

《研究ノート》

ダーウィンからエルトンへ

江上生子

はじめに

進化論の確立者として知られるCh.ダーウィン(一八〇九—一八八二)は、生態学の先駆とも評価されている。それらの評価は主に生態学者によるものであるが、筆者もダーウィンの生態学的側面については、別のところで簡単に触れておいた。

しかし、生態学の祖としてのダーウィンから、今世紀のイギリスの生態学者Ch.エルトン(一九〇〇〜 )へのつながりは必ずしも明確になっていない。本稿では、主にエルトンの書いたものによって、生物学史上の両者の空隙を埋める方向を探る第一歩としたい。

一 エルトンと動物生態学

現在では古典的教科書となっている *Animal Ecology* (1927) を著くして著したエルトンは、オクスフォード大学のJ・ハク

スリーの指導の下に動物学研究を始めた。J・ハクスリーは進化論者として有名であるが、ダーウィンと親交のあったT・H・ハクスリーの孫に当る。J・ハクスリーは、一九二一年のスピッツベルゲン探険に関して、エルトンに言及している。「エルトンは、主にスピッツベルゲンでの体験の成果をいかして、二つの方向へと研究を進めていった。……一つは、生物共同体の構造の精密な分析で……もう一つは、タビネズミのような極地の動物の個体数の周期的な変動を調査したものである。」

エルトンが動物学研究を始めたころ、イギリスの生物学界ではダーウィニズムに対する懐疑が克服され、進化の問題が、R・A・フィッシャー、J・B・S・ホールデンらによって新たな分野である集団遺伝学として研究され始めていた。また、合衆国では、T・H・モーガンを中心とする遺伝学研究が急速に成長していった。一九二〇年代後半から三〇年代前半にかけて、これらの成果が、Morgan: *The Theory of the Gene* (1927), Fisher: *Genetical Theory of Natural Selection* (1930), Haldane: *The Causes of Evolution* (1932), となって次々と現われた。

エルトンの諸業績はこれらと同時期であり、*Animal Ecology* のもと、*Animal Ecology and Evolution* (1930), *The Ecology of Animals* (1933) を出した。戦後は、*The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (1958) が発表されてくる。それらの中で特にエルトンの作った概念、生物学上、影響の大きかったと思われる考え方は、(1)生態学を scientific natural

history と定義した(6) (2) ecological niche (3) ことを(11) (3) 群集の解析の第一の原理に食物連鎖・食物環をおき、数のピラミッドなど量の問題への注目を促した(12) (4) 生態学と進化論を結びつけて論じたこと、などにまとめられよう。

生態学者の評価によれば、エルトンは、*Animal Ecology* で生態学に現代史を開いたといわれ、また、「古代から一九二〇年代にいたる動物生態学の歴史を、その前史である博物学の形成と、その克服の過程を中心に分析」と、「一方では、一八世紀の機械論的博物学者——Haeckel-Simper-Shelford の流れと、他方では、White-Lamarck-Darwin-Elton の流れ」という二つの流れの対立が一貫して」いたことがわかるともいわれる。

## 二 エルトンのダーウィンへの言及

日本への精力的なエルトン紹介者である川那部浩哉氏は、「環境と生理を直結し、群集を統一体とする過去の方法論に対して、(エルトンの) 個体群と群集の内部構造を解析し……生活全体を分析していこうとする方法論の提出は、生態学におけるダーウィニズムの復活であると同時に、独自の大きな領域として生態学を生物学の中に建設したのであった。この意味で、生態学の現代史はここから始まるとされるのである」と述べている。エルトンの方法論がダーウィニズムの復活といわれるが、それでは、個々には、エルトンはダーウィンおよびその方法について、どう考えていたのか。エルトンの著作からダーウィン

への言及を拾い出してみることにする。

まず、最初の著作 *Animal Ecology* (1927) でエルトンは、一九世紀半ばのダーウィンの諸発見が、動物の種と分類の研究を非常に促進させたこと、自然の中での動物の研究は、ダーウィンの以前およびその時代の輝かしいナチュラリストによって科学へと発展させられたこと、偉大なフィールド・ナチュラリストであったダーウィンの諸発見が逆効果をもたらしたことを序に述べている。さらに、彼は、ダーウィンの著作『サンゴ礁の構造と分布』に関して、「熱帯地方の海洋の大部分を被うサンゴ礁には、……サンゴを食べる動物によって満たされた明確なニッチがある。そこには、おびただしい数の……holothurians すなわちナマコがいるのである。ダーウィンはこのニッチを非常に見事に記載した」とダーウィンの生態学的業績を評価し、ダーウィンのナマコについての記述を掲げ、「この一節は、サンゴを食べるニッチが地質学的意味をもつことを示している上に、ダーウィンのもっていた生態学的原理という広い把握、すなわち彼の著作の読者を絶え間なく打つ事実を描いている」と結んでいる。この著作の最後に、エルトンは「生態学と進化」という章を置いているが、その冒頭に、「生態学書の一つの章を進化の問題にささげるのは、一見、処を得ていないように思われるかも知れない。それをを行う理由は、フィールドで仕事をしている生態学者は絶えず種の問題に対して鋭く打ち当たって、育てられるからである。実際、生態学的方向によってだけ、首尾よく取り組むことのできる種の起原の問題という一定

の側面がある」と種についての問題を指摘し、「生物学者はみな進化が生じたという事実を受け入れている。共に未解決の問題は、進化が起った正確な仕方である。生理学上の、心理学上の、そして構造上の諸形質における、疑いのない複雑な適応の数々の存在は、自然選択というダーウィンの理論が基本的に事実であるにちがいないことを納得させる」とする。しかし、エルトンは、ダーウィンの自然選択説だけでは説明できない部分もあるということから出発し、「筆者は、自然選択が進化において重要な要素であることを仮定するが、一方、同時に、他の諸要因も働いているとみなしているのである。その要因というのは、動物を研究しているフィールド生態学者によって、最もよく発見される性質をもつものである(ちよと、ダーウィンもウォレスも動物のフィールド・ワークという広い経験から、自然選択の存在を発見したと同様に)」と問題を提出している。

*Animal Ecology* の次の著作 *Animal Ecology and Evolution* (1930) は一九二九年の講演をもとにした「数の調節」「移棲の意味」「動物の真の生活」の三章からなる小さなもので、前の著作の最終章「生態学と進化」を展開したものともいえるが、次に、この著作の中でダーウィンに言及されている部分をとりに出してみる。

エルトンはまず、ダーウィンの時代のナチュラリストが、進化に強い関心をもっていたのに対し、現在の動物生態学者のあいだでは、進化は全く人気のない問題であるといひ、当時の若い生物学者をダーウィン学派から離れさせる傾向として、次の

ように述べ、ダーウィン説の有効性を説く。

「彼らは、自然選択と雌雄選択というダーウィン理論が誤りであると信じているからではなく、この理論が、野生動物についてのフィールド・ワークの中で、いつもであらう多数の現象を説明するための役に立たないと信じているのである。おそらく彼らは、また、ダーウィンが、自然選択が進化の唯一の方途ではなく主たる方途であると信じているといったことを思い出すであろう。こうした事態の不利は明らかである。というのは、ダーウィンの諸理論における心からの信念は、常に、ナチュラリストにとって、非常に有効な刺激として働いており、また、その時々利用できる生態学的データのための同等の原理を提供していたからである。」

とはいへ、エルトンは無批判にダーウィンを支持しているわけではない。エルトンのダーウィン説批判を示している部分として、「ダーウィン理論は、それだけのところでは大体正しいと思うが、動物を静止した単位、あるいは、少くとも規則的な生態学的習性をもった単位とみなし、たぐさんの選択的な除去作用に作用された単位とみなす」があり、「ダーウィニズムは実際、生物学的目的性のいかなる痕跡をも欠いている環境によって、救いのない骨肉の束の選択を意味している」と述べる。

しかし、エルトンのいわんとするところは、ダーウィン説の生態学への導入であり、それは、本書の第三章「動物の真の生活」に現れている。この章の冒頭にもエルトンは、一般に生態学のテキストに余り進化についての頁がさかれていないこ

とを述べ、「進化は、多くの生態学者にとってタブーとされてきた問題である」と、当時の状況を示すことは吐いている。

そして「現在まで、この態度は一定の正当性と価値をもっている」というのは、それはダーウィン理論の党派的信仰……というように特別の偏見のない、観察の集取と経験の組立てを導くからである。」と、その立場を部分的に認めるが、すぐ「しかし、われわれは、このようにかたよらない心をもって永久に事実を集めていくことはできない……」と述べる。

エルトンは、「動物の生活にはわれわれが二つ三つの作業仮説をもっている、数百ものプロセスが働いている。が、進化のプロセスとそのプロセスを生み出す要素より以上に重要なものは一つもない」と考え、「われわれは生態学的データの総合をしようとする前に、世界の動物群集において進化的変化を生み出している真のプロセスについて理解しなければならぬ。言葉をかえていえば、われわれは、教科書の中に生きている動物の生活のかわりに、真の動物の生活について知らなければならぬ。真の生存闘争が起っているのは、動物学の本の中なのだから」と皮肉をまじえている。

次の著作 *The Ecology of Animals* (1913) にもわずかながらダーウィンへの言及があり、「生態学的研究」の章に「ミミズと土壤についてのダーウィンの研究の発表、および硝化細菌が土壤中の原生動物によって食われるという発見以来、動植物の土壤の肥沃に関する重要性はよく知られるようになった」とある。

さらに「個体数・動態論」の章の冒頭には、ダーウィンの「種

の起原」の「生存闘争」の章の「個体数が増加していく自然的傾向を抑制する諸原因」についての問題提起が引用され、「数の問題は、自然選択の理論および、新しい変種や種の起原に関するすべての理論の中心に位置する」と述べる。

以上のように、エルトンのいくつかのダーウィンへの言及をみることによって、エルトンの生態学研究が、意識的にダーウィニズムの上に行われたことが明らかになった。これは、はじめに言及した生態学者のダーウィンとエルトンとのつながりを示すものであろう。

しかし、ダーウィンとエルトンとのあいだを埋めているものにはながあるものであろうか。生態学関係の著者による生態学史ではこの間はほとんど空白である。エルトンがダーウィンを復活させ、新しい動物生態学をうち立てることができたのはいかなることによるのか。この問題に少しでも接近するために、生態学者としてのエルトンの初期の歩みについて見ておきたい。

### 三 エルトンをつくったもの

「自然における個体群の制御ないし動態を研究しようとするれば、密度依存的な働きを考察しなければならず、したがって、同じ個体群内の個体間や違った種の個体群間に存在する生物学的諸関係の働きを考えねばならない。これが、ある生態学的研究に当って用いたエルトンらの基本的な考えであったと、エルトン、ミラー著「動物群集の生態調査について」(1904)に述べられている。この論文には、生態学者としてのエルトン自身の成

長についても物語られているので部分的に引用することにする。

はじめエルトンは、後に「生理主義」<sup>(37)</sup>とも呼ばれるようになるシェルフォードの著書『温带アメリカの動物群集』から示唆を受け、種を生態的な群に分けようとした。初期のエルトンの研究は、「陸上と陸水と海岸（それに氷原まで）を含めた複雑な地域において、植物と動物のすべての群集を記載した点では、今でもなお最も完全な調査である」という。しかし、「いろいろな種の集まりについての記載は、もっと動態論的な解析を進めることによって補われなければならないのであって……植物と動物個体群との間には本質的な違いがあるのだから、それを測定するにあたっては考え方や方法をはっきりさせなければならぬのだということにすぐ気づき、シェルフォードのような主流の研究者から訣別」<sup>(38)</sup>したと、転機に言及している。群集の中の「数のピラミッド」の認識のあと、「数の比較的多い種の個体数の変動」の研究に至った（一九二三年から約二〇年間）<sup>(39)</sup>。Animal Ecology を出版し、エルトンはその名を挙げていないが、J. Grinnell の出した「生態的地位」を改めて定義し、提案したのもこの間のことである。

「一九三〇年代から動物生態学研究者の間に、動物の個体群を制御する過程というのは、一義的には密度依存的な状況によってもたらされるのだという、一般的な理解が拡がりはじめた」<sup>(40)</sup>。A. J. Lotka (1925)、Vito Volterra (1926) は、捕食者個体群の成長、被食者個体群の成長の数学的理論を提出し、R. Pearl (1928 ほか)らは、人口学の分野で発達した Life ta-

ce を動物個体群の研究に導入した。<sup>(41)</sup>「こうして、変動の自然制御とかそれに伴う個体群密度の限界とかを理解するには、生物的諸関係を知る必要がある、とする立場に到達」し、「生物的網目それ自身の性質こそが最高度に重要なのであって、気候要因などといったものが個体数を制御しているのではない」ということになった。<sup>(42)</sup> J. B. S. Haldane との研究もこの時期である。<sup>(43)</sup>

エルトンをつくったものがなにであるのかという当面の関心には、それほど密接でないので、以下は省略することにしているが、エルトンの成長にとって彼自身の挙げているもの、言及してはいないが、影響のあったものについて最後につけ加えておきたい。

はじめに挙げた J. ハクスリーの指導のもとでの研究、エルトン自身の挙げているクレメンツ、シェルフォードらの当時の生態学<sup>(44)</sup>、彼は言及していないが Grinnell の Ecological Niche などの概念、これもエルトン自身は名を挙げていない。J. B. S. ホールデンなどによる、やがてイギリスの集団遺伝学<sup>(45)</sup>をつくりあげるものになる当時のイギリス学界のダーウィニズムの意識、の力が大きかったと現在の筆者は考える。それによって、エルトンは日本の何人かの生態学者が与えている評価——ダーウィンを復活させたという——を受けることになったともいえる。<sup>(46)</sup>

さらにつけ加えれば、生物学そのものからは少しはずれることになるが、Animal Ecology のなかに次のような表現がある。

「動物の社会体制についての興味ある貴重な生態学的事実を、熟練した動物学者から学んだというより、むしろ猟場の番人や民間の博物学者やW・H・ハドソンのような人の作品からずつとたくさん学んだ」。これは、イギリスの広く、長い博物学的伝統も見落すことができないことを示していると思われる。この中のハドソンとは、小説『緑の館』<sup>(47)</sup>の作者として、また『ラ・ブラタの博物学者』<sup>(48)</sup>『鳥たちをめぐる冒険』<sup>(49)</sup>などで日本にもおなじみの自然観察家である。エルトンのこのことばにどの程度の重みを与えるべきかは未検討であるが、エルトンにとってのハドソンを考えると、思い出されるのは、ダーウィンにとってのホワイトである。ダーウィンが少年時代に『セルボーン博物誌』<sup>(49)</sup>を読んで、鳥の習性の観察に喜びをおぼえたというのは自伝の有名なくだりである。ヨーロッパ、とくにイギリスの博物学、ナチュラル・ヒストリーの伝統というものは見逃せないと思われる。エルトンが生態学を“scientific natural history”と呼んだことは明らかにそのことを示しているよう。

おわりに

「Darwin-Elton」と書かれ、「ダーウィニズムの復活」ともいわれるエルトンの生態学の方法とダーウィンの空隙を埋める方向を探りたいというのが本稿の目的であった。ダーウィンとエルトンの間にある何人かの人物とナチュラル・ヒストリーの流れを見出したことで、はなはだ不十分ではあるが、その試みの成果とし、集団遺伝学との関連などは今後の課題としたい。

また、ダーウィンの諸著作、ノートなどに見られる生態学的側面については紙幅の都合でここには触れることができなかった。稿を改めて補いたいと思う。

#### 文献

- (1) 渋谷寿夫「Darwinと進化論的生態学」(『動物生態学』朝倉書店 所収 一九六一)
- 川那部浩哉「エルトンとダーウィニズムの復活」(『侵略の生態学』思索社 あとがき)
- 沼田真「植物生態学のあゆみ」(『新しい生物学史』地人書館 所収 一九七三)
- 川那部浩哉「生態学の歴史と展望」(『現代の生物学九生態と進化』岩波書店 所収 一九六六)
- (2) 拙稿『ダーウィン』(清水書院 一九八一)一三五—一三六頁
- (3) これについては川那部浩哉氏の紹介がある『侵略の生態学』二一五—二一六頁
- 邦訳『動物の生態学』(渋谷寿夫訳 科学新興社)
- (4) J・ハクスリーについては、J・ハクスリー『進化と精神』(若林千鶴子訳 思索社)に八杉龍一氏による解説がある。
- (5) 『ジュリアン・ハックスリー自伝』I (太田芳三郎訳 みすず書房) 二五三頁
- (6) ホールデンはエルトンの師、J・ハクスリーと早く

- から親交があった。また、一九三〇年、ハクスリーの後任として王立研究所の生理学教授になった。
- (7) 邦訳『動物の生態』(川那部浩哉他訳 思索社)
- (8) 邦訳『侵略の生態学』(川那部浩哉他訳 思索社)
- (9) *Animal Ecology* (1927) 一頁
- (10) E・O・ウィルソン、W・H・ホサート『集団の生物学入門』(培風館 一九七二)一七五頁によれば niche の語を最初に用いたのは、J. Grinnell で種の分布の研究的な単位「すなわち、生息場所の区分として定義した」という。
- (11) *Animal Ecology* (1927) 六三頁  
*The Ecology of Animals* (1933) 二八頁
- (12) *Animal Ecology* 五五頁第八章 九章 *The Ecology of Animals* 第五章 六章
- (13) *Animal Ecology and Evolution* 五頁  
*Animal Ecology* 第十二章
- (14) 川那部浩哉訳『侵略の生態学』(一九七〇) 訳者あとがき 二一五頁
- (15) 渋谷寿夫「生態学の歴史」(宮地他編『動物生態学』朝倉書店 所収 一九六一) 四八七頁
- (16) 『侵略の生態学』あとがき 二一八頁
- (17) *Animal Ecology* 一頁
- (18) *Animal Ecology* 三頁
- (19) *Animal Ecology* 六八頁
- (20) Darwin "*The Structure and Distribution of Coral Reefs*" 二〇—二二頁の「これらの生物や……他の種類に年々消費され、碎かれて微細な泥になるサンゴの量は莫大なものにはがいない。……大きな防波堤を形成するポリプ体にさえ『消費する、消費される』というほとんど普遍的な法則があてはまるといふことを示しているからである」という部分である。
- (21) *Animal Ecology* 六八頁
- (22) *Animal Ecology* 一七九頁
- (23) *Animal Ecology* 一八〇頁
- (24) *Animal Ecology* 一八〇頁
- (25) *Animal Ecology and Evolution* (1930) 七頁
- (26) 八一—九頁
- (27) 五〇頁
- (28) 五〇頁
- (29) 六四頁
- (30) 六四頁
- (31) 七〇頁
- (32) 七〇—七一頁
- (33) 邦訳『動物の生態』(一九七八)(川那部浩哉他訳 思索社)
- (34) *The Ecology of Animals* (1933) 一一頁
- (35) 渋谷寿夫(前掲 一九六一)
- 沼田真「生態学の発展とその展望」(『生態学方法論』古

今書院 一九七九)

大竹昭郎「動物生態学の一系譜」(『動物生態学』共立

出版 一九七〇)

(36) エルトン、ミラー「動物群集の生態調査について」

(川那部浩哉他訳『動物の生態』所収) 二〇八頁

(37) 渋谷寿夫 (前掲 一九六一) 四八七頁

(38) エルトン、ミラー (川那部他訳『動物の生態』(前

掲) 二一〇頁

(39) 二一三頁 (川那部他訳『動物の生態』)

(40) 二一四頁 (川那部他訳『動物の生態』)

(41) E・O・ウィルソン、W・H・ボサート 巖俊一、

石和貞男共訳 (前掲)『集団の生物学入門』(培風館) 一

六三頁

(42) エルトン、ミラー (前掲) 二一五頁

(43) R・クラーク 鎮目恭夫訳『J・B・S・ホールデ

ン』(平凡社) 二三八頁によればホールデンは一九三三

年までの一〇〇年間にカナダで市場に出されたキツネの

毛皮に関するエルトンの集めたデータにもとづいて、集

団遺伝学的研究を行なった。

(44) クレメンツ、シエルフォードらの生態学上の概念の

批判的検討として、木村允「生態系概念の発生と発展」

(佐藤七郎編『現代生物学の構図』大月書店 所収 一

九七六) がある。

(45) *Animal Ecology* 七頁

しかし、この中の文献リストにはハドソンは挙がって

ない。エルトンが参照しているハドソンの業績は *Anti-*

*mal Ecology and Evolution* (1901), *The Book of a Naturalist* (1923) である。

(46) 柏倉俊三訳 (岩波文庫)

(47) 岩田良吉訳 (岩波文庫)

(48) 黒田晶子訳 (講談社)

(49) ノラ・バーロウ編 八杉龍一他訳『ダーウィン自伝』

(筑摩書房 一九七二) 二七頁

(東京工業大学助手)