動物生態学の諸問題１：

進化学的生態学の諸問題とその解決の方向

S. A. Severtsov

訳：和田一雄・藤巻裕蔵

生態学が独立した科学になったのは，100年前のことである．その始まりは，モスクワ大学のK. F. Rul'e教授(1814～1868)のすぐれた講義である．ロシアでは，最初の生態学の研究がN. A. Severtsovによって1855年に出版された．これは，「ヴォロネジ県の哺乳類，鳥類，爬虫・両生類の生活における周期現象」で，彼の学位論文である．その後，Haeckel(1866)は生態学の目的を次のように定義した：「生態学は生物と環境との相互関係を明らかにする全般的な科学であり，その環境には広い意味での生存のための全ての条件を含める．それらの諸条件の一部は生物的自然であり，また一部は無生物的自然で，私がすでに述べたように，どの生物もそれらに適応せざるをえない」．

このように，生態学は生物と環境との諸関係を研究する．現在，われわれは生物と環境との諸関係を二つの型，つまり生理学的分野と生態学的分野に分ける．

生理的過程は，同一の動物でも，物理・化学的諸要因の様々の影響により変化する．生理学者は研究の中で，これらの条件やそれらに対する生物の反応の観点を離れることができない．環境の物理・化学的諸条件の変化は，動物の体制(形態)に変化すら起こすことができる．動物の生理的特徴と種の生理的反応水準は，明らかにその動物の分布限界を決定している．しかし，生物と環境との生理学的と生態学的な諸関係は多様である．例えば，食物の摂取とその消化過程は生理学者の研究課題であるが，その種と生物群集の他の構成員との複雑な関係に依存している食物を得る条件の解明は，生態学者の課題である．生態学的諸関係は生物と環境との諸関係全てとある環境条件に対する生物の反応を含んでいるので，生理学的諸関係より多岐にわたる．実際には，生態学者は，今日までおもに環境の非生物要因の生物に対する影響，変異性と遺伝性の諸問題を研究してきたが，生存のための闘い(борьба за существание)の問題に注意を向けることは少なかった．

広い比喩的意味での生存のための闘いは，Darwinが理解していたようなもので，個体の生存に破滅の危機がせまったとき，または個体の生活機能－食物摂取・呼吸・繁殖－が周囲の環境の中で障害を受けたとき，すなわちある時期に個体の生活が多少とも継続してうまく環境にうちかっていないときに起こる．しかし個体はばらばらなものではなく，孤立して生存するものでもない．生存のための闘いの過程は，死んだ個体と交代して絶え間なく新個体が生まれてくる個体群で起こり，種は相当数の個体の死亡にもかかわらず存続する．

それゆえ，全体としての種個体群，すなわち個々の個体ではなく．個体群を構成する個体のいくつかの集まりが，生態学で取り扱う主体でなければならない．私は種と環境との相互関係，すなわち環境に対する種の生態学的影響やまたその逆の影響について述べることができる．これらの関係が，それぞれの個体の生理的過程を規定する生理学的諸関係とは異なった段階にあることは明らかである．そのため，生態学は種とそれをとりまく環境との関係を

研究しなければならない．このさい，生態学はその動物種の形態・生理学的特徴とその種の生息場所の諸条件の全複合体に関する知見に基づくことになる．

進化学的生態学(эволюционная экология)は，まったく新しい科学の分野である．それは約15年前，私が動物の繁殖の生物学に関する最初の論文(S. A. Severtsov 1932)を発表したときに始まった．

進化学的生態学とは，生態学的諸関係や種の進化のさいに生ずる生存のための闘いの形式(форма)と型(типа)の変化の研究である．この研究のため，私は生態学的諸関係の研究に比較の方法を導入し，形態学者の系統学的研究結果と古生物学のデータを基礎とした．研究対象となるのは，個々の個体ではなく世代交代が行われている個体群なので，生物統計学(биостатистика)が用いられなければならない，私は個体群動態に関心をもち，ばらばらの個体ではなくいくつかの集まりを対象として，生物と環境との諸関係の特別な法則性を研究する．これらの研究の出発点となるのが，A. N. Severtsovの動物形態学説である．それゆえ，進化学的生態学にとって重要な意義をもつのは，生理学的観点ではなく，生態学的観点に立った生物の適応性の問題の研究である．生存のための闘いや自然淘汰の実り多い研究は，進歩した現代の生態学で用いられいる概念－生物繁栄力(биотический потенциал)・生活型・生態的地位－(これらの概念は弁証法的唯物論とDarwinの進化論の立場から慎重な再検討を必要としているが)なしは行えない．生態学的諸問題へのこのようなアプローチは，理論生物学やイデオロギー戦線での闘いに価値ある結果をもたらすだけではなく，多くの国民経済の緊急の諸問題の解決をも可能とするであろう．われわれが自然における野生動物の個体群動態の法則性を明らかにすれば，意識的に諸条件を変化させ，それらの過程を支配することも可能となる．

私が進化学的生態学の研究を始めた1930年には，「個体群動態」という概念そのものはまだなく，自然における動物の数の変動については非常にわずかしか知られていなかった(魚類学と陸水生物学の研究を除き)．もちろん，ネズミ類の大発生は知られていたし，有蹄類の間に広がる伝染病についても書かれていた．年によりリスの毛皮の調達数が少ないことが，リスの他地方への移動によって説明されていた．外国ではハドソン湾会社の毛皮貿易統計による毛皮獣の数の変動に関するHewitt(1921)の初期の研究だけが発表されていた．しかし外国における研究よりはるか以前，1900年にはロシアのTurkinの研究が発表されていた．彼はロシアの毛皮貿易統計から毛皮獣の数の変動について初めて述べた．しかしこの研究はあまり知られておらず，まったく過小評価されていた．1930年代の初めに，レミングの大発生を太陽黒点の周期によって説明したElton(1931)の研究が発表された．やや遅れて，イタリアの数学者Volterra(1933)の生存のための闘いを数学的理論で述べた著書が出版された．V. M. Zhikov教授が指導していた毛皮産業中央科学研究所の非常に興味深い研究は，ネズミ類やハタリス類に関する防疫機関の研究と同じように，毛皮獣の捕獲数の予測には非常に価値ある成果となった．この研究までは，動物の数の周期変動について述べられてはいたが，利用されたのは毛皮貿易の統計，または狩猟雑誌に断片的に見られる動物の大発生や絶滅についての報告だけであった．

第一に，私は毛皮調達統計よりはるかに正確なデータを得られる狩猟業における野生動物の個体数調査を利用した．これを利用して，全体として個体群動態を，増殖，大発生とそれに続く伝染病やその他の原因による個体群の減少，新たな個体の増殖のサイクルの統一的過

程として捉えようとした．野生動物の個体数の統計によって幼体と成体の死亡率を区別し，変動の可能性を予測しにくい種類の獣の増加と減少の過程を研究することができるようになった．私は，あらゆる動物で，レミングの個体数の周期現象に似た周期的な減少と増加を明らかにした．このほか，野生動物の個体数統計の研究により，個体的死亡率が決定されただけではなく，それぞれの種について分かった死亡率の特異性とその著しい不変性が明らかになった．このことによって，個体群の増加と減少の曲線の正確な過程を理解できる．個体群動態の曲線の研究には多大の注意がはらわれた．私は南ウラル地方で特別の野外研究を行い，幼体の減少は成体のそれとは異なった指数曲線を描くことを明らかにした．個体群の増加と減少の曲線の研究により，しばしば断片的な統計資料を補うこと，いろいろの種の個体群動態を比較すること，少数の種について明らかにされた死亡率から多くの種について知られている「種の寿命の指数」を出すことが可能となった．第二に，この研究の重要な点は，私がアロモルフォシス(ароморфоз)の理論から出発して個体数の法則性を外部環境のある程度偶然の変動の結果ではなく，自然淘汰，種が「環境抵抗(сопротивление среды)」にうちかてるようにする適応によって生存のための闘いの中で獲得された，また獲得されている形態・生理学的適応の現れとして検討したことである．生物繁栄能力と環境抵抗の概念については，ソ連では1930年に私が発展させ，アメリカでは1931年にChapmanがこれらの用語を提起した．

進化学的なアプローチは，個体群動態の一般理論をつくること，Chapmanの「環境抵抗」という量的概念を区分することを可能にした．私は次のように区分する：1)肉食動物，非伝染性疾病，偶然の事故による個体的死亡，2)非常に高い個体群密度と関係のある伝染病による大量死亡，3)個体群密度と関係のない不可抗力的現象による大量死亡である．個体群動態を規定している生態学的緒関係の複雑な状況を明らかにすることは，弁証法的唯物論の立場から出発することによってのみ可能となる．この研究には，比較の方法が用いられ，材料としては形態・生理的発達のいろいろの段階にある動物が利用された．個体群動態理論の発展のために非常に重要なのは，私の研究が有用動物(промысловое животное)について行われているため，応用研究の諸結果を理論的普遍化のために役立て，また逆に実際面で必要な理論的基礎を研究者に与えることができたことである．

高等な体制をもつ多くの有用動物にとっては，気象要因の影響は小さい．このようなことで，私はこれらの動物について，捕食者と被食者，寄生者と寄主などの相互関係を研究できた．

私は脊椎動物の個体群動態の比較研究を行い，次のことを明らかにした．

1)個体群の絶対密度が大きく変動するにもかかわらず，個体的死亡率は非常に安定しており，研究に用いられた全ての種で年齢別の死亡曲線の変動が小さいこと；

2)個体的死亡率が非常に高いこと；

3)これらの死亡率の種特異性．

死亡率のこのような安定性と特異性は，動物の種の最も基本的な特質である．個体の種としての寿命，性成熟の始まる年齢，出生率，食物の種類，要するに生活型や生態的地位の概念に含まれるすべての特徴が死亡率を規定している．しかし私の見解では，これらの概念は，西欧の生態学者や彼らにしたがったKashkarov(1938)が述べた概念と比べて異なった取り扱い受けた．外部環境に対する種の全般的，また部分的な諸関係の概念では，Vasnetsov(1938)

だけが生態的地位について私に見解に近かった.

これらの研究の結果，私は「個体群動態の型」を明らかにした．私は，11の型とそれらのうち一つ型について三つ変異型を記載した．現在いくつか新しい型を記載するための資料が蓄積されている．行われた全ての研究の重要な結論は，それぞれの種がそれ自身の形態・生理学的特徴と同様に，個体群動態の特殊性によってはっきりと特徴づけられるということである．種の個体群動態は，その種の形態学的構造の生態学的表現である．オオカミの個体群動態の特殊性は，オオカミが属する目，科，属，種のあらゆる特徴によって規定されている．リス類とハタリス類は，ハタネズミ類とネズミ類のように，形態・生理学的体制と同程度に個体群動態の特殊性によって区別される.

私はこれを基礎としてEltonやVolterraの理論を退け，個体群動態の一般理論をまとめることができた．1930年代の初め，Eltonはネズミ類の大発生を太陽黒点の35～11年周期によって起こされる気象の周期的変動で説明した．Volterraの理論によれば，自然における動物の数の波状変動は，捕食者と被食者の個体群間の相互作用の結果である．1942年にElton自身現在の知識のレベルでは動物の数の変動を説明する十分な理論をまとめることは不可能であると述べ，自分の仮説を放棄した．Eltonの理論的行き詰まりは知識の不足によるものではなく，実際の材料への間違ったアプローチと動物の適応に対する不十分な分析によるものである．Volterraの基本的誤りは，彼が生態学的諸関係をあまりにも図式化しようとしたことにある．彼は，一方では捕食者と被食者，寄生者と寄主との関係を区別せず，またもう一方では自分の数学的方程式の単純化のため，全ての動物個体群が種の特徴によってのみ区別される同質の個体から成っていると考えた．彼のこのような理論的前提は正しくない．なぜなら，任意の種の個体群は，年齢によって自然に占める場所が異なり，防御と攻撃の方法も異なり，したがってそれらの死亡率がまちまちな様々の年齢の個体から成るからである.

このことは，同一世代の減少曲線，個体群の数の全体的な増加，伝染病のさいの個体数の減少を示す私がつくった個体群動態のグラフで明らかである．草食動物と肉食動物の任意の種を取り上げてみる．両方の動物とも春または夏に新しい世代が生まれる．そのとき1年の最大のピークとなる．成体は，その種に特有の指数曲線を描いて減少する．幼体は，個体の発育過程との関連で死亡率が徐々に減少する変わりやすい指数をもつ極めて複雑な曲線によって減少するが，いつも成体の減少より著しい．私のデータは，自然は生息できる数よりはるかに多くの個体を生産するという広く知られたマルサス主義的見解に著しく矛盾している．このような見解は間違っている．二つの繁殖期の間の老体の減少を補うのに必要な数の子，さらに伝染病または天災による大量死亡後の個体群の増加を保証する若干の余分な子が生まれるだけである．動物の大部分は，成体も幼体も捕食者のために死亡する．Volterra(1933)の出会いの原理によれば，捕食者が被食者を食べるような出会いの回数は，両者の個体数の積に比例する．結局，次の年の生産者の数が前年よりも少し多くなるように成体と幼体が生き残り，個体群は年毎に徐々に増加する．死亡率は一般に非常に高く：哺乳類では，1年間に成体で40～50%，幼体で50～60%；鳥類ではさらに高く，1年子で85～90%に達し，非常に耐久力のある成体では年に10～15%である.

こうして，多くの種で，1つがいが4～5匹あるいはしばしばそれ以上の子を産むような条件下では，個体数の年間のピークを無視できない．草食動物の出産と同時にまたは少し早く，肉食動物でも新しい世代が生まれる．肉食動物は様々の偶然的原因で死亡するが，そのほか

にも獲物の個体数と関係がある獲物捕獲成功も死亡率に影響する．食物が不足すると，肉食動物では，まず幼体で死亡率が増加する．この詳しい過程について私はまだ知らないが，この事実にはまったく疑いがない．肉食動物は，死亡率の増加のため，食物となる動物を食べ尽くすほど速くは増加できない．肉食動物はまたその増加を止めることもできない．結局，草食動物を最小にするような伝染病の流行する密度に達しない限り，草食動物の個体数も肉食動物の個体数も増加する．獲物の減少は肉食動物の死亡率の増大をまねき，出生率を減少させるが，捕食者は，減少しても伝染病ですでに減少した被食者の個体群をさらに続けて低密度にする．私が確認できた限りでは，肉食動物の個体数は草食動物の伝染病の流行後1年を経てすでに最小に達している．その後，草食動物でも肉食動物でも個体数が新たに増加し始める．私が確かめた動物の数の周期的波状変動の状況は，Eltonの理論とはまったく異なっている．

伝染病流行後の最少個体数から伝染病流行のピークまでの過程には数年かけての増加が必要で，大部分の動物では1年で達せられることはないであろう．交尾期や出産期における豊富な獲物，適当な温度と湿度，その他の諸要因は個体群の増大を促進させることができる．不適当な諸条件は，この過程を抑制する．このため，規則正しい個体数の変動リズムが乱されるが，このことは死亡率の高い繁殖力の大きな種でとくに著しい．中央地帯のリス類は好適な年には2子を3回産む．ネズミ類では温暖な秋には繁殖期が延び，春まで残る繁殖個体の数が非常に増加する．これに続く夏の食物が豊富で，冬の到来が遅いと，ネズミ類は広い地域にわたって大発生する．これが，Vinogradov(1934)のいわゆる「ネズミ類の襲来」または「大波」である．この現象はおよそ10～11年おきに繰り返されるが，これはネズミ類が2年連続して非常に増加するような例外的に好適な気象条件の結果である．大発生のピークはツラレミヤ(野兎病)などの伝染病によってなくなり，肉食動物の個体数も伝染病による獲物の減少の影響で減少する．個体数の毎年の増加の過程と伝染病のピークに関する不明確な理解が，しばしば研究者を誤った結論に導く．気象の偶然的変動の影響は多産の動物に顕著に現れ，鳥類や有蹄類にはわずかしか見られないことは明らかである．

気象変動とこれによって起こる食物の一般的な不足は緑色植物を食べる動物に影響するが，実り具合が大きく変動する植物の実を食べる多産な動物には，さらに著しい影響を与える．このことは，ハタリス類，リス類，ハタネズミ類，ネズミ類のような種の比較によって指摘できる．

動物が多産ではなくなるほど，個体数の変動の波はより長く，より緩やかになり，気象要因の影響も小さく，伝染病の危険も減少する．

有用動物で生存のための闘いの発現としての個体群動態の法則性を研究するにあたり，人間の影響を考慮せざるをえない．ソ連におけるリス類とノウサギ類の捕獲数曲線を分析すると，それらの個体群の増加は指数曲線を示さない．正常な曲線は少数の地域だけで見られた．この現象の原因となったのは狩猟で，そのため1年で増加した分はほとんど全部が死亡する．それゆえ，食物が多い年には子の数が多く，捕獲数(毛皮の「収穫」)も多い．ウクライナのヨーロッパノウサギ(*Lepus europaeus*)では，繁殖期に温度と湿度が最適に近づくような好適な春には同様のことが観察される．生物群集の変動は，ウクライナやタタールにおけるヨーロッパノウサギのようによく狩猟対象となる種では見られない．ドイツではシカの個体数が狩猟によって適正に保たれており，悪条件の年の影響は死亡よりは子ジカの初期の生長停止

や成体の角の発育不良として現れる．好条件の年に，子は冬までに悪条件だった前年に生まれの1.5歳の子に相当する大きさになる．

これまで，野生動物における伝染病の発生と伝播の機構について，われわれはまだよく知らない．ハタリス類で，個体群密度と伝染病の発生・伝播との関係だけがはっきりと明らかにされている．すなわち，Kalabukhov(1934-1936)の研究によると，個体群密度が巣穴の数で1ha当り1～2か所と低いときには，伝染病は発生しない．したがって，伝染病が発生するような個体群密度の上限と下限がある．

伝染病が流行していないときのウイルスの保存条件はまだ極めてわずかしか知られていない．しかしこの諸条件が非常に多様であることには疑いない．もちろん，刺傷性昆虫，ダニ，水，空気を通してと直接の接触で伝わるツラレミヤのような伝染病と中間宿主を通してだけ伝わる春脳炎との間には大きな相違がある．刺傷性昆虫が著しく増加する温暖な年とトナカイの炭疽熱流行の関係には疑う余地はない．ペストは直接にも伝播するが，マーモット．ハタリス，ハタネズミでは，ノミが主要な伝播者になる．

伝染病発生の可能性は動物の絶対密度だけではなく，健康な個体と感染した個体との接触頻度または確率にも依存している．このことはTopley(1926)によりネズミを用いた実験条件で明らかにされたが，自然状態ではどのようにして起こるかについて，われわれは分かり始めたばかりである．Rall'(1936)は，動物の活動力が伝染病の発生と伝播に大きな意義をもっていること，すなわち動物が互いに接触するほど伝染病は確実に伝播することを明らかにした．彼はこの現象を「力学的密度(динамическая плотность)」と呼んだ．ある場合には伝染病の発生に先だってネズミ類の個体数がha当り巣穴70,000か所までになり，他の場合には200～300か所にしかならないのは何故かの説明をこのような観点から明らかにしなければならない．一部の場合，伝染病は，個体群密度が2種，例えばハタネズミとミズハタネズミの密度が一緒になったときに発生する．このような場合，ミズハタネズミはウイスルの保有者であるが，本質的に異なる生態的地位を占めているハタネズミが大発生して移動し，ミズハタネズミと接触して，ツラレミヤの発生を可能にする．肝臓ジストマの感染によるユキウサギの死亡は，湿潤な場所では乾燥した場所におけるより多発するが，乾燥した場所では雨の多い年に起きている．これは肝臓ジストマの中間宿主の軟体動物(*Linneus stagnatilis*)の大発生によって説明される．

感染の多くの場合に，中間ウイルス保持者と最終ウイルス保持者の安定した存在がきわめて重要である．

ある種がその生態的地位の特徴によって感染を避ける生態的免疫の現象により，また個体の感染に対する感受性がないか，あるいは発病しても死ぬことのない生理的免疫の現象によって伝染病の経過は複雑化する．

上述のことから，生存のための闘いで重要な意義をもっているのは，個々の個体ではなく，種の生態的に異なる個体群を構成している多数の個体なので，個体数の合法則性は重大な役目をはたす．捕食者と被食者，寄生虫と寄主，ウイルス保持者と発病しやすい動物との相互関係といった全ての過程は，一定の地域を占める個体群で起こる．個体群動態と生存のための闘いの法則について，私は研究を始めたばかりである．草食動物に比べて強化された肉食動物の繁殖力についての法則，伝染病の拡大を決めている諸法則について，さらに研究し，確実にしていくことが必要である．後者はそれ自身の理論的意義と実際的重要性から，とく

に大きな意義をもち，将来の研究に重要な成果をもたらすことが期待できる．私は個体数と死亡の増加曲線の研究に基づいて，様々の種の個体群動態をグラフに再構成する方法を研究した．グラフには個体の年齢構成(S. A. Severtsov 1940)，1年間に生まれた子の数とその減少，個体群の増加過程，周期的疫病死が書き加えられた．これらのグラフは，それぞれの種の個体群動態が形態・生理学的特徴と同様に，まさにその種，属，科，目，綱に固有の特徴もつことをはっきりと示した．それぞれの種には，その体制と生態に依存した死亡率がある．大小様々の分類グループのそれぞれには，その体制と生態に規定された生存のための闘いの特徴がある．胎生と卵生，子に対する世話，草食性と肉食性の生活様式，木の実，緑色植物，木の枝といった食物，安定したまたは変動しやすい食物源，何らかの感染の可能性とその他の要因，これら全てが死亡率と寿命に反映し，同様に出生率の平均値と変動にも反映する．1年間の個体的死亡率と個体数が非常に安定していることが，これらの研究によって確かめられた．このことは，おもな死亡要因としての捕食者が被食者の個体数と同時に変動することを示している．また死亡の質的状況も強調する必要がある．食物連鎖の各段階の動物は，獲物の攻撃や探索にその種に固有の特徴を備えた連鎖上位の動物に食べられる．被食者もその種自身の，行動の特徴，隠れること，防衛，巣穴堀り，冬の食物の確保など方法によって質的に異なる特徴を多分もっている．したがって，捕食者はこのような種の被食者を捕獲することへの一定の適応をもたなければならない．私は「環境要因」を統合的表現としていつまでもそのままにしておくことはできない．私はこの影響を量的にも質的にも詳細に分析し，自然を理解し，それを人間の必要に従わせようとするなら，環境要因が動物の形態と進化にどのように影響しているかを明らかにしなければならない．

私は鳥類と哺乳類について，いくつかの個体群動態の型について述べたが，それらの型は不可欠の要素としてそれらの種の生活型や生態的地位の特徴に入らなければならない．これらの型の数は，われわれの知識の発展に伴って増加するであろう．これらの型についての知識も次第に正確になる．これらの知識は，動物生態学の諸問題を正しく整理し，解決でるので，今後の生態学研究に大いに役立つであろう．

文献には，生存のための闘いの概念について，論理的な考察と定義が少なからず見られる．これらをさらに発展させるため，動物の死亡の原因と死亡数を特徴づけている具体的データを得る必要がある．そのようなデータは，今日まで述べられてきた若干の意見を批判的に検討できるようにする．Engelsは「自然弁証法」の中で次のように述べている：「なによりもまず動物界と植物界における*過剰個体数*によって起こされる闘いに厳密に限定されるべきで，これらの闘いは，植物界のいくつかの発展段階と動物界の低い発展段階で確実に起きている．しかし，古い種が絶滅して新しいさらに進化した種がその地位を占めるように，種が過剰個体数*なし*で変化するような条件を，このような闘いからはっきりと区別するべきである；例えば，動物や植物が新しい地域に移住したとき，そこで新しい気候，土地，その他の諸条件が変化する．この場合，*そこに*適応する個体が生き残り，強化した適応によってさらに新しい種へと変化し，一方変化しない他の個体は死亡し，ついには不完全な中間段階の個体とともに絶滅するのであれば，これは*一切のマルサス主義なしに*起こり得るし，実際に起こるのである；マルサス主義がこの場合に何らかの役割をはたすことを認めるとしても，マルサス主義は上記の過程を変更することはなく，せいぜいこの過程を促進するだけである」．Marxは，Engelsへの手紙(1862年6月18日)とKugelmanへの手紙(1870年6月18日)の中で，生存のた

めの闘いの思想の人間社会への持ち込みを批判し，DarwinがMalthusの思想を動物社会と植物社会に導入し，過ちをおかしたことを指摘した．この見解は極めて正しく，新しい，またMarxの時代にはまだ知られていなかった生態学的事実によって確認される．Darwinは動・植物界に個体の大量死亡があることを説明しようと努めた．死亡率が高いことは，Darwinによって明らかにされたが，死亡要因の特徴についてわれわれが現在もっているようなデータはなかった．彼は，動物の高い死亡率を繁殖による個体数の等比級数的な増加だけで説明しようとしたが，増加は生存のための闘いの死亡により止るので，自然ではそのようなことは観察されない．

一般に，個体数過剰という要因の意義は著しく誇張されたが，生存のための闘いの最も重要な型は，生物の増殖に無関係であることが分かった．Timiryazev(1922)は全ての動物を巨大な全体の中に組み込む無限に複雑な相互関係や従属関係の網の目を常に考慮すべきと正しく示しているが，私はDarwinが生存のための闘いをどのように理解したかについて正確な知見を受け入れる状態にある．

一部の研究者は，生存のための闘いの概念を細分しようとしている．Lloid MorganはPlate(1913)に手を加えて分類し，彼らは次のように区分している：1)気象要因や病気との体質的な闘い，2)組織的な敵，とくに捕食者，寄生虫，バクテリアなどとの種間の闘い，3)食物，場所，繁殖のための種内の闘いである．生存のための闘いのこの概念区分は事実と一致しないし，Darwin学説の今後の研究に無益なので，これに反対せざるをえない．生存のための闘いの本質について，文献に見られるこれらの研究者たちの理論的考察を批判的に検討する必要はないであろう．Darwinの考えに戻り，彼が示した概念の広い比喩的な意味を受け入れるが，弁証法的唯物論に基礎をおくロシアの生物学者の現代の諸成果に基づいて，それを修正する必要がある．Darwinの規定では，関係の能動性が強調されている．「闘い」という用語自体，少なくとも2個体間に何らかの競争関係を前提にしている．実際に，Darwinは食物をめぐって争っている*Canis*属の2個体について，または旱魃と闘う植物について述べている．このような記述は誤解をもたらす．生存のための闘いの真の実態は個々の個体ではなく，種全体である．

現在，種は自由に交配できる集合体と定義されている．種についての現在のあらゆる定義では，種はまず同種個体の集まりであることが強調されている．現代の生態学者は，しばしば無意識のうちに種の理解の中にこの新しい内容を持ち込んでいる．私は，1940年にキエフで行われた生態学会議で，このことに注意を向けた．その会議のメンバー全ての発言では，種は他の種の個体群とは異なった，それなりに周囲の環境と関連をもち，その環境に影響を与える生物個体群として考えられるというように感じられた．この個体群は環境の影響に，まず増大または減少で反応する．分類学者が指摘する種の分類学的特徴は，生態学者にとっては識別のための記号としての関心があるだけで，それらは種の本質を反映していない．生態学者は生物量の概念を研究に導入した．生態学者にとっても，産業に携わる者にとっても，個々の個体だけでは経済的意義をもたないので，重要なのは個々の個体ではなく，個々の個体とは別の周囲の環境に影響を与え，周囲の環境の影響を受けて変化する個体群を構成する若干の個体の集まりである．個体の歴史はその死亡で終わるが，個体群の中では死亡した個体に代わって新しい個体が生まれ，個体群の生命は継続する．それゆえ，生存のための闘いの主体となるのはいくつかの個体の集まりで，それが全体に種の全個体群とならないと，種

の生態学的に分かれた個体群となる．種は，酸素，食物，水，悪天候と天敵からの隠れ場所，最適な，またはどのような場合でも最低の限界を越えず個体群の存在に十分な量のその他全ての条件を備えるべきいくつかの地域を占めている．生態的諸条件が量的に，または質的に著しく変化すると，種は形態の変化によってその変化に適応するか，または絶滅する．

Darwinの例に戻り，私は別の方法でそれらを定式化しなければならない，植物は個々の個体として分布域の砂漠のような周辺部で乾燥と闘うのではなく，種として移動し，空間，土壌，光，湿気のために闘うということが，私にとって重要である．この闘いの中で，若干の個体は結実まで生き残ることができずに死亡するが，他の個体は生き残り，全体として新しい条件により適応した子孫を残す．数世代を経て，この種は新しい地域に定着できる．

このように，生存のための闘いの真の主体となるのは，個々の個体ではなく，個体群を構成する同種の個体のいくつかの集まり，つまり種の生きた統一体である．私は環境の非生物的要因や生物的要因との直接的な闘いと間接的な闘いとを，生存のための闘いの基本的な形式であると考る．自分の獲物を食べ尽くす捕食者の関係や捕食者に対する被食者の関係といった本質的に多様で，進化に様々の結果をもたらす様々の関係を種間の争いとみなさなければならないので，種間の争いを区別することは根拠不十分である．それゆえ，私は捕食者と被食者，寄生者と寄主の諸関係について，または食物や隠れ場所をめぐる2種間の競争について述べてみたい．種内の争いを闘いの主要な形式として区別することは，動物を直接に死亡させることはないので正しくない．

上述の種の一体性(единство)と統合性(целостность)に関する考え方は，生存のための闘いの形式が矛盾していることを理解しやすくする．生存のための直接的な闘いの激化で，死亡率が高くなって個体群密度が低くなり，したがって間接的な闘いが少なくなる．反対に，種の死亡率が低くなると，個体群密度が増大して間接的な闘いは激しくなる．間接的な闘いまたは競争の存在が負担になるにもかかわらず，それだけでは個体の死亡を引き起さない．私は，一夫多妻の種で雌の獲得のための闘いで雄が死亡する場合を除いて，競争が個体の死亡を引き起こした例を自然の中では知らない．しかし，ここでも種の進化は，死亡率が減少し，またはまったくなくなるような闘いの手段を生む．それゆえ，競争を死亡の要因とみなすことはできない．

直接的な闘いの激化または弱化は，多分外部条件の変化によっても，新しい適応の獲得によっても引き起こされる．生存のための闘いを起すような関係の具体的な現れは，動物の適応体制とその自然における位置によって決められる．肉食性爬虫類，肉食性鳥類，肉食性哺乳類は，環境の同じ非生物的要因と様々に関連するであろう．これらの動物は食物の捕獲に様々の方法を用い，異なる速さで増加し，同じ種類の動物を食べる場合も，捕食する動物に異なる影響を与える．同じ環境条件が，体制や行動の違いによって自然淘汰の方向に様々の影響を与える．進化学的生態学にとって，生活型と生態的地位の概念の検討，それらの定義と比較は重要な意義をもつ．多分，今後生活型と生態的地位の分類が行われるだろうが，おそらく当分実現しないであろう．現在，私は何か特別の目的で，ある生態学的特徴によって動物の人為的なグループを分け，夜行性や昼行性の動物，海生や淡水生の動物などについて述べることはできるが，この分類は生活型の一般的な自然分類ではない．「ダーウィニズムと生態学」(1937)と「脊椎動物の個体群動態の型と動物の大発生」(1940)という論文の中に述べられた私の見解は変わず：それぞれの種は生存のための闘いの影響下でできあがったので，

生態学者によってつくられた生活型の分類は，分類学の体系と一致しなければならない．植物学者や動物学者が提案した生活型の分類，例えば，D. N. Kashkarovが提案した生活型の分類は不十分である．

生存のための闘いの問題を動物の適応の問題と関連なしで検討するべきではない．この問題は，生存のための闘いの中で起こる自然淘汰による種の進化についてのDarwinの概念から必然的に出発する．機能的・生理学的な考えが，適応の一般に認められた定義を支配している．生物の諸器官は，外的環境の特定の条件に応ずる機能を発揮するため目的にかなった構造をもっていると考えられており：鰭は水中での移動のための適応，翼は空中での運動のための適応であり，トナカイの幅広い蹄は深雪または沼沢地での移動に適応しているなどである．

Plate(1913)とOsborn(1927)には，多様な適応または生物の外的適応も，内的適応も含む「合目的性(целесообразность)」について非常に詳細な分類がある．

A. N. Severtsov(1939)は，「環境の変化によって起こる器官の生物学的に有効と認められる構造と機能の変化」を適応と呼んだ．A. N. Severtsovの学説の特徴は，適応を動物のその後の進化に対する意義によって区別し，進化の四つの道，すなわち全適応(アロモルフォシス)，個別適応(идиоадаптация)，変形発生的適応(ценогенез)，退化的適応(дегенерация)を示したことにある．しかしながら，A. N. Severtsovの適応の諸問題を研究するためには，生態学的適応の概念をできるだけ正確にする必要がある．適応は種の体制の生物学的に有益な変化である．この変化は，この適応をもたなかった祖先に比べ個体の死亡率を低くする．死亡率の低下は，個体発生のこの適応が機能化し始める段階で始まる．私の定義により，2種の生存のための闘いの強さ，すなわちそれらの種の適応の程度を正確に比較することができる．この定式化は適応の機能的側面を取り除くことはできないが，補足することはできる．それは，任意の発育段階にある世代，またはある種全体の何らかの発展段階の相対的適応性に関する問題をはっきりと客観的に評価することを可能にする．例えば，一部の爬虫類の子の死亡率は1年目で90～95%に達するが，同じ年齢の哺乳類の死亡率は45～50%で：このことは胎生と哺乳が幼体の死亡率を40～45%低くしていることを意味する．もしネズミ類は肉食動物の激しい捕食よって1年以上生きられないが，ノロは11～15年まで生きるとすれば，このことはノロがネズミ類より極めてよく適応していることを意味する．死亡率の程度または生存期間によって生存のための闘いの強さを測ることは，Chapmanによって提案された用語「生物繁栄力」よりさらに明確で正確な結果となる．しかし，彼の学説について私の批判的検討はすでに他に発表されているので(S. A. Severtsov 1941)，このことについてさらに詳しく述べることはしない．現在生存している全ての種が同じように適応しているという立場には同意できない．もちろん，現在の全ての種は，生存するために十分適応している．しかし，これらはうまく適応しているかもしれないし，そうではないかもしれない．どのような場合でもそれらが同程度に適応していないことは重要である．ある種では，種を構成している個体はより安定しており，種は長寿の個体によって代表される．またある種では各個体は短命で，種は個体の寿命が短い場合の速い増殖と速い世代の交代によってのみ維持される．様々の動物の個体群動態の比較により，生存のための闘いの形式の交代の理論をつくり，動物の適応性の量的特徴づけの問題を提起できるようにする．

この問題の今後の分析は，進化の適応的進路の方向について，また形態学的適応と物質代

謝エネルギーを高めるような組織・生理学的適応との相互関係についての検討に向かうであろう．器官の分化と統合，つまり全体に対するそれらの従属状況について，私が考える形態学・生理学的前進がより一層適応した個体の生残った結果であるとするなら，動物の体制の高度さについて客観的で純粋に生態学的な基準がなければならない．これらの基準についてさらに述べる必要がある．それらの中には，まず死亡率，またある点でより適当な定義として「種の寿命」があるだろう．

私は，進化の過程で寿命は動物の前進的進化（прогрессивная эволюция）の程度に応じて長くなることを示すことができた．しかし一つの基準だけでは不十分で，これだけに基づくとワニやカメが哺乳類より完全な体制に達したことを認めなくてはならない．それゆえ，私は，種の広生息性の程度または多様な環境に生息できる能力を第二の基準と考える．

われわれは，狭生息性や広生息性の種を知っている．種の広生息性は多様な環境条件の中で生存のための闘いに耐える能力と関係がある．それと同時に，分布域は，出生率が死亡率より低く，分布域内では有効な適応が役立たなくなるような種にとっての死亡帯よって制限されているので，それぞれの種は分布域の限界を越えることはない．多くの例が示すように，動物はその体制が高等になるほど，不安定な環境条件によく耐える．哺乳類は，低温のため爬虫類の生息に不適な寒帯にまで生息している．爬虫類は，空気の乾燥と水不足のため両生類に不適な場所を占めた．しかし，このことは綱全体またはもっと大きな分類群についてであるが，種はしばしば極めて狭い分布域に限られている．

それぞれの種にとって越えることができない死亡帯が存在することは，どのような条件下で種が分布限界を越えて新しい場所に生息できるようになるかを明らかにする必要性を，進化学的生態学に提起する．多分，分布域を広げるためには，現在の適応の変化または分布域内でも，分布域外でも新しい有効な適応が必要である．これらの適応はある程度普遍的な性質をもっている．これらの適応が普遍的であるほど，この種は広い地域に分布し，より多様な生態的地位を占める．この非常に重要な問題の解明のため，種の広生息性の程度を決めている要因を，その体制の観点からも，その分布を制限している環境条件からも研究する必要がある．属または科の分布域や生息場所は，種の分布域より広く多様であることはよく知られている．種は適当な適応を獲得したときだけ死亡帯を乗り越えることができる．こうして，新しい適応は質的には種が分布する生息場所の総体を，量的には分布の速さを決める．

Kalabukhov（1935-1940）などの諸研究は，動物の一部の亜種を特徴づけ，遺伝的に決められている温度，湿度，分圧，酸素への幅狭い生理学的適応性が存在することを示している．哺乳類の温度調節器官が，環境の変化しやすい，あるいは安定した温度に非常に正確に反応することを，われわれは知っている．だが，全てこれらの適応は種の一般的な適応性を変化させるものではない．おそらく，それらは新たな条件に移ると容易に獲得されたり失われたりする．北部での森林伐採と東部での秋の播種が出現したことで，ヨーロッパノウサギの分布に障壁がなくなり，ウサギは北部の森林帯とシベリアに分布を拡大できた．このようなことは，個体群が増加し本来の生息地でのヨーロッパノウサギの生活条件が悪化するような大発生の年に急激に起きた．ヨーロッパノウサギは開けた生息場所に執着し続け，寒く雪の多い冬や捕食者の影響により北部の亜種では体が大きくなり，より白くなった．

分布拡大がわれわれの目前で起こって研究できた機会はまれである．他の種についてもわれわれは近縁種の生態を研究し，そのような過程を明らかにできる．これらの研究は，大き

な実際的意義をもっているため，進化学的生態学の非常に重要な課題である．これらの研究の意義を，価値のある種の順化，有用種の生産力の増加，有害種の抑制などに認めることは困難ではない．

動物の体制の高度さと寿命という第一の基準と広生息性という第二の基準との関係について指摘しておく．外部の環境条件は時間とともに変化する．ある種の温度，湿度，食物量の変動に耐える能力は，その進化の過程で獲得された体制に依存する．この能力が高くなるほど，例えばその種の食物摂取器官がより汎用的になるほど，代わりの食物に変る能力が高く，主要な食物が不足するときもその動物の死亡率は低くなる．同時にその種は代わりの食物を利用して，代わりの食物があれば主要な食物がない所へも分布できる．このように，一部の個体群は完全に他の食物に移行できる．この基準を適用すると，例えばオオカミ，ハヤブサ，バイソンやその他一部の種の広生息性は際立っているが，ネズミ類のような種は非常に狭生息性であることが分かる．有蹄類も肉食類も，一般にげっ歯類より長命である．

私は第三の基準として生命活動エネルギー(энергия жизнедеятельность)をとり上げる．この基準は，物質代謝のエネルギー量に規定され，また機械的運動の量，個体の発育，生長，繁殖の早さに現れるので，生理学的性質をもつ．

この基準を用いて，私は実際に，これまで具体的な研究であまり検討されていなかったA. N. Severtsovの形態生物学理論の中心問題を提起する．A. N. Severtsovの理論によれば，生命活動エネルギーの増大は生理学的物質代謝に依存している．そのため，機械的運動の量も，熱の代謝，生長・繁殖のエネルギーも，食物吸収と外部からのエネルギーに依存している．繁殖力の増大は，個体発育の促進と同じく食物の多さと関係がある．栄養の増大は，食物を得る能力の増大，より栄養のある食物の摂取，またはその他に食物をさらによく消化できる適応の獲得によって達せられるであろう．消化をよくすることは，咀嚼による機械的破砕によっても，または消化の化学的過程の変化によっても達せられ，結局は代謝の強化と関連している．これらの適応は明らかに消化器の生理学的変化であろうが，結局種の一般的な体制にも反映する．栄養の向上は，ときには動物の大きな活動力や移動力によって容易に獲得される．このような考えから出発して，A. N. Severtsovは運動器官や脳などの前進的発達をアロモルフォーシスと名付けている．

いろいろの動物での生命活動エネルギーの比較は，それらの生態学的・形態学的相違のため著しく困難である．繁殖力についても，熱生産と機械的運動についても，比較をしなければならない．明らかに哺乳類の生命活動エネルギーや耐性は，爬虫類のそれらよりはるかに高い．モグラレミングやモグラの食物量は地下でこれらが掘る穴の長さに関係があるので，これらはトカゲの耐性やエネルギーではおそらく生存することはできない．オコジョは温血のため1年中活動している．オコジョは1日に自分の体重の半分ぐらいのハタネズミ類，つまり5～6匹を捕る．クサリヘビは同じ食物を食べても，食べるのは1週間にハタネズミ類2～3匹で，冬には休眠状態にある．明らかに，オコジョは自分自身と子の食物の獲得のために，クサリヘビより非常に多くのエネルギーを必要とするが，活動力があるので自分の生活のために生息地の資源を十分に利用できる．

クサリヘビやオコジョのような2種の肉食動物では食物が同じなので，食物量によって生命活動エネルギーを比較し，その特徴を明らかにできる．しかし，類縁の違うグループである肉食動物と草食動物との食物の比較は非常に難しい．同時に私は，これらの研究が生態学

者にとってどのような意義をもっているかを知っている．食性の研究は，動物の生活を理解する上で最も重要で必要な部分の一つである．しかしそれにもかかわらず，これまで生態学者はエネルギー代謝にあまり注意を払ってこなかった．

条件の指標を作ることができれば，生命活動エネルギーの比較が可能であろう．この問題は，指標が生理学的であるはずなので，生態学者と生理学者の協力によってのみうまく解決されるであろう．指標は，第一に物質代謝の程度に，第二に食物摂取の量と速さに依存する．これに合致するものが，活動力があり大きな活動エネルギーをもつ種，例えばハタネズミ類に比べてネズミ類で血液の緩衝度（буферность）が大きいことを示すKreps（1943）の研究に見られる．彼のその後の研究は，イヌよりネコで血液の緩衝度が小さいとすると，ネコのカルボオキシラーゼの活性度はネコで大きく，このことはエネルギーの発現の特徴と関連していることを示した．ネコは跳びはねて獲物を捕らえるとき，短時間の激しい運動をするが，イヌは長い間獲物を追跡して追いつく．一番目の場合には酸化のエネルギーが増加し，二番目の場合には緩衝度が大きくなる．生理学者はエネルギー代謝の非常に複雑な特徴を明らかにする様々の有効な指標を示すことができるが，種のこれらの生理学的な特徴については，進化学的比較生態学の見地からのみその現在的意義が認められる．

アロモルフォーシスの道を行く動物の生命活動エネルギーの前進的変化の研究は，進化学的生態学や生理学の最も緊急な課題の一つであるが，これらの研究を進めるにあたっては多くの困難にぶつかる．今のところ，三つの基準全て，例えば寿命，広生息性，生命活動エネルギーについて高い指標をもつ種は，系統では高等なグループに属すると言えるだけである．例えば，哺乳類では有蹄類がこのようなグループである，げっ歯類は，大きな生命活動エネルギーをもっているが，短命で狭生息性なので，哺乳類では下等なグループの一つである．爬虫類は全体に哺乳類より長命であるが，狭生息性で極めて小さい生命活動エネルギーしかもっていない．

生存のための闘いの型の矛盾を解明するには，種の統合性と一体性について明確な理解が必要である．すなわち，私が以前に発表した研究（1930-1941）で示したように，直接的な闘いと間接的な闘いの間にある矛盾は，その種の個体の寿命を延し，繁殖力を低下させる．私が作成した相関表の分析は，温血動物が爬虫類より短命で，繁殖力も非常に小さいことを証明している．繁殖力の低下は胎児の適応の獲得，または私が提案した用語を用いるなら，親と子の間の新しい適合的関係の発達，すなわち子の生存率を高める適応によって説明される．哺乳類の短い寿命は，温血性と活発な物質代謝と関連して生存のための闘いの激化によって説明される．

鳥類も哺乳類も肉食性と草食性に分化し，それらに固有の生存のための闘いの強さを規定する綱の内部での食物連鎖を形成した．これは，綱の進化の相対的速さを間接的に説明する．第三紀における哺乳類の適応放散は，中生代における爬虫類の適応放散の場合の約1/10の時間を要した．このことは，自然淘汰が極めて速く進行する原因となった高い死亡率によってのみ行われた．脊椎動物の前進的進化における生存のための闘いの激化は，生物学的退化を説明する重要な局面の一つである．私は動物の絶滅に関する論文（この著書に収録）で，この問題をより詳しく検討する．

上述のように，私は，個体群動態の比較研究と個体群の相互関係から生ずる法則性の研究から自分の研究を始めたが，近年，生態学者たちはまず生態学的見地から検討される適応形

成の質的特徴についての諸問題を提起している．今このようなことには，形態・生理学的前進の生物学的基準についての上述の諸問題がある．これには，種の統合性と適合(конгруэнция)の問題がある．適合，これは種内の特殊な相互関連した構成物である．それらは，極めて広範囲の現象を含んでおり，ほとんど研究されていない分野である．私は1個体ではなく，同じ種に属する様々の個体の器官の相関または協調を適合と呼んだ．このようなものに，雄と雌の生殖器官；雌獲得のための闘いに関連した諸器官；子の保護または栄養を規制する親と子の諸器官；社会性昆虫の階級を特徴づける諸器官などがある．生態学者は，Plateに続いてしばしばこれらを種全体の適応と呼んでいる．この定義は多分正しいが，これらの適応の最も本質的な生物的特徴を表現していない．適合はそれをもたいない個体の生活を維持するが，これらの個体にとって適合はあまり重要ではないかもしれず，むしろ有害でさえあろうが，同じ種の他の個体のために発達する．

A. N. Severtsovは，新しい適応がある決まった条件または外部環境の関係に対する生物の反応であると考えた．適合的諸関係の研究は，種の形成における自然淘汰の問題に着手できるようにする．適合を研究することにより，生存のための闘いにおける淘汰現象の総体からその適応の発展に影響する条件が明らかになる局面を分けることができる．私はBelyaevの実験に似た実験を行い，自然淘汰の過程の解明を試みることができるが，他のさらに有効な方法，つまり環境のある条件の影響とその条件でのこれらの適応形成のさいに生ずる個体の死亡について研究し，自然における種間関係の分析という方法を使うこともできる．この問題をはっきりするため，若干の例を引用しよう．ノウサギでは子が地表に産み落とされ，妊娠期間は54日である．子ウサギは生まれたときから毛に覆われている．母親は子を置き去りにするが，数日後には探して母乳を与える．子ウサギは非常に早く独立生活を始める．アナウサギの妊娠期間は32日である．子は生まれたとき毛が生えておらず，閉眼である．母親は穴の中で子を産む．種の繁殖生態と形態形成の全ては，成体が巣穴生活へ移行することで変化する．このことは，これらの属の形態学的相違からも明らかである．アナウサギでは尺骨が橈骨より発達しているが，ノウサギではそれは正常である．保護の役目をする巣穴は子が母親に負担をかける妊娠期間のちょうど後期を短くすることを可能にするが，そのためには胎盤を通しての栄養が早期に母乳による栄養に変るので，胎児の発育過程が変化すること，例えば吸うための器官や消化器官が速く発達すをることが必要である．もちろん，同時に個体発生に多くの他の変化が起こるが，これについては特に研究する必要がある．

第二の例として，有蹄類の角のような適合的器官が挙げられる．有蹄類の角は雌獲得のために闘う雄の器官である．この闘いは種の死亡率に加えて雄の追加の死亡を引き起こす．この闘いは，一方では一夫多妻制の発達をもたらし，もう一方では角の形に一定の影響を与える．角は馬上模擬戦用の武器に変化し，模擬戦の程度，すなわち武器の致命度の低下は一夫多妻制の程度と関連している．模擬戦が頻繁で激しいほど，模擬戦用武器という特徴が強くなる．

シカとヘラジカの角は，肉食動物との闘いでは武器とはならない．これらの角の分岐した構造は，そのことを示している．シカとヘラジカは蹄によって肉食動物から身を護る．このほか，角は毎年春に脱落するが，このことは一定の生物学的意味をもっている．春は最も食物の少ない時期で，この時期に巨大な角はそれを持つ者に負担をかけるだけであるが，交尾期までには角は再び生え始め，再び強大となる．

雄が肉食動物から身を護るのに使う武器で雌獲得のために闘うとき，それは模擬戦用武器としての特徴をもたなくなる．この場合，武器の致命度の低下は闘いの方法の変化によって達せられ，イノシシでは内臓の損傷を防ぐために背中と腹部を覆う甲冑のような特別の層ができることによって達せられる．私は，この問題を「模擬戦用武器としての偶蹄類の角の進化」という論文の中で詳しく検討する（この著書を参照）．系統発生と個体発生における角の形態学的研究，角の形態形成に対する雌獲得のための闘いの生態学的要因の影響を明らかにするため，ヘラジカ，アカシカ，ノロの追いかけの比較生態学的研究が今後の研究課題である．これらの研究の結果から，器官の進化の速度が死亡率の程度によって規定されることを証明できる．

このように，適合的諸関係とその形成の研究を必要とする生態学的・形態学的諸問題が多く生ずる．このテーマは大きな理論的で実際的な意義をもっている．Darwinによると，自然淘汰は生存のための闘いの理論から生ずる論理的結論である．適合の分野は，自然淘汰の方向が一定の外部諸条件に対する正確な関係と形態形成をもたらす死亡率の程度とによって決まることをはっきりと示している．このことは非常に重要であるが，あまり研究されていない進化論の問題である．

以上に述べたことを要約すると，次のように述べることができる：死亡率と個体群動態の問題に始まり，周囲の環境との相互関係や個体群の法則によって規定されている自然における動物の生活を支配する多くの法則性を明らかにした結果，私は当然生存のための闘いや自然淘汰の質的側面に到達し，生態学的立場からの種の問題を形態・生理学的発達の生物学的特徴や種間関係とそれと関連した適応の問題としての適合の問題を提起した．適合の問題の研究は，理論的な関心ばかりではなく，実際的な意味ももっているので，種の統合性の問題や種の形態・生理学的発達の生物学的特徴とともに，進化学的生態学の基本本的な問題である．

生活型と生態的地位の概念，種の統合性またはV. V. Vasnetsovが述べたように周囲の環境に対する種の全般的な関係の概念の検討により，具体的研究の正しい方向を見つけ，経済機関に有効な勧告をすることができる．進化学的・生態学的なアプローチの結果，個体群動態の理論が生まれた．個体群動態の型の研究は，研究のため接近困難な種の動態の特徴を意識的に探し，予知できるようにする．あらゆる分類群の動態の型は一般法則に従うが，各々の種の動態は独自の特徴をもっている．動物の死亡過程をはっきりと理解することとその規模を決めることは，死亡原因をより明らかにし，生存のための闘いにおける自然死亡から産業の影響を区別できるようにする．産業と狩猟業にとって非常に重要なのは，成体と幼体の自然死亡率を知ることである．この死亡率を自然下で決めることはしばしば困難である．私が検討した方法では，一定の指標を容易に利用でき，例えば，算定困難な死亡率は，繁殖力から簡単な計算で得られる．

このように，総合的な生態・形態学的，また生態・生理学的な研究を必要とする新しいテーマが浮かび上がってくる，しかし，これらの研究は，研究の主要な課題の達成のための手段として残されている個体群動態研究に関する活動を不可能にすることはない．

とくに危険な伝染病の感染源や伝染の経過の研究に関連した生態学的問題を除いて，この分野はまだ極めてわずかしか研究されておらず，しかも非常に重要である．

Engelsは「・・・・・自然に対するわれわれの支配は全て，われわれが他のあらゆる生物と異な

り，自然の法則を認識でき，これらの法則を正しく適用できることにある」と書いている．

自然を従わせ，管理するためには，われわれはこれらの法則をできるだけ十分に，また正確に理解しなければならない．

＜文献省略＞

［Северцов С А 1951. Проблемы экологии животных. неопубликованные работы. Том 1. Проблемы эволюционной экологии и пути к их разрешению. Издательство Академии Наук СССР, Москва］

（ミチューリン生物学研究4(21)：88-101(1968)に掲載したものを，藤巻が手直した）

動物生態学の諸問題２：

種の適合と統合性の概念について

S. A. Severtsov

訳：和田一雄・藤巻裕蔵

第１章　まえがき

1940年に予報的な論文を発表し，その中で私は適合(конгруэнция)の定義について述べ，そのいくつかの例を挙げた．現在の論文で，私は種の統合性(целостность)の諸問題の理解を深める上で適合のもつ意義を明らかにするため，新しい資料と考えを取り入れ，この問題に戻ろう．

私は，動物の繁殖の諸問題を研究して，種全体に意義をもつ特定の種類の適応に注目した．一つの個体の内部で，器官と一体となっている生物の部分との間に依存関係があるように，種はこれを構成する個体の間に相関的な依存関係を持っている．この構造に対しA. S. Severtsov(1939)が述べた：「ある器官の機能が他の一つの，またはいくつかの器官の機能化に必要なとき，それら二つまたはいくつかの器官は協調していると認められる」．「全てこれらの器官は，合せて協調的な対または鎖である」ということがよく合っている．

生物の一体性(единство)の概念は，相関の学説と密接に結びついている．種の一体性は，私がラテン語のcongruere，すなわち「一致する，出合う」から適合と称した種内の相関的依存関係に現れる．この用語は，ある個体のいくつかの器官の機能が他の個体の構造や機能と関係があるようなある種の2個体の器官の構造と機能における依存関係を意味するべきである．

基本的な分類単位としての種の概念は，科学の発展とともに変化してきた．このことについてさらに詳しく述べてみる．しかし，種の定義にはいろいろあるものの，その中には種が自由に繁殖できる集団であることが必ず示されている．この集団の構成員お互いの生態学的諸関係はしばしば非常に複雑になり，それらを種内関係と言うことができるであろう．

種内関係は，器官の適合的変化の原因となり，種の進化に影響する．このように，適合と

は，生物の一体的で統合的なグループにおける種内関係の結果生ずる適応である．少数の例外を除いて，適合的器官は有益で，すなわち，結局このような適応をもつ個体ではなく，何らかの種内関係でその個体と関係のある同種の他の個体の生活を維持する．また多くの場合，適合的適応はその適応をもつ個体にとっては有益でないばかりではなく，致命的でさえある．

慣例に従い，何らかの現象，この場合は器官の相互関係(взаимосвязь)(相関関係(соотношение))を挙げると，ロシア語のотношение(関係)(зависимость(依存関係))をラテン語に翻訳し，この訳をロシア文字表記にして，意義のある用語が得られた．新しい用語は，すでに確立している用語によって規定されたのとは違ったことを表現する場合にのみ導入されるべきである．

形態学で，「相関(корреляция)」(相関関係(соотношение))という用語は，一体的な生物の器官の構造間の関係を意味している．A. N. Severtsov(1939)の研究で，相関の問題は注意深く研究され，その概念が整理された．

一体的な生物で，相関という用語，これは個体発生における器官の相関関係で，協調(координация)は系統発生における器官の相関関係である．適合は，1個体ではなく，同種に属する数個体の器官の間の依存関係，または相関関係を示している．このようなことで，適合は相関や協調と異なっている．

Matveev(1945)は，同種の2個体の器官の間にある依存関係を生態的相関と呼ぼうと提案した．この用語は，Vasnetsov(1938)によって提案され，外部環境において種のあらゆる生活活動の一体性をつくりだす一般的な統合系における動物の種と環境とのいくつかの特別な相互関係の関連を示している．このように，Vasnetsovは，動物の器官の相関関係またはその環境との関係ではなく，全体に種の生態的諸関係を考慮している．同じ呼び方によって，まったく異なったことを示すことはできない．コアダプテーション(коадаптация)(お互いに様々の種，例えば昆虫と植物の相互適応を示すのに，Matveevが用いた用語)は適合とは異なるが，それは適合が種内関係の結果発達したものであるのに，コアダプテーションは種間関係の結果としてでき上ったものであることによる．

種の統合性と一体性の問題に関連して適合と種内関係の比較研究は，自然淘汰の機構や進化論のその他いくつかの問題の理解のためにも，また実際的な諸問題と関係のある生物学的な問題，例えば狩猟業にとって重要な性比，性別ごとのグループの調節の解決のために重要な結果をもたらす．

予報的な論文で，私は3種類の適合的な依存関係を示した．ここで私は5種類の適合を明らかにした．今後これらの数は，種内関係の詳しい研究によってさらに増えるであろう．

適合は，次の5種類の個体間の関係の結果としてできあがっている：1)動物の胎児または幼体と親との間，2)異性の個体間，3)同性の個体間(2個体の雄，または2個体の雌)で，これらのうち一部は性淘汰の結果としてDarwinにとりあげられている，4)群れ生活様式と関連した同世代の兄弟・姉妹間．5)社会性昆虫の多型個体間である．

どのような個体のグループが，他の個体への関係そのものによって最終的に適合的変化を起こしたかをしばしば示すことができる．関係と構造の分析により，適合について一次的な変化とある個体にとっては外部環境の一つとなる他の個体での一次的変化によって起こされる二次的変化とを区別できる．

第２章　適合の例

親と胎児または幼体との間の適合的関係の例を数多く示すことができる．このような例の一つとして，アナウサギを挙げる．アナウサギとノウサギは近縁な属である．ノウサギの雌は何の隠れ場所もなしに子を産む．子は開眼で，毛が生えそろって生まれる．子は生まれてすぐに動きだす．母親は子に乳を与えるため跡をたどって探さなければならない．授乳期間は非常に短く，母親は度々ではないが，非常に濃い乳を与える．

Manteifel'(1935)は，このようなノウサギの繁殖生態の特徴を捕食者から子を護る保護的適応と解説している．キツネはたまたま無力な子ウサギを見つけると，殺すのは1匹だけで，1腹の子全てではない．猟犬は，ノウサギの成体の足跡ほどうまく子ウサギの足跡を嗅ぎつけられないことは興味深い．おそらく，これは子の皮膚の構造のある特徴と関係があり，子の足跡の臭いに対する母ウサギの嗅覚がとくに鋭いことが考えられる．

アナウサギは，多くの捕食者から自分や子を護るような深い巣穴に住んでいて繁殖する．アナウサギが巣穴を掘ることは，この種の繁殖生態に強く反映している．

アナウサギはノウサギより多産である．ヨーロッパノウサギでは，雌が1年に2～3回，1回に2～3匹の子を産むのに，アナウサギでは雌が1年に1腹4～5匹ずつを5～6回まで出産する．ノウサギの妊娠期間は54日であるが，アナウサギでは妊娠期間が32日である．Matveev(1942)によると，生まれたばかりのアナウサギは，妊娠35日目くらいのノウサギの胎児に相当する．したがって，アナウサギの祖先の巣穴生活様式への適応は，子をより早く出産するようにした．子では，器官の個々の発達の相関の形が適合的に変化しなければならなかった．まず，乳を吸ったり食物を消化する器官が，ノウサギではまだ胎児が胎盤を通して栄養を得ている段階で機能化し始めた．そのため，わずかに発育が早められなければならなかった．このように，子の個体発生の過程における相関の変化は適合的である．アナウサギの巣穴生活様式への移行は，私の考えでは，二次的な現象である．この変化は，母親の胎内にいる子が，とくに胎児数が多かったりすると，妊娠後期に母親には負担となることと関係して進化の過程で起こりうる．子は母親の生存のための闘いを困難にする．妊娠している雌は速く走ることができないし，捕食者から逃れる確率も妊娠していない雌より小さい．そのため，妊娠後期の段階の短縮は，種全体にとって有益な適応である．巣穴を掘ることは，体の形態的変化をもたらした．アナウサギの尺骨は，ノウサギや他のげっ歯類より太くなっている．

第一のグループの適合のよい例は哺乳類の胎盤であるが，胎児の変化が最初で，子宮粘膜の変化が適合的になると考える必要がある．哺乳類では乳を飲むことと関連のある舌と口腔の発達過程におけるで適合的構造を挙げることができる．とくに興味深いのは，有袋類の適合である．有袋目(Marsupialia)の子はまったく発育不十分で，無毛で非常に小さいまま生まれる．生まれると，母親が自分の育児嚢に子を入れると，子はその中ですぐに乳頭に吸いつく．その後，子の口縁は乳頭のまわりに密着し，口腔の中の乳頭の先端は次第に膨れて子の口腔の形になり，そのため無力の子は乳頭にぶらさがっている．子自身は乳を吸うことはできない．母親の乳腺は特殊な筋肉(乳房下制筋musculus depressor mammae)にとりかこまれており，この筋肉の収縮によって乳が乳頭から子の喉にしぼり出されるが，よく発達した喉頭蓋が後鼻孔を覆い，乳が食道へ正確に入るようにしている．これらの適応は全て適合的に発達した．有袋亜綱の一部の種には育児嚢がなく；例えば，ヒメフクロネズミ(*Marmosa*)では子が腹部の乳頭に吸いついている．このフクロネズミでは，子が乳頭にしっかりとしが

みついており，母親が巣を離れるとき子を引きずるほどであることから判断すると，有袋類の系統発生で一次的変化となったのは，子の変化と考えられる．さらにこの変化は子にとって適合的で有益な母親の変化(育児嚢の形成)を起こした．育児嚢の形成は発育不十分な子をさらに早く産むこと，また子の唇と喉頭蓋の特別な変化の原因となった．これらの形成は，母親に乳房下制筋を適合的に発達させる．

このように，子と母親には互いに条件づけるような適合的適応が発達している．同じような複雑な適合の例は，無脊椎動物でも見られる．その一つが紐形動物の例であろう．

紐形動物の発育の基本形は，海洋性の幼生ピリディウム(pilidium)を形成する発育である．これは非常に複雑な構造をもつ自由に泳げる幼生で，水中にばらばらに産まれた卵から孵る．

*Lineus gesserensis*は，ばらばらの卵ではなく，卵黄に富んだ卵が入っている柔らかい粘液質の紐を産む．全ての卵が入っているこの紐は，干潮のとき海岸の露出する場所の底に付着している．卵からの発育は胚盤からピリディウム型まで進むが，全て卵膜内で進行する．発生の進んだ幼生は泳ぐための適応をもたず，デゾル幼生と言われる．

Shmidt(1936，1937)はコラ湾から紐形動物のもう一つの発育型を記載した．*Lineus gesserensis ruber*は被膜に覆われた粘性のある紐状で産卵するが，それは底から離してその一端をとっても曲がらないほど硬い．卵は膜内で粘液に包まれ，特別の錐状体の中に9～12卵ずつのかたまりになっている．それぞれの錐状体で，一つまたはいくつかの発育している卵からデゾル幼生が形成される．残りの卵は非常に早く発育をやめ，孵った幼生に食べられる．ロスコフで発見された種では，幼生がいないと隣からその錐状体にさえ移って卵を食べる．これらの未発育の卵は，母虫の卵巣の中ですでに区別できる．このように，Shmidtが発見した幼生は，デゾル幼生とは形態的にも生態的にも異なっている．デゾル幼生は卵を食べないが，Shmidtが記載した幼生は，未発育の卵を利用して発育する．

粘性のある紐は干潮のときに卵を乾燥から保護する．この紐は，*Lineus gesserensis ruber*ではこの紐の堅い膜と同様に母虫の産卵道から分泌される．紐の形成はピリディウム幼生をデゾル幼生に変化させた．これは海洋性の生活に適応した退化した器官をもつピリディウムである．この退化は，親の産卵方法の変化によって起きた相関的変化である．硬い皮膜をもつ卵が形成されるさい，新しい相関的変化が起こる．デゾル幼生は，Shmidtが記載した幼生に変化し，そのことが今度は2種類の卵を形成する．親と子の体の一連の連続的な相関的変化全ては，若い紐形動物でも幼生の後期段階の死亡率を低くする．

第二グループの適合には，雌雄の生殖器の相関的変化と性に関連する他のいくつかの変化がある．

雄と雌の関係は，運動器官や感覚器官に多くの適合的形成物をもたらし，しばしば特殊な分泌腺を形成する．

性に関係する運動器官の相関的変化の例として，シャクガ科(Geometridae)のナミスジフユナミシャク(*Opreopthera burumata* L.)の成虫が挙げられる．幼虫は秋に産卵された卵から早春に孵化する．これらは木の冬芽や新葉を食べる．早くも5月末に幼虫は木から降り，土中で蛹化する．ナミスジフユナミシャクは蛹の段階で夏を過ごす．成虫は10～11月に地上に出てくる．秋遅くに現れても，このときにはすでに食物は何もなく，雌では翅が，また雌雄ともに消化器官が退化している．雌では腸のある場所をよく発達した卵巣が占め，これが腹部全体一杯になっている．雄は翅をもつが，前胃は独特の飛行器官に変化し，これによっ

て雌を探すのにより広範囲を飛べるようになる．雌は受精後すぐに産卵し，死亡する(Makhotin 1939)．雄と雌の一連の相関的変化は繁殖力を増大させるが，それは産卵数の増加だけではない．幼虫は非常に早く孵化するが，成虫が秋遅く現れるため，幼虫と成虫は食虫性の鳥類にほとんど追われることはない．またホタル(*Lampiris noctiluca*)では雌は翅をもたず発光器をもち，それで飛んでいる雄が雌を見つけやすくするが，雌雄とも発光器をもつ種がある．

哺乳類では，嗅覚の鋭さが獲物を探すのにも，異性の個体を探すのにも利用される．多くの哺乳類では，肢や頭部に特殊な臭腺が広く見られ；シカやカモシカのいわゆる眼下腺がある．他の哺乳類では，臭腺が肛門の周りにあり，雌を引きつけ刺激する特別の分泌物を出す．昆虫では，やはり性と関係のある嗅覚器官がとくに複雑になっている．これらは普通触角にあり，小さな円錐形，窪み，または多孔性の堅い板状である．ミツバチの雄には嗅覚器官が30,000，働きバチには6,000もある．Frisch(1918)の実験によると，ミツバチは臭いを感ずるよく発達した能力をもっていないが，雄は非常に遠くから女王の臭いを感ずる．

これらの現象は以前からよく知られていた．19世紀にFavreはヤママユガの1種に関する自分の実験を報告した．このガの成虫はナミスジフユナミシャクと同じように口器をもたず，食物をとらない．このヤママユガの生存期間が限られているので，雌を探しやすくする特殊な器官がよく発達することが必要であった．ヤママユガが非常に少ない所では，通風口だけが開いている部屋に入れられた雌は，数km離れた所にいる雄を引き寄せることをFavreが示した．雌をガラスの円錐形の容器に入れると，雄は雌に注意を向けず，雌が前に入っていた箱や止っていた植物の枝にさえつきまとった．ヒトの嗅覚はこの臭いを感じることはできなかった．

Favreの実験は，その後他の研究者たちによっても他種について確認された．カイコガの雌では，腹部後端に雄を引き寄せる臭いを出す特別の器官が突き出ている．雄は，雌の切り離された腹部後端とさえ交尾しようとする．触角を切り取られた雄は雌を見つけることができず，雌と接触したときだけ交尾をする．このように，雄と雌の関係と雌を探すことは，雄では特殊な臭覚器官の，雌ではまさに性関係と関連した臭いを出す器官の適合的形成の原因となった．これらの適応は，種の基本的な生命の始まりを確実にする受精の確率を高める．ここに3種類の変形を挙げることができる．第一に，適合的器官(臭腺または発光器)は一方の性に発達する．臭いまたは光の信号は，自然淘汰の過程でできあがった普通の感覚器官(嗅覚または視覚)で受けとめられる．しかし，まさにこの信号を受けるための特別な受容器も発達しうる．雄バチに加わった特別な臭覚器官はこのようなものである．結局，いくつかの特別な分泌腺の分泌物が，雄または雌の性本能を刺激する．

適合的進化の興味ある例として，交尾器がある(第二の変形)．昆虫の雄の交尾器は，その大きさと複雑な形の点で，雌の膣ときちんと合致する．ミツバチの雄の陰茎の複雑な形を思いおこせば十分である．交尾は飛びながら一生に一度行われる．女王が産んだ大量の受精卵は，ただ一度の交尾で得て貯えられていた精子で受精されたものである．精子は，雌の特別な受精嚢の中で数年間生きたまま貯えられる．精子が雄の精包から雌の受精嚢に移るのには時間がかかる．おそらくこれらのことで，交尾後の雄の死亡の原因となる雄バチの交尾器の折れることが説明できる．陰茎は，巣箱に戻ってから働きバチの助けで女王から抜きとられる．このように，精子をうまく貯蔵できることが，雄と雌の生殖器の複雑な適合的変化と交

尾の結果雄の死亡の原因となる．

脊椎動物についても，ときどき雄と雌の生殖器の相関的変化の例を挙げることができる．その大きさと形はしばしば多様で特徴的で，分類学的特徴となり，一部の科では種を分類するための唯一の確実な特徴となるほどである．このような相違は数種のヘビ類，コウモリ類，多くのテン類などで知られている．生殖器の構造の相違は，近縁種間の交雑を不可能にする．このことは，雄と雌の生殖器が相関的に進化することを確実に証明している．

このように，雄と雌の関係の結果として形成される適合的器官は，これらの個体の生命を維持したり，またはこれらの栄養を改善する器官とは考えられない．これらの器官はうまく雌を探したり，またはより完全に交尾できるようにする．これらは，交尾しない雌や無精卵を少なくすることによって受精の結果をよくする種の適応とみなされる必要がある．

第三のグループには，同性の個体間の種内関係の結果として発達した適合がある．それらには，哺乳類，とくに一夫多妻制の種で雌獲得のための闘いに使われる角や歯が挙げられるであろう．雌獲得のための闘いに見られる偶蹄類の角の進化について，私は特別の報告で詳しく検討するが（本書第３部参照），ここでは基礎的な考えだけを簡単に述べる．

シカ，ヘラジカ，ノロ，イノシシ，その他多くの動物で，交尾期に雌獲得のため雄同士の激しい闘いが起こることはよく知られているが，これらの闘いがどのように行われ，どのような結果になるかについては，まったくと言っていいほど研究されていない．現在，私は一夫多妻制の動物のある種についてだけ雌獲得のための闘いによる雄の死亡を生存のための闘いにおける普通の死亡からはっきりと区別できる．これらのデータは，私がブリビロフ諸島のオットセイ（*Callorhinus alascanus* Jord.）の群れの性比や年齢構成に関する産業統計を処理して得られた．オットセイでは，多くの哺乳類と同様に，100頭の子が生まれたうち雌が48，雄が52である．幼体は生後1年間で40％，2年目に18％，その後は雌やまだ交尾できない雄は1年に10～20％減少する．雌は2年で性成熟し，11か月後，すなち生後ほぼ3年で出産する．雄は3年で性成熟するが，生殖力をもつようになるのは6～7年たってからである．繁殖が始まるこの年齢で，雄の死亡率は年に30％まで増加する．成体の雄は，セカチと言われ，自分の周りにハーレムをもっている．1頭のセカチの周りには雌が50頭まで見られるが，普通ははるかに少ない．セカチは隣の雄が略奪しないように自分の雌を注意深く見張り，ルッカリーではいつも争う雄の声が響いている．非常に激しい闘いが行われるが，傷が致命的になることはほとんどない．負けた個体は普通海に逃げ，追撃をまぬがれる．闘いの武器となるのは犬歯で，このこととの関連で，雄のたてがみの発達は適合的形成と考えられる．これは頸や肩を覆い，重傷を負わないように保護する．しかし繁殖年齢に達した雄の死亡が18～20％も増えることは，雌獲得のための闘いの結果であることは確かである．ルッカリーでは雄の死体が発見されないので，死亡するのは闘っているときではなく，多分冬の移動時期であると考える必要がある．傷ついて衰弱した雄は，回遊生活に伴う危険を避ける能力をあまりもっていない．闘いでは明らかに力の強い大きな個体は，傷を受けることが少ない．雄の追加の死亡が生存のための闘いにおける普通の死亡より多くなるため，性淘汰により体が大きくなり，個体の発育期間が長くなった．繁殖年齢に達した雄の死亡が雌より多くなることと，雌が2年間で性成熟することは，この種で一夫多妻制を発展させ，そのため個体群の再生産の効率を高めた．

このように，雌獲得のための闘いにおける雄の実際の死亡，すなわち性淘汰は確かに個体

発生の長さを変え，体を大きくして体力を強くさせ，一方の性にはない保護適応(たてがみ)をつくり上げた．

私は，他の種類について成体雄の死亡数のデータをもっていないが，このような死亡は雌獲得のための闘いが行われる一夫多妻制のあらゆる種で見られることを認めなければならない．この闘いは，種間の闘いにおける死亡要因以上に直接的な死亡の原因となる種内関係の唯一のカテゴリーである．しかし，闘いの方法の進化は，とくに闘いが最も激しい一夫多妻制の種では，全てが死亡しないとしても，少なくとも闘いの致命的な性質をやわらげ弱める方向に進んだ．そのため多くの適合的形態が現れる．私は上にオットセイのたてがみの保護上の意義を指摘した．似たような適応が，イノシシ，セイウチ，その他の数種に発達している．イノシシは犬歯で闘う．上顎の犬歯は比較的短く曲がっているが，下顎の犬歯はは長くて非常に鋭く，上顎犬歯を削るほどなので，恐ろしい武器となる．イノシシは犬歯の一撃で人間の足を砕くことができる．イノシシの雄は犬歯でオオカミやイヌから身を護る．クマやトラがイノシシの成体雄を襲うことを好まないという報告が文献に見られる．オットセイと同様に，イノシシの性成熟は繁殖年齢より早く始まる．成体の雄と雌とは別に生活し，発情が始まる前に雌と一緒になる．雄同士の闘いは非常に激しいが，闘っているうちの一方が死亡する例はない．この原因は，特別の保護適応によるもので，猟師にはよく知られているが，わずかしか研究されていない．繁殖期までに，雄にはカルカン，すなわち甲冑のように頸や横腹を覆う丈夫な結締組織の厚い層ができる．これは4～5歳，すなわち繁殖年齢に達する時期のイノシシに発達する．カルカンは血管に乏しく，銃弾が常にではないが貫通しないほど丈夫である．カルカンがこのように丈夫で厚いと，相手の犬歯に突かれても深くひどい傷を負うことがなく，表面的な傷は速く治る．

セイウチでは，犬歯が海底から餌を掘り出したり，氷の上にあがるのに役立つ．しかし犬歯は雌獲得のための闘いの武器にもなる．雄では犬歯が雌より強大で，闘いで雄は相手の頭や頸を犬歯で激しく打つ．それに応じて雄の頸には5cmもの厚さに結締組織の層が発達し，相手の犬歯の危険な打撃から頸を保護している．

上述の全ての例で，闘いの器官(犬歯)が種間競争でも種内競争でも役立つことが分かる．これらはそれ自身の有効性を失っていなが，その効果は種内の闘いで適合的な保護適応によって非常に弱められている．アカシカ，ヘラジカ，その他の多くの偶蹄類では，別のことが見られる．これらの種の闘いの道具は角で，雌獲得のための闘いだけに使われる．これらの動物では，保護適応が形成されていないが，角そのものの形態は進化の過程で致命的な性質を失うように変化している．このような角の形態の例として，アカシカ(*Cervus elaphus* L.)の角が挙げられる．アカシカ，ヘラジカ，その他の多くの偶蹄類は，角ではなく蹄で捕食者から身を護る．鋭く硬い蹄の打撃は，人ばかりではなく，大型の捕食者にとっても危険である．これらが角をつけているのは，1年のうち数か月である．角は春から生え始めて骨化し，夏の終りまでには生長期の間覆っていた皮膚や毛がなくなる．11月または12月に，また一部の種では4月までには角がすでに落ちている．

雌獲得のための闘いの武器としての角の特殊化は，交尾期以外に不必要な角が年毎に脱落することが生物学的に根拠あることとした．

若いアカシカでは角が生後2年目に発達し始める．最初角は単尖である．それらには角枝がない．2回目に生えかわった角は2尖で，3回目に生えかわるとどちらの角も3尖となる．年

をとるにつれて角は次第に大きく太くなり，角枝の数も増える．6〜7歳の雄では角が非常に大切な武器である．

アカシカは3年目で性成熟するが，雄の交尾が始まる年齢は，体力がつき角が発達して成体の雄と闘えるようになったときである．強大な「犂の把手」が森林の一定の場所に自分の雌と一緒に現れる．交尾期に雌をもたない雄は唸り声をあげ，ハーレムを自分の方に引き寄せようとする．闘う2頭はゆっくりと後ずさりし，唸り声をあげ，若木を角で引っかき，それから互いに突進する．しかし前方を向いた角の先端は相手の角枝にからまり，体にはとどかない．角の打ち合う音は，非常に離れていても聞こえる．角は打ち合ってもはじくが，ときには角同士がからまって，どこかで角が折れないとシカは離れられなくなるほどである．角をからみ合わせたシカは離れられず，飢餓で死亡する例が知られている．闘っている一方が劣勢になると，後ずさりし始め，ころあいを見計らい，すばやく向きを変えて走り去る．勝者は，普通その個体を追うことはせず，近くにいる雌の方に急ぐ．

闘う個体の狂暴性や武器の厳しさにもかかわらず，闘いは大部分弱い方が傷を受けないうちに逃げだすことで終わる．角は枝分かれしているため，攻撃の道具であると同時に，防御のための道具でもある．そのためアカシカやヘラジカの角は，馬上模擬戦で騎士が使う刃のない槍や剣にたとえることができる．馬上模擬戦の武器によって相手に打撃を与え，ときには不具にできても，致命傷を負わせることはできず，これらの武器は致死性の点では実際の闘いで使われる鋭い槍や剣とは異なる．

シカの角の発達の初期の系統発生の段階においてすら，角の先端に見られる枝分かれは，相手の体を突き刺す可能性を少なくするので，角の危険性を小さくした．

角の発達と雌獲得のための闘いは，シカの系統発生の中で漸進的に進み，それと平行して一夫多妻制を強化した．一夫多妻制はアカシカで最高の段階に達し，そのため性成熟しているが十分な力のない若い雄は，雌を受胎させることができない．このため，より強大な雄が競争相手に勝ち，数多くの子孫を残した．淘汰は個体の強さと体力，また大きさも，角の複雑さも増大する方向に進んだが，闘っている両者とも保護されるように角枝が多くなる淘汰が同時に進んだので，敗者でも死ぬことはなかった．

アカシカとノロの繁殖生態を比べると，ノロでは一夫多妻制があまり発達しておらず，雌を追う性質が異なり，より原始的な角の形態に対応している．雄は雌と同様に2年で繁殖年齢に達するが，1年遅れて交尾する．ノロでは雌が同時に発情せず，アカシカのようなハーレムはない．普通は1頭の雄が1頭の雌を追い，どこか小高い比較的狭い範囲で走りまわる．ときにはその翌朝，藪のまわりに雄が雌を何回も追って走ったため草が踏みつけられてできた円形の踏み跡が見られる．追いまわされた雌の踏み跡を他の雄が見つけると，闘いが始まる．私は，闘う雄の蹄で長さ約5m，幅3mの広さに地表が荒らされているのを見たことがある．しかし，ノロの闘いの場所は，アカシカの場合よりはるかにまれにしか見つからない．闘いのとき，ノロの角はアカシカの角より危険であるが，闘いで相手を殺すことはごくまれである．

このように，もし雄の武器が同種の他の雄との闘いのためだけに使われるなら，それは性淘汰の結果模擬戦の武器に変化する．同時にこの武器が種間の闘いにも使われるなら，その効果は甲冑によって弱められる．他の適合とは異なり，角の多枝性，また甲冑も，これらをもった個体を生存させるので，種全体にとって有益であるということを指摘しておくべきで

ある．

模擬戦の武器という私の仮説は，食物をとったり，捕食者と闘うための道具とは考えられないマンモスの著しく曲がった門歯のような奇妙な構造をも十分に説明すると思われる．これらは雄で非常によく発達し，性的二型の指標である．ゾウとマンモスの雌では門歯はあまり発達しておらず，トナカイの雌で角が雄ほど発達していないのとまったく同じである．

独特の，第四の適合には，群れ生活様式と関連した適応がある．このような例にはアカシカがあり，この種ではいわゆる「尾鏡」，すなわち明るい斑が尻部にあって，群れの他の個体の眼につきやすく，突然に危険がせまったとき逃げる方向を示す．夏毛のノロではこの斑が目立たないことは興味深い．この時期に母親と一緒にいる子は，危険なときや母親が逃げたとき，草中に伏せて隠れ，親の後を追うことはない．ノロが群れ生活をする冬に，「尾鏡」は冬毛の色とははっきり区別できる．このことは，「尾鏡」が群れ関係の影響で発達した適合的適応であることを示している．多くの鳥類，例えばサバクヒタキ類の上尾筒の明るい信号色は同じような意義をもっている．

第五の適合として，膜翅類の多型的社会性の種の個体の相関的変化がある．スズメバチ，ハナバチ，アリ，シロアリは，一つのコロニーの中で個体の様々のグループの形態学的構造の適合的変化の例である．実際，社会性昆虫の種の基本的単位は個々の個体ではなく，1組の繁殖個体の子によって形成される家族であると考える必要がある．ほとんど上述の種のそれぞれに，単独性の種から社会性の種への移行が見られる．少数の例外を除き，同じことが複雑な家族の個体発生でも繰り返される．それゆえ，しばしばいろいろのグループの間の関係の漸進的な複雑化の跡をたどり，これらの関係と適合的な相違との間の関連を解明できる．コロニーのそれぞれのグループの特殊化の特徴をもった適応の発達は，家族が外部環境の諸条件に適応する過程で起こる．これらの特殊化が可能となるのは，単独性の動物は種の全ての生活機能を個体が行わなければならないのに，コロニーでは一定の機能をはたすことになる個体のグループが形成されるためである．例えば，アリやハナバチの女王は，働きアリ(働きバチ)がいることで，自分で食物をとったり，巣を護ることはせず，繁殖だけに専念する．同時に発達した特徴は，一方ではそれぞれのグループを極端に特殊化させ，もう一方ではこれらグループ相互間の相互関係の結果として発達した複雑な適合的体制をつくる．

10,000種以上が知られているスズメバチ類では，単独生活から社会生活にいたるまで全ての移行状態が見られる．単独性のスズメバチ類(アナバチ類の大部分)は穴を掘り，そこに1匹または数匹の麻痺された青虫を運び入れ，その後穴を塞ぐ．卵から孵化した幼虫は母虫を知らず，また母虫は幼虫を知らない．モンスズメバチ類の*Sinagris*属では，雌は青虫が多いと自分の幼虫のために60匹も入れて，穴を閉じる．条件の悪い季節には，貯えられる食物は少なくなる．このスズメバチ類は，幼虫が発育している間は食物を運び続け，自分の幼虫を育てる．これらは，蛹化直前に食物の貯えが少なくても穴を閉じる．したがって，スズメバチの同じ種では，普通の産卵から幼虫が育つまでを観察できる．同じ属の他の種の単独性のスズメバチは，青虫を丸ごとではなく，全ての社会性のスズメバチ類のように，昆虫をかみ砕いてつくった塊を幼虫に与える．一部の種では，母虫が幼虫のために準備した穴の中で夜を過ごすが，まだ穴は2匹が入っても極度に狭くなることはない．発育している幼虫を育てることは，親と子を新しい環境に置く．母虫は，生きた青虫を貯えることから，かみ砕いた昆虫を分けての給餌に移行する．母虫が給餌している幼虫では，豊富な唾液分泌が見られ，

これがさらに適合的関係の一つの局面となる．母虫が巣房の上を飛んだり，歩き回っている音を聞くと，幼虫は口を開けて巣房から出て，口から多量の唾液を分泌する．唾液は糖分を含んでおり，これらのスズメバチ類の成虫はそれをむさぼるようになめる．これらは幼虫に食物を与え，数回巣房を歩きまわり，幼虫の頭を顎でつかんで反射的に唾液を分泌させる．社会性の種でも，まだ巣から飛び出していない他の雌も同じように行動する．食物が不十分だと，幼虫の正常な発育は遅れ，これらの性腺はあまり発達しない．働きバチが多くなる夏の終りには，食物の供給がよくなり，幼虫から生じた働きバチでは卵巣が発達して単為生殖による卵を産むが，その卵からは雄が現れる．このように，スズメバチの家族の分化は食物要因に基づいている．

社会性のモンスズメバチでは，越冬し精子をもっている雌は春にコロニーをつくり始める．最初に産んだ卵からは小さな雌が育ち，これらがその後に母バチが産んだ卵から孵った幼虫の養育に加わる．小型の雌が夏の間に増え，そのため幼虫に与えられる食物の量が増える．夏の終りまでには，十分に発育した大きな雌が羽化する．雄は1世代目の小さな雌の無受精卵から孵る．十分に発育した雌は受精して，越冬し，春に新しいコロニーをつくる．コロニーの他の個体，3,000～5,000匹もいる未授精の雌と雄は秋に死亡する．このように，受精し越冬した個体の数を種としての数の増加とすれば，社会性の種の増加率は単独性のアナバチやモンスズメバチに比べて，それほど多くないであろう．種にとって夏の小さな雌からなる全ての大きなコロニーの形成が有益なのは，少数の越冬する個体が育つからである．

ハナバチは上述のように10,000種もあり，そのうち約500種が社会性または半社会性である．単独の生活様式から社会性の生活様式への移行型も見られる．

マルハナバチでは，社会性のモンスズメバチと同様に，越冬した雌が春に適当な穴かまたは枯木の中に窪みを見つける．房室の中心には蜜のついた花粉の塊が置かれ，蜜蝋で覆われる．その後そこに産卵され，巣房は蜜蝋の蓋で閉じられる．巣房の周囲にはさらに11～16の巣房が造られる．ときどき蓋がとられ，発育を続ける幼虫に食物が補充される．雌は，普通巣房に入って幼虫を暖め，護る．雌は特別の巣房，すなわち「蜜房」に貯えられた蜜を食べる．最初に産まれた卵から7～15匹の小さな雌が孵化し，それらが食物を集め，新しい世代の幼虫を養う．最初に巣を造った雌は，この時期には産卵するだけである．若い雌が現れた後の繭は蜜入れとして利用される．中性の働きバチが増えるため，幼虫の食物がよくなる夏の終りまでには，正常な雌が孵化し，1世代目の小さな雌が産んだ無精卵からは雄が孵る．

温帯のマルハナバチでは，スズメバチのように，有性の個体だけが越冬する．温暖な気候の地域では働きバチは死亡せず，ミツバチのように分封が見られる．

社会性の最大の発達と労働の分化が飼育ミツバチに見られる．ミツバチは，いろいろの花から蜜を集め，ある地方では冬中巣を十分高温に維持できるため，この種が形成された南アジアから非常に広く分布した．ミツバチでもグループの分化は食物の摂取と関係がある．

女王になる幼虫にはいわゆる「ロイヤル・ジェリー」が与えられる．蛋白質に富んだこの分泌物は，ミツバチの若い働きバチの上顎腺でつくられる．女王は産卵するとき，その分泌物を食べる．女王になる幼虫の発育には16日を要する．ミツバチは働きバチの幼虫には3日間だけ「ロイヤル・ジェリー」を与えるが，その後発育が終るまでは「蜜粥」，すなわち蜜と花粉の混合物（巣の中で固め，蜜をかけた花粉）を与える．この食物は炭水化物に富んでいる．ミツバチの働きバチの幼虫は21日かかって発育し，それから卵巣が未発達の雌が羽化する．ミ

ツバチの雄は無受精卵から発育する．幼虫はやはり3日間「ロイヤル・ジェリー」を，その後「蜜粥」を与えられ，発育には24日を要する．ミツバチでは分業がそれぞれの発育段階に応じて行われる．働きバチは最初の3日間は巣房の上にとまっているだけで，巣房を自分の体で暖めている．これらはまだ丈夫になっていない．まだ自分で食物をほとんど食べることさえできない．これらには，老齢のハチが吻から食物を与える．3日齢から若いミツバチは発育の進んだ幼虫に密粥を食べさせ始め，6日齢からはこの日齢で発達する上顎腺の分泌物で若い幼虫と女王を養うようになる．この腺は12〜15日で委縮し，ミツバチは巣の中で他の仕事，例えば花粉の受け取りと加工，巣房造り，巣房と巣箱の掃除，出入り口の守りなどをするようになる．初めての飛び立ちでは，ミチバチは給餌腺が退化するまでに飛び立つ．第2回目の飛び立ちは，それが退化した後である．生後14〜15日目からミツバチは蜜集めとなり，これまでの仕事はより若い世代に移る．ミツバチが新しいコロニーを造るときは女王単独ではなく，女王だけで働きバチの群れと飛び立つ．ミツバチでは，スズメバチ，マルハナバチ，またこれから述べるように巣造り雌1匹で巣を造り，産卵し，幼虫を育てるようなアリやシロアリよりはるかに高度の形態の家族構造が発達した．ミツバチの女王はさらに特殊化しており，このような仕事をできない．女王では，舌と針は短く，脳が小さく，唾液腺，食道腺，花粉を集める器官はない．卵巣だけが非常によく発達している．雄には，働きバチの仕事をするのに必要な器官はないが，結婚飛行と関連のある嗅覚器が女王や働きバチよりはるかに発達している．分業が非常に進むことが，それぞれのグループの個体の形態に深い適合的変化を起こす．

アリに単独性の種はいない．アリはいつもコロニーで生活している．アリではいろいろのタイプの個体が，特殊化と分業の原則にしたがって分化しする．

いわゆる働きアリは発育不十分な雌で，これらはまれに産卵することがある．翅のある雄と雌はアリ塚から飛び立ち，空中で交尾する．その後雌が地上に降り，種によっては石の下の窪みや樹皮の下に入り込んだり，穴を掘って長い間そこにひそんでおり，その間に卵が成熟する．その雌は産卵し，その卵から孵った幼虫を唾液腺の分泌物で養う．この間雌は食物をとらない．子の養育は，翅がとれた後不必要になった強大な胸筋の分解によって行われる．卵から孵化するのは非常に小さな働きアリである．これらは外に出る通路を開き，食物を探し，盛んに産卵を続ける女王に食物を運ぶ．女王は12〜15年も生き，1回しか交尾しなのに一生産卵する．働きアリは3〜4年生きる．アリ塚は30〜40年存在できる．

働きアリの基本的仕事は，卵，幼虫，蛹の世話で，食物要因に関係がある．アリは液状の食物を食べ，いつも互いに食物を与えあう．少数の個体に着色した糖蜜を与えて2時間もすると，コロニーのどの個体の前胃にも色が現われてくる．幼虫は甘い唾液を分泌し，それを働きアリが食べる．この他，幼虫には甘い分泌物があり，胸部の特別の突起にとくに多い．齢が進むとともに，これらの突起は退化する．

似たようなグループの分化はッシロアリでも見られるが，分業が非常に発達しているため，これらの適合的依存関係は強い．観察が困難なため，それぞれのグループの役目を十分正確に明らかにすることはできない．兵アリはいろいろな形の大きな顎をもつ個体で，「大鼻型」とも呼ばれ，細長い頭から粘性の液体を分泌する．この分泌液で巣の壁を非常に速く修繕し，補強するのであろう．

シロアリの働きアリと兵アリは生殖器が発達していない雄と雌で，有性の個体の形態形成

の最後の段階がなくなったものである．中性の若い幼虫からは，頭の大きな兵アリにも頭の小さな働きアリにも育つ．

分業の原則に基づくグループの分化の結果，それぞれの個体から一部の器官の生活機能がなくなり，さらに特殊化する可能性が生じた．このような特殊化は，他のグループと適合的になるときだけに可能である．いくつかの場合に，種内関係の影響下で，進化はそれをもっている個体を死亡させるような適応の発達の方向に進む．受精のとき交尾器官が壊れて雄が死亡する例を一つすでに挙げておいた．受精を確実にするこのような形式は，一生に一度だけ交尾をする種だけに適合的に発達できた．このような条件では，雌を受精させた雄は種にとっての意義を失う．それゆえ，同時に雌の受精を確実にし，雄を生存させるような淘汰の方向の変化は不可能であった．個体にとっては致命的だが種全体にとっては有益な適応のいくつかの例をさらに指摘できる．これらの例も，中性の繁殖しない個体に関してである．ミツバチが哺乳類を刺すと，針が傷の中に残り，痛みを増すことが知られている．このことは，ミツバチの家族全体にとって有益であるが，刺したミツバチを死亡させる．針の破損が自切の結果であることは興味深い．

第三の例はミツアリで，その体内にコロニー用の食物として蜜が貯えられる．蜜の貯えが少なくなると，アリは蜜の「容器」も食べてしまう．針を自切で折ること，またはミツアリが生じたのは，有性個体の形態的変化によって達せられたことは明らかである．これらの変化は家族にとって有益であり，淘汰の対象となる．中性の個体を生存させると同時に，家族にとって有益な適応の淘汰は，死亡する個体が中性のため不可能であった．

私が挙げた適合の例を概観すると，それらには非常に多くの例があり，動物界のいろいろの種で見られる．一部の適合は，依存関係のグループに入り，いつも性淘汰についてのDarwinの学説と関連して述べられている．しかし，性淘汰が影響を与えるような相互関係は，種内関係と彼が挙げている適合の一部であることは明らかである．

種の同じ性質の個体が，周囲の環境と，また互いにいろいろの関係にあるグループにあらかじめ分化するときにだけ，適合が生ずることができる．やがて種が獲得した適応は，その後の自然淘汰の方向を，また自然淘汰そのものが種のその後の進化を決定する．アロモルフォーシス理論のこの基本的立場は，適合にとってもまったく正しい．いくつかの場合，例えばアナウザギでは，同種の異なった齢グループまたは異なる性のグループの大きな変化を起こすためには，その種の成体の行動の変化で十分であり，またはナミスジフユナミシャクのように蛹の発育での相関の変化で十分である．有袋類の例が示すように，その後の進化において，適合的変化は亜綱全体の進化に影響する．適合は，種内のグループ間での生態的関係によって方向づけられる自然淘汰の結果として形成される．この点では，これらの適合は花と昆虫との間の相互適応のような種間の適応と異なることはない．しかし，種間の適応と適合との間には，本質的な相違がある．適合は，しばしば個体の生存にとって有害，または少なくとも重要ではない体制の変化を起こす．種間の適応は，個体にとっても有益である．受精のための適応は，成体の雌雄の生存にとって重要ではない．子が母親の体内にいる寄生虫のように，母親の体液を栄養にとっているとき，胎生は確かに母親の生存のための闘いに負担をかけている．ナミスジフユナミシャクの消化管の適合的退化は，食物をとる能力のない成虫の体質的な死亡の原因となる．

第３章　種の一体性と統合性の問題

種の統合性は，広い進化学的観点からだけ検討することができる．現在，私は進化学の全系列を組み立てることはできず，種の一体性と統合性が見られるいくつかの例に制限せざるをえない．

基本的な分類学的単位としての種の概念は，科学の発展とともに変化した．最初の種の定義は，17世紀の終りにD. Ray(1681～1704)により提案された．2世紀半の間に種の概念は変化し，複雑化した．この概念は，当時の支配的な哲学の見解に基づき，実際の資料の解釈を判断する関連分野の影響を受けてできあがった．種の実在性とその他の分類学上のカテゴリーについての問題は，さらに複雑になった．

19世紀と20世紀初期には，個体だけが実際に存在し，種とは分類の手法としてだけの意義しかもたない抽象的概念であるという考え方が広く行きわたっていた．全ての上位または下位の分類的カテゴリーは種に基づくので，それらのカテゴリーは種の性質をもち，抽象的でもある．この考え方は，当時支配的であったカント哲学に源を発している．現在，弁証法的唯物論の哲学に基づき，自然に実在するもはいつもわれわれの概念と一致することを認めるのである．したがって，私は，種でも，他の全ての分類学カテゴリーでも，それらの実在性を認めている．実際に，私が種は実在すると考えて種をより大きなグループにまとめるなら，上位の分類学カテゴリーも同じように実在性をもたなければならない．上位のカテゴリーの実在性は適応放散の原則とよく一致し，そのことについて私はさらに詳しく以下に述べたい．属や科にまとめられるのは種であって個体ではないので，種は基本的な分類学的単位である．同時に亜種または品種の区別のためには，種が設けられなければならなかった．種は，子孫に特徴を変化せずに伝え，特徴に不連続(hiatus)があることで他の種と区別される自由に繁殖する集合体であることは，多くの定義で指摘されている．相違の大きさではなく，特徴の不連続だけが，ある種がその他の種と異なることを示す．特徴に不連続があることで，種は，その他にもそれらが特別の地理的分布域を占めていることが認められているより小さな下位の分類学の単位とも異なる．このように，種は唯一の分類学のカテゴリーで，その定義の中には種を構成する個体の性質だけではなく，それらの個体の相互作用の特徴となる生態・生理学的要素も入っている．

個体の歴史は，母体からの分離に始まり，死に終る．種の歴史は，祖先型からの分化に始まり，他の種への変化またはその種が子孫を残こさずに全個体が死亡したときの絶滅に終る．種の歴史やその進化過程の理解は，その種と周りの環境との相関関係を明らかにすることだけによって可能である．Darwin以来種の進化について述べられており，多くの研究者，例えば形態学者，分類学者，さらに生態学者さえも，今までに生物の進化を示唆している．環境に相対するのは個体または複数の個体であって，種ではない．Kashkarov(1933)やElton(1931)の理論体系は，一定の方法で周りの環境に影響を与え，環境の影響を受ける個体群ではなく，個々のホッキョクギツネやチョウゲンボウといった個々の個体に関する知識に基づいている．個々の個体は好適な条件では速く発育でき，少し異なった毛色になり，少し異なった巣を造るが，このことは種の変化を意味するものではない．種はばらばらの個体の総和ではない．外部環境への個体の反応は，種の反応と同じとは言えない．

種の，同じく他の分類学のカテゴリーの統合性と一体性の概念の必要性は，世代の継続や環境との相互作用で得られた個体群についてと同様に，種についての考え方から必然的に生

じる.

全体は部分から成り立つ．このような部分によって種の実在性があっても，個体だけ，またはおそらく亜種や生態型とは別の種類の個体のグループのような小さい分類学的単位はありえない.

形態学者や生理学者にとって個々の個体が研究対象であるように，個体群は生態学者にとって直接の研究対象であることを，私はすでに述べた(Severtsov 1937)．このような個体群はいろいろの空間を占め，いろいろの個体数から構成されることができる．実際，私は種の分布域のいろいろの地域に生息するある程度独立した個体群を対象としている．これらは共通の起源で，同じ生態的地位を占めている．私の観点からは，独立しているが同じような個体群の存在は，全体としての種の概念に反しないので，それらの個体群は同じである．生態型または亜種の個体群は，おそらく異なった生態的地位を占めるが，それらを異なった種とするほど相違は大きくない．このような型を種または亜種と認めるかどうかの問題は，量的相違が周りの環境に対して異なった関係をもたらす質的相違に変化する程度が問題となるので，それぞれ具体的な場合で解決されなければならないと考える．質的変化や飛躍があるとき，種について，またそれがないときには亜種について述べなければならない．亜種の生態はあまり研究されていないので，一般的な形態・生理学的分析に基づいて問題を解決しなければならず，このような観点から，hiatus(不連続)はその基礎を見つけることになる.

一部の種では，種の個体群とは別の種類の個体のグループに分けることができる．このようなものには，アリやハナバチのコロニー，一部の哺乳類の群れ，鳥類のコロニー，少数の社会性のげっ歯類のコロニーがある．大部分の種では，個体群は自由に繁殖できる集合体を形成している個々の個体から構成されている.

しかし，種は，有性生殖または無性生殖によって自由に繁殖する個体群であるだけではなく，一定の分布域に生息する個体群の総和；すなわち，それはまさに齢と性の異なる個体が特別な種内関係によって互いに結びつき，ある種の統合的な一体性をつくりだす集合体である．種は全体として特徴のある生活型を示し，特徴ある生態的地位を占めている．種は外部環境の影響に他種と異なる反応を示し，環境に他種と異なる影響を与える．生活型と生態的地位は互いに密接に結びついた概念である．生活型は，環境との相互作用の中で種の祖先が進化の過程で獲得した適応の全複合体によって決まる．それぞれの生活型は自然における一定の位置，すなわち生態的地位と一致する．それと同時に生態的地位，これは直接または間接に種に影響する環境条件の複合体である．Vasnetsov(1938)は，生態的地位の理解のため，非常に重要な要素，すなわち生態的地位は統合的なものであり，ある一つの関係が変化すると，他の関係もなんらかの変化をするということを提起した．Vasnetsovは，生態的地位を生存のための諸条件に対する種の関係の仕方と考え，摂食や他の特殊な諸要素と結びついている関係に注目する必要があるとしても，全般的なまたは部分的な関係について述べている.

種の一体性の概念は，生物体の一体性の概念と似ている．私は集合体としての種の一体性と統合性の概念を提起し，この集合体の構成員の関係が互いにどうなっているかを検討しなければならない．これらの関係は種間関係とは別の種類の関係であり，同時に一体的な生物の部分間の関係とも異なっているにちがいない.

種の統合性は，哺乳類や鳥類で見られるように親が自分の子とあまり違った形をしておらず，親が子の世話をする同種の個体群では，世代の継続に非常にはっきりと現れる．高等な

脊椎動物では，生活型の概念は種の概念と一致するであろう．爬虫類では，成体も幼体も陸上の同じような諸条件の中で繁殖し生息するので，これらの生活型はほとんど同じである．胎児や幼虫が成体とは異なるいろいろの生活型をもつ場合，種の一体性を示すことは非常に困難である．さらに両生類では，カエルの成体の生活型がオタマジャクシの生活型と非常に異なっている．これらには生息場所の一体性すらない．成魚と幼魚は同じ環境に生活しているが，多くの場合に成魚と稚魚との間には大きな相違がある．例えば，ウナギの稚魚段階は成魚の形とは違っており，他の種，さらに他の目に属するとされるほどである．

無脊椎動物，とくに有性世代と無性世代の交代を行う種では，同じ種でも成体と幼体とは非常に異なる．このような場合の同じ種の成体と幼体の生活型は異なり，幼体が成体に変化するには体の構造がまったく変わる必要があり，この変化の間には食物をとったり，追跡を逃れたり，活発に動くことができないほどである．

幼体の段階から成体に変るとき，変化がどれほど大きいかはヒトデの発育の例に見られる．ヒトデの幼生であるビピンナリアは左右相称のプランクトン性の生物である．これは直接成体にはならず，定着性の幼生段階ブラキオラリアを経る．ビピンナリアの前端部には腕(brachiol)が発達しており，それで変態のとき海底に固着する．

変態のとき，幼生の前部1/3は退化する．ヒトデはその後部だけから発生し，そのうえ体全体の大きな造りかえが行われる．変態の時期には，体の造りかえがまだ終っておらず動けないので，ヒトデは海底に固着して食物をとらない．変態は幼生の体の一部が退化して行われる．その結果，自由に泳ぐ左右相称のプランクトン性の幼生から，放射相称のヒトデになる．幼生に比べて成体は大きく，寿命の長い肉食動物で，海底にすみ，運動や食物獲得のきわめて特殊な方法をもっている．

さらに複雑な変化は，昆虫の変態に見られる．例えば，ハエの発育で，胚の口前葉(головная лопасть)と付属肢の三つの顎対(челюстная пара)の原基とは，幼虫の前端部の形成には参加せず，その前端部は末端に二つの可動性の鉤をもった小さな付加物として胚の頭部の前方に新たに生じ，幼虫はこれで這ったり，食物を咀嚼したりする．この付加物は幼虫の前部の体節に付き，そこには口も開いている．幼虫の二番目の体節は，ハエになったときの胸部の第一体節である．

発育中の幼虫が大きくなるのは，細胞の増加だけでではなく，細胞が大きくなることによる．成虫盤(имагинальный диск)の細胞は大きくならずに，小さく分かれる．しかし，これらは幼虫の組織の大きな細胞とは容易に区別できる．ハエの幼虫が十分に発育し，最後の脱皮をすると，脱皮殻は捨てられずに樽形の蛹となる．この蛹の中に本当の蛹が入っている．外胚葉性の成虫盤の細胞は速く増殖し，幼虫のキチン質層の下には外面に特有の突起がある蛹が形成される．このとき，幼虫の内部器官は完全に壊れる．幼虫の脂肪体，腸管，マルピギー管，腺細胞，大部分の筋肉は分解する．この過程が，蛹の中に豊富な卵黄をもつ卵に似た条件をつくりだす．卵の中で卵黄を利用するように，幼虫の器官の分解産物を利用して成虫の器官ができる．

実際，幼虫が死亡し，その体からまったく新しい昆虫，新しい生活型である成虫が生まれる．幼虫と成虫の生活型は，体全体が完全に再構成されなければ変態できないほど異なっている．このような再構成のためには，活動的な生活をやめ，生存のための闘いから昆虫を切り離す必要がある．蛹は食物をとらず，人目につかない所に隠れ，丈夫な殻で保護されてお

り，これらのことが再構成のこの過程の実現を生態的に可能にしている．

ハエが変態するときの体の著しい変化は，もちろん進化の過程で徐々に進んだ．ハエの祖先であるカで蛹が活動性をもっている事実から，このことが納得できる．

鱗翅類では這いまわる幼虫から飛行性の成虫へ変化するとき，器官の再構成は小さいものではない．

このように，棘皮動物の進化は，祖先の海洋性で左右相称の形を放射相称型へと変化させ，そのため幼生の複雑な変態を必要としたということがわかる．ヒトデは個体発生の最終段階にあり，生存のための闘いでも特別の安定性を示している．昆虫の進化は，その逆の例である．それは，幼虫の変態の結果で現れた最終段階は，非常に短いわずか数週または数か月の間生存のための闘いに耐える能力があるということになる．昆虫個体群の主要部分となっているのは幼虫で，それらが生存のための闘いで種の安定性を維持している．成虫の重要さは交尾と産卵にある．

成虫と幼虫の形が異なっていても，種の一体性があるため幼虫の生存条件は成虫の体，成虫の状態，さらにその子にも反映する．この相互関係は，その種の個体数だけではなく，それらの形態・生理学的構造にも影響する．種の一体性は，各世代が個体発育の各段階のようにそれ特有の適応によって特徴づけられ，新しい適応の獲得がいずれにしても全て他の齢グループまたは世代の生活条件に反映する原因となる．胎児の適応が成体の形態学的構造を変化させるような例として，すでに上に非常に詳しく述べた有袋類の適合を挙げることができる．早産の子が生まれることは，雌に育児嚢と乳腺の筋肉を形成することになった．似たような例として，ナミスジフユナミシャクの変態があるが，この場合には胎児(幼虫)の段階が短くならず，長くなるという相違がある．

発育のうち幼虫段階の生物学的発達は，多くの種で，成虫の消化器官を退化させる．成虫は食物不足のためではなく，適応的進化の過程の結果で発達した摂食能力がないために餓死する．不食性はカゲロウ，ウシバエ，多くのチョウで発達している．

Naumann(1937)は，よく飛ぶという特徴をもつ科のチョウを挙げているが，これらでは口吻の退化だけが例外的に見られる．8科では雌の翅の退化が吸う器官の退化と同時に起こり，4科では一部の属が口吻の退化という特徴をもっている．

ナミスジフユナミシャクの変態は，自然淘汰が蛹の発育期間を延ばし，成虫の生存可能性を制限するものとして非常に興味ある例である．摂食はあらゆる生物の生存の基礎である．この場合，餓死は偶然的な食物不足ではなく，体質的に起こる．

成虫の消化器官の退化は，幼虫と蛹の段階で種が相当安定していることだけで可能であった．それほど速く変化しない蛹の淘汰は，成熟型を不食性とした．

成体の適応は子にかなり現れる．新しい適応が成体に獲得されると，成体の生態を変え，そのことが幼虫または子の胚(胎児)の適応に反映する．その例として紐形動物がある．すでに上に述べたように，成体の生殖器官の変化はより保護された卵を産むことができるようにし，そのことにより幼生の形態学的構造が完全に変化した．粘液質の紐の中への産卵は，自由に泳げるピリディウム型からデゾル幼生への変化，さらにその後の進化ではSchmidtが記載した幼生への変化をもたらした．胚発生のさい発育不全の卵を利用して幼生が活発に摂食することは，後胚発生での死亡を少なくする保証である．デゾル幼生を形成する個体発生の型では，卵は100％発育するが，Schmidtが記載した型では全部で8～12％である．種の増殖

力は1/10に下がるが，その代わり幼生の発育は良好で，若い紐形動物は最も初期の段階で大きくなる．

それと同時に，成体の進化にこれらの胚のときの諸関係が影響しなかったこと，つまり胚の適応が増殖力の減退だけをもたらしたことは興味深い．アナウサギで穴生活様式への移行は，十分に発育していない子を早く産むようにした．似たような例は早成性と晩成性の鳥類に見られる．早成性の鳥類の大部分は地上または小さな覆いの下に巣を造る．普通，これらの産卵数は多い．雛はよく発育した状態で孵化し，卵殻から出てすぐに親鳥について歩き，自分で餌を食べ，危険がせまったときには隠れることができる．晩成性の鳥類の雛は，ある程度うまく造られた巣の中で孵化する．その産卵数は非常に少なく，雛は孵化したとき発育不十分でよく動けない状態で，比較的長い間親による世話，保温，養育を必要とする．しかし雛は速く発育し，おそらく初期の死亡は少ない．

幼体の変化は成体の進化的変化に影響し，また成体の変化は幼体や若い個体に影響し，さらにこれらの変化は生理的要因ではなく，生存のための闘いの諸条件の変化による生態的要因によって起こされるということを，上述の例が示している．このようなことの中に適合の別の型に見られるような種の一体性が見られるが，この例を第2章で述べた．

種の一体性の第二の要素は，種を構成する個体の化学組成の一体性に見られる．分裂で増殖する同質の個体から成る単純な種では，最も簡単な形で示される．しかし，もっと高等な体制をもつ動物や植物でも化学組成の一体性が維持されている．

アカデミー会員V. I. Vernadskii(1934)は，2種のウキクサがそれぞれ基本的な化学組成の点で異なっていることを指摘した．種間の生理学的相違のこのような例は，哺乳類の乳の蛋白質や塩類のようによく知られている．これらの相違は個体の発育の速度と関係があり，ヒツジ，ヤギ，有角家畜のようにな近縁種でも知られている．

種の化学組成の一体性の最も明らかな証拠は，いわゆる沈降反応であるかもしれない．アナウサギの血清は，他種の血液と混ざると，それらが分類学的に近縁なほど，その種の血清と反応してより多くの沈殿をつくる．この相違が種や品種にさえ多分認めうることをTaliev(1940)の研究が示した．

種の化学組成の一体性は，環境に対する化学作用の同一性と代謝のさいの外部環境からの物質の受け入れの同一性を規定する．まさに生物体における物質代謝の過程のエネルギーは，動物の生理学的体制の複雑な形に現れるが，結局は全体としての生態学的な生命活動のエネルギーを規定することは疑いない．

周りの環境に対する種の影響の一体性は，食物連鎖，穴を掘ること，それに似た諸要因による生態学的影響の形でも，また生命活動の結果として環境の化学変化の形でも示される．

水域の生産力の特徴やその程度を決めるため，魚類学者や水生生物学者は生物量の概念を導入したが，生物量は水の体積または底面積当りに生息するある種の個体の生体量である．この概念は，陸生生物にはうまく適用できなかったが，他の動物に対しては価値があった．バクテリアの層または池の表面を覆うウキグサの一面に広がった層の生物量を示すことができるが，高等な脊椎動物の高度に組織された広い地域に分散する個体群の生物量について述べることはおそらくできないであろう．しかし，やはりこれは事の本質を変えることはない．

最初に種の同し種類の個体が分化した結果，いろいろの適合の型が形成されたことについ

てはすでに述べた．これらの中の一つは，その動物の歴史のある時期に周りの環境に対する生態学的関係との関連で獲得された有性生殖に移行したために生じ．もう一つは，個体発育の複雑化によって起こされた．卵，胎児または幼虫は，形態・生理学的にも生態的にも成体とは異なっている．これらは他の成体のグループとは最も異なった諸関係になりうる．個体発生は，普通個々の個体の発育とだけ関連した形態・生理学的な問題として研究される．「全体としての種」の問題の研究のため，成体グループ同士，また成体グループと周りの環境との生態学的関係の研究が必要である．種の構造が複雑になると，個体間の単純な関係は複雑な相互関係に変化し，それぞれのグループの適応の形成に影響する．種の統合性は，様々の個体の総和として，進化の過程で質的に異なる意義をもつようになる．

有性世代と無性世代の交代(例えばアブラムシ科Aphidae)，腔腸動物(Coelenterata)ではヒドラとクラゲの相互関係，または生活の全ての過程が長期にわたって止る越冬性の卵や胞子の形成のような現象は，種の統合性の概念の見地からだけで正しく説明できると思う．

このように，種，またさらに大きな分類学的の単位の統合性の概念が現れるのは，種の個体群を構成する個体の相互作用の一体性，個体の適応を除いた種全体の適応(適合)の存在，それらの生物量の化学組成の同一性，周りの環境に対する種の影響の一体性においてである．

バクテリアに似た生物では，種の簡単で非常に明瞭な一体性が，進化の過程でますます複雑になる．種は一体的な全体として進化し，種の進化は新しい種の形成だけではなく，種内の分化，個体発生の複雑化，世代の交代と成体の多型性のある種の形成の原因となる．同じ種が種内の分岐や分化によって獲得した型は，もちろん生存のための闘いの変化した型に依存している．このとき種は基本的な分類学的単位として残る．亜種は分化しても亜種としての限界を越えることはなく，量は質に転化しなかったので，統合性を崩すことはない．もし分岐が一体性を崩す程度になると，異なる質的関係(異なる生態的地位)が得られ，新し種の出現について述べなければならない．このことが2種の特徴における不連続によって表されることを，分類学者たちが示している．もし不連続がないとき，量的に異なる亜種または品種の形成だけについて述べることができる．このように，遺伝学の影響で生物型(биотип)または純粋な系統を基本的な分類単位とするという学説の見解を私は認めない．

第４章　種の一体性と統合性の崩壊

種は相互に平衡を保った部分の閉鎖的で不変の系ではない．種は周りの環境の影響によって絶えず変化し，また種自身がその環境に影響する．種の一体性と統合性の崩壊は，種の個体同士の間や種全体と環境との間に絶えず生ずる矛盾の結果であり，生存のための闘いに現れる．

種を構成する個体の変異性があるため，これらの矛盾は種の根本的な一体性を壊し，より大きな分類学的カテゴリーに特徴的な一体性の型を形成する．

生存のための闘いは，生物の生存の最も初期の段階ですでに現れなければならなかった．この闘いは，多分地球上での生命の出現とほぼ同時に発生した．A. I. Oparin(1936)は，酵母，バクテリア，その他の最も簡単な生物での有機化学や物質代謝過程の法則に基づき，生命の起源に関する問題を取り扱おうと試みた．炭化物，硝酸塩，金属と炭素や窒素との

化合物は，深い岩漿岩の中に見られる．これらの化合物は岩漿岩が融解されたときに形成された．地球が冷却するとき，炭素化合物は初めに過熱水蒸気と，次に初期の海洋の水と反応し，この水中に溶解する炭化水素の化合物を形成した．炭素は，最初の材料からと同じように，より簡単な化合物の分子から形成される非常に複雑な物質をつくることができる．炭素のこのような性質は，動物や植物の物質代謝の過程で利用される．生物体内では，実験室内と同じように，酸素や触媒の作用をうけて反応は速く進む．地球の歴史でこれらの反応がゆっくり進んだので，有機化合物を形成するのにきわめて長い時間を要した．Oparinは，特別な蛋白分子，すなわち生命の特質をもっているものの存在を確信をもって否定した．最初の構成物は，他の液体とは混ざらない液状のコロイド相，いわゆるコアセルベート(コアセルベートは凝固物と似ているが，液体であってゲルではない)の出現によってできた，と彼は考えた．

コアセルベートの形成によって，その滴内で行われる反応はその外部の反応から隔離され，蛋白質のその後の進化が可能となった．

Oparinはコアセルベート滴の中に生命のある物質の最初の形を見出したが，その滴は周りの環境に溶けている簡単な炭化水素の化合物を選択的に吸着して生長し，増殖した．吸着された物質の合成は，コアセルベートの中の一部の物質の分解によって行われた．このように，物質代謝は多量の滴とその表面の間の相互関係の原因となると同時に，互いに独立した生物を存在させるような生命の基本的現象となる．

Engelsは「反デューリング論」の中で次のように書いた．すなわち，「*生命とは蛋白体の存在の仕方であり*，そしてその存在の仕方は，本質的には蛋白体の化学成分が不断に自己更新を行うことである」．「蛋白質の基本的機能としての摂食と排泄とによって媒介される物質代謝と蛋白質に固有の可塑性とからその他の最も単純な生命要因の全てが導き出される．すなわち被刺激性，これは蛋白質とその栄養物との間の相互作用ということのうちにすでに含まれている．収縮性，これはすでに極めて低い段階で食物の吸収のさいに現れる．生長可能性，これは最も低い段階では分裂による増殖を含んでいる．内部運動，これがなければ栄養物の吸収も同化も不可能である」．

液体から初めて同じ種類の生物が独立したことで，その生物がすでに周りの環境との矛盾関係に置かれ，不適当な条件のときに死亡する可能性が生じた．その結果，直接的な生存のための闘いの関係が生じ，個体の分化が行われなければならくなった．生長と増殖の速度が依存しいる化学反応が非常に速くそのエネルギーが大きい個体は優勢となった．このことは間接的な闘いの条件を生んだ．合成反応の速度とエネルギーは，物質代謝の結果で遊離するエネルギー量に依存する．Oparinは，微生物のエネルギー代謝を比較し，酪酸発酵では糖1分子で15calが出ることを示した．より進んだ乳酸発酵では18cal，アルコール発酵では28calである．さらに高等な動物や植物では，分解して炭酸ガスと水になると674calが出る．生存のための闘いの一定の型により，その後分岐が起きた．生物の一部は炭酸ガスや塩類，すなわち生物の生命活動により分解してできた無機生産物の同化に適応し，植物となった．他の生物は複雑な有機物を摂り続け，その後生命のある，また生命のない有機物を食べるようになった．

緑色植物が，動物と植物の呼吸の産物として，またそれらの生命活動の結果として蓄積された産物としての炭酸ガスの同化に適応したことは，動物界と植物界の起源の共通性を

示す一つの証拠である．

生物に見られる化学化合物の結晶の研究で，Pasterは生命のある有機物が非対称性分子だけを同化できることを指摘した．非対称性の分子の科学的活性は，光学的に不活性な分子より大きい．右旋性と左旋性の対掌体で化学反応の同等性があっても，動物と植物の体内には左旋性だけが見られるということは，現在存在する全ての生物の単一起源の第二の証拠である．動物は複雑な有機化合物の摂食の初期的な型を，もちろん複雑な型で維持した．緑色植物は，水や空気に含まれる無機塩類や炭酸ガスの同化に適応し，新しい道に進んだ．動物が水に溶けている物質だけではなく，生命のあるまたは生命のない有機物を食べる能力を獲得したことは，生物の系統発生の初期段階における動物進化の重要な段階と考えなければならない．このことは，積極的な生存のための闘いを生じた．

このように，周りの環境に溶けている有機物や同じ環境の破壊作用の影響で死んだ有機物を利用して生長し増殖するコロイド滴の形で有機物が独立することで，外部環境の破壊的要因に対する直接的な生存のための闘いと同種の生物の内部における間接的な闘いが生ずる．動物と植物とが分かれ，動物が進化して生命のある有機物を摂食できるようになったとき，生物の間には積極的な闘いという特別の種類の関係，すなわち捕食者と被食者の関係が生じた．この型の闘いは，形態・生理学的な進化のその後の方向を決め，防御と攻撃の諸器官，運動器官，空間における方位決定などの諸器官の形成は，まさに環境の無生物的諸要因ではなく，生物間の諸関係と関連している，食物摂取の動物型と植物型との分化によって独立栄養型と従属栄養型が形成され，食物連鎖と現在の動植物の生存の最も重要な基盤である炭素，窒素，酸素の物質循環ができた．

種の統合性の概念によって，種内の個体間の，また種全体と環境との関係から生ずる生存のための闘いの形式が矛盾していることを理解できる．これらの矛盾を示すため，それらの相互関係における生態的関係を研究しなければならないが，このことは普通生態学の概論には述べられていない．このような概論の第1章には，光，温度，湿度，その他の無生物的要因の生態学的意義について述べられている．その後に食性，生物群集的な関係についての章が続く．第1章は，実際，生理学についてであることは容易にわかる．その例が挙げられているが，個々の要因，またその組み合わせに対する関係について，それぞれの種には最適条件と最高・最低という二つの最悪条件があるということだけが述べられている．広生息性の種は最適条件から広い範囲に耐えられるが，狭生息性の種は狭い範囲にしか耐えられない．呼吸，摂食，種個体群の増殖といった基本的な生命機能の遂行が外部環境の影響で困難になったり，できなくなったときに生ずる生存のための闘いの要因を見つけ出すことは，当然のことながら上のような説明の順序ではできない．個々の個体が死亡すると同時に，代わって新しい個体が生まれ，種全体は新しい適応を獲得し，生存し続ける．新しい適応は，その意義に合わせて，生存のための闘いの要因を取り除いたり，その強さを和らげ，種を構成する個体は環境抵抗があっても，自己の生命機能を遂行できるようになる．生存のための闘いの条件の変化と種の形態・生理学的体制の変化との間の関係は，形態と機能の弁証法的一致の中にある関係と似ている．反対に，機能のあらゆる変化に形態の変化が対応している．そのため，形態が機能を，また機能が形態を規定すると言うことはできない．したがって，種の適応的構造が変化すると，それが起した生存のための闘いが変化し，反対に生存のための闘いが適応的変化を起こす．

種がそれまでの進化の過程で適応した生息地や生物群集の範囲を越えると，生存のための闘いは変化し，厳しいものになる．しかし，本来の生息地や生物群集の範囲内でも，環境に対する種の関係を変化させ，間接的と直接的な生存のための闘いの間に働く相互関係を変化させる力が働く．

それぞれの種は食物連鎖のどこかにおさまり，寄生虫感染による疾病に耐え，気象要因の変化，食物の豊作や不作に耐えている．直接的な闘いが弱まり死亡が減少すると，間接的な闘いが強まり，直接的な闘いが強まると間接的な闘いが弱くなる．種の個体数の増加は，普通種の安定の指標と考えられる．一方，増殖はそのこと自体伝染病の伝播に好条件となる．食物の多い年であったり，天敵の数が少ないために，増殖した種の個体群は普通伝染病によって数多く死亡する．食物が不足すると，動物はときどき本来の生息地を去り，不適な生物的・無生物的諸要因の強い影響を受け，これらを克服するか，さもなければ生存のための闘いで死ななければならなくなる．動物，とくに脊椎動物にとって重要な意義をもつのは，まさに環境の生物的諸要因である．非常に速く走る能力の獲得，保護色の改良または子の世話と他の適応の発達，死亡率の低下は，種の個体数を増加させると同時に，間接的な闘いを激しくさせる．草食動物の保護適応の前進的発達は，肉食動物の捕食成功率の低下，そのための飢餓によるそれらの死亡率の増加を意味する．食物をうまく摂ったり捕獲できる，または食物の種類を多く集めることができるような適応の発達は，食物源の増加を意味し，しばしば動物が本来の分布域を越えて分布できるようにする．このように，新しい適応は，その意義に応じて直接的な生存のための闘いの程度を弱める．新しい適応は，摂食，呼吸，繁殖といった生命機能を，その適応をもたなかった祖先が生命機能を遂行できなかったような条件で遂行できるようにする．適応を生存のための闘いに対する種の反応とみることができる．種が本来の分布域から移動すること，その周りの致死帯を越えること(Severtsov 1937)は，種の分布を妨げている生態的障壁がなくなる場合に可能となる．このようなことが種の影響ではない環境の変化の結果として起こるなら種は分布を広げるが，このとき種の生態的地位と食物連鎖の中で占める位置の本質的な性質は変わらない．このような分布域の拡大は，本質的な形態の変化を越さない．この場合，元の型からの移行型と関係のある新しい品種または亜種ができる．

このような分布拡大の例として，ヨーロッパノウサギ(*Lepus europaeus* Pall.)を挙げることができる．これはステップ帯や森林ステップの開けた所に生息している．ヨーロッパノウサギの細長い足は堅い地表を速く走るのに適応していて，森林の柔らかい雪の上を走るのには適応していないが，幅広い毛で覆われた足をもつユキウサギは雪上を走るのに適応している．

ヨーロッパノウサギは冬に灰褐色の毛色をしている．この色のため，雪の下から出ている草原の植物の中にうまく隠れることができる．

最近の70～80年間に，森林伐採と伐採跡地域での農耕地面積の拡大により，ヨーロッパノウサギが北と東へ分布するのを妨げていた障壁がなくなった．現在，ヨーロッパノウサギは北はオネガからチェルドィニに達し，シベリアへはウラル山脈を南から回り込んで侵入し，タールやアクモリンスクまで達している．分布域の拡大によりヨーロッパノウサギの形態的特徴が多少の変化した．北部のヨーロッパノウサギは分類学的にまだ研究されていないが，体が大きく冬毛がもっと密で薄い色をしている点で，毛皮産業では区別されている．体が大

きく毛が密になることは，より寒冷な気候への適応である．毛の白色化によって，植物が雪からわずかしか出ていない北部の草原で，ヨーロッパノウサギは隠れやすくなる．

ヨーロッパノウサギの生態的地位は変化せず，開けた場所に留まったが，それでも新しい型は元の型からの移行型と関係のある一連の特徴を示していて，おそらくヨーロッパノウサギの北部の亜種であろう．

ヨーロッパノウサギの例で見られたように，障壁が除かれたときの分布域の拡大は，自然では稀な例と考えられる．その種に固有の生息地での前進的進化の結果，適応放散が順調に行われる(S. A. Severtsov 1936)．

適応放散は種の一体性と統合性を壊し，変化させる．このとき分岐的進化の二つの型が考えられる．

第一の場合に，いろいろ異なる方向に移動する亜種は，まったく異なる生態的地位を占めることができる．もしこのような型が同じ場所で出合っても，それらは互いになんの関係もないであろう．このような場合のよい例は，シジュウカラの亜種*Parus major major*と*Parus major minor*である．*Parus major*は，ヨーロッパでは背が緑で腹が黄色の亜種*major*のグループで代表される．ペルシャを通りスンダ列島までで，これらのグループからリポクロームが少ないため背が灰色で腹が白い亜種*bucharensis*グループが現れる．中国と日本で亜種*minor*のグループは背に黄緑色の斑点がある型で代表される．ペルシャと中国でこれらのグループは移行型とつながっている．アムール州で*major*グループはタイガに沿ってヨーロッパから東に分布し，シベリアの山岳地域でも見られる*minor*のグループと出会う．アムール川流域で出合った2亜種のグループは同じ場所に生息している．これらは異なった生態的地位を占め，互いに交雑せず，排除しあうこともない．実際，これらは元の種からの移行型につながっているが，それら同士は関係のない別の種とみなすべきである．どこかある場所で亜種の一つが絶滅すると，種と種の定義に基づけば，不連続が生じ，1種ではなく2種のシジュウカラが生息することになる．

種は適応放散の過程で新しい二つの種となり，地理的に異なる場所に移動し，そこに同じ生態的地位がないと，それに似た生態的地位を占める型となることが起こりうる．これらの種が出会うと，分岐的進化をしたため自由に繁殖できる集合体という元の種の一体性を維持できず，一方の種はもう一方の種を排除する．

キクビネズミ(*Apodemus flavicolis* Melch.)は，それらが生息している場所からモリネズミ(*Apodemus sylvaticus* L.)を追い出す．他の例としては，ソ連で順化したミンク(*Mustela vison* Br.)がヨーロッパイタチ(*Mustela lutreola* L.)に取って代わったことが挙げられる．タタール共和国でミンクの亜種の一つが順化した過程は，ヴォルジスク・カムスクの狩猟生物学研究所の研究者によってよく調査された．

ミンクは原産地でヨーロッパイタチと同じかまたは非常に近い生態的地位を占めており，強力で大きな生命活動エネルギーをもっている．タタール共和国ではミンクの生態的に必要な条件が全てあり，ミンクはうまく順化した．V. A. Popovは，ミンクが侵入した地域で他のイタチ類の個体数の減少については何も述べていないが，ヨーロッパイタチがミンクに取って代わられたことをはっきりと指摘している．ミンクが順化した地域では，ヨーロッパイタチの個体数が減少した．ヨーロッパイタチがミンクに咬み殺されるのが観察された．このようなことは繁殖期によく行われる．ミンクはヨーロッパイタチより2週間早く交尾を始め

る．ミンクの雄は，この時期にはまだ交尾できる状態になっていないヨーロッパイタチの雌を獲得しようとして後頭部や頸を咬んで殺す．これは自然でも，飼育下でも観察された．このほかにも，ミンクは自分の生息地から在来のヨーロッパイタチを直接追い出す．完全に衰弱し飢餓状態のヨーロッパイタチが，水辺から離れた所で見つかった．このようなヨーロッパイタチは，飼育すると急速に体重を増やした．ヨーロッパイタチは川岸から追い出されると，飢えたり衰弱で死亡したり，オオカミやキツネに追跡されやすくなり，このことは，もちろん，種の絶滅を早めることになる．

したがって，適応放散の過程で同じ生態的地位を占める2種が出会うと，より大きな生命活動エネルギーをもつ種が，生命活動エネルギーの小さな種を追い出す．しかし，進化の過程で食物連鎖での位置が著しく変化するとき，例えばあるグループが肉食動物のままで，他のグループが植物食に変り，肉食動物の獲物になると，追い出しはない．あるグループの他のグループへの依存関係ができると，一方のグループの進化はもう一方のグループの進化を規定する．

真獣類(Theria)のうち，中生代前期を代表する哺乳類は，小さな食虫性の肉食動物であった．これらの歯は，爬虫類の歯の形態に近い非常に原始的な形態をもっていた．そのため，これらは獲物を掴みおさえるだけで，細かくかみ砕くことはできなかった．爬虫類は，圧力がかかると円錐状の歯冠が歯槽にのめり込んでしまうため，獲物をかみ砕き咀嚼できなかった．哺乳類の発展は，歯の前進的発達と複雑化と密接に関連していた．獲物を丸ごと飲み込むのではなく，分けて食べる能力がついたことで，より大きな動物を食べられるようになった．歯が次第に2咬頭，さらに3咬頭と多結節になった種では，食物をあらかじめ細かくかみ砕くことが，食物の消化を容易にし，物質代謝や生命活動エネルギーを増やした．三結節の歯の発達により，さらにいろいろの食物を摂食できるようになり，部分的には植物性の食物を食べられるようになった．おそらく，すでに暁新世にこのような過程で食虫類からげっ歯類が分かれた．げっ歯類は特徴的な歯列をもち，新しい食物源に変り，急速に増加し，移動分散した．暁新世には，小さな無脊椎動物からより大きな脊椎動物を食べるように変った肉食動物の分化が認められる．肉食動物の適応放散は，げっ歯類の前進的発達と分化とに密接に結びついている．このように，肉食動物の歯の前進的発達により，肉食動物の体が大きくなり体力が増し，温血性の哺乳類を殺せるようになった．肉食動物とその獲物との体の大きさの差が大きくなるほど，肉食動物にとって被食者の抵抗を容易に抑えられる．それとともに，大きな獲物を捕えれば，それだけ食物を確保することになる．同時に，肉食動物の攻撃は草食動物の体の大きさにも反映し，草食動物は大きくなり，肉食動物の攻撃から逃れるようになった．この体の大きさの競り合いは，適応の一種であった．一般に，有蹄類のような典型的な草食動物を生む進化は，絶えず肉食動物との相互作用の下で進んだ．肉食動物は草食動物をよりうまく捕えるように適応し，草食動物は肉食動物から身を護ったり逃げたりする諸器官の前進的発達の道に進んだ．いくつかの種では，種内の特別のグループ，例えば膜翅類のコロニー，鳥類のコロニーや群れ，哺乳類の群れなどが形成される．これらのグループの形成は種の統合性を壊すことがなく，種の一体性の法則に従っている．

適応放散の過程で属，科，さらに目が形成されるとき，それぞれのグループの構成員にとって，形態と周りの自然に対する生態学的作用のある程度の共通性が維持され，共通性がこれらの分類学的グループの統合性を示すことができる．しかし，一つの綱の中の目の間でさ

え，それらの生態学的作用の同一性を示すことが難しいほど違いが大きい．クジラとコウモリとの間，または肉食動物と草食動物との間で環境に対する生態学的作用の類似性は明らかに小さい．しかし哺乳綱全体と爬虫綱全体とを比べると，哺乳類を爬虫類から区別しているアロモルフォーシスは，目が分岐していても，それぞれの綱の動物の生命活動エネルギーの違いを規定し，それぞれの綱の一定の統合性をつくり，周りの環境に対するそれらの作用の強さをはっきりと規定する．

結論

論文を終えるにあたり，次のように要約できる．

同じ種に属する個体の間には，一体的な生物体内の相関に劣らないはっきりした相互関係がある．私は，これらの相互関係に適合という用語をあて，このような種内適応の五つの型を示した．適合についての概念は，種の統合性と一体性を新しい生物学の問題として提起した．適合のほか，種の統合性は，増殖する個体群の一体性，科学組成の同一性，周りの環境に対する作用の一体性に認められる．種の統合性は前進的進化の過程で深まり，質的に新しい型を獲得する．種全体の個体と周りの環境との間に絶えず生ずる矛盾は，生存のための闘いに現れる．種を構成している個体に変異性があるため，これらの矛盾は種の統合性と一体性を壊し，分岐的な進化を進めることになる．

分岐の結果，種の個体群は別の生態的地位に移る．新たにできたグループが異なる生態的地位を占めると，グループ間の相互作用がなくなり，それらは二つの新しい種となる．同じ生態的地位を占ていて，再び同じ分布域で出合ったとき，大きな生命活動エネルギーをもつグループが他のグループを排除する．分岐した種の一つが食物連鎖における位置を変えると，積極的な生存のための闘いの関係が生じうる．これらの相互作用の中に入ったグループは，互いにその後のそれらの進化を規定する．したがって，分岐的進化では種の統合性は壊れるが，この統合性を質的にも量的にも別の形で，より大きな分類的グループについても追跡調査ができる．

＜文献省略＞

[Северцов С. А. 1951. Проблемы экологии животных. неопубликованные работы. Том 1. О конгруэнциях и понятии целостности вида. Издательство Академии Наук СССР, Москва]

（ミチューリン生物学研究 5(2)：220-229(1969)と7(1)：60-69(1971)に掲載したものを，藤巻が手直した）