

現代の生物地理学史におけるウォレス線の意義

野 尻 亘

I はじめに

アルフレッド・ラッセル・ウォレス (1823~1913)¹⁾は、1858年にダーウィンと共同で進化論をロンドンのリンネ学会で発表した²⁾ことで著名であるが、その生涯が生物地理学の研究に大きく貢献したことには、従来の地理学史研究では余り関心が払われてこなかったのではないだろうか。そこで筆者は本稿において、ウォレスがなぜ生物分布から進化論を着想したのか、特にウォレス線の主張による生物分布圏域やその境界といった概念が、地理学方法論の上でどのような意味をもつのかについて、考察することにした。

地理学史の研究者であるリビングストンによれば、近代科学史に関する歴史地理学的方法論として、①科学が生じる空間に関する研究(科学が生じた景観・トポスと、科学にまつわる人やものの空間的なネットワークに関する研究)と、②科学のコンテクスト化に関する研究(都市化や産業社会の形成など、時代の文脈における科学の位置づけに関する研究)と、③科学成果の地図表現(例えばウォレス線の図示)などの空間的意義を対象とした研究といった諸点をあげている³⁾。

この方法論にもとづき、筆者はウォレスが①どのような地理的環境のもとで、生物地理学の思索をめぐらしたのか、②それはどのような時代的・社会的背景をもっていたのかおよび、③ウォレス線を中心として、その研究成果

の空間的意義について、検討することにしたい。

筆者は、地理学史の脈絡の中で、特に次のような諸問題に興味をひかれるのである。

1 生物学・博物学と地理学の境界が未分化であった近代地理学の原初的形態において、なぜ生物の分布の問題から進化論が着想されるに至ったのかを地理学史の上から、明らかにすることとしたい。

2 またダーウィンとほぼ同時に、いやむしろより先に進化論を着想したとも言えるウォレスについては、科学史の学界を除くと、内外の地理学史の研究では詳しくは触れられてこなかった。しかし、ウォレスはダーウィン以上に進化論を特に生物分布との事実から証明しようとし、後に「ウォレス線」を発見し、全世界の動物地理区を六大区分した。生涯にわたって、生物地理学の研究に大きな功績を残した。それゆえ、これらのウォレスの地理学方法論について展望するとともに、その今日における生物学的・地理学的意義について考察することにしたい。

ところで、ここ数年間はウォレスに関する出版ブームであると言えよう。英語圏では、ウォレスの生涯に関する評伝が多数刊行された⁴⁾が、特にフィチマンはウォレスの生物地理学的側面を重視した記述をしている⁵⁾。またレイビーが書いた伝記は最近に邦訳がなされた⁶⁾。日本においては、特にウォレスの進化論に力点を置いた評伝として生物学者の新妻昭夫の著作がある⁷⁾。しかし必ずしも、「ウォレス線」や動物地理区の区分など、ウォレスの地理学方法論については十分に詳しい記述がなされているとは言えない。

また日本国内においても、ウォレスの調査旅行記の翻訳が相次いで出版されている⁸⁾。加えて、英語圏においてウォレスの刊行著書のリプリント版が数多く出版されてきたが、その上に1975年にはマーチャントによるウォレスの書簡集の復刻⁹⁾が、1991年には生物地理学者のスミスによってウォレスの論文や手紙を集めたアンソロジーが刊行された¹⁰⁾。この本にはスミスによるウォレスの論文に対する解題と、巻末にはウォレスが著作した膨大な文献・論文一覧が収められているため、この本の刊行以来、科学史におけるウォレ

ス研究は非常に進展したと言える。なお2008年には、ウォレスの進化論発表150周年を記念して、スミスらによるウォレスに関する生物学者の研究論文集が出版された¹¹⁾。さらにウォレスが1901年に刊行した進化論に関する著書が『ダーウィニズム』¹²⁾であるが、2008年にはその邦訳¹³⁾が出版された。

もちろん、このようなウォレス研究の蓄積は重視しなければならないが、これらは、ともすれば昨今の地球環境ブームにおける「生物多様性」への関心とあいまって、ウォレスのナチュラリストや探検家としての側面を重視しがちで、その生物地理学的方法論への関心は必ずしも十分とはいえない¹⁴⁾。

そこで、これらの研究を参考・引用しつつも、筆者はなるべくウォレスの原典に直接にあたって、その地理学方法論の特色について考察することにした。なお本論文は以下、第Ⅱ章では、ウォレスの生物地理学的進化論がどのような背景や観察をもとにして形成されたのかを明らかにする。第Ⅲ章では、ウォレスによるマレー諸島の自然地理と「ウォレス線」の提案に関する考察を展望する。第Ⅳ章では、現代における「ウォレス線」の意味と再評価に関する議論について考察する。第Ⅴ章では、以上の考察を総合して、ウォレスの地理学方法論の特色をまとめるとともに、現代におけるその生物学的・地理学的意義について考察を加えることにしたい。

Ⅱ ウォレスの生物地理学と進化論の着想

(1) 進化論前史

ここで、ダーウィンやウォレス以前の生物地理学（特に、動物地理学）と進化論の萌芽との関係について、プロウネの『聖なる箱舟（*The Secular Ark*）』¹⁵⁾をもとに展望してみよう。この本は欧米では生物地理学史研究者必携の基本的文献とみなされている。

16世紀の大航海時代以来、ヨーロッパには新大陸や海外植民地より数多くのさまざまな生物がもたらされた。このように地球ではさまざまな環境のもとで、多様な種類の生物が存在することが明らかとなると、それは創世記の

内容と矛盾することになると思われるようになった。

その第一の矛盾点は、大洪水の際にノアの箱舟に膨大に無限に近い種類の生物を収容することは不可能であろう。舟の大きさ、飲料水や食糧の確保をどのようにするのかという矛盾が生じる。

第二の矛盾は、大洪水の終了後、ノアの箱舟が漂着し、上陸を開始したとされるアララット山（トルコ・アルメニア国境付近）は乾燥地帯である。そこからどのようにして、それぞれ寒冷地や湿潤熱帯に適応した各々の生物種が無事に生息地に移動することができるのだろうかという矛盾である。

このように考えると、18世紀にはすでに創世記は事実とは異なると思われるようになった。やがて創世記に対して、創造主によって、世界各地において、その地の環境に完全に適応した生物が、何回にもわたってデザインされてきたと考える特殊創造説が普及するようになっていった。特殊創造説は多くの生物学者に提唱され、支持されるようになっていった。

そのなかで、フランスの博物学者であるビュフォン（1707～1788）は、世界の各々の地域は気候をはじめとして、多様な環境を持つため、そこに生育する生物種は多様なものとなると主張した。そして、アララット山のような乾燥気候のもとでは寒冷地や温暖湿潤地域に対応した生物は生き残れない。それゆえ、神によって生物が創造されたのは、旧大陸のうちのヨーロッパであって、そこが温暖であったある時期のことであるととなえ、そこから、それぞれ常緑樹林や落葉樹林に適応できる生物の子孫が世界中に拡散¹⁶⁾・分布していったと主張した。

やがて、フランスのラマルク（1744～1829）によって、進化論の学説がとなえられた。ラマルクは生物の分布にはそれほど関心がなく、生物の形態と分類の体系に大きな関心があった。ラマルクは、後天的に、継続して使用される器官は発達し、使用されない器官は衰えて痕跡として残るという用不用説と、獲得形質が遺伝するという学説を主張した。すなわち、生物の進化は予め定められた一定の方向にのみ進化するという定向進化をとなえた。その進化論の学説は後世の生物学者に影響をあたえたが、現代の生物学の学説で

は否定されている。

これに対して、フランスの生物学者で、比較解剖学・古生物学を研究したキュヴィエ（1769～1832）は、ラマルクの進化論を否定し、天変地異説をとなえた。キュヴィエは化石が層序ごとに異なっていたことを例にして、天変地異が地質時代を通して幾度も繰り返され、そのたびに前の地質時代の生物が殆ど絶滅し、また新たに生物が創造されると主張した¹⁷⁾。

このキュヴィエの天変地異説に反論したのが英国の地質学者のライエル（1797～1875）である。彼は1830年から33年にかけて『地質学原理』上・下巻¹⁸⁾を刊行し、すべての地質現象は現在も過去も同じ営力で起こるものであり、天変地異によって起こるものではないという斉一説を主張していた。しかし、ライエルは当初、この斉一説の考え方のなかに生物の進化の原理を含めていなかった。ある種から別の種へと進化することは有り得ないと考えていた。ある生物種が環境の変化に適応できなくなって絶滅した後に、全く新しい別の種が創造されるという特殊創造説に近い考え方をとっていた。やがて、ダーウィンやウォレスと交流し、『地質学原理』の後の版で進化論を認めるようになっていった。

以上のプロウネの大著の要旨は、ダーウィン・ウォレス以前の生物地理学の学説史は、全世界的な生物多様性の確認、天変地異説から斉一説へ、種の固定性から進化論へ、さらには自然神学との融合から離反へという流れに要約できる。そのようななかで、生物が何回も繰り返して、あらゆる所で創造されたとする特殊創造説は、否定されつつある創世記や天変地異説を何とか近代自然科学に整合させようとするさまざま試みの一環であった¹⁹⁾。

このような特殊創造説の断続的な創造をとなえる学説に対して、新たに「共通祖先からの連続的な枝分かれ的な進化」をとなえるダーウィンやウォレスの学説の誕生が待たれていたと言えよう。生物の連続的な進化を証明するためには、時間的に連続した近縁の古生物の分布、あるいは空間的に連続した近縁の生物の分布を立証する必要があった。また不連続的な分布の原因については、地理的障壁や地理的隔離の存在からの分析が必要であった。このよ

うにして、近代的な進化論の提起にとっては、生物の分布の研究、すなわち生物地理学の研究は非常に重要な課題となってきた。それゆえ、19世紀中旬にダーウィンやウォレスの進化論が誕生し、広く社会に受容される背景には、それ以前にすでにこのような学説史の流れがあったことを看過できない。

それとともに、ダーウィンやウォレスの進化論がなぜ英国人によって生み出され、英国を中心に受け入れられてきたのかという背景についても触れておきたい。18世紀から19世紀にかけての英国では、近代合理的な科学精神である啓蒙思想が普及していた。そして、産業革命によって石炭採掘事業と鉄道・道路・運河などの社会基盤の建設が盛んになり、いたるところに切通しや地層の露頭があらわれた。その結果として生じた化石（古生物学）・層序学の研究の発展は、石炭採掘の重要な資料ともなることから、産業界の実益にもかなったものであった。このような発展が、さらに生物の歴史的進化への思考を促すものとなっていった²⁰⁾。

同時に植民地の拡大・海外探検の進展・世界帝国への発展は、英国民衆にとって、海外の珍しい動植物への実用的・鑑賞的知識を集積させた。特に裕福な有閑階級の形成はアマチュア・ナチュラリストや標本コレクターの存在を可能にした。また生物地理学研究を海外現地で担った海軍船医・植民地行政官（地図測量や資源調査担当）の派遣や探検調査航海の企画・実施といった英国政府の役割を指摘できる²¹⁾。

さらに制度的枠組みとして、国民教育の普及と王立地理学会などの各種学会の存在があげられる。王立地理学会では自然神学的な神の摂理が衰退し、かわりに植民地の自然環境や地理学研究が精神の啓蒙の主柱となっていったと言える²²⁾。

このような英国における社会的背景が、ダーウィンやウォレスの進化論形成の基礎となっていたことを指摘できる。

(2) 生い立ちとアマゾンへの調査旅行

ウォレスは、進化論者・生物地理学者としての側面が最も重要で、中心的であるが、一方その生涯は、土地国有化運動家、理想的社会主義者、女性権

利運動活動家、種痘反対運動理論家、心靈術の支持者などとして、多方面の活躍におよんだ。しかし本稿では、テーマに即して、その中での生物地理学的側面を中心として考察する。

ウォレスはイングランド・ウェールズ国境のウスクにおいて、貧しい官吏の6番目の子として、1823年に誕生する。貧しさゆえに学校を退いて、1837年にロンドンにむかい、そこでロバート・オーウェンの社会主義的思想²³⁾の感化を受ける。1838年には兄ウィリアムの測量助手となる。1844年にはレスターのコレギエート・スクール(私立小・中学校)の講師となる。1845年には兄の死去にともない、再び測量技師の仕事に復帰した。

ウォレスは、その生涯において特に次の著作から大きな影響を受けることになる。それらは、フンボルトの『新大陸赤道地方紀行』²⁴⁾、マルサスの『人口の原理』²⁵⁾、ダーウィンの『ビーグル号航海記』²⁶⁾、チェンバーズの『創造の自然史における痕跡』²⁷⁾と、ライエルの『地質学原理』²⁸⁾であった。

すでに前節で見たように、このような著作の社会への普及を通して、19世紀のヨーロッパには世界中、特に熱帯から多様な動植物の存在と分布に関する情報がもたらされた。その結果、種の驚くべき多様性と、同じような環境にあっても、場所が異なれば、生物種が異なることが明らかになった。環境と多様な生物との対応関係は単純なものではないことが認識された。それは、環境に完全に適合して、種は創造されるはずであるという創造説には合致しないものであった。すなわち、神による創世記・種の創造やノアの箱舟神話に対して疑問が表明されていた。また天変地異説がライエルの斉一論によって否定されようとしていた²⁹⁾。

ウォレスは幼少の時に、ウスク川の橋の上から、未知のウェールズの山々を眺めることを習慣としていたので、境界への意識が形成された。また1840年代は英国議会がさらに新たに土地(共有地)への課税をするようになって、正確な土地測量の仕事が要求されていた。第二次エンクロージャーの中心的時期であった。ウォレスはウェールズでそれを担ったのである。そして、貧しい自給的な農民から放牧地利用権が失われ、新たに富裕な地主階級が勃興

していくのを目の当たりにした。

すなわち、ウォレスは最初からナチュラリストとして出発したのではなく、測量技師として自然科学に着手し、土地台帳や地籍図作成に従事した。そして、英国本島を東北から南西に縦断するハイランド・ライン (Highland Line) は、その南東部の豊かな沖積平野の集約的耕作地帯と、ウェールズをはじめとする英国北部・西部における、やせて褶曲した地層の主に放牧にしか利用できない地域とに境界区分する。おそらくウォレスは測量技師の仕事を通して、このような地理的な違いを知覚していたのであろう。このように青年時代の彼が経験したことから、境界と境界線、居住地と息地への大きな関心が生じた。つぶさに見た貧しいウェールズの農民の実情への共感とあいまって、後に生物分布の地図化と境界の確定、マルサスの『人口の原理』から連想を受けた自然選択理論の導入や、理想的社会主義者・土地国有化運動の推進といった彼の生涯の背景につながっていくのである³⁰⁾。

そして、ウォレスはレスター在住時に昆虫収集家のベーツ³¹⁾と知り合う。ベーツといっしょに1848年から1852年まで、南米探検に出かける。生活費の安い南米で生活し、そこで採集した標本を英国で売却して、旅費に充て、資金を獲得し、好きな博物学の研究を進める計画であった。やがて、ウォレスはアマゾンにおいて、ベーツとわかれて単独で採集行動をとりながら、ヤシ・鳥類・昆虫・サルの分布を観察した。河の兩岸の環境は同じであるが、兩岸の各々の種は密接に関連しているものの全く同じではない。河の兩岸、古い高地、森林地帯、新しい沖積平野に、それぞれチョウやカサドリやヤシノキは相互に近縁種がすみ分けて、関連している³²⁾。このように、なぜ全能の神は、河の兩岸に異なった種を創造したのだろうか。

ウォレスは、アマゾンにおける動物分布の境界として、アマゾン川、ネグロ川とマデイラ川に注目した。それらの境界をもとに、この南米の動物分布地域をギアナ・エクアドル・ペルー・ブラジルと名づけて区分した。特にサル類の分類と分布に着目している。ホエザルについては、アカテホエザルがアマゾン川下流のバラの近くに、クロホエザルがアマゾン川上流に、アカホ

エザルがネグロ川とアマゾン川上流に分布している。キヌザルについては、フタイロタマリがパラ周辺だけに豊富であり、灰白色の種類はバラ近くのネグロ川のギアナ側に生息し、完全に黒い新種はネグロ川の上流に分布している。クモザルについても、ギアナ地域のアマゾン川とネグロ川の北側と、ブルス川沿いの西ブラジル地域とでは種類が異なる。フンボルトウーリーモンキーはネグロ川の南西からアンデス山脈にむかって、「エクアドル地域」と区分したところに生息している。ウマカリ・リスザル・ノロマザル・ヨザルについても、それぞれアマゾン川上流とネグロ川上流で生息する種類が異なっている³³⁾。

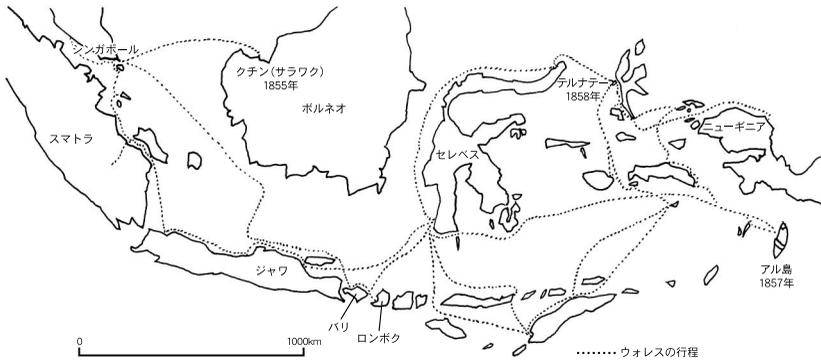
すなわち、地理的障壁の反対側には、密接に類縁ではあるものの少し異なる種が見出される。それらは同じストックを起源とし、それぞれの部分が時間をかけて進化してきたものだからである³⁴⁾。

河川は、鳥や昆虫が容易に通過できるのにもかかわらず、しばしば分布の正確な境界線となっていることが、アマゾンのフィールド研究で最も重要な発見であった。例えば、共通の祖先のストックの一部が偶然に川の障壁を越えて移住が生じ、現在の変異の基礎となった。このような時間をこえての継続的変異が、異なった種の形成を生じたのである³⁵⁾。

しかし、これらの4年間のウォレスのアマゾンでの貴重な標本や観察記録は、1852年の英国への帰途、大西洋の海上で船火事に合い、殆どが失われた。

(3) 生物分布への関心と「サラワク法則」

このような不幸に挫折することなく、英国に帰国したウォレスは王立地理学会³⁶⁾に後援を要請するなどして、1854年から1862年にかけて、再度マレー諸島への探検調査を実施した(第1図参照)。目的地としてマレー諸島が選択された理由は、熱帯の多様な生物相が、海洋という障壁によってどのように島嶼に分布しているかを解明したいからであった。これには1845年に刊行されていたダーウィンの『ビーグル号航海記』のガラパゴス諸島の記述の影響を受けたものと推定できる³⁷⁾。



第1図 ウォレスのマレー諸島調査ルート上において進化論に関する重要論文を着想した地点の略図

資料：ウォレス（宮田彬訳）『マレー諸島』思索社，1991，44-47頁の地図をもとに筆者作成。当時の風向と海流・潮流を利用する小型帆船を中心とする航海のため，同じ区間を重複航海するなど，行程とその方向は非常に複雑であるので省略。重要な進化論の着想を得た地点のみ明記した。

その行程のなかで，1855年にボルネオ島（現在のマレーシア共和国サラワク州クチン近郊）において、「新種の導入を調節してきた法則について」という論文³⁸⁾を執筆し，発表している。これが一般に「サラワク法則」とよばれるウォレスの進化論学説の萌芽である。

ウォレスはライエルの『地質学原理』³⁹⁾を読んで，天変地異説を否定し，斉一論・漸進論を支持するとともに，アマゾンでの生物分布の観察経験によって，生物は地理的障壁によって隔離されているものの共通祖先からの枝分かれの進化の結果であることを確信していた。そのため，断続的・分離的な生物の進化の学説を認めるわけにはいかなかった。サラワク法則の主旨である「すべての種は，既存の密接に近縁な種⁴⁰⁾と時間的・空間的に一致して存在する（出現した）」⁴¹⁾という主張は，このようにしてなされたのである。

（4）変種の進化と「テルナテ法則」

しかし，サラワク法則は時間的・空間的な種の分布を説明する理論ではあ

ったが、肝心の種の進化のメカニズムについては何も説明していない。進化のしくみについて、ウォレスの思索は続いた。

1859年までの期間、ウォレスはマレー諸島において、トリバネアゲハチョウの変異と分布について、特に関心を寄せた。その変種と亜種の多様化、地理的隔離の影響、中間的形態である移行種の全滅などの観察から、地理的変異にともなう変種が永続性を持つ独立した種に進化するという考え方が萌芽していった⁴²⁾。

すなわち、トリバネアゲハチョウはマレー半島・マレー諸島・ニューギニア・北オーストラリアに分布する美しい大型の蝶であり、その標本は16世紀以来、ヨーロッパの収集家によって珍重されていた。19世紀初期において、トリバネアゲハチョウは羽の色彩によって、緑・黒のパターンと、黄・黒のパターンに大別されていた。ウォレスは1855年にボルネオ島（クチン近郊）でアカエリトリバネアゲハという新種を発見している。この新種がニューギニアやオーストラリア北部で見出される緑・黒の鮮やかなパターンのメガネトリバネアゲハチョウと類縁なのではないか。このような不連続分布が生じているのはなぜかということに思いをめぐらしている。その結果は中間地域において、緑・黒パターンの中間的移行種が絶滅したからであると判断するに至っている。さらにウォレスは、1858年にテルナテ島・ハルマヘラ島に生息する橙色と黒色パターンのクロエサストリバネアゲハチョウ（アカメガネトリバネアゲハチョウ）という新種を発見している⁴³⁾。

このように、進化と地理学的分布との関係、環境への適応と生物の進化との関係について悩んでいたウォレスは、ついに変種の変化の方向性を決定づける理論として、自然選択の理論を、マルサスの『人口の原理』⁴⁴⁾から着想した。このウォレスが1858年に記した「変種が最初のタイプから無限に離れていく傾向について」⁴⁵⁾という論文は、テルナテ島で書かれたとされるので、一般に「テルナテ法則」と呼ばれる。その主張は変種のうちから、環境に適応して生き残りうるすぐれた典型的な個体群が進化するというものであった。

すなわち、多くの変種のうちから親の種より永く生き残りうる連続的な変

種が生じて、さらに原型のタイプから離れていく。生存競争においては、無数の動物が生まれ、生活資源は限られている。そこで、食糧供給の不安定さや敵による捕食のチェックを免れるように装備した種が、適応できなかった種を犠牲にして、進化し、増加していくのである⁴⁶⁾。

Ⅲ マレー諸島の動物相とその境界区分

マレー諸島で採集を続けながら旅をするウォレスは1858年に極楽鳥（フウチョウ）採集のために立ち寄ったアル島について、次のような地誌⁴⁷⁾を王立地理学会に発表している。アル島はサンゴ起源の岩石からなり、周囲の海は浅く、サンゴに満ちている。これは海底が徐々に隆起して島を形成したのだろうか。しかし、アル島を縦断する河のような塩水の水路の形成については、隆起から説明できない。アル島はかつてニューギニアの本土の一部を形成していたが、中間地域の海面下への沈降で島として分離されたものではないだろうか。その横断水路はかつてニューギニアの中央山岳地帯から流れ出た河川の下流の一部の痕跡ではないだろうか。そして、アル島とニューギニアの動物分布は密接に関係している。その原因として、生物が海上を容易に移動できないことから、以前に両地域の間には交流が存在したことが考えられる。偶然による移動だけでは、両地域の生物の広い共通性を形成することはできないからである。

またウォレスは1860年にマレー諸島の動物地理学について、リンネ学会に論文⁴⁸⁾を書いている。それは、スクレーターが1858年に記した世界の鳥類分布に関する論文⁴⁹⁾に啓発されたものである。スクレーターはマレー諸島の鳥類分布について、西側をインド区に、東側をオーストラリア区に区分しているが、その区分の境界がどこにあるかについては定かではない。ウォレスはマレー諸島の全ての動物について、その分布と境界を考察した。オーストラリア区では有袋類の分布が顕著である。しかし、ボルネオの哺乳類には有袋類を含まない。またオーストラリア区で豊富なオウムはインド区ではまれで

ある。インド区の鳥類がロンボク島にわたることはなく、セレベスやより東の島では見かけない。そこで、ロンボク海峡の約20km～40kmの隔りが、この二つの動物地理区をわけていると考えた⁵⁰⁾。

しかし、その中でウォレスはセレベス（スラウェシ）島の動物の地理的分布をどのように区分するかについては大きく悩むことになった⁵¹⁾。

さらにウォレスは、以前にオーストラリアとニューギニアを含む大太平洋大陸が存在し、その断片が島々となって、モルッカ諸島の西側まで広がっているのではないだろうか。以前のアジア大陸部の拡がりにはマカッサル海峡の南・西側まで続いていたのではないだろうか。その後の、この大太平洋大陸が沈下したことで、アジア大陸部の一部がスマトラ・ジャワ・ボルネオなどの島々に分裂したことが、これらの地域が経験した最後の大きな地殻変動であったと考えている⁵²⁾。

英国に帰国後、1863年にウォレスは、マレー諸島の自然地理について、次のような論文を王立地理学会に発表している⁵³⁾。この論文が、後に「ウォレス線」とよばれるロンボク海峡を通してのインド・マレー系とオーストラリア・マレー系の動物相の境界線を、はっきりと地図上に示した最初である。そして、マレー諸島の特色として、火山帯や地震の頻発、雨季と乾季の規則的交替、一方は浅い海でアジア大陸部と結合し、もう一方はオーストラリアに結合している点あげられている。このようなことから、マレー諸島を、1. 火山と非火山、2. 森林地帯とサバナ、3. 季節的な特徴がある地域と一年を通して同じ気候が続く地域と、4. 西部のアジア大陸部～マレー諸島と、東部のオーストラリア～マレー諸島とに特徴を類型化した。その上でウォレスは、マレー諸島とアジア大陸部・オーストラリアとの地質学的・動物学的関係を考察することを、この論文の目的とした。

その考察の結果、ジャワ・スマトラとアジア大陸部との間の部分の沈降は最近生じたものであり、ジャワ・スマトラの諸火山の噴火は隣接地域の沈降と平衡するものであった。セレベス島とロンボク海峡から東は、オーストラリア・ニューギニアと動物相は同じであり、西はアジア大陸部と動物相は同

じである。哺乳類と鳥類の違いは、バリ島とロンボク島の間のロンボク海峡によって区切られる。ジャワ島・ボルネオ島からセレベス島・モルッカ諸島へ行くと動物相の違いはますます著しくなる。

そこで、ウォレスは、従来の生物地理学では、地表のさまざまな地域における動物や植生の違いは、その地域の自然条件（気候・土壌・標高など）に直接に依存しているとされてきたが、ニューギニアはそれとは明白に矛盾すると指摘する。その暑く湿った森林に住む動物相が、ステップや砂漠といった全く別の環境下の温度・気候が異なるオーストラリアの鳥類・哺乳類と類似しているのはなぜかという疑問を呈している⁵⁴⁾。

Ⅳ ウォレス線の解釈と再評価

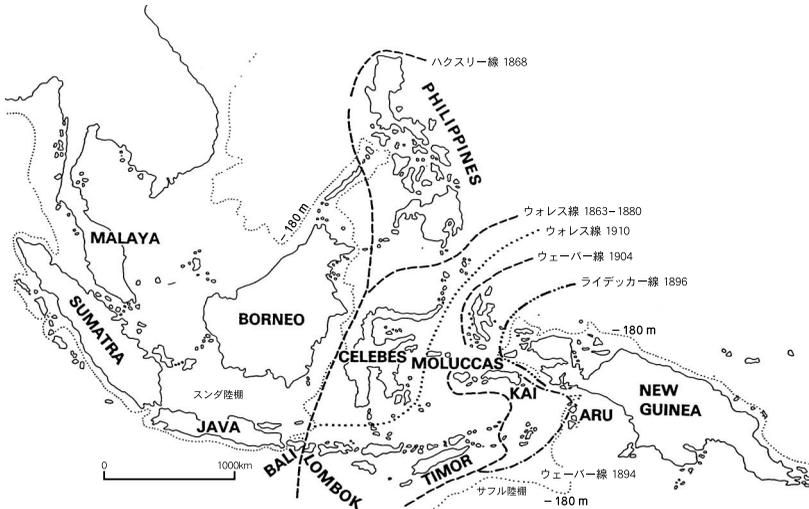
ウォレスが指摘したロンボク海峡を通る動物相の違いの境界線は、後にダーウィンの友人で進化論を強力に支持したハクスリーによって、「ウォレス線」と名づけられた⁵⁵⁾。

さらに、この問題となるマレーシア・インドネシア・フィリピンの間では、移住能力の違う分類群にもとづいて、さまざまな位置に東洋区とオーストラリア区の動物相分布の境界線が提案されてきた（第2図参照）。

そこで、1928年にフィリピンの生物学者デッカーソンは、アジア大陸棚とオーストラリア大陸棚にはさまれた多島地域を、東洋区とオーストラリア区の動物分布の漸移地帯と考え、これを「ウォレシア」と呼ぶことを提案した⁵⁶⁾。

後に、マイアーは、ウォレス線について考察を加え、バリ・ロンボク間の動物相の違いは、ウォレスが指摘した第三紀の地殻変動によるものではなく、更新世氷河期の海水準変動によるものであると主張している。そのとき、海面がおよそ70～100m低下したが、水深の深いロンボク海峡は陸続きとはならなかった。それゆえ、ウォレス線の地質学的背景をアジア大陸棚、スンダ陸棚の東端にあたるとした。またセレベス・ハルマヘラ・ミンダナオの各島は

現代の生物地理学史におけるウォレス線の意義



第2図 ウォレス線をはじめとする東洋区とオーストラリア区の動物相の境界線

資料：注65) Whitmore(1981) p. 8の図をもとに筆者作成。

インド・マレー的要素とオーストラリア的要素が混在する島々であるが、乾季には乾燥する回廊地帯であるので、多くの湿度を好む動植物にとっては障壁であることを指摘している⁵⁷⁾。

すなわち、マイヤーは、動物地理学者は過去と現在における動物相の分布、個体群の隔離、種の分散といった事実から地理的種分化を発見し、このような動物相のデータの蓄積が生態学的研究へと発展すると記している。このような方法論的問題意識をもとに、①ウォレス線は東洋区とオーストラリア区の境界であるのか？もし、そうでないとしたら、その境界はどこにあるのか？②ウォレス線が動物相の違いを示すものならば、そのような違いはどのようにして形成されたのかについて分析を試みている。

ウォレス線の特徴は、動物相の豊かな地域（スマトラ島・ジャワ島・ボルネオ島など）と乏しい地域（フィリピン・セレベス島・小スンダ列島など）

を区分する。これは両者の地質史的な違いを反映している。大スンダ列島を含む西側の部分はアジア大陸地塊に隣接する地域で第三紀には安定していた。またニューギニアを含む東部地域も、オーストラリア大陸に隣接する地域で第三紀には安定していた。両者の間が不安定な地域であり、フィリピン・セレベス島・モルッカ諸島・小スンダ列島などは複雑な地質構造を持つ。

このような地史のプロセスについて、マイアーは次のように考えている。最初に中生代において、セレベス島・モルッカ諸島・ミソル島・西ニューギニアは同じ大陸棚上に存在していた。そして中生代の終わりまでに、オーストラリア大陸とアジア大陸が接近した。第三紀には非常に活発な造山運動が行われ、フィリピンやセレベス島北部が最初に褶曲した。漸新世には巨大な地殻の褶曲がティモール島・カイ島・セラム島・ハルマヘラ島で生じた。また中新世にはスマトラ島・ジャワ島・内バンダ弧が褶曲した。

以上のプロセスを総合して、マイアーは次のように記している。①ボルネオ島とセレベス島との間に大陸的な結合は存在しなかった。更新世になるまで、両島間の距離は隔たっていた。②ジャワ島・バリ島・ロンボク島・内バンダ弧の島々は同じ地背斜に位置している。③内バンダ弧と外バンダ弧の間に密接な地質学的関係はない。これらのことから、マカッサル海峡がより古い時代の海洋上の障壁であり、バリ島とロンボク島間の動物相の境界はより最近に発生した出来事であると考えられる。

更新世氷河期の極氷冠の発達により、熱帯の海水準は70~150m低下し、スンダ陸棚とサフル陸棚が拡大した。スマトラ島・ジャワ島・ボルネオ島はマレー半島と一緒にスングランドを形成した。しかし、ロンボク島・バリ島間の水深は約300m以上あったために、ロンボク島はアジア大陸から分離したままであり、一時的に東側のスンバウ島と一緒にあった。更新世のスングランドの東端は北部ではボルネオ島・パラワン島・フィリピンの間となる。それゆえ、ウォレス線はマカッサル海峡を通して、大陸的な動物相を島嶼的な動物相から分離する境界線となるのである。小スンダ列島における諸海峡は各々、動物地理学的障壁として機能しているが、更新世の間、海峡が永続

していたロンボク海峡が最も効率的に機能した。その時は、バリ海峡・アラス海峡（ロンボク島・スンバワ島間）は陸化していた。

なお、セレベス島・フロレス島・ティモール島・ハルマヘラ島・ミンダナオ島は、インド・マレー的要素とオーストラリア的要素が混在する。これらの島々は多かれ少なかれ乾燥した回廊であり、多くの湿度を好む動物にとって障壁である。また多くの島々で火山活動が活発で地質的年齢も若い。

そして、マイアーはデッカーソンが定義した「ウォレシア」について、土地固有種の分布と、インド・マレー的要素とオーストラリア・パプアの要素の混在から、①小スンダ列島とロンボク海峡東方、②モルッカ諸島とパプア地域の外縁（タンニバル諸島・カイ諸島）、③セレベス島・スラ諸島・タラウド諸島、④フィリピンの4個の動物相の領域に区分している。

さらにマイアーは、動物地理区を区分する方法論として、その区に土地固有の属や科が存在するとともに、他の区に特有の科や属が欠在し、特定の動物相が居住していることにもとづいて地表を区分することをあげている。その方法論にもとづくと、インド・マレー的動物相が50%と、パプアの動物相が50%であることを基準に区分するウェーバー線が最も妥当に思われる（第2図参照）と指摘している。

しかし、一見するとウェーバー線はオーストラリア・パプア地域寄りに偏る。その理由として、種数や科の数においてインド・マレー的動物相が有力であること、小スンダ列島が半島状に形成され、西から東への移動がより容易であったこと、一方オーストラリアからティモール島・ニューギニアからバング海の島々の間の広い海が移動の障壁となったこと、小スンダ列島の乾燥した条件がパプアの要素の入植に望ましくなかったことがあげられる。

結論としてマイアーは、①ウォレス線はインド・マレー的動物相とオーストラリア区との境界ではなく、更新世氷河期におけるスンダ陸棚の東端にあたること、②サフル陸棚の西端は、モルッカ諸島・カイ諸島からニューギニア・アル諸島を通過していること、③ウェーバー線の西側ではインド・マレー的要素が卓越し、東側ではオーストラリア・パプアの要素が卓越することを

指摘している⁵⁸⁾。

また、シンプソンも、アジア大陸棚であるスダ陸棚の東端がウォレス線であり、オーストラリア大陸棚であるサフル陸棚の西端がライデッカー線であることを指摘している。その両者の間がウォレシアと呼ばれる漸移帯であるが、特にスラウェシ（セレベス）島は不安定な地帯で、東洋区にも、オーストラリア区のどちらにも属していないと述べている⁵⁹⁾。

先述のマイアーも含めて1960年代までのこの地域に関する生物地理学的研究の前提は、アジア大陸・オーストラリア大陸・ニューギニアの位置関係は地質時代を通してほぼ一定であり、白亜紀の終わりごろにアジア大陸とオーストラリア大陸は陸橋状に島唄いに結合し、生物が移住できたのではないかと考えるものであった。

シンプソンはこれらの説を、プレートテクトニクス学説で否定している。始新世まで、オーストラリア大陸は南極大陸に近接し、すでにそこでは、有袋類を含む土地固有の動物が広範に進化した動物相が形成されていた。中新世になると固有に進化した動物相を載せて、オーストラリア大陸は移動を開始する。やがてアジア大陸に接近すると、東洋区的な要素が島唄いに移住してきたと考えている⁶⁰⁾。

なお、ホイヤーの研究では、スラウェシ・フロレス・ティモール各島からステゴドンゾウなどの小型象化石が発掘されていることから、以前に「ステゴランド」と呼ばれた大きな島が存在しのではないかと推測されている⁶¹⁾。このような島嶼部へのアジア大陸からの大型哺乳類の到来は謎であるが、シンプソンは象が海を泳いだ可能性を指摘している。

そして、シンプソンはウォレス線について、生態学的な境界であることを述べている。ウォレス線の東側の島々、小スダ列島では乾燥していて、小さく、土地がやせているが、東洋区的な鳥類相が豊富である。このように徐々に動物相が推移していくことをもとに、数本の提案された境界線の存在が可能である。それゆえ、動物相のバランスの境界をもとに主要な動物地理区の境界を設定することが必要であると述べている⁶²⁾。

ホロウェイとジャーディンは、プリストンが定めた動物相の比較類似性示数⁶³⁾をもとにクラスター分析を施すことによって、「ウォレシア」の動物相を次のように類型化した。鳥類については、台湾・フィリピン・スラウエシが東洋区に属するが、ニューギニアはオーストラリア区から除外される。スラ諸島とモルッカ諸島はオーストラリア区に分類される。コウモリの分布については、スマトラ・ジャワ・ボルネオ・台湾が東洋区に、フィリピン・パラワン島・タラウド島・スラウェシ島・モルッカ諸島が「ウォレシア地域」に、ニューギニア・ソロモン諸島がオーストラリア区に、小スンダ列島は個別の地域に分類される。また鳥類と蝶類の分布を総合して、「ウォレシア」を、①セレベス(スラウェシ)島・②小スンダ列島・③ティモール島からタンニバル諸島・④モルッカ諸島の動物相に区分している。特にスラウェシ島・スラ諸島と、モルッカ諸島の間的重要な動物相の違いがあることを指摘している⁶⁴⁾。

なお今日では、「ウォレシア」は、オーストラリア大陸地殻が、白亜紀の終わりに南極大陸から分離して、ユーラシア大陸地殻の東南へりに中新世中期に衝突して形成された地域で、その大陸地殻衝突後のプレート相互の運動によって、激しい地殻変動や断層活動がおこり、その後両方の大陸の動物が島々に移住し、進化と絶滅を繰り返して、現在の多様な生物相が形成されてきたと考えられている⁶⁵⁾。

ミーチョウは、ウォレスが、その生物地理学において、インドネシアの生物分布パターンの理解に地質学的変化の重要性を説明原理に用いた点で、現代生物地理学の理論的先駆者であると評価している。ダーウィンは生物分布の原因を漂流・漂着などの偶然的な移住に求めた。すなわち分散(拡散)学派の生物地理学者は全ての生物分布パターンをユニークな事象の結果とみなしてきた。しかし、ウォレスの方法論はこれらの分散学派とは異なるものである。たとえば、ウォレスの『マレー諸島』では、その動物相を、①インド・マレー系諸島・②セレベス(スラウェシ)島・③ティモール(小スンダ列島)・④モルッカ諸島・⑤パプア・ニューギニアに区分している。これらのうち、インド・マレー系諸島(スマトラ島・ジャワ島・ボルネオ島とスラウェシ島

西部)はインドシナ半島から白亜紀後期に分離し、中新世中期にオーストラリア地殻に衝突したものである。その他の動物相の範囲も、旧 Gondwana 大陸(オーストラリア大陸地殻)から古生代末から中生代にかけて分離し、中生代から第三紀にかけてユーラシア大陸地殻に衝突したそれぞれのマイクロ大陸地殻や付加体の部分にほぼ合致していることを主張している⁶⁶⁾。

古生物学者の速水格は海洋軟体動物化石の分布から、ウォレス線の現代的意義を再解釈しようと試みている。オーストラリア大陸地殻は白亜紀の終わりに南極大陸から分離し、中新世中期にユーラシア大陸の東南へりに衝突したものである。そのプレート境界の縫合線はインドネシアのどこかに存在すると期待できる。第三紀以前の化石を手がかりにし、特にジュラ紀の海洋軟体動物の二枚貝の化石をもとに現在のウォレス線について再発見・再解釈を試みている。

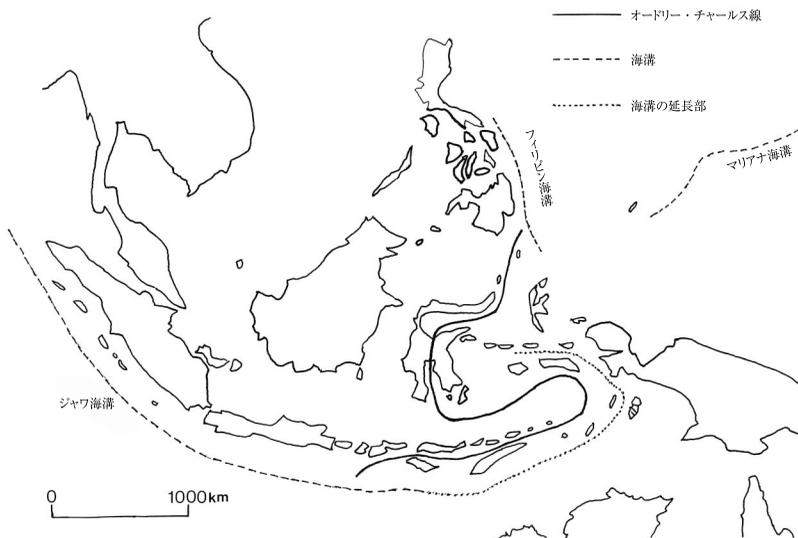
「ウォレシア」は、エチオピア区・東アジア区・マオリ区の三つの異なった海洋化石の動物相が出会う地域である。ジュラ紀中期にはテチス海を通して、エチオピア・タイプがこの地域に広く普及していた。ジュラ紀後期になると東西に動物相が分離した。東アジア・タイプの二枚貝はフィリピン・ボルネオに、マオリ・タイプの二枚貝は東インドネシアに分布している。

東洋区とオーストラリア区の陸上生物地理学的境界はマレー諸島や「ウォレシア」のどこかに存在しているはずである。もしオーストラリア大陸と周辺の陸棚が南から移動してきたのなら、陸上動物は二つの大陸地域の最初の衝突の後に主として境界を越えて移住したと考えられる。現在の「ウォレシア」は大陸地殻の衝突の結果として、移住と地形の変化によって生じた。

ユーラシア大陸プレートとインド洋プレートとの境界はスマトラ沖・ジャワ沖・小スンダ列島弧と連なるジャワ海溝である。東インドネシアの海底地形はより複雑で、いくつかの海盆(トラフ)や小列島弧が梯子型状に配列している。地震帯はバンダ海溝に沿ってS字状に屈曲している。スラウェシの東部は海洋的であり、西部は大陸的であり、地質は全く異なる。スラウェシの西部はユーラシア起源であるが、東部はGondwana(オーストラリア)起

現代の生物地理学史におけるウォレス線の意義

源である。二つの地殻の縫合線（オードリー・チャールス線）はスラウェシを南北に横断し、小スンダ列島（内バンダ弧）と、スンバ島・ティモール島・タンニバル諸島・カイ諸島・セラム島と連なる外バンダ弧との間の海底に存在する。外バンダ弧の諸島はオーストラリア（旧 Gondwana 大陸）地殻に起源を持つ付加体なのである（第3図参照）。



第3図：ユーラシア（アジア）大陸地殻とオーストラリア大陸地殻の衝突（略図）
オードリー・チャールス線

資料：注65）Whitmore(1981) p. 28の図をもとに筆者作成。

このようなプレートテクトニクスによる古大陸の復原とともに、オーストラリア大陸地殻の移動にともない、第三紀に生息していた動物と第三紀以前の Gondwana・タイプの生物の化石が「ウォレスシア」にもたらされた。

中生代にはテーチス海がローラシアと Gondwana 超大陸の間に、古赤道とほぼ並行して広がっていた。中生代を通して、スンダ陸棚とサフル陸棚は3000 km以上も離れていた。それゆえ、中生代の沿海性の生物化石は縫合線の両側

で極端に異なることが予想できる。

結論として、ウォレシアはエチオピア区（テーチス海）・東アジア区（北西太平洋）・マオリ区（南西太平洋）起源の海洋生物のフロンティアである。熱帯・亜熱帯性のエチオピア区のテーチス海の二枚貝の動物相は初期・中期ジュラ紀にインドネシア中に広がっていた。中期ジュラ紀以降、エチオピア二枚貝の動物相は西部に退却する。東アジア区の動物相がユーラシアの南東海岸沿いに、マオリ区の動物相がオーストラリア地殻の北限沿いに進出した。後期ジュラ紀になると、ボルネオ・フィリピンはエチオピア区やマオリ区よりも密接に東アジア区に関連するようになり、東インドネシアはますますマオリ区と関連するようになった。後期ジュラ紀における東アジア区とマオリ区の二枚貝の動物相の境界は、今日のウォレシアのおおむね真ん中にあると考えられるオードリー・チャールズ線にほぼ一致している⁶⁷⁾。

V 結び

(1) 生物分布からの進化論の着想

まず、生物学・博物学と地理学の境界が未分化の19世紀において、なぜ生物の分布から進化論が着想されたのだろうかということをまずまとめておきたい。18世紀以降、世界の環境と生物の多様性が認識されるようになると、異なる環境に近縁の生物が、類似の環境に異なる生物が分布することが明らかとなった。これは、個別の種が完全に環境に適応するようにデザインされるという自然神学の特殊創造説を否定するものであり、生物の分布が共通祖先からの枝分かれ進化であることを立証するものであった。共通祖先からなる生物が、地理的障壁の存在によって、隔離が発生すると、地理的種分化が生じ、進化がおこると考えられた。遺伝のメカニズムがわからなかった当時においては、交雑を妨げ、種分化を促進する地理的隔離などの地理的要因は、進化のプロセスの解明にとって、きわめて重要であった。このように、博物学・地理学・生物学の密接な関係によって進化論が成立した。

(2) 地理学方法論にあたえた影響

ウォレスとダーウィンの方法論は、個別の種の分布とその圏域・境界から地理的種分化や進化を考察する点に特色がある。このように種の分布や進化を考える方法論は、地理学における立地や空間構造を考える方法論の基底を形成したとすることができ、その意味でダーウィンとウォレスの動物地理学的方法論は地理学史の上で看過できないであろう。

特に、ウォレスの「サラワク法則」における「すべての種は、既存の密接に近縁な種と空間的・時間的に一致するように存在する。」⁽⁶⁸⁾という簡潔・明瞭な学説は、地理的・歴史的に連続した進化と分布の原理を強力に主張するものである。それは、生物の地理的分布における規則性のパターンが、過去の歴史的要因によって解明されうると考えるものである。これは近代地理学において、あるいは生物学においても、分布研究の基本的な原理を科学的に打ち立てた嚆矢であろう。

すなわち、ウォレスの研究は、生物の地理的分布データを進化論に接合させようと努力するところに特色があった。その最重要点として、生物の分布において、隣接地域には近縁種が存在することから、共通祖先の最初のストックから初期の個体群が分離・隔離された結果として、変種や異なった種が形成されると説明されてきた。

これをより一般化すると、拡散の中心地は、種の起源の場所であり、それらの種の分布の多様性・豊富さと、高度に進化した形態の存在を特徴とする。一方、分布域の境界である周縁部には、中心部よりも古い形態が分布して、残存しうる。このようにウォレスは考えていた。それは広く、地理学方法論において、分布域とその境界を考える視点に通ずるものであろう。

要するに、ウォレスにとって、いろいろな大陸や島における動物学的特徴は、地質学的歴史や動物の拡散や進化を基礎条件にして成立するものであった。このようなウォレスによる動物学・地学と自然選択による進化論の統合は、動物地理学に因果論的な枠組みをもたらし、進化論的生物地理学の系統化の中心となった。

(3) 今日における再評価

ウォレスは終生、その学説において進化と地理的分布との関係を考察し、環境や地理的要因における変化が生物の分布と進化にあたる影響を説明し続けた。すでに見てきたように、マレー諸島に関する諸論文では、生物の分布と隔離にあたる影響として、地殻の隆起・沈降といった地殻変動を重視している。しかし、英国に帰国した後のウォレスの著作においては、生物の分布に影響を与える地理学的要因として、地殻変動よりも、氷河の作用や海水準変動が重視されている。

要するにウォレスは、巨視的レベルでの全地球的な海陸の配置の永続性をもとに動物地理区を設定したが、それらの境界や島のような周縁部分での小規模な地域スケールでは、地殻変動や氷河・海水準変動などの影響を重視し続けた。

なお、ダーウィンとウォレスの研究方法論の違いが生じた状況について、ファガンは次のように述べている。ウォレスは地理学の開拓者であり、連日の集約的な大量の採集活動と標本作成を通して、多くの地域に分布する多様な種の完全なリストづくり、すなわち地域の生物相の研究に没頭した。一方、ダーウィンはビーグル号の航海の旅のなかで、ときどき上陸して、細心にわたる採集活動を行い、新しく興味ある生物個体への詳細な観察を行った。

この背景として、ダーウィンは乗船している軍艦ビーグル号の沿岸水路測量航海の行程に制約を受けたものの、一種の「有閑階級」であって、公的な義務や経済的制約が殆どなかった。そのため、ダーウィンは採集した生物個体の観察に没頭できた。

しかし、ウォレスは経済的に貧しく、生計のために毎日、大量の採集と標本作りを行わなければならなかった。そのため、ウォレスにとって、生物個体のじっくりとした詳細な観察は無理であり、地域の生物相の記述が精一杯であった。

したがって、諸個体間の変異にもとづくダーウィンの進化論が、生理学などを含む生物学全体に広く大きな影響を与えることが可能であったのに対し

て、生物相の分布や環境の影響を重視するウォレスの進化論の影響が生物地理学にはほぼ限定されたことは、やむを得なかったのであろう⁶⁹⁾。

プレートテクトニクス理論との関係については、ウォレスは、大陸と海洋配置の永続性をつねに強調した⁷⁰⁾。この点でも、以前に英国とヨーロッパの間には陸地（陸橋）が存在し、動植物がそこをつたわって移動したと主張したフォーブス⁷¹⁾に対して批判的であった。ライエルの斉一説⁷²⁾を支持する以上、ダーウィンもウォレスもこのような「陸橋仮説」に反発するのは当然であった。ダーウィンは海流・風・流水による偶然の輸送による種の分散と、その結果としての隔離・進化を重視した。一方、ウォレスは海陸配置の永続性をもとにしたスクレーターの世界全体の六大動物地理区分⁷³⁾をかたくに支持した。そしてウォレス自身が海陸配置の永続性にもとづく世界の動物地理区分をうちたてた⁷⁴⁾。

しかし、そのことが、今日においては批判の種となってきた。1950年代以降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拡散」に反発する方法論がおこってきた。それはクロワザらの汎生物地理学（panbiogeography）である⁷⁵⁾。そこでは拡散ではなく、テクトニクスの変化が生物分布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分布の地域区分は、ウォレスが説いたように、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、南半球における生物の分断分布を説明できると主張する。そして、大陸移動・テクトニクス・拡散分布の三つの原因を統一的に把握し、生物地理学にパラダイム転換をせまるものであった⁷⁶⁾。

つまり、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結果である。それゆえ、分断分布を考える生物地理学では、より太古の広大な生物相の分布について、広範に関連する分類群における拡散・拡大のプロセスを仮定することから分析しなければならない。クロワザの汎生物地理学では、分類群全体における変種の分布地図を描く。それらのパターンの一致を比較して分布圏を分離・抽出する。このよ

うにして、より祖先伝来の生物相を確認し、細分化以前の広範な分布について考察する⁷⁷⁾。

このように現在では、連続的拡散による分布を重視するウォレスの生物地理学方法論は旧態依然たるものとして、分断的分布を重視する生物地理学方法論にとってかわられたのだろうか。

今日では、オーストラリア大陸地殻がユーラシア（アジア）大陸地殻の東南へりに衝突したとされている。そして、中新世中期にこの衝突によって形成された、この二つの地殻の沈み込み線であるオードリー・チャールズ線はスラウェシ（セレベス）島を南北に縦断している。スラウェシ島の複雑な形態は、旧オーストラリア大陸地殻と旧ユーラシア大陸地殻が衝突して形成されたものであった（第3図参照⁷⁸⁾。

つまり、今日ではウォレス線の解釈が全く異なってきたのである。ウォレス線は、ウォレスをはじめ従来の生物地理学者が考えたように、何らかの地理的障壁にともなう隔離によって説明されるのではなく、プレート境界の衝突によって説明される。それは、異なるプレート上に載った異なる生物相が、プレートが衝突することによって、相互に接触・交流する最前線となったのである。

ウォレスは、スラウェシ（セレベス）島の動物相を東洋区とオーストラリア区のどちらに入れるべきか、ウォレス線をスラウェシ（セレベス）島の東西のどちらに引くべきかについて悩み続けた（第2図参照）。

ウォレスには、これらの例外的な生物分布を通して、新しい生物地理学やプレートテクトニクス説を予見していたかのような考察が認められるのは、そのするどい地理的観察力によるものであろう。

もちろん、19世紀のウォレスの学説が現在の生物学や地理学において、そのまま通用するわけではない。しかし、ウォレスが基本的に示した生物種の分布・拡散の概念とその考察の方法は、現在においても、地理的分布、分布域とその境界、拡散の中心と周縁と、それらの成因論的解釈の点で、地理学方法論の基本的な考え方を提示している。

現代の生物地理学史におけるウォレス線の意義

ウォレス以来、現代までの生物地理学の発展の動向は、生物種の拡散と多様化についての研究の進展であり、特に連続的分布・分断分布・絶滅・進化に関する考察の発展であった。

今日の生物学者が中心となって行う生物地理学では、分子レベルで遺伝子DNA組成を大規模に計量的にクラスター分析で処理するなどして、生物種の起源・移動・分布が説明されている。そのような現代生物地理学の理論的基底をウォレスは形成したと言えるのではないだろうか。

〔付記〕本稿の元になった内容は、2009年4月に人文地理学会編集委員会において、学会誌『人文地理』の「論説」として採用された拙論「分布・境界と進化 アルフレッド・ラッセル・ウォレスの生物地理学方法論」の原稿を骨子としたものであるが、その紙幅の制限により割愛した「ウォレス線」に関する詳細な記述の部分をもとに大幅に書き改めたものである。

この小論を、2009年度末をもって桃山学院大学を定年退職される経済学部教授林陸雄先生に献呈いたします。林先生からは「社会科教育法」などの教職関連の授業の実施に関連して、いつも懇切なご指導を賜りました。また林先生は永年にわたりインドネシア・ワークキャンプの実施とその学生の引率指導を行われて、本学とインドネシアとの国際交流に貢献されました。それゆえ、19世紀にインドネシアを舞台として生物地理学に活躍したウォレスに関するこの小論を献呈できることを、ささやかなよろこびとする次第です。

注

- 1) 人名の「ウォレス」の表記についてであるが、「ウォーレス」・「ワラス」という呼び方・表記も混用されている。本稿では、『岩波生物学辞典』に従い、「ウォレス」として、統一的に表記する。
- 2) ダーウィンはビーグル号の航海の後、英国において永年、進化論の構想に慎重に思索をめぐらしていた。そこに文通相手のウォレスから、後述するマレー諸島のテルナテで書かれた進化論に関する原稿（「テルナテ法則」、注45）参照）が送られてくる。ダーウィンはそれを見て、永年にわたる自分の研究内容との類似性ととも、ウォレスに先をこされるのではないかと、驚愕する。そこで、地質学者のライエルと植物地理学者のフッカーに相談する。そこで、両者の意見によって、ダーウィンの構想とウォレスの原稿は共同で、同時に1858年にロンドンのリンネ学会で口頭発表された。そのときには、ダーウィンがウォレスより先に進化論を着想したことの証明として、1857年にダーウィンがアメリカの植物地理学者のエイサ・グレーにあてた手紙も同時に発表された。これらの内容については、以下のリプリント版で読むことができる。

Darwin, C. and Wallace, A. R., *Evolution by natural selection*, The Syndics of the Cambridge University Press, 1958.

- 3) Livingstone, D. N., 'The spaces of knowledge: contributions towards a historical geography of science', *Environment and Planning Ser. D: Society and Space*, 13, 1995, pp. 5-34.
- 4) ウォレスの評伝に関して、詳細な文献リストをここに掲載する。

簡潔な評伝として、以下のものがある。

McKinney, H. L., 'Wallace, Alfred Russel' (Gillispie, C. C. ed., *Dictionary of scientific biography Volume XIV*, Charles Scribner's Sons, 1976), pp. 133-140.

Smith, C. H., 'Alfred Russel Wallace 1823-1913' (Freeman, T. W. ed., *Geographical biobibliographical studies volume 8*, Mansell Publishing Limited, 1984), pp. 125-133.

Smith, C. H., 'Wallace, Alfred Russel' (Kortge, N., ed., *New dictionary of scientific biography volume 7*, Charles Scribner's Sons, 2008), pp. 224-228.

単行本における評伝として、以下のものがある。

Hogben, L. T., *Alfred Russel Wallace: the story of great discoverer*, Society for Promoting Christian Knowledge, 1918.

George, W., *Biologist philosopher: a study of the life and writing of Alfred Rus-*

現代の生物地理学史におけるウォレス線の意義

- sel Wallace*, Abelard-Schuman, 1964.
- Williams-Ellis, A., *Darwin's moon: a biography of Alfred Russel Wallace*, Blackie, 1966.
- Beddall, B. G., *Wallace and Bates in the tropics: an introduction to the theory of natural selection*, Macmillan, 1969.
- Clements, H., *Alfred Russel Wallace*, Hutchinson, 1983.
- Oosterzee, P. V., *Where worlds collide: the Wallace line*, Cornell University Press, 1997.
- Wilson, J. G., *The forgotten naturalist: in search of Alfred Russel Wallace*, Australian Scholarly Publishing, 2000.
- Raby, P., *Alfred Russel Wallace: a life*, Princeton University Press, 2001.
- Shermer, M., *In Darwin's shadow: the life and science of Alfred Russel Wallace*, Oxford University Press, 2002.
- Bryant, W., *Naturalist in the river: the life and early writings of Alfred Russel Wallace*, iUniverse Inc., 2003.
- Slotten, R. A., *The heretic in Darwin's court: the life of Alfred Russel Wallace*, Columbia University Press, 2004.
- Bryant, W., *The birds of paradise: Alfred Russel Wallace: a life*, iUniverse Inc., 2006.
- 5) Fichman, M., *Alfred Russel Wallace*, Twayne Publishers, 1981.
Fichman, M. *An elusive Victorian: the evolution of Alfred Russel Wallace*, The University of Chicago Press, 2004.
- 6) レイビー (長澤純夫・大曾根静香訳) 『博物学者アルフレッド・ラッセル・ウォレスの生涯』新思索社, 2007。
- 7) 新妻昭夫 『種の起源をもとめて ウォーレスの「マレー諸島探検」』朝日新聞社, 1997。
新妻昭夫 「ウォーレスの足跡と“動物地理学”の成立」生物学史研究57, 1993, 25-40頁。
- 8) ウォレス (長澤純夫・大曾根静香訳) 『アマゾン河探検記』青土社, 1998。
ウォレス (田尻鉄也訳) 『アマゾン河・ネグロ河紀行』御茶ノ水書房, 2001。
ウォレス (宮田彬訳) 『マレー諸島』思索社, 1991。
ウォーレス (新妻昭夫訳) 『マレー諸島』上・下, 筑摩書房, 1993。
- 9) Marchant, J., *Alfred Russel Wallace: letters and reminiscences*, Arno Press, 1975 (初版1916)

- 10) Smith, C. H., *Alfred Russel Wallace: an anthology of his shorter writings*, Oxford University Press, 1991.
- 11) Smith, C. H. and Beccaloni, G. eds., *Natural selection & beyond: the intellectual legacy of Alfred Russel Wallace*, Oxford University Press, 2008.
- 12) Wallace, A. R., *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*, Macmillan and Co., 1901.
- 13) ウォレス(長澤純夫・大曾根静香訳)『ダーウィニズム 自然淘汰説の解説と適応例』新思索社, 2008.
- 14) Taylor, D., 'A biogeographer's construction of tropical lands: A. R. Wallace, biogeographical method and the Malay Archipelago', *Singapore Journal of Tropical Geography*, 21.1, 2000, pp. 63.75. この論文では, 種の移動を論じたウォレスが土地固有種の保全の概念を提供したと評価している。
Camerini, J. R., 'Evolution, biogeography and maps: an early history of Wallace's line', *Isis*, 84, 1993, pp. 700.727. この論文では, ダーウィン・ウォレス・ライエルのマレー諸島の生物分布に関する考察を展望するとともに, その議論の進展に地図作成が果たした役割を考察している。
- 15) Browne, J., 1983. *The secular ark: studies in the history of biogeography*, Yale University Press, 1983.
- 16) 本稿で用いる「拡散」の英語論文での表現は dispersal である。dispersal については, 『岩波生物学辞典』では「分散」の訳語で用いられている。生物学において, 「分散」という用語には分断分布に対置される連続的の分布の意味が含意されている。ところが, 地理学においては, 「分散」は散在した空間的配置の意味を連想させるところがある。そこで本稿では, 生物学上は「分散」であるところを, すべて「拡散」と表記している。
- 17) 前掲15)
- 18) Lyell, C., *Principle of geology I・II*, John Murray, 1830.33.
- 19) 前掲15)
- 20) Fichman, M., *Evolutionary theory and Victorian culture*, Humanity Books, 2002.
- 21) Browne, J., 'A science of empire: British biogeography before Darwin', *Revue d'histoire des sciences*, 45, 1992, pp. 453.475.
- 22) Livingstone, D. N., *The geographical tradition: episodes in the history of a contested enterprise*, Blackwell, 1992.
- 23) Jones, G., 'Alfred Russel Wallace, Robert Owen and the theory of natural se-

- lection', *The British Journal for the History of Science*, 35.1, 2002, pp. 73-96.
オーウェンは自由平等、理想の地域コミュニティ建設、資産共有や土地国有化、不信仰運動、女性解放運動などの思想の上で、ウォレスに大きな影響をあたえた。
- 24) フンボルト (大野英二郎・荒木善太訳) 『新大陸赤道地方紀行』上・中・下, 岩波書店, 2001.2003.
- 25) マルサス (高野岩三郎・大内兵衛訳) 『初版 人口の原理』改版, 岩波書店, 1962.
- 26) ダーウィン (島田威雄訳) 『ビーグル号航海記』上・中・下, 岩波書店, 1959.
- 27) Chambers, R., *Vestiges of natural history of Creation*, John Churchill, 1844.
チェンバースはエジンバラの出版業者。当初は匿名で出版されたこの本は、神の摂理によるものの、種の進化について述べ、当時の社会に大きな反響を呼んだ。ダーウィンやウォレスにも影響をあたえた。
- 28) 前掲18)
- 29) 前掲15)
- 30) Moore, J., 'Wallace's Malthusian moment: the common context revisited' (Lightman, R. ed., *Victorian science in context*, The University of Chicago Press, 1997), pp. 290.311.
Hughes, R. E., 'Alfred Russel Wallace: some notes on the Welsh connection', *The British Journal for the History of Science*, 22.4, 1989, pp. 401-418.
- 31) ベイツ (長澤純夫・大曾根静香訳) 『アマゾン河の博物学者 普及版』新思泉社, 2001。
ウッドコック (長澤純夫・大曾根静香訳) 『ベイツ アマゾン河の博物学者』新思泉社, 2001。
翻訳書では「ベイツ」となっているが、『岩波生物学辞典』では「ベーツ」とあるので、本論文の本文では「ベーツ」と表記している。
- Dickenson, J., 'The naturalist on the River Amazons and a wider world: reflections on the century of Henry Walter Bates', *The Geographical Journal*, 158.2, 1992, pp. 207-214.
ベーツはウォレスと別れた後も、総計約11年間にわたって、アマゾンに留まり、昆虫の擬態 (保護色) の研究を進展させ、後にロンドンの王立地理学会の書記になった。後年、ウォレスとベーツの間が疎遠となったのは、ウォレスが希望した王立地理学会の事務局員に就職できなかったからではないかと、多くの評伝で指摘されている。
- 32) Brooks, J. L., *Just before the origin: Alfred Russel Wallace's theory of evolution*, Columbia University Press, 1984.

- 33) Wallace, A. R., 'On the monkeys of the Amazon', *Proceedings of the Zoological Society of London*, 20, 1852, pp. 107-110.
- 34) McKinney, H. L., *Wallace and natural selection*, Yale University Press, 1972.
- 35) 前掲5) のうちの Fichman (2004)。
- 36) ウォレスは1853年にロンドンの王立地理学会にマレー諸島への旅費と船の手配を要請した。後に海軍省にも申請している。結局は、王立地理学会会員で有力者のマーチソン卿の支援・手配によって民間汽船会社の切符を入手している。帰国後のウォレスは王立地理学会事務局への就職を希望するなど、地理学者としての意識を持ち続けた。蛇足ではあるが、ウォレスが王立地理学会に採用されなかったのは、ウォレスが心霊術に凝ったことにより、科学者としての評価を下げたからではないかと多くの評伝で指摘されている。
- 37) 前掲4) のうちの Smith (1984)。
- 38) Wallace, A. R., 'On the law which has regulated the introduction of new species', *Annals and Magazines of Natural History*, 16, 1855, pp. 184-196.
- 39) 前掲18)。
- 40) 原文 allied species の訳語については、多くの生物学者の翻訳では「類似の種」という慎重な表現となっているが、筆者はあえてウォレスがここに進化論上の系譜関係も含意しているという観点に立って、「近縁の種」と翻訳した。
- 41) 前掲38)。
- 42) Wallace, A. R., 'On the phenomena of variation and geographical distribution as illustrated by the *Papilionidae* of Malayan region', *Transaction of the Linnean Society*, 25, 1865, pp. 1-71. および前掲4) のうちの Smith (1984) の指摘による。
- 43) 前掲32) 84-93頁。また、トリバネアゲハチョウについては次の文献を参照した。岡野磨磋郎『世界のトリバネチョウ』ニュー・サイエンス社、1983。近藤典生・西田誠編『トリバネアゲハの世界』信山社、1998。
- 44) 前掲25)。
- 45) Wallace, A. R., 'On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type', *Journal of the Proceedings of Linnean Society Zoology*, 3, 1858, pp. 53-62.
- 46) 前掲45)。
- 47) Wallace, A. R., 'On the Arru Islands', *Proceedings of the Royal Geographical Society*, 2-3, 1858, pp. 163-171.
- 48) Wallace, A. R., 'On the zoological geography of the Malay Archipelago', *Jour-*

- nal of the Proceedings of the Linnean Society Zoology*, 4, 1860, pp. 172-184.
- 49) Sclater, P. L., 'On the general distribution of the members of the class aves', *Journal of the Proceedings of the Linnean Society Zoology*, 2, 1858, pp. 130-140.
- 50) 前掲48)
- 51) 前掲7) 新妻 (1997) 288頁。ウォレスはセレベス島をオーストラリア区に包含しようとしたが、クロザル・アノア・パピルーザがアフリカ起源ではないかとさえも考えた。クロザルはヒヒの一種、アノアはレイヨウの一種、パピルーザをイボイノシシの一種と考えたからである。そのことは『マレー諸島』(前掲注8参照)の第18章「セレベス」に詳しく記されている。
- 52) 前掲48)
- 53) Wallace, A. R., 'On the physical geography of the Malay Archipelago', *The Journal of the Royal Geographical Society*, 33, 1863, pp. 217-234.
- 54) 前掲53)
- 55) Huxley, T. H., 'On the classification and distribution of the Alectormorphae and heteromorphae', *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1868 (年号), 1868 (年) pp. 294-319.
- 56) Dickerson, R. E., *Distribution of life in the Philippines*, Bookmark, 1975 (初版1928)
- 57) Mayr, E., 'Wallace's line in the light of recent zoogeographical studies', *The Quarterly Reviews of Biology*, 19-1, 1944, pp. 1-14. マイアーは、ドイツ生まれでアメリカに移住した生物学者。当初は鳥類分類学を専門としていたが、ダーウィン進化論の現代総合学説の中心的人物となる。著書は多数あり、何冊かは邦訳されている。
- 58) 前掲57)
- 59) Simpson, G. G., 'Too many lines; the limits of the Oriental and Australian zoogeographic regions', *Proceedings of the American Philosophical Society*, 121-2, 1977, pp. 107-120. シンプソンはアメリカの古生物学者。ダーウィン進化論の現代総合学説の中心的人物の一人。著書の一部は邦訳されている。
- 60) 前掲59)
- 61) Hoojier, D.A., 'Indo-Australian insular elephants', *Genetica*, 38, 1967, pp. 143-162.
- 62) 前掲59)
- 63) Preston, F. W., 'The canonical distribution of commonness and rarity', *Ecology*, 43, 1962, pp. 185-215.

- 64) Holloway, J. D., 'The approaches to zoogeography: a study based on the distribution of butterflies, birds and bats on the Indo-Australian area', *Proceedings of the Linnean Society of London*, 179-2, 1968, pp. 153-188.
- 65) Oosterzee, P. V., *Where worlds collide: the Wallace line*, Cornell University Press, 1997.
Whitmore, T. C., *Wallace's line and plate tectonics*, Clarendon Press, 1981.
- 66) Michaux, B., 'Distribution patterns and tectonic development in Indonesia: Wallace reinterpreted', *Australian Systematic Botany*, 4, 1991, pp. 25-36.
- 67) Hayami, I., 'Geohistorical background of Wallace's line and Jurassic marine biogeography' (Taira, A. and Tashiro, M., eds., *Historical biogeography and plate tectonic evolution of Japan and Eastern Asia*, Terra Scientific, 1987), pp. 111-133.
- 68) 前掲38)
- 69) Fagan, M.B., 'Wallace, Darwin and the practice of natural history', *Journal of the History of Biology*, 40, 2007, pp. 601-635.
- 70) Fichman, M., 'Wallace: zoogeography and the problem of land bridges', *Journal of the History of Biology*, 10-1, 1977, pp. 45-63.
- 71) Forbes, E., 'On the connexion between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles, and geological changes which have affected their area, especially during the epoch of the northern drift', *Memoires of the Geological Survey of Great Britain*, 1, 1846, pp. 336-432. なおフオーブスについては、次の文献が詳しい。
Rehbock, P. F., *The philosophical naturalists: themes in early nineteenth-century British biology*, The University of Wisconsin Press, 1983 .
- 72) 前掲18)
- 73) 前掲49)
- 74) Wallace, A. R., *The geographical distribution of animals vol. I · II*, Macmillan & Co., 1876.
Wallace, A.R., 'The comparative antiquity of continents as indicated by the distribution of living and extinct animals', *Proceedings of the Royal Geographical Society*, 21, 1877, pp. 505-535.
- 75) Croizat, L., Nelson, G., and Rosen, D. E., 'Centers of origin and related concepts', *Systematic Zoology*, 23, 1974, pp. 265-287.
- 76) Nelson, G., 'From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeogra-

- phy', *Journal of History of Biology*, 11, 1978, pp. 269-305.
- 77) Croizat, L., 'Biogeography: past, present, and future', (Nelson, G. and Rosen, D. E., eds., *Vicariance biogeography: a critique*, Columbia University Press, 1981), pp. 501-523..
- 78) Audley.Charles, M. G., Hurley, A. M., and Smith, A. G., 'Continental movements in the Mesozoic and Cenozoic' (Whitmore, T. C. ed., *Wallace's line and plate tectonics*, Clarendon Press, 1981), pp. 9-24.
- Audley.Charles , M . G., 'Geological history of the region of Wallace's line' (Whitmore, T. C., ed., *Wallace's line and plate tectonics*, Clarendon Press, 1981), pp. 24-35.

Reevaluation of Wallace's Line in Biogeographical History

Wataru NOJIRI

Alfred Russel Wallace observed the distribution and boundaries of animals inhabiting the Malay Archipelago. The distribution of marsupials in the Australian region is a prominent feature of the area. In Borneo, however, the mammals do not include marsupials. The many parrots of the Australian region are rare in the Oriental region. The birds of the Oriental region do not migrate to Lombok Island, and these are not seen on Celebes or islands further to the east. The Lombok Strait were regarded as the dividing line between these two zoogeographic regions.

The boundary between the zoogeographical regions, crossing the Lombok Strait indicated by Wallace was later to be called "Wallace's line" by Thomas Henry Huxley.

Later, Mayr conducted further studies on Wallace's line, asserting that differences in the faunas of Bali and Lombok were not due to crustal movements in the Tertiary period, as Wallace had asserted, but rather to sea levels changes in the Pleistocene glacial epoch. During that time, sea levels were 70-100m lower, but because the Lombok Strait is a deep-water strait, the land on either side was not connected.

In addition to this, Simpson points out that the eastern end of the Sunda shelf, which is the Asian continental shelf, is Wallace's line, while the West end of the Sahul shelf, which is the Australian continental shelf,

Reevaluation of Wallace's Line in Biogeographical History

is Lydekker's line. The area between these is known as the "Wallacea" transitional zone.

Currently, "Wallacea" is believed to have been formed when the Australian continental crust broke off from the Antarctic at the end of the Cretaceous and collided with the southeastern border of the Eurasian continental crust during the mid Miocene. After the collision of these continental plates, there were violent movements in the crust and fault activity. Subsequently, the animals of the both continents migrated to islands, repeating cycles of either evolution or extinction, eventually creating today's diverse distribution of organisms.

In other words, modern interpretation of Wallace's line differs greatly from past interpretation. Wallace and other traditional biogeographers believed that Wallace's line is the boundary created by isolation by geographical barriers. At the present time, Wallace's line is explained by collisions along the borders of the earth's plates. In other words, Wallace's line was the "frontier" where different types of species living on different plates were exposed to each other and interacted when the plates collided.