

# 生物地理学史に関する一考察

— 分散・分断分布・地理的種分化 —

野 尻 亘

キーワード：生物地理学史，分散，分断分布，地理的種分化，汎生物地理学

## I はじめに

生物地理学とは古典的な学問である。Darwin、Wallaceをはじめとして、生物の地理的分布の特色の観察というフィールドワークを通して、進化論が着想された。そして、進化論や生態系概念は人文地理学の方法論に大きな影響を与えてきたとされている。

しかし、本当にそうであろうか。確かに、筆者が大学学部生に入学した1970年代末から、80年代にかけて、人文地理学方法論においては、生態学的方法論が重視されていた。

それは、計量地理学の発達にともない、地理学方法論が深化し、分裂していくなかで、自然地理学と人文地理学とをかりあうて結びつける役割を、生態学的方法論がになうことになっていた。例えば、計量地理学のBerry (1964) やTaaffe (1974) は、因子分析をはじめとする多変量解析などを地域データに応用することが、地域全体を総合的なシステム分析として理解する点で、生態学的であると主張していた。また欧米における標準的な人文地理学方法論の教科書であるDickinson (1969・1970) や、James and Martin (1972) は地理学を「人間生態学」としてとらえようとしていた。これらの本は日本の地理学界でも広く読まれたので、その影響は、当時、東京大学や京都大学教

授であった西川治（1985・1988）・水津一郎（1974）・野間三郎（1963）などの一連の著作において受け継がれた。

すなわち、その地理学思想史の潮流とは、Humboldt（1845.59）から、Ritter（1822.59）を経て、Ratzel（1882）へと受け継がれるものであった。Humboldtの相観や生活形概念を生態学的方法論に結びつけ、Darwinの進化論の影響をRatzel（1882）の『人類地理学』のなかに求めようとするものであった。このようにして、生物学や生態学的方法論が近代の人文地理学史や方法論を考える上で重要とされてきた。

しかし、20世紀後半になると、人文地理学も哲学や思想のさまざまな影響を受けて、従来の論理実証主義の研究を批判し、否定するかたちで、人文主義・マルクス主義・構造主義・リアリズム・ポストモダン思想などが導入されてきた。それらのさまざまな思想や方法論に共通して議論されたことは、現実の地域や空間のなかで、地域社会が諸個人を規定しているのか、諸個人が社会に働きかけ、改変していく力を持つ存在なのかという問いかけであった。そこで、従来の実証主義地理学が安定的で調和的な地域生態系の概念に依拠していたことは否定され、ポストモダンの地理学では、社会の矛盾としての異質性や差異性、すなわち諸個人の階級・ジェンダー・民族性（エスニシティ）の違いなどの問題が鮮明に取り上げられるようになった（Cloke et al., 1991, Holt-Jensen, 1999, Johnston and Sidaway, 2004など）。そのため、今日の人文地理学界では、地理学方法論として生物学的な観点や生態学的視点を顧みようとする人は殆どいないであろう。

さらに、今日においては、人文地理学と生物地理学は、その定義・対象・方法論の観点から、以下に示すように、両者ともに殆ど無関係の学問として別個の存在となったといえよう。日本地理学会には、多くの自然地理学者が加盟するがその殆どが地形学者か気候学者であり、生物地理学者は殆どいない。また日本生物地理学会が独自に存在するが、地理関連学会連合には加盟も賛同もしていない。その構成員の殆どが古生物学者・生態学者・分類学者・進化学者・遺伝学者など、純粋の生物学者であって、地理学者とおぼしき人

は殆どいない。つまり、両学会の会員は殆ど重複していないので、地理学者は生物地理学の最新の成果について殆ど知りはないし、生物学者は地理学界の動向について殆ど無関心である。

このような現代に、人文地理学者があえて生物地理学史の潮流を分析して、論文を書こうとすることは、あえて時流に逆らうことになる。しかし、筆者はあえて、生物地理学史に関する関心をうち消すことはできないのである。

それは、1980年代前後から、欧米の生物地理学史における基本的に重要な図書や論文が、日本の地理学史の論文で全くといってよいほど引用されていないからである。それらの本や雑誌は地理学教室ではなく、生物学教室に所蔵・配架されているので、地理学者の目には殆ど触れないからであろう。そのなかに、筆者は今日の地理学思想を考えるとときに無視できない重要な方法的示唆を与える事柄がかくされているように思えるのである。

先に記した人文地理学史や人文地理学方法論における諸先学の重要な研究は生物地理学のなかの生態学的側面や景観論的要素を重視したものの、生物地理学における種の分布や進化、すなわち地理的種分化と進化という複雑な議論に立ち入ることを、あえて回避してきたからである。そこで、筆者は不十分ではあるが、それらの現代の生物地理学史における重要な著作や論文を涉猟し、その潮流を探るとともに、その問題点を明らかにしてみようと思う。

なお、ここで取り上げる生物地理学には、生物の分布と種の進化との関係を取り上げる生物地理学の主要な方法論を中心にする。そのなかで、特に第二章では、分散分布と分断分布に関する方法論上の対立を、近代生物地理学の起源にさかのぼって言及する。第三章では、自然選択と生態地理学との関係について触れる。また、今日のDarwin進化論は新総合学説とよばれ、自然選択の概念に付け加えて、遺伝に関するMendel理論、突然変異やランダム遺伝子変動をあわせて考察するようになっている。その初期の新総合学説が生物地理学方法論に与えた影響として、第四章では、Mayr (1959) の地理的種分化に関する論文や、Cain (1944) の当時としては斬新な生物地理学の著書について言及することにした。

## Ⅱ 分散と分断分布

### 1 . Nelson (1978) の生物地理学史論文

Nelson (1978) によれば、生物地理学の主要なテーマは、「異所種」・「異所的(地理的)種分化」・「分断分布」であると記している。その生物地理学の歴史を顧みれば、法則自体を扱うものと法則の因果的説明を扱うものに分けられる。その論文のなかでNelson (1978) は以下のように生物地理学史を展望している。

Lyell (1830) によれば、近代生物地理学の起源はフランスのBuffon (1761) までさかのぼるといふ。Buffon (1761) は生物の地理的分布の一般的法則を発見した。それは特徴的な種のグループは、特定地域に限定され、地表の残りから一定の自然的障壁によって分離されている。種は外在的な状況の影響のもとに変化する。ここに自然選択の原理の萌芽が見られる。異なった地域に異なった種が存在する。地域が異なった外的状況を持つならば、そのなかに住む種は異なるはずである。種の違いの原因は、歴史的進化である。分布の違いの原因は分散、すなわち移住の様式である。これをBuffonの法則と仮に定義しておこう。

Buffon (1761) の研究はCandolle (1819) に大きな影響を与えた。Candolle (1819) は生物地理学の研究をstationとhabitationの研究にわけた。stationはステップ・森林・砂漠など、生物立地環境である。これに対して、habitationは北アメリカ・南アメリカなど、生物地理区分である。Candolleは外的要素がstationに与える影響と、さらに広域的な外的要素、気候・土壌類型などがhabitationに与える影響について研究した。要するにstationとは気候や一定の地域領域に関連して、各々の種が習慣的に成長している地域特性であり、例えば塩水性の沼地などである。stationを対象とする研究はbotanical topographyあるいはecological geographyとよばれる。habitationとは生物が主に土地固有である大地域である。その形成は地理的・地質的状況と関係するhis-

toryの分析によって明らかにされる。実例としてはユリノキが分布するヨーロッパや北アメリカなどである。habitationを対象とする研究はbotanical geographyもしくはhistorical geographyと呼ばれる。全ての種は一定の空間を占めており、種の分布を支配する法則の決定がhabitationの研究である。このようにしてCandolle (1819) は世界全体の植物地域を20のhabitationに区分している。その結果、多くのhabitationが土地固有の属を持ち、そのなかで多くの種が一つの地域に限定されていることが明らかになる一方、関連している種が地理的に不連続に分布していることも明らかになった。そこでCandolleは、stationは物理的環境を原因として規定されているが、一方habitationは、今日もはや存在していない過去の地質学的原因によっても規定されると考えた。すなわち、Candolle (1819) にとっては、気候や外的要因の研究だけではBuffonの法則を説明するには不十分であり、因果関係の追求は歴史的プロセスの領域に求めなければならなかった。

初期のLyell (1830) 『地質学原理』はLamarck (1809) の進化論に対する反発から、地球史に対して、天変地異説ではなく斉一論を主張したものの、種は別の種から進化することを認めなかった。絶滅と創造の繰り返す営みによって種は進化すると考えた。しかしLyellは、Buffonの法則にとって例外であるcosmopolitanな種の分布についての説明を行う際に分散の概念を利用した。さらにLyellの『地質学原理』の斉一論からの影響を強く受けたDarwin (1859) は、Buffon、Lamarckと同様に種は既存の種から進化したと考え、Lyellの拡散(移住)概念をBuffonの法則の因果的説明に用いた。Darwin (1859) は地理的条件の一般的安定性を確信していたので、分散が土地固有種を生み出すとした。すなわち、異なった地域における生物の「違い」は、自然選択を通しての修正にもとづいている。より有力な種が移住したことが、「違い」の程度に影響している。Darwinは地理的分布の事実を、移住の理論として、より有力な種の移住を述べ、その結果としての修正と新しい形態の増加を主張したのであった。

自然選択の概念とともに、Darwinの生物地理学の考え方においては安定し

た地理的条件のもとでの分散が前提となっていた。地域の物理的特徴である地域の構造史と、その結果としての分散、それらが占めている地域における種の発生が論理として組み立てられていた。

そこで、Darwin - Wallaceの伝統的な生物地理学においては、「分散」の分類が重要な問題となっていた。隔離される分散とは、隔離が分散の後におこり、一定の時期にわたって交雑を遅らせる。これには既存の障壁をこえた分散（例、海洋島の場合）と、障壁のない通常の分散がある。後者は、間に介在する地域における種が全滅し、かつては連続していたものが隔離された個体群として残されたものである。

Wallace (1876) は基本的にはDarwinのこの考え方に従った。そしてSclater (1858) の世界の鳥類分布を6大地域に区分するという方針に従って、大陸海洋配置の安定性、便宜性、明瞭性、慣習にもとづき、鳥類・哺乳類といった高等動物の分布を世界の6大動物地理区に区分したのである。そもそもSclater (1858) の視点は生物地理学的な地域区分は、安定した地球を土台として、土地固有種が分布し、それら自身が相互に関連している地域であった。

Darwinの生物地理学史への貢献はBuffonの法則について、「土地固有種からなる地域」と「偶然の機会による移住分散」を因果的要因として提示したことにある。すなわちDarwin - Wallaceの伝統は、安定した地理的環境への分散である。

Darwin以降の生物地理学の歴史は、①DarwinによるBuffonの因果的原理への分散の応用と、②Sclater (1858) とWallace (1876) による6大生物地理区分の維持が主なものであった。このようにして、1世紀近くが経過した。

しかし、近年の大陸移動説の復権によって、「安定した地理的環境における分散」に反発する方法論がおこってきた。Croizat et al. (1974) の汎生物地理学panbiogeographyである。そこでは、分散ではなく、テクトニクスの変化がBuffonの法則を説明する要因であるとされる。また陸上の生物に対する主要な生物地理学的地域は、SclaterやWallaceが説いたように、現代の大陸配置に対応するものではなく、現在の海洋底盆地に対応したものである。そのよ

うに考えることによって、南半球における分断分布を説明できると主張する。テクトニクスと分散の2つの原因を統合的に把握し、生物地理学にパラダイム転換を迫ったのである。

Nelson (1978) はCroizat et al. (1974) を引用しながら、DarwinとWallaceの伝統を次のように批判する。現代の優占種は北半球起源とされる。全体として当時のヨーロッパ文化である植民地時代の精神を反映していた。地表の永続性と、種を中心から周縁部への累進的分散は、南方への移動を不可避にしていたと批判する。

Nelsonは生物地理学史の流れを次のように類型化している。Buffonは分散、Candolleは歴史、Lyellは創造、Darwinは立証できない分散（偶然の機会による漂流や輸送）を、そしてCroizatはテクトニクスの変化の概念を生物地理学につけ加えた。現代の生物地理学は地域レベルの研究と、地域間の相互関係のレベルの研究からなり、因果的要因として、「分散」と「テクトニクスの変化」が用いられる。その方法論的起源はBuffonやCandolleにまでさかのぼるのである。

## 2 . Stott (1984) の生物地理学史論文

また生物地理学史を展望したStott (1984) は、「プレートテクトニクスと海洋底拡大説および分岐学と系統発生論的アプローチが、伝統的生物地理学が生命や進化の起源を正確に指摘していないと批判している。」と記した。Nelson (1978) の論文は現代生物地理学の起源をHumboldtやDarwinにではなく、Candolleに求めた。Croizat (1981) は分断分布を唱え、Darwinの『種の起源』を否定した。分断分布の主張者はDarwin流の分散論を嫌悪する。

これらはHenning (1966) の系統発生論的分類学の影響である。それは分岐学とも呼ばれる。分岐学は分類の方法である。生物の形態の類似性について高度な数学を用いて、分岐図と呼ばれる相対的な類似性をあらわすグラフを作成する。それらの諸関係の本質については先験的な仮定を行わない。分岐図によって表示される分類群をそれらの居住地と照合することによって、

新たに地域ごとの類似性による分岐図が作成される。このようにして、大陸や海洋をとびこえて分布しているが、系統発生的な類似性にもとづく分類群の分断分布が明らかにされるのである。

また海洋底拡大説やプレートテクトニクス理論によって、ウォーレシアとセレバス間に引かれた生物分布の境界線であるウォーレス線は、アジアとオーストラリアの分離によるものではなく、1500万年前の旧 Gondwana ランドと旧ロシアの双方の陸塊の衝突によって、それぞれの上に存在していた異なる生物相が接近して生じたものであることが明らかにされてきた。

### 3 . Stoddart (1986) による汎生物地理学への批判

Stoddart (1986) の展望論文では、1980年代以降、伝統的な生物地理学とプレートテクトニクスと結合した分岐学による新しい分類方法との間で、激しい方法論上や技術上の論争が行われるようになったことを指摘している。特に Nelson (1978) は、生物地理学の重要概念である分散について、障壁の欠如したなかでの通常の分散と、障壁をこえてのありそうもしない分散を、方法論的に区別して考えることを主張した。また Nelson (1978) は Darwin に対して、19世紀前半当時の社会的価値観、大英帝国の植民地理論を背景にコロニーの形成、競争、優占種概念の生物学的応用をはかったのに過ぎないときびしく批判している。

現在の大陸ごとの生物分布は、プレートテクトニクスや他の環境変動によって細分化されてきたものの結果である。それゆえ、分断分布の生物地理学では、より以前の広大な生物相の分布、広範に関連する分類群の分散・拡大から分析しなければならない。分布の細分化の研究に先行して、広範な分散の研究が行われなければならない。

Croizat (1981) の汎生物地理学 panbiogeography では、分類群全体における変種の分布地図を描く。それらのパターン的一致を比較して分離する。このようにして、先祖伝来の生物相を確認する。それゆえ、細分化以前のより広範な分布が確認できる。



Croizat (1981) の方法論は、Darwin (1859) - Mayr (1959) - Darlington (1957) と続いてきたアプローチの方法論に対する反発である。それらは大陸の安定性をもとに起源となる分布の中心地を仮定し、そこからの移住や分散を確認しようとするものであった。これに対して、Croizatは大陸の移動・変動を仮定するのである。

またCroizat (1981) の方法論では、先祖伝来の生物相が細分化する現象は vicariance と呼ばれる。同一先祖の分類群の分類群が孤立して分布することを vicariant と呼ぶ。これらの個々の種の分布の一致・類似から、地理的・統計的に有意な、一般的な生物相分布パターンが抽出される。

厳密に系統発生的な理論が応用されたときに、一般化された個々の種の分布は有意なものとなる。そのためには伝統的な進化分類学の方法と、Henning (1966) の系統発生的な分類学(分岐学)を融合する必要があった。しかし、Croizat (1981) は決してそれをしなかった。

ここで、Stoddart (1986) はBall (1976) の歴史的生物地理学の方法論に関する論文を引用している。Ballはその方法論を3つに類型化している。第一は経験的・記述的方法である。分布と境界を確立する分類方法である。データは過去よりも現在からより多く得られる。結果はウォーレス線のように地域的図式上に不連続線や境界線としてあらわれる。第二は講話的方法である。確立したパターンに合理的な説明を求める。説明は通常、帰納的で状況依存的であり、予測的ではなく、検証できない。第三は分析的・仮説演繹的方法である。1960年代からのプレートテクトニクス理論の興隆によって、地学では将来予測の可能性について論争があった。それと同様に、系統発生的論的・分類学的背景が生物地理学の理論化にとって必要であると主張する。

ところで、Stoddart (1986) によれば、科学的認識にとって、パターンとプロセスの両方が必要である。パターンはプロセスから生じ、プロセスはパターンを説明するのに用いる。両者は現実と比較して予想をたてることを可能にする。しかし、Croizatは両者をお互いに排他的にとらえた。そのため、「分散」学派と「分断分布」学派の間で、はげしい概念についての論争がおこ

った。分断分布の地理学はプレートテクトニクスによって支持された。しかしStoddart (1986) は分断分布の地理学vicariance biogeography、汎生物地理学panbiogeographyについて、以下の諸点から批判している。

第一に、パターンだけで原因が欠如している。分類学をもっと理解する必要がある。類似のパターンが別の原因から生じることもあるのではないか。第二に、統計的手法を用いて、異なる仮説を評価することも可能である。第三に、節減原理 (parsimony) を用いる説明の単純化は、生物地理学において必ずしも適切ではない。第四に、汎生物地理学と系統発生学との間に必然的な関係を認めていない。

ただ一つの要因だけが、今日における不連続な分布パターンを説明するものではない。不連続な分布を陸地の消失 (沈下水没) や中間地域での絶滅によって説明しようとする分散学派は自然の多様な状況を解説できるフィールドワーカーであり、それを拒絶する分断分布学派は屋内における計量的分析を中心としたデスクワークの専門家である。

Croizatの弱点は、パターンの確立や発生について、それらに含まれている分類群の機能的諸関係を考慮することなく、機械論的手法で決定した。分類学者や分岐論者による生物地理学研究の多くは化石など地質学的証拠を採用することを嫌う。panbiogeographyなど系統分類学的生物地理学のモデルでは、地理的に均一で特徴のない平面において、突然に生物相の不連続がおこることを仮定するもので、地理学研究者としての感覚を欠いている。

「分散」と「分断分布」の両方が生物地理学研究の分析のための重要なツールである。生物地理学者は、分布のプロセスとパターンの両方を認識できる、より広い視野と技術的能力を持たなければならない。しかし、Croizatはそれらを欠いている。全体論的な古環境の復元は、単純な陸地や海洋の移動をこえた多元的なものでなければならない。

結論として、Stoddart (1986) は、生物地理学の主題は、地域そのものよりもむしろ景観の占拠を対象とすべきであり、種そのものよりも生態系に対する総合的理解であると主張する。それゆえ生物地理学はHumboldtからDar-

winを起源とする地球上の生物分布についての総合的な見方である。そのため、技術的専門化による科学の細分化のもとで、生物地理学の対象を見失ってはならないと主張している。

#### 4. 小括

以上の議論について、ここで総括することにした。

Darwin以来の分散学派の生物地理学は、地球上の海陸配置が古来から安定していることを仮定し、その位置関係を前提に生物の分布を説明しようとするものであった。この前提をもとにWallace (1876) は、世界の動物地理区を、旧北区 (ユーラシア)・東洋区 (東南アジア)・エチオピア区 (中・南アフリカ)・新北区 (北アメリカ)・新熱帯区 (南アメリカ)・オーストラリア区の6大地区に区分した。この考え方を踏襲したDarlington (1957) は、世界中の陸上動物と淡水脊椎動物に関する膨大な情報を集めることによって、それらの主要な分散の中心地 (進化の起源) は旧世界の熱帯にあり、そこから世界中にひろがっていくという明瞭なパターンを示すとした。最新の最も進化した種は分散の中心に留まっているが、古い原始的な形態はアクセスが困難な遠隔地の周縁部に追いやられていると考える (Briggs, 1966)。

これに対して、分断分布を考える生物地理学の分析結果は、南半球の新世界に、オーストラリアと南米など、大洋を隔てて生息する一部の昆虫や植物の分断分布を成因論的に説明できるものであった。大陸移動・分裂以前に進化した古い種の分布が自然史的手法ではなく、数学的手法で復元されたのである。それは、分析手法の変革だけに留まらず、自然観そのものの大きな転換であった。

これまで一括してとりあげてきた分断分布に関する地理学も、三中信宏 (1985) によれば、3学派に分類できる。汎生物地理学 (Croizat) 系統生物地理学 (Hennig) 分断生物地理学 (Nelson) にわけることができる。汎生物地理学はtrackの分析を通して、地域そのものの相同性によって地域を分類する。そのため、特定の分岐分類理論にもとづいていない。分断生物地理学

はNelson, G. and Platnick, N. (1981)の変形分岐学にもとづく。そして、地域に生息する固有種の系統関係にもとづき地域を分類する。系統生物地理学はHennig (1966)の系統分類学にもとづいている。

また汎生物地理学はランダムな分布パターンが存在する可能性を完全に否定するが、分断生物地理学ではそれを是認する。汎生物地理学は分断にもとづく分化を生物分布を生み出す主たるプロセスと見なすが、分断生物地理学はプロセスに関して何の仮定も設定しない。汎生物地理学では広域種をも一般分布圏の構成要素とするが、分断生物地理学では広域種は分布パターンに関する重要な情報を持たないと見なされる (Crisci et al., 2003)。以上のような違いから両学派はわけて考えた方がよいと思われる。

### Ⅲ 自然選択概念と生態地理学の萌芽

生態学者のClements (1909)は、Darwinの生物地理学の特色について、次のように指摘している。単一起源からの移住、移住の障壁により土地固有種が発生する隔離の問題、環境の変化に対応する競争・自然選択の結果としての適応・進化の問題を内包している。Darwinの生物地理学における分布の3原則として以下のことがあげられる。①気候・地質など物理的条件が地域の類似性や異質性を形成する。②自由な移住への障壁がいろいろな地域の生物相の違いを生じさせる。③同じ大陸や同じ地方では生物の類似性や近縁性が認められる。しかし異なった立地地点stationにおいては種は微妙に異なっている。

各々の種は1つの地域で生じた(多重創造の否定)ため、遠く隔離された地域に分布する同種の個体は、祖先が最初に生じた単一の起源から拡散した。海流や鳥類による種子や果実の輸送といった、遠くへの偶然の移住の可能性が分布の謎を説明する。

Vorzimmer (1965)は、Darwinの生態学概念について以下のように記している。周囲の状況に対して、過剰な繁殖と生存のための競争が生じる。わず

かな変異を持つ個体が適応に有利となり、生存する側に選択される。自然選択による種分化である。このような進化的種分化にとって、直接的に周囲の状況は重要となるので、必然的に生態学が着目されるようになる。自然選択は一定の立地で行われるため、地域固有の動物相や植物相を包含することになる。同時に生存のための競争は重要な進化の源泉であるが、全ての生物は限定された地域に居住していると仮定されているので、地域における過剰繁殖と生存への制限要因が重要となる。このような地域固有種と地域環境との間の重要で複雑なネットワークは、自然の動的均衡を形成し、お互いの限定された従属関係は空間的であるのと同時に生態学的である。

Darwinの生態学において、当初、地理的隔離は、選択された変種が他の形態と交雑することを防ぐため、自然選択に有利であるとされていた。しかし後にDarwinは、地理的隔離が種分化の必要条件であることを否定した。地理的隔離は偶然的な現象である、そのため、交雑の問題がより重要となった。交雑の結果はマイナスの選択をとまなうことがあるし、有利な変異を付加し、不適合を減少させることもある。このような2つの形態を混合して、新しい形態の出現と古いものの継続的破壊が行われる。人間による交雑や選択の結果が家畜化の状況である。

そして、Darwinの生態学においては、系統発生的種分化がより重視され、自然選択は地理的隔離なくしても効率的に機能するとされる。同じ地域内における制限条件のもとで、継続した一連の連続的な変化が生じる。新しく出現したものが、徐々に親の代の種ととってかわる。一つの種の個体群における変化の選択の結果、全体の個体群が最初のタイプから分岐して新しい形態にランクづけられることになる。このような一つの種から別の種への歴史的变化は系統発生的種分化と名づけられる。

Darwinの分岐的種分化においては、地域内で新しい種が古い種を全面的に置き換えるのではない。ニッチにすみわけることによって生態学的隔離を行い、自然選択を通して徐々に不稔性を獲得していくのである。Darwinにとって地理的隔離は、偶然の移住などの機会において、自然選択のプロセスを支

援するような、進化の条件の一つを提供するようなものである。生物主体は生態学的に分化し、種は同じ地域内でもゆるやかに修正される。

またDarwinの生態学について、Stauffer（1960）は次のように記している。Darwinが進化と自然選択の理論をとらえたために、動植物の種相互と環境との間の関係を分析することと、生存のための闘争の条件、すなわち「自然の経済」の研究である生態学が必要となった。自然の世界は組織化された相互関係のシステムを形成する。それらの構成員相互間の動的関係の社会的構造が、「自然の経済」であり、相互関係の複雑なネットワークからなる動的均衡のシステムが、「生命の網」である。これらの自然組織のなかでの種にとって固有の生育場所がニッチである。

Darwinの「自然の経済」において、単純な動物もより高等な動物もより適切な口カリティ（ニッチ）をもつ。例として、ガラパゴス諸島のマネシツグミは、習性は類似ではあるものの、お互いに異なった島における「自然の経済」の影響によって、各々の島で別々の種に置き換わっている。群島内固有の地域固有種が認められる。全く占拠されていない場所、完全に占拠されていない場所の存在は、自然選択の行動にとって重要な要素である。

生態学の語は、ドイツでHaeckelによって創始されたものである（Stauffer, 1957）。Haeckelは理論的な形態学者であった。Darwinの思想をドイツに導入する際の副産物として、生態学の問題が創始された。その定義は諸関係の生理学、有機体の習性と外的諸関係の経済学として定義されたのである。すなわち、生態学は有機的あるいは無機的な環境と有機体との間の諸関係の研究である。同時にHaeckelは、生物（有機体）の居住地域や分布地域に関する研究である分布学chorologyを定義した。

従来から生理学は、有機体と環境との関係、有機体と居住地との関係、「自然の経済」を無視する傾向があった。このような生理学と生態学のギャップは、進化論や自然選択理論によって埋めることができ、一元論的な生態学や分布学chorologyの枠組みを形成できるとStauffer（1957）は主張した。

#### IV 地理的種分化概念の再発見

##### 1. Mayr (1959) による地理的種分化の意義の再確認

現代総合学説の主唱者の一人であるMayr (1959) は、Darwin進化論における「地理的種分化」の重要性を主張した。

初期のDarwinはガラパゴス諸島のような孤島における地理的種分化を認めていた。しかし後にはフジツボやエボシガイの観察において、自然界には同じような環境のもとで多数の変種が認められることから、生態学的ニッチにすみわけるように同所的種分化を認めるように変化した。地理的隔離なくしても、同じ所で別の種に分化するという考えであった。こうしてDarwinの関心は地理的隔離や環境という外的条件から、自然選択による適合した選択的ニッチを求めるための個体間競争へと移り変わっていった。

しかし、Mayr (1959) は、種の形成に地理的隔離は重要であると主張する。このようなDarwinの誤った結論は、次の点での進化概念の誤解にもとづくものである。個体群内と個体群間における変種の意義について混同していた。形態学的な種概念と生殖上孤立した個体群とを混同していた。系統発生的な進化と種の多様化を混同していた。自然選択と地理的隔離について混同していた。

環境の変化が自然選択を活発にするのか。種類数は地理的隔離がなくても増加するのか。隔離は孤立した個体群における変化の要因なのか。隔離は変種が固定種になるのに必要なのか。

進化論の現代総合学説において、ナチュラリストは孤立が種分化に必要と考え、遺伝学者は個体発生論および系統発生論の見地からその理由を解明した。地理的隔離は、外来的要因に対する遺伝子プールの分割の役割をはたす。再生産（生殖）的隔離は、他の遺伝子の進入に対抗する統合され、調和し、共通化した遺伝子の保護機構である。すなわち不稔である。地理的隔離は、再生産隔離のメカニズムに対する遺伝的基礎を徐々に構築する。同所的種分

化は倍数体による突然変異のような場合である。新しく形成された種が重複する地域では、しばしば交雑が行われることによって、同所性種分化が生じるが、やがて生態的に、行動的に隔離するメカニズムが、そのような地域では強化される。そのようにして、ますます生殖上の隔離が発達し、種の多様化が進行するのである。

結論としてMayr (1959) は、地理的隔離のプロセスは、生殖的隔離や生態学的相互作用をとめない、競争の種類や程度が規定され、生態学的障壁や居住地選択の好みによって分離されることにより、種の多様化が進行するのであると主張する。

## 2 . Cain (1944) による新たな進化観のもとでの植物地理学

進化論の現代総合学説の生物地理学における代表的著作としてCain (1944) の『植物地理学の基礎』をあげることができる。De Vriesのオオマツヨイグサの倍数体による突然変異の発見の影響があつて、特に倍数体の多い植物の地理学に関して、突然変異や遺伝といった原理を積極的に取り入れざるを得なかった。

Cain (1944) では生物地理学が、従来からの比較形態学や地質学・古生物学に加えて、細胞学的方法論を取らなければならないと主張している。その植物地理学の基本原理は、移住は偶然の輸送によっておきること、種の永続性の度合いは移住と進化にもとづいていることとである。植物相の進化は、移住・進化・環境への適応にもとづいていることとである。

植物地理学における進化と種分化に関する原理として、次の7点があげられている。①進化は、突然変異・交雑・選択・隔離といったいくつかのプロセスの行為の結果として生じる。②種分化は、生殖上の隔離にもとづく個体群間の不連続として生じる進化の最終的段階である。③種は遺伝的に同質の個体群ではない。一定の限界制約内で形態学的・生理学的にさまざまな個体群から構成される。すなわち、しばしば多くの巨大なバイオタイプから構成されている。これらのバイオタイプは、通常均一にその種の個体群のなかに



分散しているわけではない。むしろ多かれ少なかれ地域的な個体群・エコタイプ・地理的種族のなかに偏って集中している。④種が創造の結果として知覚されたときから、個体群や細胞遺伝学の基礎として理解される時代に至るまで、種概念は歴史的变化を経験してきた。⑤分類学的システムは地理学的研究にとって、直接の基礎である。⑥地理的隔離は種分化を促進するが、必ずしも種分化に必要な要因ではない。⑦進化は個々に多様な状況に依存する。(例、突然変異の発生率、対立遺伝子を持つ個体群の豊富さ、正倍数性や非正倍数性を持つ染色体の複製、個体群の規模、生態学的ニッチ(地位)の規模・利用可能性・多様性、環境の変化など)

なおCain(1944)は、種の本質論と生物地理学史との関係を次のように展望している。Linneは進化論者ではなかった。種はユニット性と一定性を持って創造された。種は不連続で、別の種に進化することはない。進化論以前の分類学は形態学的基礎のみを持つ。生物地理学は生物の所在と分布のみに関心があった。Lamarckは種の変化と進化を洞察した。変異は個体による環境への適応であり、子孫に伝えられ、家系として遺伝のなかに固定される。Darwinは、種の進化については自然選択によって、自発的・内在的で相続しうる変異の発生を信じた。変異・遺伝・生存競争が変種の起源である。DarwinとWallaceは旅行するナチュラルリストの視点から、種の不連続は地理的障壁によって生じること、隣接する隔絶されていない地域には関連した種が存続すること、そのような推移する個体群のなかで自然選択が行われることを主張した。

突然変異を発見したDe Vriesほかによって、現代総合学説ではDarwin理論に、遺伝子のランダム変動の概念が付け加えられた。そして、獲得形質の遺伝が否定されてMendel理論の応用がはかられた。環境の変化にともない、交雑がおこる。そのなかで、遺伝子変異・染色体の改変・染色体数の変化によって突然変異がおきる。そして自然選択が生じ、バイオタイプのグループは異なった居住地に対応し、種間の不連続は完全になり生殖的隔離のメカニズムが発動するのである。

Cain (1944) はいろいろな隔離のメカニズムとして、外在的隔離としての地理的隔離と、内在的隔離として、遺伝子的隔離・生態学的隔離・生理学的隔離・心理学的隔離をあげている。

## V 結び

生物地理学史においては、HumboldtやWallaceの著作以来、世界を特色ある生物相によって生物地理区に区分しようと試みる区系生物地理学の伝統は20世紀になってほぼ完成をみた。また生態生物地理学も独立科学としての生態学として発展していった。

一方、生物の進化や歴史の変遷を考える歴史生物地理学の方法論に、プレートテクトニクス理論や系統分岐論が大きな影響を与えてきた。生物の分布パターンを成因論的に説明しようとする、生物種の発祥とその後の主体的もしくは受動的な移動のプロセスを問題とせざるを得ない。そのプロセスについて、DarwinとWallace以来、障壁を越えての分散の結果としてもたらされる隔離と生物主体による分散の結果として説明しようとする分散生物地理学と、分岐論を用いて大陸移動やプレートの分断の結果として説明しようとする分断生物地理学の方法論にわかれてきた。

ただしこれは、DarwinやWallaceが鳥類や哺乳類など、大陸移動が現在の配置パターンに完成後に新しく進化した生物の分布を扱ったのに対して、分断学派は昆虫など、大陸移動以前に進化した古い生物種の分布パターンを対象としている点での違いでもある。

進化論の現代総合学説において、ナチュラリストは孤立が種形成に必要と考え、遺伝学者は個体発生論および系統発生論の見地からその理由を発見した。地理的隔離は、外来的要因に対する遺伝子プールの分割の役割をはたす。再生産的隔離は、他の遺伝子の進入に対抗する統合され、調和し、共通化した遺伝子の保護機構である。すなわち不稔である。地理的隔離は、再生産隔離のメカニズムに対する遺伝的基礎を徐々に構築する。同所的種分化は倍数

体による突然変異のような場合である。新しく形成された種が重複する地域では、しばしば交雑が行われることによって、同所性分化が生じるが、やがて生態的に、行動的に隔離するメカニズムが、そのような地域では強化される。そのようにして、ますます生殖上の隔離が発達し、種の多様化が進行するのである。

これらの今日の生物地理学研究は実証的で、高度に計量的・数学的手法を用いる点で特色がある。最近では分子遺伝学の発展にともなって、世界各地に分布する種のDNA構成の類似性をクラスター分析で比較することによって、進化の系譜と分布のプロセスを推理する試みも行われている。その現代的な生物地理学である分断生物地理学や汎生物地理学の生物学における位置づけについては三中信宏（1997・2006）を熟読されたい。

なお、本論文では触れなかったが、生態学的生物地理学の代表的著作として、Dansereau（1957）Alee and Schmidt（1962）Watts（1971）MacArthur（1972）をあげることができる。また最新の動向をふくむ生物地理学のテキストとして、Cox and Moore（2005）Huggett（2004）Lomolino and Heaney（2004）Lomolino et al.（2005）Crisci et al.（2003）がある。

この小論では、なぜ生物地理学と種の形成や進化に関する議論がどのように関連するのかという問題、特にDarwinとWallaceにおける分布などの空間的問題については触れることはできなかった。これらは大変大きな問題であるので、別の機会に改めることにしたい。

人文地理学者として、今日の生物地理学の技術的發展や方法論的深化を思うとき、生物地理学と人文地理学はもはや何の接点も有していないといえるのかもしれない。

しかし、筆者は、人文地理学の教科書にあるRatzel（1882）の人類地理学、Troll（1972）の景観生態学、Sauer（1925）の景観形態学（文化生態学）という生態学的人文地理学の流れとは異なる純粋な自然科学としての生物地理学史を展望してみたかったのである。

人文地理学も生物地理学も共通して、空間構造に重要な関心を持つ。その

研究対象には立地・分布・境界・進化（歴史的变化）があげられる。そのことを認めるものならば、立地・分布・境界・進化（歴史的变化）という概念を駆使した点で、生物地理学者としてのDarwinやWallaceが重要である。そのDarwinやWallaceの生物地理学方法論の意義に立ち戻る前の準備段階として、この小論は、現代の生物地理学につながる方法論を展望したものである。

本論文の執筆動機は、筆者にとって、人文地理学方法論の基礎の一つには、「生物学史あり。」と教えられた学部時代（1970年代末）へのノスタルジアの反映でもあり、高校生物部員であった青春時代への郷愁でもある。

本論文を、永年お世話になった生物学史を専門とされる松永俊男博士の定年退職を記念として献呈する次第である。

## 文献

- 水津一朗（1974）：『近代地理学の開拓者たち』地人書房．
- 西川 治（1985）：『人文地理学入門 思想史的考察』東京大学出版会．
- 西川 治（1988）：『地球時代の地理思想 フンボルト精神の展開』古今書院．
- 野間三郎（1963）：『近代地理学の潮流』大明堂．
- 三中信宏（1985）：生物地理学：最近の諸学派の動向 汎生物地理学、系統生物地理学、および分断生物地理学，生物地理研究会ニュース，4，pp. 8-30．
- 三中信宏（1997）：『生物系統学』東京大学出版会．
- 三中信宏（2006）：『系統樹思考の世界 すべてはツリーとともに』講談社．
- Alee, W. C. and Schmidt, K. P. (1962) : *Ecological Animal Geography: second edition*, John Wiley & Sons.
- Ball, I. R. (1976) : Nature and formulation of biogeographical hypotheses, *Systematic Zoology*, 24, pp. 407-430.
- Berry, B. J. L. (1964) : Approaches to regional analysis : a synthesis, *Annals of Association of American Geographers*, 54, pp. 2-10.
- Briggs, J. C. (1966) : Zoogeography and evolution, *Evolution*, 20, pp. 282-289.
- Buffon, G. L. L. (1761) : *Hisotire naturelle générale et particulière* Vol. 9.
- Cain, S. (1944) : *Foundation of Plant Geography*, Harper and Brothers.
- Candolle, A. de. (1819) : *Théorie élémentaire de la botanique*, Roret.
- Clements, F. E. (1909) : Darwin's influence upon plant geography and ecology, *The American Naturalist*, 43, pp. 143-151.

## 生物地理学史に関する一考察

- Cloke, P., Chiris, P. and Sadler, D. (1991) : *Approaching Human Geography: An Introduction to Contemporary Theoretical Debates*, Paul Chapman Publishing.
- Cox, B. C. and Moore, P. D. (2005) : *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach, seventh edition*, Blackwell.
- Crisci, J. V., Liliana, K. and Posadas, P. (2003) : *Historical Biogeography: An Introduction*, Harvard University Press.
- Croizat, L. (1981) : Biogeography: past, present, and future, (in Nelson, G. and Rosen, D. E. eds., *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press) pp. 501-523.
- Croizat, L., Nelson, G. and Rosen, D. E. (1974) : Centers of origin and related concepts, *Systematic Zoology*, 23, pp. 265-287.
- Dansereau, P. (1957) : *Biogeography: An Ecological Perspective*, The Ronald Press.
- Darlington, P. J. (1957) : *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*, John Wiley & Sons.
- Darwin, C. (1859) : *Origin of Species*, John Murray.
- Dickinson, R. E. (1969) : *The Makers of Modern Geography*, Routledge & Kegan Paul.
- Dickinson, R. E. (1970) : *Regional Ecology: The Study of Man's Environment*, John Wiley & Sons.
- Hennig, W. (1966) : *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press.
- Holt-Jensen, A. (1999) : *Geography History and Concepts, third edition*, Sage.
- Huggett, R. J. (1995) : *Geoecology: An Evolutionary Approach*, Routledge.
- Huggett, R. J. (2004) : *Fundamentals of Biogeography, second edition*, Routledge.
- Humboldt, A. von(1845-59) : *Kosmos: Entwurf einer physischen Weltbeschreibung*, Stuttgart.
- James, P. E. and Martin, G. J. (1972) : *All Possible Worlds: A History of Geographical Ideas*, John Wiley & Sons.
- Johnston, R. J. and Sidaway, J. D. (2004) : *Geography and Geographers, sixth edition*, Arnold.
- Lamarck, J. B. B. A. (1809) : *Philosophie Zoologique ou Exposition*, Tome Premier.
- Lomolino, M. V. and Heaney, L. R. (2004) : *Frontiers of Biogeography: New directions in the Geography of Nature*, Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R. and Brown, J. H. (2005) : *Biogeography, third edition*,

Sinauer Associates, Inc. Publishers.

- Lyell, C. (1830) : *Principles of Geology*, John Murry.
- MacArthur, R. H. (1972) : *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*, Harper & Row.
- MacDonald, G. M. (2003) : *Biogeography: Space, Time and Life*, John Wiley & Sons.
- Mayr, E. (1959) : Isolation as an evolutionary factor, *Proceedings of the American Philosophical Society*, 103, pp. 221-230.
- Nelson, G. (1978) : From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Journal of History of Biology*, 11, pp. 269-305.
- Nelson, G. and Platnick, N. (1981) : *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*, Columbia University Press.
- Ratzel, F. (1882) : *Anthropogeographie*, Verlag von J. Engelhorn's Nache.
- Ritter, C. (1822-59) : *Die Erdkunde, im Verhältnis zur Natur und zur Geschichte des Menschen oder Allgemeine Vergleichende Geographie als Sichere Grundlage des Studiums und Unterrichts in physikalischen und historischen Wissenschaften*, Berlin.
- Sauer, C. O. (1925) : *Morphology of Landscape*, University of California.
- Sclater, P. L. (1858) : On the geographical distribution of the members of the class aves, *Journal of the Linnaeus Society of London*, 2, pp. 130-145.
- Stauffer, R. C. (1957) : Haeckel, Darwin, and Ecology, *The Quarterly Review of Biology*, 32, pp. 138-144.
- Stauffer, R. C. (1960) : Ecology in the long manuscript version of Darwin's *Origin of Species* and Linnaeus' *Oeconomy of Nature*, *Proceedings of the American Philosophical Society*, 104, pp. 235-241.
- Stoddart, D. R. (1986) : *On Geography: and Its History*, Basil Blackwell.
- Stott, p. (1984) : History of biogeography, (In Taylor, J. A., eds. *Themes in Biogeography*, Croom Helm) pp. 1-24.
- Taaffe, E. J. (1974) : The spatial view in context, *Annals of Association of American Geographers*, 64, pp. 1-16.
- Troll, C. (1972) : Geocology and worldwide differentiation of high-mountain region ecosystem, *Erdwiss. Forschung*, 4, pp. 1-16.
- Vorzimmer, P. (1965) : Darwin's ecology and its influence upon his theory, *ISIS*, 56, pp. 148-155.
- Wallace, A. R. (1876) *The Geographical Distribution of Animals*, Macmillan.

生物地理学史に関する一考察

Watts, D. (1971) : *Principles of Biogeography*, McGraw-Hill.