

市野隆雄（2003）今西錦司の生物学-壮大なフロンティア精神の現代的意義. 科学 73（12）：1321-1327.

今西錦司の生物学は，野外に生きる生物の世界をひとりの哲学者が観察し，その全体像をとらえた壮大な物語とみることができる．今西の魅力は，フィールドにおいて自然を広く深く読みとる姿勢（フィールド主義），そして常に未踏で未知の分野をめざすパイオニア精神であり，先人の理論を検証することに忙しい現代のマクロ生物学がそこから学ぶべき点は多い．今西進化論はそのままの形では自然科学の俎上にのるようなものではないが，その含意は深い．彼がめざした「生物群集全体の進化史と共存機構の解明」をこれから科学的にすすめてゆくための道すじを探る．

今西錦司の生物学は，野外観察をつうじて生物の世界を俯瞰し，独自の直観によって生物の共存と進化の全体像を一つの原理で説明しようとする試みであった．地球の表面全体を薄くおおうようにして5000万種ともいわれる生物が生きている．最初の「1種」からここまで種数が増えていったのはどのようにしてか，また，いま現在これらの種はどうやって共存し得ているのか．これに対して今西が到達した結論の科学的な正否はひとまずおくとしても，彼の問いはどれも根源的であり，また常に時代を先取りする先駆的なものであった．

私事ながら私自身は高校時代に今西の著作や彼をめぐる研究グループの著作に出会ったことが京都大学へすすむ大きなきっかけになった．山，探検，フィールド重視・オリジナリティ重視の学問，フロンティア精神など，広い意味での今西グループがもつポジティブな面はその当時（70年代後半

ごろ)までのフィールド派の学生や若手研究者にとって一つの目指すべき理想像だった。

ただ今西の生物学自体は当時の我々にとって理解不能な部分も多かった。その中では「すみわけ」はわかりやすい概念で、生活形(形態や食性)の似た種同士がすみわけによって同位構造を形成しているという見方は、生物的自然の全体像を秩序だててとらえる新鮮な視座だった¹。しかし「種社会の統一性」が論じられたり「進化は種全体が一度に変わるべくして変わる」などの進化論になると、科学的な理解を超えていたと言わざるをえない。このことは晩年の今西が科学と訣別し、自然観の学としての「自然学」を旗揚げすることにつながっていった。彼自身、科学の仮説としてではなく、生物世界をみる一つの自然観として自分の進化論を位置づけたのである。以上のようなわかりやすさの違いから、すみわけ理論は美しいが今西進化論は言葉遊びにすぎないというような評価が一部でなされてきた。しかし、実は両者は生物社会の空間的、歴史的な成り立ちをとらえる、いわば今西生物学の両輪をなすものであることに注意する必要がある。

本稿では、枝を分岐させながら伸び広がっていった巨大な今西学のうち、生物学にかかわる三つの大きな分野をとりあげ、その現代的意義を検証したい。そのうちの二つ、すなわちすみわけ理論と動物社会学は、60年代以降、日本と欧米で研究が大きく展開した。いわば今西の着想が大きな結実につながった分野といえるだろう。一方、第三の分野としての今西進化論は、これまで科学としての進展があったとはいえず、生物学者からの辛口の評価も多い²。ここでは、今西自身も最後は科学として扱うことを断念した「生物社会(群集)の共存と進化の全体像の解明」にむけて、今後どのようなアプローチがあり得るかについて、最近の研究動向も踏まえながら検討したい。本稿の全体をつうじて、今西生物学のもつ非科学的な側面をクローズアップするのではなく、今西のパイオニア精神と、フィールドワークに根ざした全体的自然をとらえる直観的視野に学びたい。

すみわけ理論

生活形がよく似た種が別の環境にすみわけているという現象を、今西は溪流の石表面にすむ昆虫、カゲロウ類を観察する中で見いだした。複数種

のカゲロウ幼虫は、水温に応じて上流と下流という大地域的なすみわけをおこない、また同じ上流でも流速の速い場所と遅い場所というように小地域的なすみわけもおこなっていた。このように複数の近縁な種が少しずつ生息場所を違えて共存するという現象自体は、欧米でもすでに観察されていたが、今西のすみわけ理論のユニークな点は、それを種間競争の結果とみるのではなく、2種が「相対立しながらも相補的（協調的）にお互いの生活をなり立たせている結果である」と解釈するところにある¹。具体的には、カゲロウは他種と争って場所の奪い合いをするのではなく「（ある流速の場所に対応した）ある適当な大きさの石」があることや、「同種の仲間が近くにいる」ことなどによって、「各個体があらかじめ知っている、種ごとの生活の場」へ居つくと考えるのである。そして、このようなすみわけは、種社会の間だけでなく、生活形を同じくする複数種のまとまりとしての生活形社会同士の間でも見られ、生物全体社会はこのようなすみわけの重層構造からなっている、とするのが今西の生物社会構造論である³。

このような今西のすみわけ理論や、彼をめぐる研究グループの野外での研究スタイルは、当時の若手研究者に強い影響を与え、日本独自の野外昆虫生態学がその後発展する契機となった。英語圏での研究の流れとは独立に、日本では50～80年代にかけて野外の開放系における昆虫の生息場所選択重視の個体群研究が次々におこなわれ、世界的にもユニークな学問の流れを形成した⁴。これらの研究は、競争を否定はしていない。しかし実際の野外では、直接的な種内競争がおこる前に、各個体は自分の居場所を変えて移動しており、それが競争回避と昆虫個体数の安定化につながっている。日本の研究者らはそのことを重厚な野外データにもとづいて次々と示していった。このような昆虫の移動分散に注目した研究は、英語圏でもこれより少し遅れておこなわれるようになっていった。しかし重要な点は、日本での研究が、欧米の追随ではなく、今西と、より直接的にはその初期の共同研究者であった森下正明の強い学問的影響下で、独自におこなわれていったという事実である。

ひるがえって種間のすみわけについてのその後の研究展開はどうだったか。これは今西とは独立に、もっぱら欧米の研究者によってすすめられたと言わざるを得ない。しかもそれは大々的におこなわれ、60年代から70年

代にかけて世界の生態学界の中心的なテーマとなったのである⁵。また 80 年代になると、競争によるニッチ分化（すみわけや食いわけとほぼ同義）が自然界でどれほど普遍的なものかということについての論争が盛りあがった。この時代をつうじて多くの研究者がすみわけ的現象を記載し、すみわけのおこるメカニズムを科学的に論議したが、それらの中には今西の観察したカゲロウと同様、競争の認められなかったものもあれば、花蜜をめぐるマルハナバチ類の種間関係のように競争が検出されたものもあった。それらの事例をわかりやすく類別すると以下のようなになる。

1. 現在、種間競争がおこっている事例。2種が共存している地域では一方の種が他方を排除することにより、見かけ上の「すみわけ現象」が認められる。
- 2 現在、種間競争はおこっていない事例。これは以下の3つのパターンに細分できる。
 - 2-1 他種との競争を回避して別の場所を選ぶような個体の性質が自然淘汰の上で有利となり、互いにすみわけの性質が進化した。その結果、現在では直接の競争が事前に回避されているというもの。（過去には競争あり）
 - 2-2 過去の種間競争によって、多くの種が消滅し、現在残っているのはもともと生息場所を異にする種のみである。その結果、一見すみわけているように見えるもの。（過去には競争あり）
 - 2-3 2種それぞれがどのような生息場所を選好するかは、競争とは無関係な、別の要因によって自然淘汰を受けて決まってきたものである。現在すみわけているように見えるのは単なる偶然にすぎないというもの。（過去にも競争なし）

今西のすみわけ理論は、競争を完全に否定する点において上記の 2-3 に近い。しかし「すみわけは互いの相補的共存によってなり立っている」として、共存する他種の存在を重視する点で 2-3 と異なる。60~70 年代の英語圏では、主に野外でみられるすみわけの重なり具合などのパターンを理論的に分析することによって、種間競争の普遍性（上記 1）が強調された。しかし 80 年代に入って自然界で実際の競争が検出される事例が実はそれほど多くないことが指摘されるようになり、また、過去の競争の結果と

して現在のすみわけが成立しているのかどうかについても（上記 2-1 や 2-2），対象生物によっては全く競争の影響が認められない場合も多いことがわかってきた。

こうした研究動向は，種間競争が，群集の構造を決める上で普遍的に重要とはいえないことを示している．今西の直観によるすみわけ理論は，その意味では真実に迫っていたといえるのかもしれない．しかしここで重要なのは，欧米では新たな科学的方法論の確立によって上記の諸研究が実証的におこなわれたという点である．その方法論の一つは，野外で競争がおこっているかどうかを検証するための実験的手法（一方の種を除去して他方の動向を見るなど）であり，またもう一つは，競争があると仮定した場合に 2 種のすみわけの重なり度合いがどの程度になるかを理論的に予測するような数理生態学的手法である．今西の場合，このような手法や，またもっと根本的には，すみわけが進化するために必要な（淘汰に代わる）具体的メカニズムを提出することは結局できなかった。

しかし我々がここで今西に学ぶべき点は，仮説を科学的に証明するための手順ではなく，仮説そのものを生み出すまでの観察力や洞察力，そしてフィールドワークを通じて自然の中に隠されている美しいパターンを読みとろうとする執念だろう．京都の加茂川からはじまって，信州の山岳域，北海道，そして樺太と，ヒラタカゲロウ類のすみわけが垂直，水平的にどのように展開しているかを追いつめようとする彼の姿，そして得られた結果から生物社会の全体像を類推してゆくその鋭い洞察力は，今でも新鮮な感動を我々に与える⁶。

動物社会学

溪流でカゲロウを見，山岳域で樹木の垂直分布を観察する中からすみわけ理論を導いた今西は，次に蒙古や都井岬でのウマ，サルとの出会いを一つのきっかけに，霊長類の群れ内部における個体間関係を探る方向へと研究の進路を変更した．その後の実際のフィールドワークは主に後進の研究者たちがすすめることになるが，その研究手法や方向性に今西が与えた影響は大きい．特に個体ごとの個性を重視する研究方針（個体識別法の採用）

や、動物社会における文化的伝承を重視する立場⁷は非常に独創的なものである。サル学は、今西の直観的洞察がその後の大きな研究の流れを作り出した好例といえるだろう。

霊長類社会の研究が一般に良く知られているのに対し、昆虫社会の進化に関する日本人の貢献はあまり知られていない。英語圏では70年代、血縁淘汰説（遺伝子を共有している個体同士の間では利他行動が進化するという考え）によって昆虫社会の進化がすべて説明できるかのように言われた時期があった。しかし日本では、それ以外の生態的・行動的な要因を重視する実証的な昆虫社会研究が、世界を股にかけたフィールドワークという形で独自にすすめられた^{8, 9}。その中核をになった二人、坂上昭一と伊藤嘉昭は京大系の学者ではないが、動物の社会進化に関する今西の著作¹⁰に強い影響をうけ、その着想と志向性を自分の研究に取り込んでいった。現在では彼らの研究の貢献もあって、血縁淘汰ばかりでなく、否、それ以上に生態的・行動的要因が昆虫社会の進化に重要な役割を果たしたということが世界の共通理解となっている。

今西の着想が一つの契機となってはじまり、その後すばらしい展開をみせたサルと昆虫の社会研究。そこに共通するのは今西の「初登頂主義」であり、パイオニア精神である。当時、動物行動の野外調査は今からは想像もできないほどマイナーで、科学と認められないような雰囲気があったらしい¹¹。伊谷純一郎ら若い学生達がそれでもそこに惹き付けられたのは、それが誰もやっていない、しかも真に面白いと感じられるテーマだったからであろう。ここに我々は今西生物学の探検的性格をみることができる。未登頂の山、あるいは未踏破の地域だからこそ、そこへ行く価値がある。それが彼のメッセージであり、現代の細分化した学問に従事する我々がそこから学ぶべきものは多い。

進化論

今西進化論は、生存競争をつうじた自然淘汰を完全に否定する。自然淘汰理論を基礎としたネオ・ダーウィニズムの考え方は、要約すると以下のようになるだろう。「よりよく適応した個体がより多くの子孫を残す。その結果、そのような特徴をもつ個体が次第に増えていって、種全体として

もその方向へ変化していく（自然淘汰による小進化）。そして種が二つの集団に分割・隔離された場合、両集団は淘汰と遺伝的浮動（確率的な遺伝子頻度の変化）によってそれぞれ別の方向へと変化し、いつかは別の種になってしまう（大進化）」。

今西は、このような淘汰による変化は人為が加わった環境では起こるかもしれないが、自然界で新たな種が生まれることとは関係がないと考えた。その着想の基底には「生物社会はすみわけをつうじて、地質学的な長時間にわたって安定している」という彼の自然認識がある。今西進化論の特徴は、1. 自然淘汰による新種の分化（大進化）をみとめない、2. 大進化は急激に起こり、その種に属するすべての個体は短期間に変化する、3. 生物社会が長い時間を経ても安定な構造を維持できるのは、種間の競争ではなく協調によっている、などにまとめることができる。

今西進化論のもっとも大きな欠点は、自然淘汰に代わる整合性のある進化のメカニズムを提出していないところにある。その結果、彼は「変わるべくして変わる」などの表現をとらざるを得なかった。後進による研究が、すみわけ理論や動物社会学の場合のように進まなかったのも、この「メカニズムの欠如」が大きな原因だろう。しかしそれでも、進化にかかわる今西の数々の問題提起の中には、十分検討に値するものがあり、またごく最近、それらを科学的に扱うための方法論が整備されてきたものもある。ここでは、群集全体としての進化はどのようにすすんだのか、そして進化における競争と協調の相対的な重要性はどうか、という二つの問題について、最近の研究動向もふまえながら検討したい。直観と洞察だけによる今西進化論が単なる言葉遊びだったのか、それとも自然を深く見据えた予言的価値を含むものであったのか、という評価は、以上のような点についての科学的な検証を重ねることによってのみ明らかになるだろう。

共進化する群集という視点

今西は進化（大進化）を「すみわけの密度化」と定義づけた。そこには、進化を、生物社会構造の時間的变化ととらえる彼独特の巨視的な視線がうかがわれる。彼は、あとから出てきた種は、以前からいた種が利用してい

ない環境や資源を開拓することによって自分がすむべき場所をつくりだしていったと考える¹²。面白いことにこの考えは、ニッチ分化をすすめることによってより多くの種が生物群集内で共存し得るようになってきたとす最近の進化生物学の見解と似ている¹³（「競争は起こらない」とするところが今西独自だが）。しかしその「すみわけの密度化」が具体的にどのような歴史的過程を経てすすんできたかを知る手だては、ごく最近まで今西も、そして世界の進化生物学者たちも持ちあわせていなかった。もちろん化石記録を分析することによって生物群集の大まかな変動パターンを抽出することはできる。しかし化石はすみわけの密度化というような細かい解析には不向きである。

この閉塞状況を打開する方法論が、最近、分子遺伝学の発展にもなつて利用できるようになってきた。DNAの塩基配列による分子系統解析である。これを用いれば、たとえばカゲロウの種と種の間同类縁関係を、その分岐年代（種分化した時期）も含めて推測することが可能となる。仮想的な例として、きわめて近縁なカゲロウ4種を想定しよう。上流域で流速の速い場所と遅い場所にすみわけて共存しているA種（上流、速い流れ）とB種（上、遅）、および下流域ですみわけているC種（下、速）とD種（下、遅）の4種の系統樹をつくることで、彼らの種分化とニッチ開拓の歴史がはっきりと見えてくる。もし、系統樹が図1aのようになったとすれば、もともと下流域にすんでいたC種がある時点で（この年代も推定できる！）上流域に進出・分化し（A種とB種の母種）、その後A・Bの2種に分かれて流速を違えてすみわけるようになったと推定できる。一方、図1bのようになれば、もともと上流の流速の遅い場所に適応していたB種が流速の速い場所へまず進出し（A種とC種の母種）、その後A・Cの2種に分かれて上、下流にすみわけるようになったという歴史がわかる。

このように分子系統解析と現在のすみわけ状態の情報を組み合わせることによって、すみわけの密度化の歴史を跡づけることができるようになってきた。この分野の研究は欧米でもまだはじまったばかりである¹⁴。一方、これとは少し異なるが、やはり分子系統の情報を利用して、より複雑な群集の共進化（種間で影響を及ぼしあう進化）の歴史を解読しようとする試みを紹介したい。筆者らは現在、東南アジア熱帯雨林に分布するアリ植物

マカランガ属 10 数種と、その樹上に生息している生物群集について、歴史生態学的な研究をすすめている¹⁵。熱帯雨林といえば、今西がすみわけ理論の適用を断念した¹、いわくつきの多種混在の世界である。このマカランガ属植物の場合も、種間での顕著な空間的すみわけは見られず、大木が倒れた後などにできるギャップとよばれる比較的明るい場所なら数 100 平方メートルほどの狭い範囲に 5~8 種が入り乱れて共存している。この木本植物の樹幹は中空になっており、そこに植物種ごとに特定種の共生アリがすみついている。アリの巣の中にはこれまた特定種のカイガラムシという、アブラムシに近縁な昆虫がいて、植物から吸汁した液の未消化部分を肛門から甘露として出してアリに与えている。

さてアリは、植物を食べにくる昆虫などに噛みついてこれを追い払い、一方、植物はそのお返しに栄養体と呼ばれる食物をアリに与えるという相利関係が両者の間に成立している。しかし実は、このアリの防衛をうまく突破して植物を食べる特殊化した昆虫（チョウの幼虫など）までいるのだ。我々の研究は、マカランガ植物、共生アリ、共生カイガラムシ、そして特殊化したチョウ（それぞれが数種~数十種からなる）について一つ一つ、合計 4 つの分子系統樹をつくり、それらが共進化してきた歴史を東南アジア全域で探ろうというものである¹⁵。

アリとの相利共生関係をむすんだことによって（その時期は約 700 万年前であることが分子系統樹からわかっている）、マカランガ属は林内でも特に昆虫の食害圧の高い場所への進出（新ニッチの開拓）に成功した。そしてその後アリやカイガラムシをともなって、新しい別の種に分化していくことで「すみわけの密度化」をどんどんすすめてきた。これが我々の作業仮説である。実際、植物種ごとにその共生アリは別種で、それらアリ種がそれぞれ異なるやり方で植物を防衛しているため、植物を攻撃する昆虫相は植物種ごとに大きく違ってきている。このような外敵防衛をめぐるニッチ分化（防衛すみわけ）が、結果的にマカランガ属植物の入り乱れた多種共存をゆるしているのだろう。

今西が予見したすみわけの密度化による群集の共進化。その歴史的過程を、タイムスケールを目盛りながら再現できる時代がやってきたのだ。

相利関係の重要性

今西は生物社会の安定性について「それぞれの大陸での生物社会は完結性を具えており、それはおそろしく長時間をかけてつくりあげられた自然のプロダクトである」と述べている¹。そしてこの安定性は、すみわけを通じた種間の協調によって維持されているとした。

歴史的に安定した生物社会の典型ともいえる、ボルネオの熱帯雨林での研究¹⁶や、アフリカ熱帯、タンガニイカ湖の魚類群集の研究¹⁷では、競争もみられる一方、種間の相利関係や協調関係が群集構造を維持する上で重要な役割を果たしていた。このことは、群集が安定化に向かうにつれて競争を介したすみわけが飽和状態となり、他生物と相利関係をむすんで新ニッチを開拓することによってしか新規の参入ができなくなることを示唆しているのではないだろうか。先のアリ植物の例は、そのような相利共生による新ニッチ開拓の典型例といえるかもしれない。

上に述べたような「安定化した群集においては、相利関係が、すみわけの密度化と多様化を生み出す主要因となる」というシナリオを、ここでは相利-多様化仮説と呼びたい。もしこの仮説が正しいとすれば、歴史的に安定した群集ほど、相利関係が高い頻度で見つかることになるだろう。あるいはまた、特定の生物群をみた場合、新たな相利関係を獲得した系統群は、そのような相利関係をもたない近縁の系統群（姉妹群）よりも適応放散のスピードが速く、進化の歴史のなかで次々と新種を分化・確立させていったということが、分子系統樹の比較から明らかになるかもしれない。今後、この相利-多様化仮説を検証していくことで、今西が提起した「安定した生物社会は、協調的なすみわけの重層構造によって構成されている」というシェマの意味もより鮮明になることが期待される。

生物の進化は基本的には自然淘汰と遺伝的浮動によってすすむとあってよいだろう。しかし、たとえば大進化のおこるテンポは急激なのか、それともゆっくりなのか¹⁸、進化が作用するレベルとして個体、集団、種の相対的な重要性はどうか¹⁸、そしてまた、群集構造を「『遺伝』によって進化する実体」としてとらえることは可能か¹⁹、など未解決の、しかし興味深い問題が山積している。

未登頂の高峰はまだたくさん存在し、パイオニア的研究を待っている。本稿でとりあげた群集の共進化解析や相利-多様化仮説もそうだが、フィールドワークを軸として、現代の多様化した研究手法をうまく生かせば、このような未踏峰に挑むことは可能だろう。その時に定石通りのマニュアルやルート地図はいらない。未知をもとめる強い意志と、自然を深く読みとる洞察力こそが何よりも必要だろう。今西の残した一連の著作が能弁にそのことを語っている。

文献

- ¹ 今西錦司：生物の世界，弘文堂（1941）
- ² L. B. ホールステッド：「今西進化論」批判の旅，築地書館（1988）
- ³ 今西錦司：生物社会の論理，毎日新聞社（1949）
- ⁴ 久野英二（編）：昆虫個体群生態学の展開，京都大学学術出版会（1996）
- ⁵ M. ベゴンら：生態学-個体・個体群・群集の科学，京都大学学術出版会（2003）
- ⁶ 今西錦司：溪流のヒラタカゲロウ，今西錦司著，日本山岳研究，中央公論社（1969） pp. 217-273
- ⁷ 今西錦司：人間性の進化，今西錦司編，人間，毎日新聞社（1952） pp. 36-94
- ⁸ 坂上昭一：私のブラジルとそのハチたち，思索社（1975）
- ⁹ 伊藤嘉昭：狩りバチの社会進化，東海大学出版会（1986）
- ¹⁰ 今西錦司：人間以前の社会，岩波書店（1951）
- ¹¹ 大串龍一：日本の生態学-今西錦司とその周辺，東海大学出版会（1992）
- ¹² 今西錦司：自然と進化，筑摩書房（1978）
- ¹³ D. J. Futuyma: *Evolutionary Biology*, Sinauer (1998)
- ¹⁴ J. B. Losos et al.: *Nature*, **424**, 542 (2003)
- ¹⁵ 市野隆雄・市岡孝朗：生物間相互作用の歴史的過程-アリ植物をめぐる生物群集の共進化，佐藤宏明ら編，群集生態学の現在，京都大学学術出版会（2001） pp. 353-370
- ¹⁶ 井上民二：熱帯雨林の生態学-生物多様性の世界を探る，八坂書房（2001）
- ¹⁷ 堀道雄（編）：タンガニイカ湖の魚たち-多様性の謎を探る，平凡社（1993）
- ¹⁸ S. J. Gould: *The Structure of Evolutionary Theory*, Harvard University Press (2002)
- ¹⁹ T. G. Whitham et al.: *Ecology*, **84**, 559 (2003)