
カラスの自然史

『系統から遊び行動まで』

樋口広芳・黒沢令子 編著



カラス類の系統進化史

Alexey Kryukov・鈴木 仁・Elisabeth Haring

カラス科の種の多様性と起源

カラス類といえば一般的にはカラス属 *Corvus* の仲間をさすが、広い意味ではカラス科全般の鳥も含まれる。そのカラス科は、鳥類の中で種の多様化に最も成功したグループの1つである。カラス類 crows, ワタリガラス類 magpies, ミヤマガラス類 rooks, コクマルガラス類 jackdaws, カケス類 jays, マグpies 類 magpies をはじめ、総計 113 の種と 23 の属を擁する。体の大きさも、翼長 21 cm のメキシコのヒメカケス *Aphelocoma nana* のような小型のものから、翼長 47 cm のエチオピアのオオハシガラス *Corvus crassirostris* やワタリガラス *Corvus corax* のように大型のものまで多様である (Madge & Stegmann 1978, Madge & Burn 1994)。これら大型のカラス類は、カラス科に属するスズメ目中にあっても最大である (Madge & Burn 1994)。キバカラス *Pyrhonorax graculus* は 2,000 m 以上の高山にも生息するなど (図 1)、カラス科の仲間は南米の南端と南極大陸を除き、世界各地のあらゆる環境に生息する。

カラス属は、カラス科の中で最も多くの種をもつグループであり、40 種を擁する。真正カラス類とも称される。カラス属は比較的体も大きく、強い喙をもつ頑丈なくちばし、大きな翼長を持つ。その多くは黒色あるいは灰色の羽毛をしている。分布もカラス科全体の傾向と同様に南米、ニュージーランド、南極大陸を除き、世界のあらゆる地域におよび、開けた林を中心に、草原、ツンドラを含めてさまざまな環境に生息する (Goodwin 1986)。



図1 高地に生息するキバシガラス *Pyrrhocorax graculus*。Madge & Burn(1994)によるとヒマラヤでは標高8,225 mで本種が観察されている。

カラス科の進化史はいまだ全容が明らかではない。一般的に動物の起源を知ることは難しいように、カラス類の場合もその移動力を考えると特に難しいものを感じさせる。科学的考察においては、このような場合、「ある祖先的な種は、現在最も多くの近縁種がいる地域で確立した可能性が高い」という判断基準がよく用いられる。この考え方は、ロシアの著名な遺伝学者である Vavilov(1926)によって提示された。彼は、農作物の起源を推定する際、「現生の近縁種の種数が最も多い地域」をその候補地とした。この論法でカラス類の起源を考えてみると、DNA-DNA 分子交雑法(後述)のデータから(Sibley & Ahlquist 1990)、カラス科に近縁な系統はニューギニアに生息するフウチョウ科のニワシドリ類やゴクラクチョウ類であることが示されているので、カラス科の起源は、ニワシドリ類やゴクラクチョウ類の多くの種が生息するオーストラリア地域にあったと考えられる。そして、3,000~2,000 万年前にオーストラリア-パプア Australo-Papuan プレートがアジア大陸に接近した際に、アジアに分布を拡げたのであろう。東洋区には7つの固有の属が現生するので、そこで最初の系統放散があったとするのが通説となっている(Ericson et al. 2005)。分布拡大の当初は森林性であったが、その後、より乾燥した環境にも適応し、その結果、アジア全域に、さらにはヨーロッパ、そしてアメリカ大陸へと拡がっていったのであろう。新北区にはアメリカ大陸固有のカケス類5属(カンムリサンジャク属 *Calocitta*, ルリサンジャク属 *Cyanocorax*, クロエリアオカケス属 *Cyanolyca*, マツカケス属 *Gymnorhinus*,

コカケス属 *Psilorhinus*)と、旧北区にも分布する3つの属(カラス属、アカオカケス属 *Perisoreus*、ホシガラス属 *Nucifraga*)が現生すること、カラス科の仲間は過去に幾度となくベーリング海峡を通り、アメリカに渡ったものと思われる。

二がカラス類の進化史のあらましである。ここで、進化の再構築にはいくつかの科学的論法が含まれることを記しておきたい。まず、特定の生態学的主張を持つ対象種において、その放散や系統分化のシナリオに説得性を与えるためには、過去の気候や地形がどのように変化したかを理解することが必要となる。この思考の展開には、対象とする種において現在見ることができない環境に関する適応特性が過去においても当てはまると考えることが前提となる(これは“principle of actualism”と呼ばれている)。さらに何より重要なことは、カラス科の場合も含め、対象種群の歴史をたどるためには、種々の系統関係を正確に把握する必要がある。形態学的特性、生息場所、食性など、そして生態的地位(ニッチ)といったことからの進化的変遷を知ることは、系統関係の推定は欠かせない。

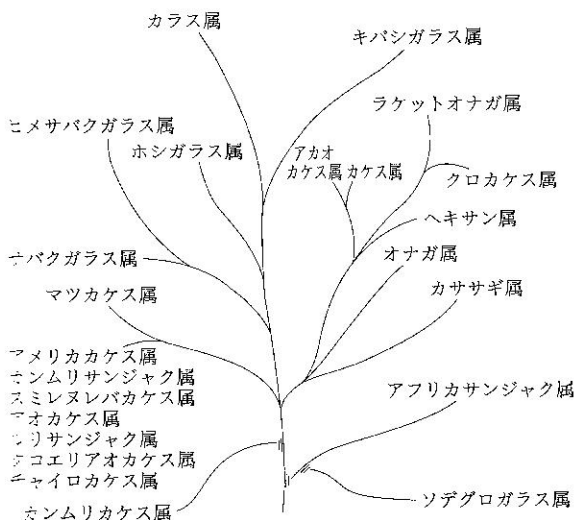


図1 形態学的知見にもとづくカラス属の系統関係(Goodwin 1986)。この図の下部3属の“枝”の根本にある短い平行線は、これらの分岐パターンに信頼度が低いことを示す。この図に記された属間関係は、現在提示されている分子系統樹のものと大きく異なることに注意。

系統推定の伝統的手法として、かつては形態的な特徴を用いるのが主流であった。鳥類において系統の復元に使われる形質は、幼鳥と成鳥それぞれの羽色、解剖学的所見、外部形態、卵の色模様と形、巣の場所と形状、行動の詳細、生息地環境特性、特に渡り鳥においては繁殖地と越冬地の特性などである(Kozlova 1975)。カラス科に関する系統関係の解析は、当初、解剖学的知見にもとづいて行われ(Amadon 1944, Wilmore 1977, Goodwin 1986)、図2にはその当時のカラス科の系統関係の仮説的認識が示されている(Goodwin 1986)。しかし、形態学的変異は同じ変異が独立の系統で誘起されることもあるため、当然ながら、ここに記された“系統関係”は、単に同じ生活型を持つ系統群の類縁性を見ているにすぎないという側面もある。しかし逆に、形態学的特徴の収斂進化という観点で見れば興味深い図となる。

2. カラス科の分子系統

さて、進化の歴史は動物たちのゲノムに記されているとよくいわれる。近年では系統関係の推定にゲノム情報が活用される。鳥類の系統分類において、科学者たちがまず着手したのはDNA-DNA分子交雑法と呼ばれる方法である。これは、熱処理で解離させた1本鎖のDNAは、徐々に温度を冷やすことで、互いに相同性のある相補的1本鎖と対合して2本鎖をつくるというDNAの一般的な物理的性質を利用している。対合開始の温度は相補鎖間の塩基配列の相同性に依存する。塩基配列が似ていれば、高温でも対合が始まる。2種由来のDNAを混合し、高温処理のあとに温度を下げ、対合の温度を調べることで2種間の類縁性を把握することが可能となる。このDNA-DNA分子交雑法は、前述のようにカラス類とオーストラリアのフウチョウ科の鳥との間に類縁性があり、両者は今から2,000万年前に分岐した可能性を示唆した(Sibley & Ahlquist 1990)。

しかし、今やこの方法は少々大雑把すぎ、労力も多大であるので、現在はDNAの塩基配列の直接的解読という簡便で信頼性の高い手法にとってかわられている。この手法は、例えていうならば4つの文字(塩基)のみでできた“文章”を読むということである。このゲノムに記された“文章”はいわば書写のような作業で複製され、次世代に受け継がれていく。したがって、その複製の際に誤りが生じることもあり、時間とともに“文章”も次第に異

によって、それぞれの種は固有の文章を持っているが、その文章の長さもほぼ類縁性は高いということになる。いくつかの専門的な複雑なソフトウェアを使うことにより、これらの文章(塩基配列)の比較をコンピュータ上で処理し、信頼度の高い系統関係の把握が可能となる。作業の結果は、種間関係が線(枝 branch)で結ばれた系統樹 tree と呼ばれる図で示される。この系統樹を見ることで、種間関係(トポロジー)を視覚的に瞬時に把握することが可能となる。DNA の変異にもとづく系統樹は分子系統樹と呼ばれ、その作成方法はさまざまであるが、図 3~5 のように、“枝”の長さに系統分化の時間的経過の情報が賦与される場合もある。

分子系統樹を作成するに当たり考慮すべきは、どの遺伝子領域に着目するかである。遺伝子領域によって、変化する速度(進化的時間の中での塩基の変異の割合)が違うからである。分子系統樹の作成において使用される遺伝子領域は分子マーカーと呼ばれるが、現在最も普及しているマーカーはミトコンドリア DNA(mtDNA)の遺伝子である。mtDNA は細胞質にあり短い分子(通常は十数万塩基対)であるが、核 DNA に比べて相対的に早く進化することが知られる(複製の際の誤りが生じる頻度が高い)。観察された変異の大部分は中性に依存して確率的に起きたものと認識されている(いわゆる中立の進化モデルを営む)。数百塩基対のかなり短い配列の解析からも、ときとし系統分化の書きや分岐の時間に関する重要な情報が得られることもある。この mtDNA の遺伝は母系遺伝であり、つまり母親のみからの遺伝情報の伝達とみられるが、このマーカーが示す“系統関係”とは、雌から雌へ受け継がれた“遺伝子の流れ”のみ反映させたものということになる。ゆえに、種分化の際に雌雄差が認められる場合、mtDNA の変異にもとづいて示された系統関係は、しばしば核遺伝子からのものと一致しない場合もあるのにも注意が必要である。

これまで、カラス科の分子系統学的研究においてよく活用されている分子マーカーは、mtDNA であり、中でもチトクローム *b* 遺伝子 *Cytb* である。近年の研究では、この *Cytb* は頭骨の形態学的データとともに系統推定に用いられた(Helm-Bychowski & Cracraft 1993, Cibois & Pasquet 1999)。この研究により、カラス科とフウチョウ科が姉妹群の関係にあることも再確認された。一方、カラス科内の属間の分岐は、星型

の分岐パターンを示し、進化的に短い時間に系統が多数派生したことが示唆されたため、明確な系統関係の把握には至らなかった。その理由は属間という遠縁の比較では *Cytb* は変化速度が速すぎ、長い時間の中で一度起きた変異サイトに2度目の塩基置換が起きてしまい、系統関係の推定基盤にぐらつきが生じるからである。また、そもそも、初期の研究でもあり、解析されたのはカラス科23属のうちのごく一部ということもあって、属間関係の概要は未解明のままであった。

そのようななか、Ericson et al.(2005)らはカラス科内の関係を把握する上で重要な知見をもたらす研究を行った。彼らは *Cytb* の塩基配列を23属すべてで比較し(図3)、さらに2つの核遺伝子の塩基配列を17属で比較した。総長2,589塩基対というデータセットを用いての系統解析である。その結果、新北区のカケス類5属(アメリカカケス属 *Aphelocoma*, カンムリサンジャク属 *Calocitta*, ルリサンジャク属 *Cyanocorax*, アオカケス属 *Cyanocitta*, マツカケス属 *Gymnorhinus*)は、共通の祖先から派生した一群(=単系統)であるということが示された。この5属を含む単系統グループは、中南米に分布するクロエリアオカケス属 *Cyanolyca* との類縁性が示された。そして、これらのカケス類はカラス属、カケス属 *Garrulus*, ホシガラス属、カササギ属 *Pica*, サバクガラス属 *Podoces*, アフリカサンジャク属 *Ptilostomus*, ソデグロガラス属 *Zavattariornis* といった属との類縁性も明らかとなった。ホシガラス属は、カラス属の姉妹群であることも示された。東南アジアの系統は、古い時代に分岐したという注目すべき結果もある(図3)。これは前述のカラス科の祖先系統が、オーストラリア-パプア地域から最初に分散し、東南アジアに到達・放散したという考えを支持する(Ericson et al. 2005)。

ここで、Ericson et al.(2005)の分子系統樹とそれまでに提示されていた考えとの相違を見てみよう。カケス類の系統関係に関するこれまでの説として、カラス科の中で初期に分岐したという説(Amadon 1944)とカケス *Garrulus glandarius* とアカオカケス *Perisoreus infaustus* は近縁という説(Goodwin 1986, Madge & Burn 1994)を挙げることができるが、このどちらの説も支持されなかった。むしろ、アカオカケスはオナガ *Cyanopica cyanus* に近縁であった。一方、カナダカケス *Perisoreus canadensis* とアカオカケスの類縁性はすでに示唆されていたとおりであった(Espinosa de Los Monteros & Cracraft 1997)。Espinosa de Los Monteros & Cracraft(1997)によって指摘されていた新世界

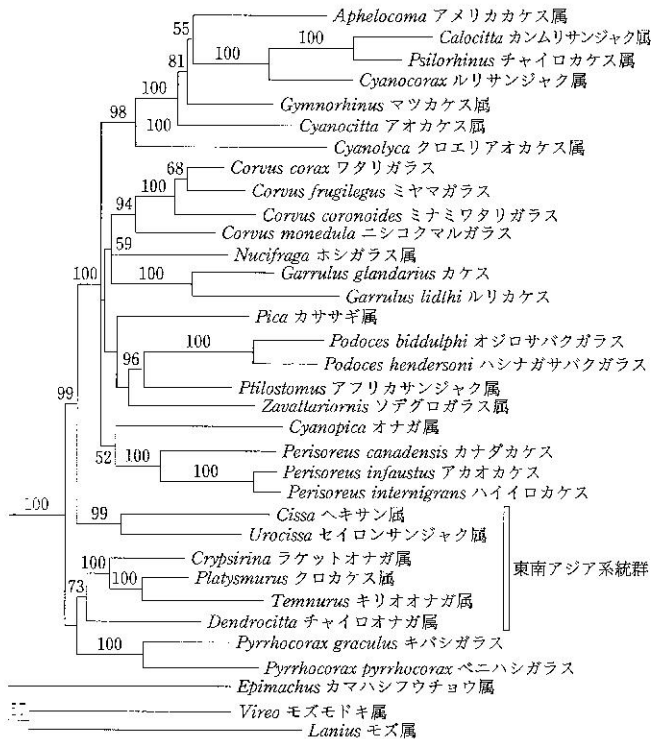


図1: カラス科全23属の Cytb 配列の変異にもとづく最尤法による分子系統樹(Ericson et al. 2005 を改変)。種群あるいは属群を束ねる節(ノード)に記された数字はブートストラップ値(%)で、100 に近いほどそのグルーピングの信頼度が高いことを示す。

カラス科の単系統性についても再確認できた。さらに、カラス科そのものが単系統であり、また Kryukov & Ohdachi (2000) がその予報の中で記していたカラス属の単系統性も支持された。

このようにこの過去10年間、カラス科に関する分子系統学的データは蓄積されてきている(Omland et al. 2000, 2006, Saunders & Edwards 2000, Lee et al. 2002, Lee et al. 2003, Feldman & Omland 2005, Baker & Omland 2006, Ericson & Ericson 2006)。一方で、残念ながら、カラス属40種の系統関係についてはこれまでに解析されている種数も少なく、いまだ体系化するには至っていない。カラス属の起源や進化史の解明は今後の重要課題の1つである。

3. カラス類の地理的分化——ユーラシア大陸における東西分化

さて、現在の地球上にはそれぞれの種が特定の分布域を持って生息している。その生息分布域形成の歴史や分布域内での地域集団の地理的分化あるいは遺伝的交流に関する情報を得るために、分子系統学的なアプローチは有用である。そのような分子系統地理学的研究例の1つとしてオナガの例を紹介したい。オナガは東日本の都市部や郊外のアカマツ林などでかなり普通に見ることができる。この鳥の分布はとても独特であり、ユーラシアの2つの分断された地域に生息する。1つは日本列島から韓国、中国、モンゴルを通り、シベリア中央のバイカル湖にまで拡がる地域で、もう1つは、そこから約9,000 km も隔たったスペインとポルトガルの狭い地域である。

なぜ地理的に大きく隔たった分布パターンを持つのかについては、長らく謎とされ、人々の関心を集め諸説を生み出した。そのうちの1つは、オナガは日本あるいは中国から、ポルトガル人かスペイン人の船乗りによって、もしくは中世のキリスト教徒によって持ち込まれたとする説である(Dos Santos 1968)。この仮説の検証のため、2つの研究グループがほぼ同時期に分子系統地理学的研究を行い、同様の結論を導いた(Fok et al. 2002, Kryukov et al. 2004)。mtDNA の調節領域(CR)が用いられ、オナガのアジアとヨーロッパ集団間の比較で5%もの塩基置換度が検出された(図4)。その後の研究で、以前より知られていた羽色の違いに加え、体サイズにおいて分子と形態のデータの一致が見られた。そもそもCR配列で5%という大きな遺伝的な差は、数百年という短い時間では生まれない(一般的には100万年の分岐時間で数%の違いが観察される)。先の移入説は完全に否定された。

したがって、分布域の分断化あるいは長距離の分散により、双方のグループは独立した分布域で長期の進化的営みがあったと考えてよい。分子データから分岐年代を推定することはかなり難しいものの、この2つの独立した集団の分岐はおおよそ300~120万年前、つまり鮮新世あるいは第四紀の前半といったかなり古い時代まで遡るものと考えられている。現在、このオナガの両グループについて、アジア集団を *Cyanopica cyanus*、ヨーロッパ集団を *Cyanopica cooki* として“別種”として認識する動きも生まれている。今後、核の遺伝子の解析により、両グループ間の遺伝的交流の有無の検討が必

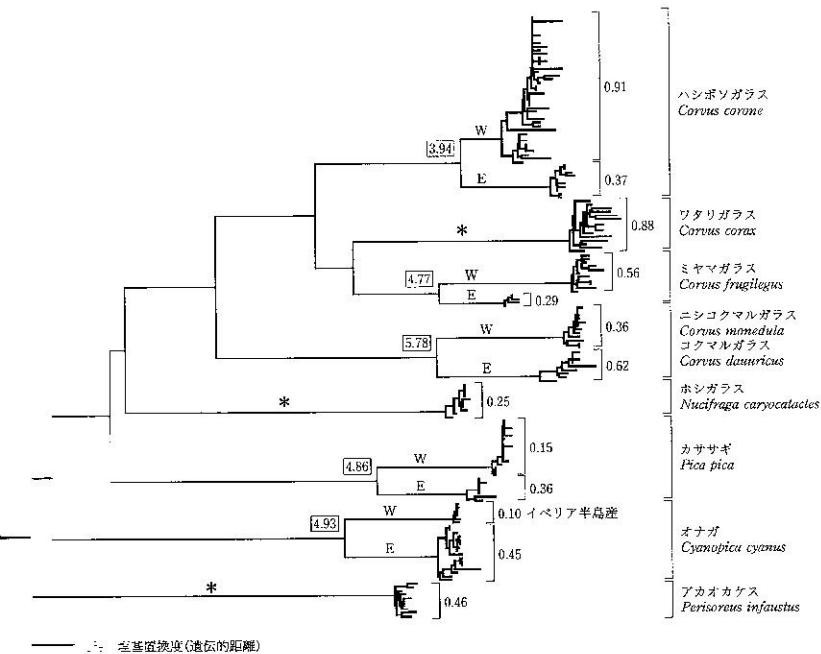


図4 ユーラシアに広域分布するカラス類8種群の169配列にもとづく近隣結合法による系統樹 (Haring et al. 2007)。分子マーカーはmtCRを用いた。種内分岐のEとWは、それぞれ、東と西の東西分化が認められるクレードを示す。*印は東西分化を示さない種を示す。括弧内の数字は東西のクレード間での平均塩基置換度(%)を示す。各クレードの右側数字は、クレード内における塩基置換度(%)を示す。

ユーラシア大陸

上に記したオナガのように、ユーラシア大陸で東西分化を示す系統群は多そうである。カラス科においても同様に、東西分化の傾向を示す種があることが知られている (Kryukov & Suzuki 2000, Haring et al. 2007)。図4に示すように、カラス科5種群で比較してみると、地理的分化に関しては2通りのパターンがみられることがわかる。つまり、まず5種群の場合においては種内(ハシボソガラス、ミヤマガラス、カササギ、オナガ)もしくは近縁な種間(コクマルガラスとニシコクマルガラス)において、ユーラシアの東西地域ではっきりと異なるミトコンドリアの系統群が存在する。一般に、系統学的解析で支持された系統グループのことをクレード clade と呼ぶが、この用語を用いると、このクレードはユーラシアの東西の地域をそれぞれ代表するとも表現

できる。一方、ホシガラス、アカオカケス、ワタリガラスの3種群においては、東西分化のパターンは認められず、似通った配列で構成される1つのコンパクトなクレードをつくる。これらの2つのパターンはそれぞれ、“東西分化型”、“単一グループ型”と称し、以下にさらに詳しく見てみよう。

東西分化型パターンはさまざまな種で見られ、その推定される分岐時間もほぼ同程度である。これは、なんらかの必然的要因が“東西分化型”の創出に働いていることを示唆する。考えられるのは、それぞれの種には固有の生息環境が存在するが、それが第四紀寒冷期にはそのような生息可能地域の多くは消失し、狭い地域に限定、分断化されていた可能性である。すなわち、この空間分布のパターンの違いというのは、寒冷期の影響の受け方の違いによるであろうということである。“東西分化型”を示す分類群は、まばらに木が生えた明るい空間を採食場所とする。彼らはもっぱら温帯域に生息し、極端な気候区域や密生した森林地域を避ける。逆に、“単一グループ型”を示すグループのうち、少なくともホシガラスとアカオカケスは、森林生息性で、より寒冷な気温に適応し、高標高や高緯度地域を好む。一方、ワタリガラスは、気温にも生息地にも選り好みがなく、大きな森林の内部を避けるのみである。この種は食物に関しても選り好みがなく、中型の脊椎動物を捕食することもあれば(例えば、鳥やノウサギ類)、ときとして大型動物の死体もあさる。ホシガラスは木の実に特化しており、アカオカケスは動物性のものから種子までさまざまなものを食べる。

一方、社会性という点においても“東西分化型”と“単一グループ型”の間に違いが認められる。前者は繁殖期以外では社会性を示す。ハシボソガラスと一部のカササギ以外では、繁殖期においても営巣地内で集団を形成している。これとは逆に、“単一グループ型”の分類群はつがいごとに分かれて繁殖し(ただしワタリガラスは繁殖期以外では集団を形成)、なわばりを持つ。

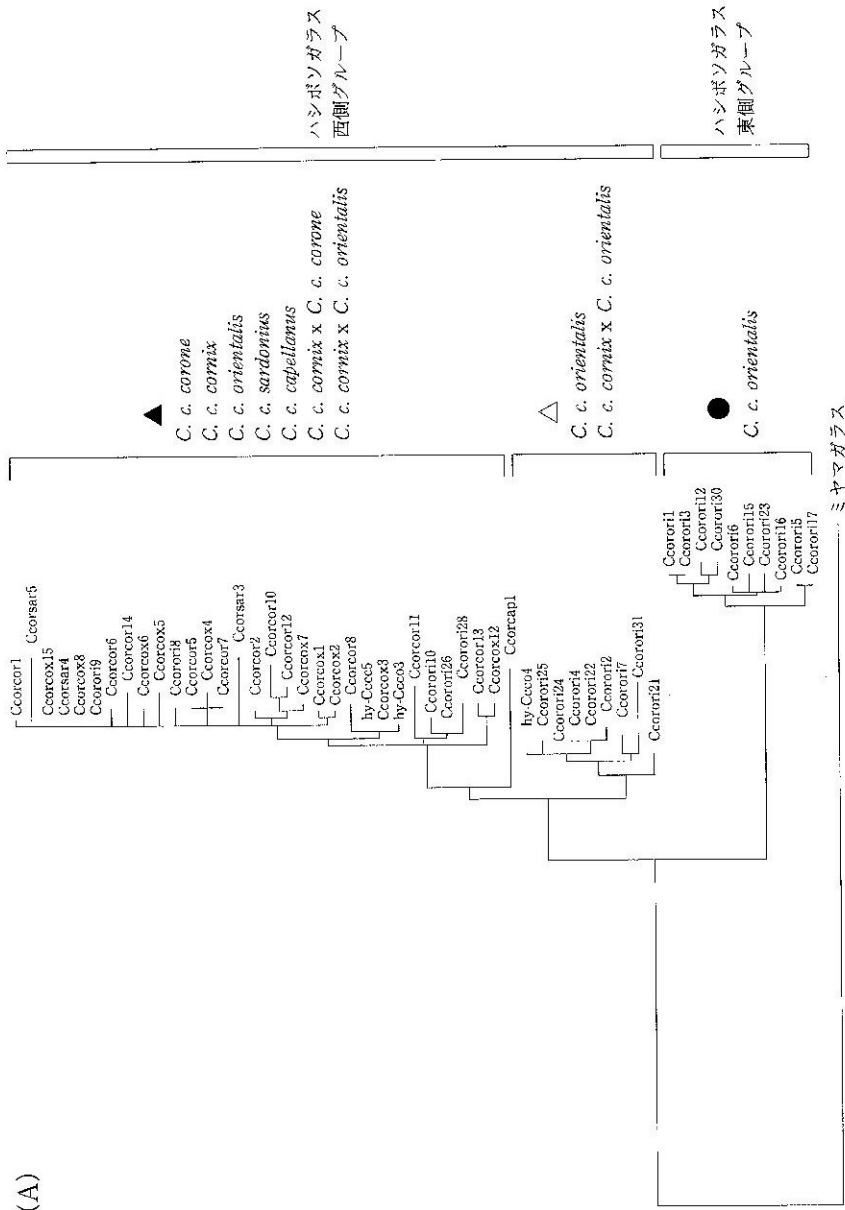
要約すると、2つの空間分布パターンは、主に生息環境の違いに起因し、一部、社会行動・繁殖行動に関連するといえる(繁殖行動は生息地の選択にも関係するが)。図4に示した8分類群は、ワタリガラスを除いて、それぞれのクレード内の塩基多様度が低いことから、その歴史の中で集団サイズの劇的な減少があり、その後運良く生き残った少数の個体により現集団が再構築されたものと推察できる。すなわち、ボトルネック効果を経験したことを示唆し、第四紀の気候変動の影響を受けたとする考えを支持する。以上のこ

から、“東西分化型”の分類群は第四紀の氷期を分布域南部の最低でも2回の避寒地で生き残ったという考えを提示することができる。そして避寒地において2つの地理的集団の分岐が誘起され、複数回の寒冷期を通して分断維持され、最終的に現在観察されているような西と東の遺伝的分化につながったと考えることが可能である。一方、“単一グループ型”の種は、例えば中央シベリア山地 Central Siberian Mountains からバイカル、アムールまで連続的に広がる針葉樹林帯のような1つの避寒地だけで最終氷期の最寒冷期に生き残ったものと思われる(Nazarenko 1982)。

ハシボソガラスの地理的構造

東西分化型の種に関する最も興味深い発見は、“東西分化型”を示すハシボソガラス *Corvus corone* に関するものである。この種は旧北区を横断して日本列島からヨーロッパの西部域まで分布する(図5B)。ハシボソガラスの羽毛色型パターンは2種類あることで有名であり、亜種分類の基礎となっている。半分布範囲の西端個体群 *Corvus corone corone* と東端個体群 *C. c. cornix* は完全に「黒色」である。一方、中央の *C. c. cornix* はズキンガシあるいはハイイロガラスとも称され、灰色(首、背前半、腹)と黒色(頭、背後半)の2色型である(図5B)。これらの亜種分布域の境界線領域において、ヨーロッパ側(*C. c. corone* と *C. c. cornix* の間)と西シベリア側(*C. c. corone* と *C. c. orientalis* の間)の双方において交雑帯が安定的に存在する。しかし、交雑した個体が生存に不利になるような状況は知られておらず、交雑は頻りに起きている(Meise 1928, Kryukov & Blinov 1989)。それゆえ、“ハシボソガラス”が1種なのかあるいは複数種の集まりなのかについての分類学上の問題は、今でも熱く議論されている。Parkin et al.(2003)とStepanyan et al.(2003)は、ハシボソガラスを上種 superspecies として扱い、2つの半種 semispecies から構成されるものと考えている。つまり、*C. corone*(黒1色型の *C. c. corone* と *C. c. orientalis*)と *C. cornix*(羽毛が黒灰2色型)からなるとしている。一方、Knox et al.(2002)は東アジア地域のものは独立種 *C. orientalis* とする考えを提示している。しかし、多くの研究者は、いまだにハシボソガラスを属内で6つの亜種を含む1つの種として扱っている(Mayr & Greenway 1969, Cramp & Perrins 1994, Dickinson 2003)。

(A)



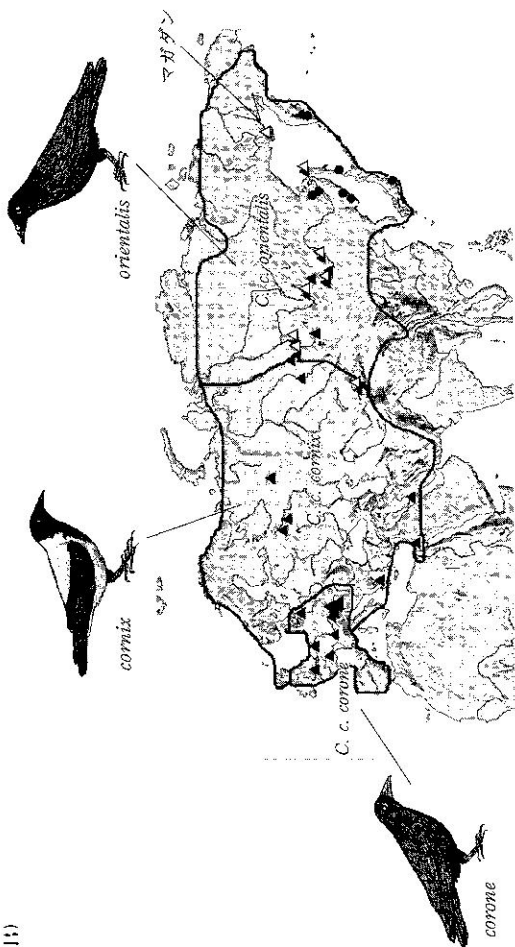


図5 ハシボソガラスのミトコンドリアCRの塩基配列の変異にもとづく近隣結合法による系統樹(A)，体色にもとづく亜種分布パターン(B)，およびサハラにおけるCRの地理的変異(C)。系統樹の中のコード名はそれぞれの個体を示し，亜種由来の情報も記した。ミトコンドリア西側クレードは研究対象としたすべての亜種を含むが，東側クレードは *C. c. orientalis* しか含まない(Haring et al. 2007より改変)。サハリンのハシボソガラスは，島内に明瞭な南北の遺伝的分化を示す(Kryukov & Nakamura 未発表)。すなわち，北サハラでは主要ハプロタイプは西側グループ(白)であるのに対し，南サハラでは東側グループ(黒)のみとなっている。

Kryukov & Suzuki(2000)により、ハシボソガラスの亜種群の遺伝的分化に関する最初の分子系統地理学的研究がなされた(図5A)。ミトコンドリアの *Cytb* 遺伝子の解析からは2つの大きく異なる系統の存在が明らかとなったが、これまでの亜種の空間分布パターンとはいっさい合致しなかった。羽毛の形態学的特徴にもとづく亜種分類とも整合性はなかった。mtDNAの解析から明らかになった2つの地域グループは、1つはフランス～サハリン北部の分布域を示し(*C. c. corone*, *C. c. cornix*, *C. c. orientalis* の3亜種を含む)、もう1つは亜種 *C. c. orientalis* の分布域の東南部に局在分布するものであった(沿海州や極東ロシアのサハリン南部、そして日本列島)。この研究に続き、より包括的な解析がmtDNAのCRを用いて行われ(Haring et al. 2007)、ユーラシアのハシボソガラスはやはり2つの大きく異なった集団に分かれることが確認された。すなわち、1つは極東に限定的であり(沿海州、アムール、日本とサハリン、カムチャツカ)、もう一方はシベリア～西ヨーロッパまでの、残りの非常に広い地域に生息することが示された。

強調すべきことは、西側のmtDNAグループには *C. c. corone* (西ヨーロッパ)、*C. c. cornix* (東ヨーロッパから中央シベリア)、*C. c. orientalis* (東シベリア)の3亜種に加え、種分布域南部に生息する *C. c. sardonius* と *C. c. capellanus* の2亜種も含まれることである。さらに、*C. c. corone* と *C. c. cornix* の交雑種、*C. c. cornix* と *C. c. orientalis* の交雑種もともに西側クレードに含まれる。この西側mtDNAグループは系統的に2つの小クレードに分けられるようであるが、双方の分布域は重なっている(図5B ▲と△)。

羽色のタイプの歴史と起源についてはまだ十分に明らかになっていない。しかし、今までに得られた解析結果からすると、*C. c. cornix*, *C. c. sardonius*, *C. c. capellanus* に見られるような黒灰2色型の羽色パターンの出現とその分布拡大は、ハシボソガラスの進化史の中では比較的最近のできごとであったようである。今後、その出現と拡大の進化的必然要因(自然選択や性選択など)を探る必要があるだろう。前述のように、分類学的な問題も残されており、これまでの亜種分類には疑念がでてきたこともあり、十分な形態学的再検討が必要である。また、mtDNAの変異にもとづく西側、東側グループという位置付けについても、それが実際のハシボソガラスの集団分化を反映したものかどうかの検討が必要で、ここでも生態・形態的解析は重要となってくる。

2. サハリンのカラス類

ミミズレープ間の遺伝的交雑の有無といった興味深い問題を、サハリンのハシボソガラスで見てみよう。サハリンでは mtDNA の変異において北部と南部の集団に分けられ、それぞれが西側クレードと東側クレードに属する可能性があるが、①異なる mtDNA タイプを持つ個体間で交雑の可能性はあるか、という点を見るには適した地域である。また②近縁な同属種ハシボソガラス *Corvus macrorhynchos* は極東にも分布するが、サハリンにおいてはどのような状況であるのかも興味深いところである。

これらの問題解決のために、サハリンのすべての地区から、繁殖期に両種を合わせて約 100 個体のサンプルを集め、mtDNA 変異の解析を行った。極東のハシボソガラスと日本からのサンプルも比較のため用いた。結果、ハシボソガラスで 1 つの個体を除いてサハリン南北での明確な違いが観察された(図 5C)。サハリン由来の少数の個体のみが、南サハリンで見られる東側クレードの mtDNA のタイプを持っていた。そして、北サハリンの集団は西側クレードに属し、南サハリンの集団は東側クレードのタイプで構成されていることが示された。

一方、ハシボソガラスに関しては、島内の mtDNA の地理的分化は認められなかった。さらに、ハシボソガラスにおいて、国後島、北海道、本州、千島列島、ロシア沿海州を含むロシア極東域、そしてラオスに至る広範囲を調査したにもかかわらず、ハシボソガラスで認められるような明瞭なクレードの分化や地理的分化は認められず、本種は遺伝的に均質な集団であることが示唆された(Kryukov & Nakamura 未発表, Iwasa et al. 2002, 本書第 2 章参照)。ハシボソガラスのように従来の形態学的特徴にもとづく分けがクレードの地理的変異と合致しないように、ハシボソガラスにおいても、本種と近縁な亜種分類と一致しないのかどうかについては今後の重要検討課題となっている。

この二種における現代の分布変化について触れると、ハシボソガラスは千島列島を北にのぼしており、今日においてもまだ北に向かって拡がりを見せているようである。ハシボソガラスは数年前に、マガダン市(図 5B)近郊のナツク海沿岸の湾ではじめて見つかった(N. Dokuchaev 私信)。近年

の気候の変動(おそらくは温暖化)によって、今までは生息に適さなかった地域にも進出拡大が可能となったのかもしれない。一方ハシボソガラスは、現代においては安定した分布域を持つようである。ミトコンドリアの変異パターンを見ると、クレード内での変異の割合は低く、ハシボソガラスが氷期には西側と東側のどこか2か所に避難しており、最終氷期終了後にいっしょに分布拡大を行い、その結果、2つの集団はサハリンを含むロシア極東で出会い、現在の分布域を形成したのであろう。前述のように、東西のmtDNAグループ間の遺伝子の交流も重要である。そしてさらに、大陸における分布境界線の詳細な調査やその経時的変動については、今後とも注視していく必要がある。

最後に、近年発表された論文にもとづき鳥類全体の系統関係について記し

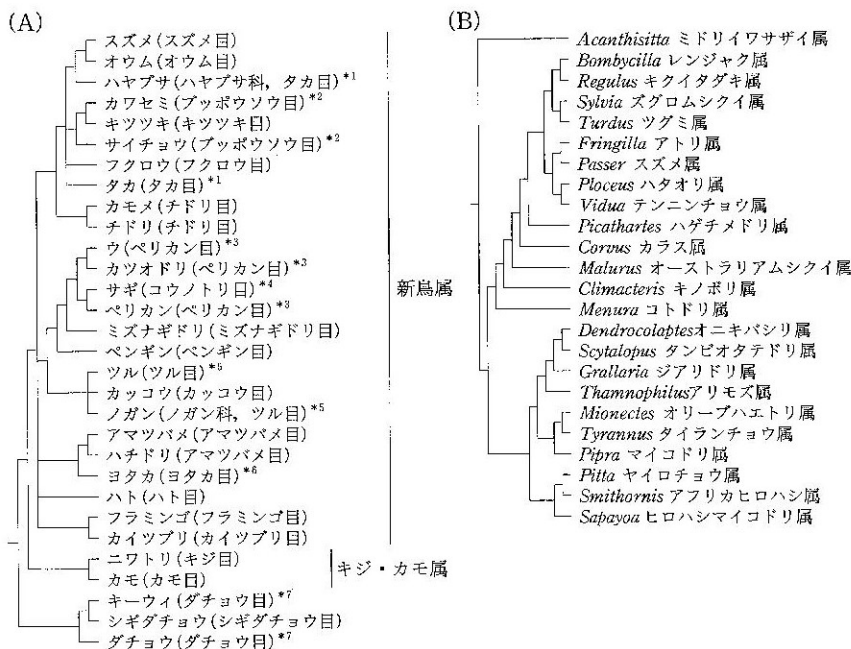


図6 19の独立した遺伝子座の核DNA塩基配列の変異にもとづく鳥類(A)およびスズメ目(B)の系統樹(Hackett et al. 2008より改変; 和名翻訳は幡中迪彦・石田浩太郎両氏の協力による)。*はHackett et al.(2008)では単系統性が否定されたもの。ワシタカ類とハヤブサ類は単系統性がないなど、新規の興味深い見解が提示されている。

である。Hackett et al.(2008)は核遺伝子マーカー19種の配列データを用いて、全鳥類の主要系統について信頼度の高い系統関係を構築した(図6A)。カラス科が属するスズメ目の系統的位置付けが、鳥類全体の中でなされている。さらに、スズメ目の主要系統の系統関係が記され、その中でのカラス目の系統的位置付けがなされている(図6B；カラス属で代表)。これにより、鳥類の系統分化の流れの中で、カラス類の系統分化の発展の歴史を完全なほどある程度把握できる状況になったのかもしれない。カラス類を中心とした鳥類の大いなる進化史の全容解明に向けて、分子、形態、生態、行動といったさまざまな観点での研究の遂行はもとより、生息域全体でのサンプルといった地道な努力も重要である。

樋口 広芳(ひぐち ひろよし)

1948年生まれ

東京大学大学院農学系研究科博士課程修了

東京大学大学院農学生命科学研究科教授 農学博士

第4, 9, 14章執筆

主 著 飛べない鳥の謎—鳥の生態と進化をめぐる15章(1996, 平凡社自然叢書), 保全生物学(編著, 1996, 東京大学出版会), これからの鳥類学(共編, 2002, 裳華房), 鳥たちの旅—渡り鳥の衛星追跡(2005, NHK ブックス), 鳥の自然史—空間分布をめぐる(編著, 2009, 北海道大学出版会), 生命(いのち)にぎわう青い星—生物の多様性と私たちのくらし—(2010, 化学同人)など

黒沢 令子(くろさわ れいこ)

1954年生まれ

北海道大学大学院地球環境科学研究科博士課程修了

NPO 法人バードリサーチ研究員 博士(地球環境科学)

第14, 15章執筆

主 著 鳥の自然史—空間分布をめぐる(編著, 2009, 北海道大学出版会)など

主訳書 よみがえった野鳥の楽園—英国ミンズミア物語(1995, 平凡社), フィンチの嘴—ガラパゴスで起きている種の変貌(樋口広芳と共訳, 2001, ハヤカワノンフィクション文庫), 鳥たちに明日はあるか—景観生態学に学ぶ自然保護(2003, 文一総合出版), 鳥の起源と進化(2004, 平凡社)

カラスの自然史—系統から遊び行動まで

2010年9月10日 第1刷発行

編 著 者 樋口 広芳・黒沢 令子

発 行 者 吉田克己

発行所 北海道大学出版会

札幌市北区北9条西8丁目 北海道大学構内(〒060-0809)

Tel. 011(747)2308・Fax. 011(736)8605・<http://www.hup.gr.jp/>

アイワード

© 2010 樋口 広芳・黒沢 令子

ISBN978-4-8329-8196-6