の識別. *Birder*, 10(1): 46-51.
- 茂田良光, 1996b. ハクセキレイとセグロセキレイ (3) - セグロセキレイとハクセキレイの齢・性識別. *Birder*, 10(3): 38-47.
- 下村兼史, 1936. 北の鳥 南の鳥. 295pp. 三省堂, 東京.
- Stepanyan, L. S., 1983. Superspecies and sibling species in avifauna of the USSR. 296pp. Nauka, Moscow. (In Russian).
- Taczanowski, L., 1876. Verzeichnis der Vögel, welche durch die Herren Dr. Dybowski und Godlewski im südlichen Ussuri-Lande, und namentlich an den Küsten des Japanischen Meeres unter 43°n Br. gesammelt und beobachtet worden sind. *J. f. Ornithologie*, 24(134): 189-203.
- 所崎 聡・山本幸夫, 1999. 鹿児島県産鳥類リスト. 鹿児島県立博物館研究報告, (18): 21-42.
- 立花繁信, 1960. 宮城県追波湾及び附近の島に蕃殖する二三鳥類. 鳥, 15: 195-200.
- 高橋多蔵, 1938. 樺太産鳥類未記録種に就いて. 鳥, 10(48): 348-365.
- 田名部雄一, 2004. 先祖かえり. 山岸 哲・森岡弘之・樋口広芳監修『鳥類学辞典』, p.472. 昭和堂, 京都市.
- 田中正晴, 2005. 高知平野におけるハクセキレイの繁殖事例. 四国自然史科学研究, (2): 63-66.
- 田中正晴, 2009. 高知市においてハクセキレイが繁殖した一例の観察記録 (スズメ目: セキレイ科). 四国自然史科学研究, (5): 21-23.
- 俵 浩三, 1979. 北海道の自然保護, その歴史と思想. 326pp. 北海道大学図書刊行会. 札幌.
- 鳥海隼夫, 1987. 山形県内陸部におけるハクセキレイの繁殖記録. 東北の自然, (36): 7-9.
- 上木泰男, 1993. 1973年から1993年までの福井県におけるホオジロハクセキレイの観察. *Ciconia*, (2): 15-18.
- 内田 博, 1995. 埼玉県におけるセグロセキレイ (*Motacilla grandis*) の羽色変異について. 鳥類標識誌, 10(1): 63-75.
- 内田 博・永田尚志, 2000. 都畿川におけるセグロセキレイ *Motacilla grandis* の定住性と年生残率. *Jpn. J. Ornithol.*, 49: 1-8.
- ヴォロビョフ, K. A. (Vorobév, K. A.) 1954. 高橋 清訳, 1978. ウスリーの鳥. 449pp. たたら書房, 京都.
- Voous, K. H., 1960. Atlas of European birds. 284pp. Nelson, Amsterdam.
- 野鳥の会愛媛県東予地区連絡会, 2000. 愛媛県東予地方鳥類目録. 297pp. 野鳥の会愛媛県東予地区連絡会. 伊予市.
- 山階芳麿, 1934. 日本の鳥類と其生態. 第一巻. 524pp. 梓書房, 東京.
- 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆編, 2007a. 上種. 岩波生物学辞典第4版, pp.643-644. 岩波書店, 東京.
- 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆編, 2007b. 日華植物区系区. 岩波生物学辞典第4版, pp.1038-1039. 岩波書店, 東京.
- 吉井 正編, 1985. 日本の鳥類標識調査 (昭和36年~昭和58年). 202pp. 山階鳥類研究所標識研究室, 千葉県我孫子市.
- 吉岡英二, 1986. 種分化における“潮だまり”効果 - 分断平衡説の下での一仮説 -. 生物科学, 38(3): 128-134.

摘 要

中村一恵, 2013. 日本列島におけるセキレイ属近縁2種の分布変遷と種分化. 神奈川県立博物館研究報告(自然科学), (42): 71-90. [Nakamura, K., 2013. Historical Biogeography and Speciation of Two Closely Related Species of the Genus *Motacilla* in the Japanese Archipelago. *Bull. Kanagawa prefect. Mus. (Nat. Sci.)*, (42): 71-90.]

ハクセキレイ上種は5種から構成される。これらのうち、とくにセグロセキレイの起源とハクセキレイの種分化について論議し、次のような結論に達した。異所的分布を論拠に、上種の構成種における進化上のプロセスには3つの段階が想定される。最初の段階は、ハジロハクセキレイ、オオハクセキレイ、メコンセキレイの3種が共通祖先種から分化した。第2に、セグロセキレイがオオハクセキレイから分化した。最後に環日本海固有種のセグロセキレイからハクセキレイが進化し、今なお、分化と分散を継続させている。オオハクセキレイとセグロセキレイ各雄の交尾前ディスプレイと換羽様式の違いによれば、セグロセキレイはハクセキレイよりオオハクセキレイに近縁で、系統上古い種であり、ハクセキレイは新しい種である(中村, 1985a) ことを再確認した。これまでセグロセキレイは日本固有の鳥として多くの鳥類学者に認知されてきたが、従来の見解とは異なり、セグロセキレイは日本固有種ではなく、環日本海固有種に位置づけるのが妥当であり、かつてこの地域に広く分布していたものと推定される。

(受付 2012 年 10 月 3 日 ; 受理 2012 年 12 月 11 日)