

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)

中 村 一 恵

Historical change of the geographical distribution of two
closely related species of the genus *Motacilla* in the
Japanese Archipelago: a preliminary note

Kazue NAKAMURA

Abstract

In recent years, the Kamtschatkan White Wagtails, *Motacilla alba lugens*, spread rapidly their breeding range and penetrated into coastal middle and northern Honshu from the north. On the other hand, the Chinese White Wagtails, *M. alba leucopsis*, intruded also recently into Kyushu and western Honshu. In the present status the two forms of White Wagtail separate geographically, mainly east and west in Japan (See Fig. 3 and 4).

It is possible that a similar range extension has taken place in modern ages in Hokkaido, because H. Seebohm has described in 1890 that *M. alba lugens* breeds very sparingly in Yezo. This species, presumably once restricted to the areas north of Hokkaido, has expanded its range and now overlaps widely with *M. grandis* there.

There is no interbreeding in general between White Wagtail and Japanese, *M. grandis*, in these areas of overlap.

The present status of White Wagtail is common breeding summer visitor in Hokkaido, while that of Japanese is uncommon resident where this species is largely replaced by the former (See Fig. 5). Such distributional phase of the two species in Hokkaido would suggest that White Wagtail has intruded into the territories of Japanese and probably crowded it out of existence locally. One sided invasion of White Wagtail into geographical range of Japanese is considered to suggest that the former is newly formed species and the latter is of old formed one which retains relic endemic stage in its distributional phase.

は じ め に

タイリクハクセキレイ(*Motacilla alba* L.)¹⁾に近縁とされるセグロセキレイ(*M. grandis*)は北海道、本州、四国、九州に分布する日本の固有種である。セグロセキレイはかつてはタイ

注1. 本種の一亜種 *M. a. lugens* (ハクセキレイ) と区別するため、本文中では *M. alba* を以下タイリクハクセキレイと呼ぶことにする。

リックハクセキレイとは地理的に完全に分れて分布していたものと考えられるが、近代に入って北からは北海道経由でタイリックハクセキレイの一亜種ハクセキレイ (*M. a. lugens*) が、西からはおそらく朝鮮半島経由で別亜種ホオジロハクセキレイ (*M. a. leucopsis*) が日本列島に侵入したことにより、東日本においてはセグロセキレイとハクセキレイが、西日本においてはセグロセキレイとホオジロハクセキレイが同所的に分布する形となった。さらにはハクセキレイの西日本侵入により、タイリックハクセキレイの二つの亜種が同所的に分布する地域が局地的に認められるようになり、これらの鳥に対する関心は以前にも増して高まり、現在全国各地で研究者が種々の見地からこの種群と取り組み、多くの興味深い知見が蓄積されつつある。

日本列島という地理的に孤立し、地形のはっきりしている島を舞台に現在くりひろげられているようなセグロセキレイとハクセキレイとの間の生態的・地理的展開 (中村, 1980) は、日本列島に現在見られる鳥類相がいつ頃から、どんな過程をへて形づくられてきたかという問題、すなわち日本の鳥の分布形成史を探るうえで絶好の研究対象である。

日本列島におけるセグロセキレイとタイリックハクセキレイの地理的分布にみる現在の動的傾向に触れ、ひいてはユーラシア大陸におけるハクセキレイ上種²⁾の進化史について序論を述べるのが本文の意図である。けれどもこの研究に必要な分布資料や系統分類学的な検討の両面で私の知識はいまだ不十分であり、論理も一貫していない部分もある。想像や推定の占める部分が多いことにためらわれるものがあるが、あえて公表し批判を受けたいと思う。

私の論が正しいかどうかは別として、現在の地理的分布が史的にいかにか成り立ってきたかの観点から脱落させたまま日本の鳥、とくに系統発生上若い段階にあるハクセキレイ上種のような種群について論ずるならば、これまで言われてきたような北方系とか南方系、あるいは旧北区系とか東洋区系とかの、種群によってはあまり実態のないものに終始することになるだろう。

I 方 法

生物の進化はただで機械的に続く運動ではなく、それには発生・変異・繁栄・衰退という段階を画した運動がある (井尻, 1953)。生物がこのような系統発生上の段階をへて自己運動するのであれば、当然段階の違いに応じて分布の様相もまた違ってくるはずである。現生種の分布圏の様相の違いを、以上のような系統発生上の段階性の違いとしてとらえる理論 (日浦, 1961; Dilon, 1966; 西村, 1974) を取り入れることによって、種群の系統発生上の位置を、現生種の分布圏の様相および形態の変異の方向から推定することが可能と考えるものである。

伝統的な分類学では、種の個体については主として外部形態および部分構造を比較する。この分類法では非適応的な、すなわちより不変と思われる形質を重視する (黒田, 1961)。

セグロセキレイの羽色の最大の特徴は白と黒の模様であるが、その羽色には著しい個体変異があり、とくに変異は頭部に集中する (樋口・平野, 1983)。こうした部分は近代の分類学では変化しやすい不安定な形質と評価される。しかし羽色は全体として環境に適應しやすいが無限定ではない (Mayr, 1965)。系統性を具体的に示すと同時に、過去の、環境に適應する形質の累積のうえに成り立っている。適應しにくい部分は系統を探るうえで確かに欠かせないが、種を分類するにはむしろ変化しやすい部分に注目しなければならない。

そこで頭部の羽色を10の単位形質に区分し (図1)、標本および既報の記載による羽色の特徴

注2. タイリックハクセキレイ (*M. alba*) は日本のセグロセキレイ (*M. grandis*)、インドのオオハクセキレイ (*M. maderaspatensis*)、アフリカのハジロハクセキレイ (*M. aguimp*) とともに上種を形成する (Peters, 1960)。

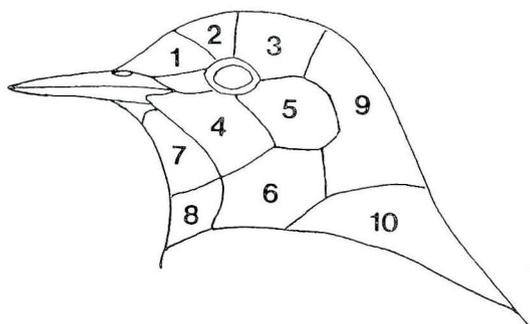


図1 頭部各部の名称と形質区分

- 1: 額, 2: 前頭, 3: 頭頂, 4: 頬+眼先き,
5: 耳羽, 6: 頸側, 7: 喉+腮, 8: 前頸,
9: 後頭+上頸+後頸, 10: 襟羽

に基づき、ハクセキレイ上種3種10亜種³⁾について変異の程度を評価した。その場合、セグロセキレイを基準に1から9までについては各单位形質が完全に黒いかまたはほとんど黒い場合は0、半分程度黒いと認められる場合は0.5、完全に白いかまたはほとんど白い場合は1.0、形質10の襟羽については同様に、ほとんど黒い場合は0、黒と灰色の中間と認められる場合は0.5、灰色の場合は1.0の得点をそれぞれに与え、1から10までの形質の総和を変異度とみなした。その際の比較はすべて雄の典型的な生殖羽(夏羽)を基準とした。

変異度に基づいて類型した種群について

1. 現在分布を広げつつあるかどうか
2. 分布圏が広い狭いか
3. 分布圏が連続しているか不連続であるか

の3点について検討し、分布圏の動的傾向と変異の方向の両面から考察して種群のどのグループが祖先的かを推定した。

II 結果および考察

1. 変異度に基づく類型と変異の方向

ユーラシアのハクセキレイ上種3種10亜種の頭部羽色の変異について評価した結果を表1に、変異度の比較を図2に示す。

図2から変異度の開く位置が、一つは *grandis* (セグロセキレイ) とタイリクハクセキレイの一亜種 *alboides* の間、一つはタイリクハクセキレイの *subpersonata* と *yarrellii* の間に認められる。こうした変異度の開きに基づいて類型するならば、ユーラシアのハクセキレイ上種は三つのグループ(タイリクハクセキレイについては二つのグループ)に分けられる。

それらをここでは便宜上、インド-日本型 (*maderaspatensis* と *grandis* を含む)、中央アジア-ヒマラヤ型 (*alboides*, *personata*, *subpersonata* を含む)、ヨーロッパ-シベリア型 (*yarrellii*, *alba*, *dukhuensis*, *baicalensis*, *ocularis*, *lugens*, *leucopsis* を含む) と呼ぶことにする。雄の生殖羽の背の色に基づいて三グループに分けた Vaurie (1959) の類型とは異なる。

これは頭部の形質の評価だけに基づく類型である。したがってグループ内の変異度の差が直ちに類縁関係の近さを示すものとは思えないが、全体としてはハクセキレイ上種の変異の方向を示しているものと考えられる。その場合、一つはヨーロッパ-シベリア型、中央アジア-ヒ

注3. タイリクハクセキレイ11亜種のうち、イラン西部に分布する *M. a. persica* は *personata* と *dukhuensis* との雑雑群と考えられている (Stepanian, 1983)。この亜種は評価の対象から除いた。

マラヤ型、インド-日本型の順に頭部の黒化が進む方向が考えられるが、しかし羽色変異では黒化はふつうからだ全体に及び、部分的に黒化することはきわめてまれである（中村・岩本，1985）から、こうした変異の方向ではなく、インド-日本型、中央アジア-ヒマラヤ型、ヨーロッパ-シベリア型の順に頭部の白化が進む変異の方向が考えられる。

このような変異の方向性が段階的に認められる以上、現在のハクセキレイ上種がすべて同時期に一斉に分化し出現したとは思えない。それには展開の時期の異なる、系統発生上若い段階にある個体群とより原型的な個体群、すなわち子孫的なものと祖先的なものとの、少なくとも二つまたはそれ以上の個体群が含まれていると考えるべきである。

ではいずれの型が祖先的で、子孫的であるのか、次にヨーロッパ-シベリア型のタイリクハクセキレイとインド-日本型のセグロセキレイの日本列島における分布の様相およびその動向傾向から考察する。

表1 ハクセキレイ上種の頭部羽色の変異評価

Characters Population	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total characters
<i>yarrellii</i>	1.0	1.0	0.5	1.0	1.0	1.0	0	0	0	0	5.5
<i>alba</i>	1.0	1.0	0.5	1.0	1.0	1.0	0	0	0	1.0	6.5
<i>subpersonata</i>	1.0	1.0	0.5	0.5	0	0.5	0	0	0	0.5	4.0
<i>dukhunensis</i>	1.0	1.0	0.5	1.0	1.0	1.0	0	0	0	1.0	6.5
<i>personata</i>	1.0	1.0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0.5	3.5
<i>baicalensis</i>	1.0	1.0	0.5	1.0	1.0	1.0	0.5	0	0	1.0	7.0
<i>ocularis</i>	1.0	1.0	0.5	1.0	1.0	1.0	0	0	0	1.0	6.5
<i>lugens</i>	1.0	1.0	0.5	1.0	1.0	1.0	0.5	0	0	0	6.0
<i>leucopsis</i>	1.0	1.0	0.5	1.0	1.0	1.0	1.0	0	0	0	6.5
<i>alboides</i>	1.0	1.0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	3.0
<i>grandis</i>	1.0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	2.0
<i>maderaspatensis</i>	0.5	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	1.5

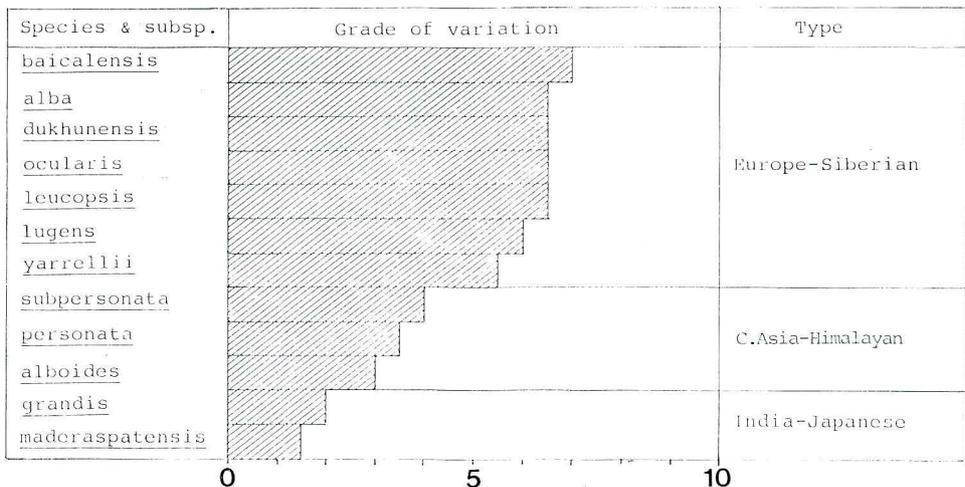


図2 ユーラシア産ハクセキレイ上種の変異度に基づく類型

2. 日本列島におけるタイリクハクセキレイとセグロセキレイの分布変遷

図3は日本におけるハクセキレイ (*M. a. lugens*) がたどった繁殖分布の動的傾向を示したものである。タイリクハクセキレイの一亜種ハクセキレイは本州の海岸部を包みこむように南下しながら分布圏を拡大している。この図ではハクセキレイは北海道に古くから棲み、あたかも何んの変動もなく今日に至ったかのように描いてあるが、おそらくそうではない。なぜなら、H. Seebohm は 1890年に著した「The birds of Japanese Empire」という著書の中で北海道におけるハクセキレイの繁殖状況について、“The Kamtschatkan Wagtail breeds very sparingly in Yezo” とはっきりと記述しているからである。ハクセキレイが侵入の初期段階で本州本土の海岸部および島嶼部に定着の足がかりをえ、次いで海岸部から内陸部へ侵入していった(中村, 1980) ように、最初は北海道の海岸部および島嶼部に達し、次第に内陸部へと繁殖分布圏を広げていったにちがいない。

ハクセキレイは1930年代までは本州に侵入していなかったか、棲みついていたとしても繁殖個体群密度はごく低かったと思われるが、1955年頃まで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と新潟の県境付近、島嶼では粟島、佐渡、舩倉島を結ぶライン付近まで南下し、1980年頃までには太平洋側、日本海側とも本州中部まで達した(中村, 1980, 図3)。

一方、それまでまれな旅鳥または冬鳥として渡来していたタイリクハクセキレイの別亜種ホオジロハクセキレイ (*M. a. leucopsis*) は、熊本で1968年に繁殖が確認された(大田, 1968) のをかわきりに、徐々に西日本の海岸部を中心に繁殖分布域を拡大し、東へ分布圏を伸ばして

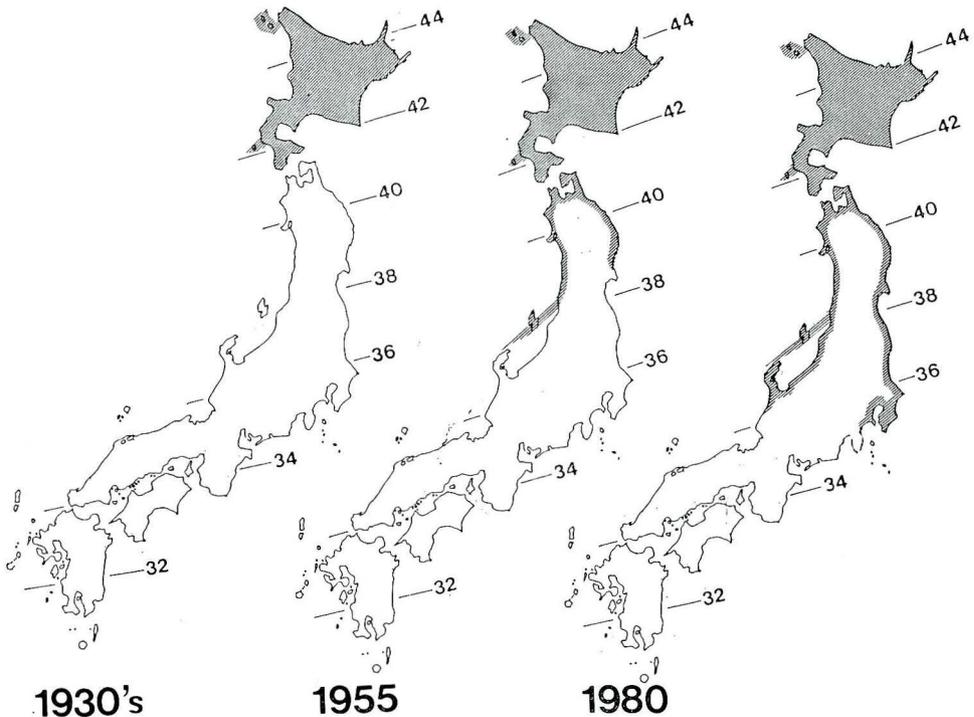


図3 ハクセキレイ (*M. a. lugens*) の繁殖分布圏の変動

いる(図4)。その結果、ホオジロハクセキレイの日本侵入は明らかにハクセキレイより時代的に新しいが、タイリクハクセキレイの二つの亜種が繁殖分布圏を拡大し、東日本と西日本にそれぞれ棲みつくようになったのである。しかし両者の分布域は地理的に明瞭に分れているのではない⁴⁾。ハクセキレイはその後も愛知(1981年)、三重(1983年)、和歌山(1983年)、大阪(1983年)、福井(1982年)、兵庫(1980年)、広島(1983年)などで営巣が確認され、九州の福岡、大分でも少数が繁殖すると言われようになった。

近縁の2種がいて両者が近縁であればあるほど2種が重複する地理的地域は小さくなると考えられるが、日本列島における現在のタイリクハクセキレイとセグロセキレイの地理的關係は、前述したようにそうした展開ではなく、前者による後者の分布圏への持続的な分布拡大が行われ、年ごとに両者の重複する地域は広がる方向にある。

ハクセキレイの本州侵入に伴い、北日本の海岸部でセグロセキレイの後退した様相が経験的に認められることは中村(1978)によって指摘されていたが、種の置き換わりが北方から徐々に

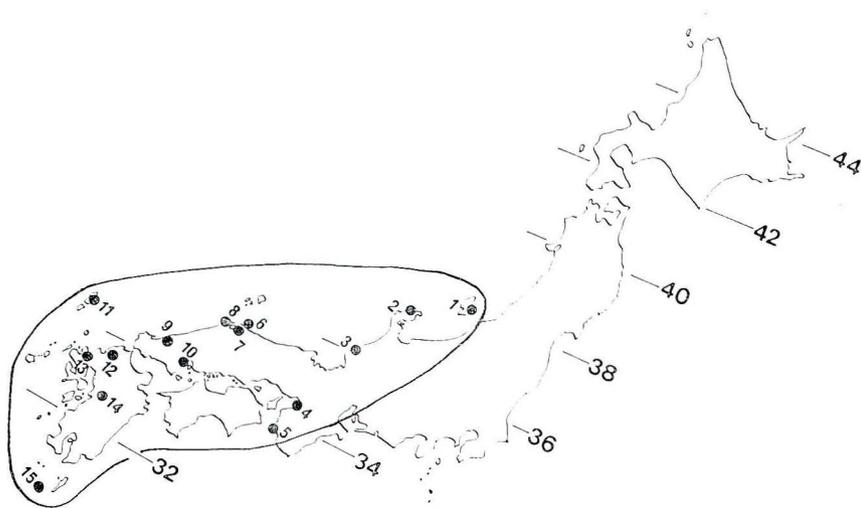


図4 ホオジロハクセキレイ (*M. a. leucopsis*) の繁殖分布圏

記録出典 1:新潟県佐渡(真野徹, 私信), 2:石川県輪島市(美馬秀夫, 私信), 3:福井県坂井郡三国町(上木泰男, 私信), 4:大阪府泉北郡忠岡町(樋口・中村, 1983, Strix, 2), 5:和歌山県御坊市(津野, 1979, 野鳥, 44(1)), 6:鳥取県境港市(日本鳥学会, 1974, 日本鳥類目録), 7:鳥根県安来市(日本鳥学会, 1974, 日本鳥類目録), 8:鳥根県簸川郡大社町(根岸, 1978, 鳥根県鳥類目録), 9:鳥根県鹿足郡日原町(源辺, 1975, 野鳥, 40(1)), 10:広島県佐伯郡甘日市町(日比野・大藤, 1979, 大島湾八幡川河口の鳥類; 日比野, 1980, 野鳥, 45(12)), 11:長崎県対馬(竹井, 1976, 野鳥の会大阪支部報(63):24), 12:福岡県築紫郡那珂川町(安西, 1976, 野鳥だより・ふくおか, 21), 13:佐賀県東松原郡七山村(福田, 1977, 野鳥, 42(6)), 14:球磨郡相良村および五木村(大田, 1968, 野鳥, 33(8); 大田, 1970, 野鳥, 55(1)), 15:鹿児島県屋久島(小笠原・小林, 1972, 秋田大学教育学部研究紀要(自然科学), 23)

注4. 北九州と大阪の一部の地域では、二つの亜種がともに繁殖する(樋口・中村, 1983, Strix, 2)。一般に受容されている亜種概念では、同一種の一つ以上の亜種が同一地域に共存することは通常ないとされている。ソ連のプリモエ沿岸では両者がほとんど交雑することなく同所的に生息していることを根拠に、Stepanian(1983)はハクセキレイを独立種と認めることができると主張している。ハクセキレイが独立種か否かの議論はここでは保留する。

に行われつつあるらしいことは、その後日本野鳥の会（1980）によって実施された全国調査によっていっそう明瞭に示唆された（図5）。

ハクセキレイとセグロセキレイが亜種の関係にあれば、両者の間に生殖的隔離はないから、前者は後者を駆逐しながら分布圏を拡大するのではなく、ハクセキレイはセグロセキレイと交雑しながら徐々に分布を広げていくことになるだろう。だが、こうした交雑を重ねながらの分布拡大は今のところは起きていない。全体としてはハクセキレイとセグロセキレイは交雑することなく同所棲的に分布できていると考えられている（Mayr, 1965；樋口・平野, 1983；樋口,

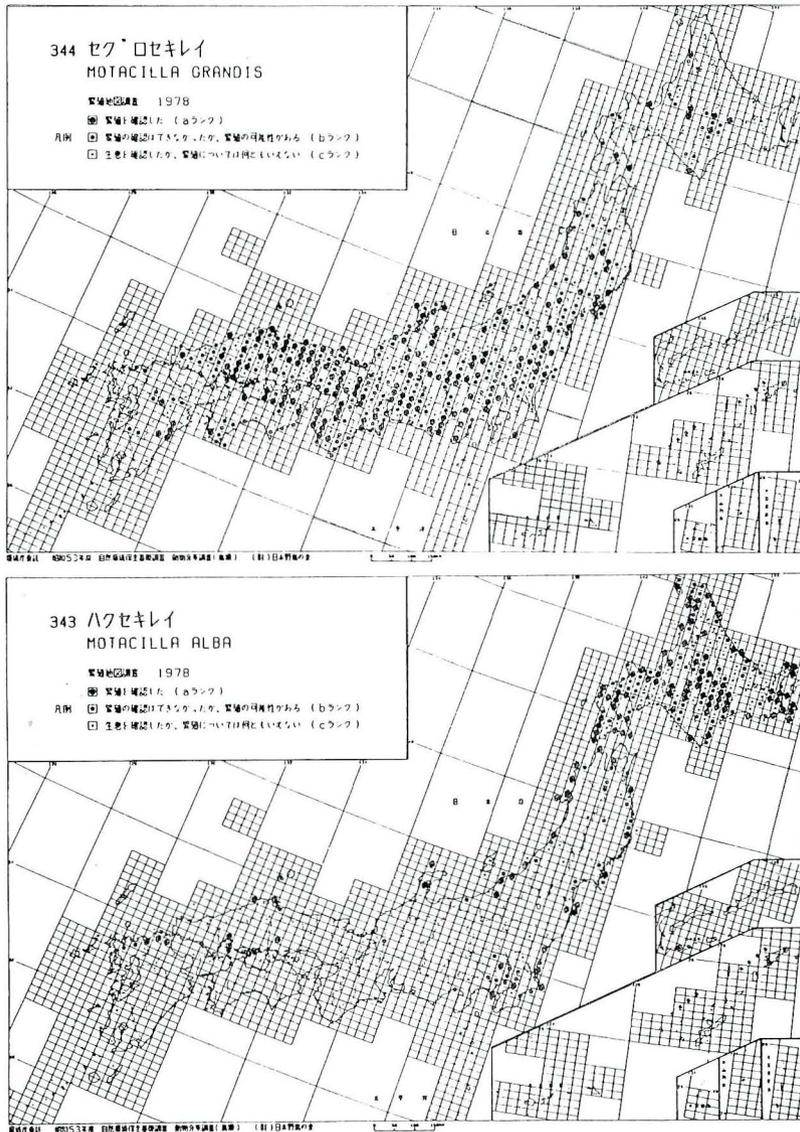


図5 セグロセキレイ (*M. grandis*) とタイリクハクセキレイ (*M. alba*, 2亜種) の繁殖分布 (日本野鳥の会, 1980)。1978年度の現地調査および1974-77年の繁殖記録に基づく。

1984; S. Nakamura *et al.*, 1984)。しかし一時的局所的には交雑は起こりうる(中村・岩本, 1985)から、たぶん遺伝的な生殖隔離は不十分と思われる、ハクセキレイとセグロセキレイの間に交雑がないとする見解には疑問がある。

セグロセキレイはかつてウスリーや朝鮮半島で繁殖した例(Taczanowski, 1876; Gore and Won, 1971)があるし、秋冬期の分散期に少数のものが韓国、台湾、中国北部に渡る(Gore and Won, 1971; 邦, 1976; 小林, 1977)ほか、ソ連のプエリモエ南部ではよく記録される(Ivanov, 1976)から、セグロセキレイが移動能力の点でハクセキレイやオホジロハクセキレイに劣るとは考えにくい。だが、セグロセキレイは大陸へ侵入できていない。

セグロセキレイは河川に強く依存し、川原で過ごす時間はハクセキレイより明らかに長く、前者はより水辺で、後者はより乾燥したところで採食する傾向がある(Higuchi and Hirano, 1983)。後述するようにハクセキレイはセグロセキレイに先行して海岸埋立地や都市環境に棲みつくことができている。本来森林的であった土地に人類の営力によって耕地や裸地が飛躍的に増大する現代の環境変化は、河川環境に固着するセグロセキレイよりはむしろハクセキレイにより適合した方向に作用したと推定される。

競争の場の環境条件が一方の種により適合している場合には事態の展開はその種により有利に傾いていくことが十分予想されるから、種間の競争に環境条件がまったく介入しないとみるのはおそらく誤りであろう。

3. 種のライフサイクルと分布圏の動的傾向

図6は世界各地の分布資料(主として Dement'ev and Gladkov, 1954; Vaurie, 1959; Peters, 1960; Hall and Moreau, 1970; Ali and Ripley, 1973; 邦, 1976; Stepanian, 1973, 1983; 中村, 1978; Morlan, 1981; Ethécopar and Hüe, 1976, 1983 など)に基づいて地図上に描いたハクセキレイ上種の地理的分布の概念図である。

Dilon (1966) は種が生まれ、そして絶滅していく過程を、個体群密度の多少によって評価されるような「生物としての成功」、亜種の分化の程度といった「種内変異の豊かさ」および分布の境界についての「動的傾向」に基づいて、種のライフサイクルを四つの主な段階に分類した。

第1の型は、地理的分布の上では広域分布種であり、個体群密度を上昇させ、分布圏を拡大させていることに特徴づけられるが、さまざまな気候条件の基に成立した環境の傾斜が存在するにもかかわらず、まったくあるいはほとんど地理的亜種への分化が見られないものである。

第2の型は第1の型同様に分布圏の様相においては広分布型であるが、顕著な種内変異の蓄積や地理的亜種への分化が著しいことが特徴としてあげられる。地理的分布の境界はほぼ安定し、高い個体群密度を維持している。世界中に広く分布している普通種の大多数はこの型に入ると考えられる。

第3の型は第2の型同様地理的分布の境界はほぼ安定し、一般に高いか中程度の個体群密度を維持しているが、第2の型と根本的に異なる点は地理的亜種の分化が貧弱であるか、またはまったく見られないことである。

第4の型は個体群密度の低下に伴い、分布圏が縮小することによって特徴づけられる。地理的亜種の分化はまったく見られない。ほとんど絶滅に傾いている状態の種がこれに含まれる(明らかに人為的圧力によって分布圏を縮小し、個体群密度を低めた種は除かれる)。

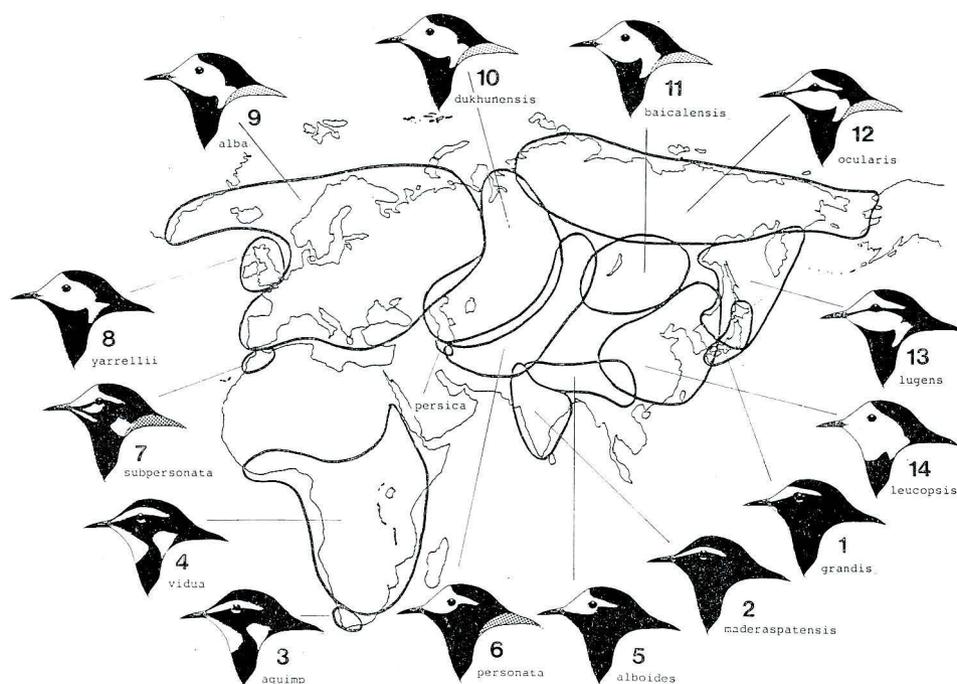


図6 ハクセキレイ上種の地理的分布。頭部の羽色パターンは生殖羽雄を示す。

1: セグロセキレイ, 2: オオハクセキレイ, 3~4: ハジロハクセキレイ, 5~7: タイリクハクセキレイ (中央アジア-ヒマラヤ型), 8~14: タイリクハクセキレイ (ヨーロッパ-シベリア型)

Dillon はこの四つに分類された型が、すべての種においてではないが連続的であり、かつくり返されるものであると考え、これが生物の種の誕生から絶滅に至る「種のライフサイクル」の一つの基本的な型と考えた。

変異度による類型(図2)に基づき、ユーラシアにおけるハクセキレイ上種の地理的分布を整理してみると(図7)、ヨーロッパ-シベリア型の分布は連続広分布型、インド-日本型のそれは不連続狭分布型であり、中央アジア-ヒマラヤ型はヨーロッパ-シベリア型の分布圏の中央・周辺部に分布圏をもつことがわかる。

地理的な広がりや亜種分化の程度⁵⁾(図6)からみて、ユーラシアにおけるハクセキレイ上種は種のライフサイクルの第2段階に位置づけられ、個体群密度の高まりも着いて大陸における地理的分布の境界はほぼ安定しているものと考えられる。日本列島への侵入は広い分布圏をもつタイリクハクセキレイの個体群の一部による周辺での動きとみることができる。

冒頭に述べたようにセグロセキレイは日本固有種である。ある地域に固有であるという現象

注5. 亜種の数をも単純に比較してもあまり意味がない。なぜなら亜種とは分類学上明らかに任意の単位と考えるべきものであり、種内の分化の程度を必ずしも適切に反映してはいないからである。たとえば、日本と日本の周辺の狭い範囲に分布するヤマガラ (*Parus varius*) は9亜種に分類されており、亜種の数の上ではタイリクハクセキレイと大差ない。亜種の数がほぼ同じだから種内の分化の程度が両者でほとんど同レベルにあるということではない。ある種の生物の地理的分布はその種の環境に対する適応能力が反映されたものであり、その種の繁栄の程度を示しているものと考えられる。地理的な広がりやの違いを評価すべきである。ヤマガラはおそらく地理的な遺存種である。

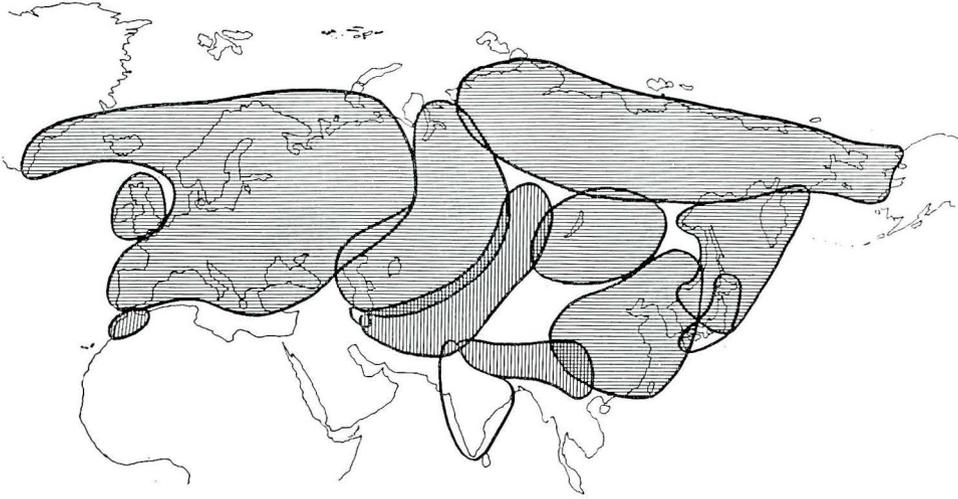


図7 ユーラシアにおけるタイリクハクセキレイの地理的分布，横線はヨーロッパーシベリア型，縦線は中央アジアーヒマラヤ型の分布圏を示す。

には二つの場合がある(西村, 1974)。一つは、その地域で新しい種族が形成されたが、まだ他の地域に分布を広げていくほど十分な時間が経過していないために、そこに限定されている場合(初期固有)。これに対して、かつては広く分布していたが、種族が何らかの原因で分布圏を縮小し、現在ではその地域にかろうじて生きながらえている場合(遺存固有)である。その生物が初期固有期にあるのか遺存固有期にあるのかとは、たとえ同じ地域に同じように分布が限定されていても、その生物地理学的な意味はまったく異なる。

タイリクハクセキレイの日本列島への一方的・持続的侵入は明らかに認められても、セグロセキレイの大陸への侵入は認められない。前述したように秋冬の分散期に大陸へ渡るものもあるから、日本海や東シナ海などの海洋の存在がセグロセキレイの移動の妨げになっているとは考えられない。初期固有と遺存固有とは分布圏の変動する方向が互いにまったく逆であり、また個体群密度の変動も逆であるのがふつうである。分布の様相ではセグロセキレイを遺存固有期にあると考えるのが最も自然な見方であろう。Simpson (1953) の分類でいう地理的遺存種である。

4. ユーラシア産ハクセキレイ上種の進化史に関する私見

古生物学上の証拠によると、第三紀初頭の地球上をおおっていた植生は森林を主体とする植生によって占められていたといわれる(たとえば, Axelrod, 1952)。こうした森林的植生はその後生じた気候条件の寒冷化と乾燥化の影響を受けて徐々に変化しはじめ、草本植物が優占する草原的植生によって占められる部分が増大し、第三紀の進行とともに今までになかった極地ツンドラ・砂漠・半砂漠・亜熱帯サバンナなどの新しい種類の植生が出現した。草原的植生は第三紀後期にはいっそう増大し、次の第四紀には草原・砂漠ともにさらに拡大した。

寒冷化と乾燥化によって、第四紀という時代は環境の多様化を促進したが、その一方で人類の営力による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を拡大させた。本来森林的であった日本の生物的自然は歴史的時間の経過とともに変貌し、まず草原が広がり、現在では都市にみるような植物被覆の極端に少ない砂漠的な環境が拡大している。つま

り人類は、日浦（1973）が指摘するように、第四紀のもつ環境変化の速度をその営力によって加速している。

ハクセキレイは都市の河川と河川に隣接した工場、ビル、高速道路等の人工建築物の隙間を、それぞれ主要な採食場所と営巣場所として利用し、都市環境へ分布を広げている。とくにセグロセキレイが棲みついていないか棲みついていても生息密度の低い地域への侵入が著しい。営巣適地を都市環境に選択できる適応力の点でハクセキレイはセグロセキレイより優ると考えられる（中村、準備中）。

タイリクハクセキレイの持続する日本列島への分布拡大、それに関係したセグロセキレイの局地的な後退現象は両者の間の競争力の優劣、変化する土地への適応力の違いを示すものであり、前者を若い種（子孫的）、後者を古い種（祖先的）とみることによって、これまで述べてきたような両者の生態的・地理的展開を説明できると考えるものである。タイリクハクセキレイは砂漠的な環境にも生息しうる幅広い適応力を獲得しえた非常に成功した分類群であり、第四紀に拡大した環境（それは人類営力によって現代に引き継がれている）に適応することによって分布域と亜種（種？）の数を増大させたのだろう。

ここで「任意の系統群において、古い種族は周辺部に、新しい種族は中心部に見出される」という、アメリカの古生物学者 Matthew (1915) の提唱した生物地理学の法則性を適用すると、ヨーロッパシベリア型と中央アジアヒマラヤ型の分布圏の周辺部に分布するインド日本型はより原型的な個体群であることが予測される。

古生物学の教えるところによれば、新しく誕生した分類群はその親にあたる古い分類群より一段と向上した体制を具えているのがふつうである。

こうした向上進化の可能性は遺伝素質の多様性と発展性を内蔵する中央個体群に起こりやすく、島などの遺伝素質の固定しやすい小個体群では起こりにくい。時代を違えて少しずつ向上した時代種が周辺地域に拡散し、そこにいた古い個体群（種）と競争し、それを圧迫し絶滅させ、あるいは共存するに至る。その場合、新興種と古種の生態的要求がまだあまり違わないときは競争→置換の現象、それが十分変化しているときは共存が起こる（黒田、1970）。

以上のような考察と現在の日本列島におけるハクセキレイ上種2種の地理的分布の動的傾向を踏まえて、この群のユーラシアにおける進化史を私は次のように考えたい。

インド日本型の祖先的と考えられる個体群はかつては大陸に広く分布していた。それが後に寒冷と乾燥というきびしい環境に適応した、より向上した個体群（種）、すなわちタイリクハクセキレイが現われて展開し、インド日本型をその分布域の大部分から駆逐してしまった（その際、とくに気候変化による競争の場の環境条件が大きく関与したにちがいない）。祖先的集団の分布圏は縮小・寸断され、ヒマラヤ山脈にさえぎられたインドという島の環境と日本という島そのものにかろうじて生き残った。その結果、インドと日本という互いに遠く離れた地域に不連続的に分布するようになり、地理的に隔離されたことによって遺伝的差異を深め、前者の個体群はオオハクセキレイに、後者はセグロセキレイに変化した。

インド日本型、中央アジアヒマラヤ型、ヨーロッパシベリア型の順に頭部の白化が進む変異の方向は、それはまた背の色が黒から灰色へと淡化する方向でもあるが、森林から草原の植生へと温暖・湿潤の背地から寒冷・乾燥の背地へとという環境の傾斜に応じて生理的・形態的に体色を変異させていったハクセキレイ上種の適応史を示しているものと思われる。

セグロセキレイとオオハクセキレイの類縁関係は今後の重要な研究課題となろう。オオハクセキレイのディスプレイは、Ali and Ripley (1973) によると、交尾の前に雄は雌の前で両翼

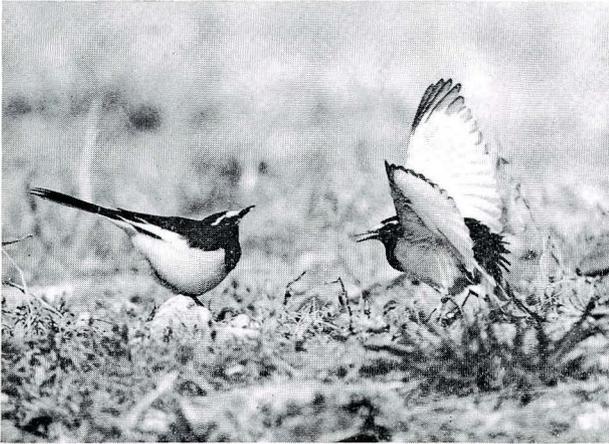


図8 雌(左)に対するセグロセキレイ雄のディスプレイ姿勢、内田博氏によって1982年3月17日埼玉県嵐山町都幾川で撮影されたもの。この動作は交尾前に典型的に見られるディスプレイで、この場面の後に雌は交尾に成功した(内田博, 私信)。

を高く垂直に上げ、先端のみを連続的にふるわせ、胸の羽毛を毛ばだたせるという。このようなディスプレイ姿勢はセグロセキレイのそれによく似ている(図8)。繁殖に関するディスプレイの動作が類似するのは両者の類縁の近さを暗示しているように思われる。

おわりに

セグロセキレイの分布圏へのタイリクハクセキレイの侵入は過去に大陸で起きたであろう両者の分布形成史の縮刷版ではないか、今、我々は幸運にもそれを見ることができているのではないだろうか。私にはそのように思えてならない。

タイリクハクセキレイのうち、中央アジア—ヒマラヤ型については詳しく述べなかったが、この分類群こそヨーロッパ—シベリア型を生み出した原個体群であったような気がする。しかし種々の生態学的・行動学的アプローチによって各分類群間の類縁性の程度がもっと明らかになるまで、これ以上の論議はひとまず差控えたいと思う。

現在本州本土や佐渡のような大きな島においてはハクセキレイとセグロセキレイの共存⁶⁾は一応成り立っているかのようにみえる。だが、ハクセキレイの侵入が早くから行われた北海道におけるセグロセキレイの隆盛は、それは、やはり時間の問題とみるべきかもしれない。タイリクハクセキレイの極北部東西側には広大な北米大陸が横たわっている。北米西岸にタイリクハクセキレイの一亜種 *M. a. ocularis* が植民したのは近年のことである(Morlan, 1981)。おそらくグリーンランドへの別亜種 *M. a. alba* の侵入も近代のことであろう(図6)。

現在の気候条件が急変しない限り、シベリアの *ocularis* やヨーロッパの *alba* を幹種として北米大陸に植民した個体群は、そこで種のライフサイクルの第1段階をむかえ、種内変異を蓄積し発展していくことが予測される。日本のセグロセキレイにはもはやそうした発展性は望めない。

注6. 粟島のような小さな島(面積9.16km²)での共存は永続しなかったらしい。佐藤(1969)の報告をはじめ過去の分布資料から判断して同島にセグロセキレイが繁殖していたことはほぼ確実である。この島でハクセキレイの繁殖が確認されたのは1961年である(松井省齋, 私信)が、実際の侵入は1955年頃と推定される(図3)。現在ハクセキレイはほぼ全島にわたって広く繁殖期に分布しているのに対し、セグロセキレイの繁殖は確認されていない(渡辺・ほか, 1984)。10数年という短い期間で種の入替わりが行われたらしい。

謝辞 小文をまとめるにあたって多くの方のご協力をえた。日本におけるタイリクハクセキレイ2亜種の分布資料を集める際に、貴重な情報を惜しみなく提供下さった全国の野鳥ファンの方皆さん、セキレイ研究者の要望に答えられてソ連の情報を抄訳し、極東鳥類研究会報に紹介下さった帯広畜産大学の藤巻裕蔵博士、貴重なセグロセキレイのディスプレイ写真を提供下さった内田博氏、文献・標本の閲覧でお世話になった山階鳥類研究所資料室の方皆さん、以上の方々すべてに心よりお礼申しあげる。

文 献

- ALI, S. & S. D. RIPLEY 1973. Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. 9, Oxford Univ. Press.
- AXELROD, D. I. 1952. A theory of angiosperm evolution. *Evolution* 6:29-60.
- 邦 作新 1976. 中国鳥類分布名録. 第二版, 科学出版社.
- DEMENT'EV, G. P. & N. A. GLADKOV 1954. Birds of the Soviet Union. Sovetskaya Nauka. (English Edition)
- DILON, L. S. 1966. The life cycle of the species: an extension of current concepts. *Syst. Zool.* 15: 112-126.
- ETCHÉCOPAR, R. D. & F. HÜE 1967. The birds of North Africa. Oliver & Boyd.
- ETCHÉCOPAR, R. D. & F. HÜE 1983. Les oiseaux de Chine. Societe Nouvelle Des Editions Boubée.
- GORE, M. E. J. & WON, PYONG-OH 1971. The birds of Korea. Royal Asiatic Society, Seoul.
- HALI, B. P. & R. F. MOREAU 1970. An atlas of speciation in African passerine birds. *Brit. Mus. (Natural History)*
- 樋口広芳 1984. 黒白セキレイの世界. *野鳥* 49(3): 32-35.
- 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.
- 樋口広芳・中村一恵 1983. 日本の各地におけるハクセキレイとセグロセキレイの繁殖期の生息状況. *Strix* 2: 85-93.
- 日浦 勇 1960-61. 日本産蝶類分布研究の方法について. *昆虫学評論* 11: 30-36; 12: 64-70.
- 日浦 勇 1973. 海をわたる蝶. 蒼樹書房
- 井尻正二 1953. 系統発生における変異の問題, 生物の変異性. 岩波書店.
- IVANOV, A. I. 1976. Catalog of birds of the USSR. Nauka. (In Russian)
- 小林桂助 1977. 台湾の鳥類相. 日本鳥学会双書第16編.
- 黒田長久 1961. 〆種〆の総合的概念について. *山階鳥研報* 3: 129-131.
- 黒田長久 1970. 種の二つの進化様式. *哺乳類科学* 20/21: 21-30.
- MAYR, E. 1965. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press.
- MORLAN, J. 1981. Status and identification of forms of White Wagtail in western North America. *Continental Birdlife* 2(2): 37-50.
- 中村一恵 1978. 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: 360-364.
- 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. SOOTOME, 1984. Breeding ecology of *Motacilla alba* and *M. gran-*

- dis* and their interspecific relationship. J. Yamashina Inst. Ornith. 16 : 114-135.
- 日本野鳥の会 1980. 鳥類繁殖地区調査1978. 日本野鳥の会.
- 西村三郎 1974. 日本海の成立. 築地書館.
- 大田真也 1968. ホオジロハクセキレイの営巣. 野鳥 33(8) : 257-277.
- PETERS, J. L. 1960. Check-list of birds of the world, vol. 9. Museum of Comparative Zoology, Cambridge.
- 佐藤春雄 1969. 粟島の鳥類. 野鳥新潟 13 : 5.
- SEEBOHM, H. 1890. The birds of the Japanese Empire. R. H. Poarter.
- SIMPSON, G. G. 1953. Major features of evolution. Columbia Univ. Press, New York.
- STEPANIAN, L. S. 1978. Composition and distribution of the avifauna of the Soviet Union-passeriformes. Nauka, Moscow. (In Russian)
- STEPANIAN, L. S. 1983. Superspecies and sibling species in avifauna in the USSR. Nauka, Moscow. (In Russian)
- VAURIE, C. 1959. The birds of the Palearctic fauna, passeriformes. Witherby.
- 渡辺 央・千葉 晃・宮越一俊・小野島学・風間辰夫 1984. 粟島とその近海の鳥類. 長岡市立科学博物館研究報告 19 : 55-72.