

分岐分類学について(序説)

安藤 寿 男

Introductory note on cladistics

Hisao ANDO

Abstract: Cladistics is one of three schools of biological systematics. Its origin goes back to Willi HENNIG's two books: '*Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*' in 1950 and '*Phylogenetic Systematics*' in 1966. His successors and supporters have incurred intense controversy with traditional evolutionary systematists since the latter half of the 1960's. It has been amended theoretically and methodologically since HENNIG, and is now called 'transformed cladistics'. Cladistics is a method of discovering the patterns of organisms and expressing them clearly, so that the good ones are accepted and the bad ones rejected. In this paper several concepts and methods are explained, putting great emphasis on monophyly and cladistic analysis. The main tenet of cladistics is that all natural taxa should be based on monophyletic groups which are defined only by synapomorphic characters on a cladogram.

はじめに

最近の生物分類学の諸学派を分類する場合、次のように大きく3つに分けることが多い。

1. 系統分類学 (phylogenetic systematics) または分岐分類学 (cladistics)
2. 進化的分類学 (evolutionary systematics) (MAYR, 1942, 1969; SIMPSON, 1961 など)
3. 数量分類学 (numerical taxonomy) または数量表形学 (numerical phenetics) (SOKAL & SNEATH, 1963 など)

この中で系統分類学* あるいは分岐分類学は1950年代から70年代にかけて、従来の分類学に代わる改良された理論と新しい方法論をもって登場した分類学派である。分岐分類学の発展は分類学者を支持者と反対者に二極化し、激しい論争を巻き起こしてきた。現在もなおこの分類学の是非をめぐって進化生物学の広範な領域で激しい論議が続いており、その経緯は注目される。日本では既に1970年代あたりから昆虫学の若手研究者を中心に分岐分類学が導入され、実際に特定の分類群に適用されている。80年代に入って魚類、古脊椎動物、植物などにも応用されており、今後もこの傾向は続くものと予想される。しかし日本語で書かれたテキストは紹介記事や小解説(鈴木, 1976; 高木, 1978; 矢田, 1979; 速水・安藤,

1984; 直海, 1984, 1985)を除けば三枝(1980)に限られていた。最近三中(1985 a~c)が80年代になって確立した変形分岐分類学 (transformed cladistics) について秀れた解説と分析をしており、分岐分類学の全貌を概観する唯一のものであろう。今後まとまった形でテキストが出版されることを望むのは筆者だけではなからう。

筆者が1983年に分岐分類学を注目し始めた当初古生物関係の外国雑誌に分岐図を扱った論文は殆ど皆無であったが、最近ではいくつか見られるようになった。高度な論議や膨大な文献については三中(1985 b, c)にまかせるとして、小論ではこの分岐分類学の方法論、理論の幾つかについて平易簡潔に紹介解説する。筆者の理解不足の箇所が少なくないと思うが、適切な日本語の解説が少ない現状では分岐分類学理解の一助となることを信ずる。

分岐分類学略史

分岐分類学の起源はドイツの昆虫学者 Willi HENNIG (1950) の *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* の発刊にさかのぼる(表1)。HENNIGの理論はドイツ形態学の伝統を受け継ぎ1950年に完成した。しかし言語の壁と文章の難解さの為にその後10数年大きく注目されることはなかった。1966年 DAVIS & ZANGERL による英語版(独語改訂稿に基づく翻訳) "*Phylogenetic Systematics*" が出版され、70~80年代の英語圏での分岐分類学の大きな発展の端緒となった。また

* 以後分岐分類学を統一して用いる。

表 1 分岐分類学の歴史

History of Cladistics

- 1950 HENNIG, Willi: *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*
- 1966 HENNIG: *Phylogenetic Systematics*
- 1966 BRUNDIN, L.: *Transantarctic relationship and their significance, as evidenced by chironomid midges*
- 1960s SDG's (Systematics Discussion Group of American Museum of Natural History) discussions on phylogenetic systematics; in detail: *Systematic Zoology*
- 1975 HENNIG: winning of American Museum's Gold Medal
- 1976- "Transformed cladistics": NELSON, G., PLATNICK, N. & ROSEN, D. E.
1977. 8. 8 Symp. "Phylogenetic models", in North American Paleontological Convention II, Kansas
- 1979 CRACRAFT, J. & ELDREDGE, N. (eds.): *Phylogenetic Analysis and Paleontology*
1979. 5. 2-4 Symp. "Vicariance biogeography" by SDG; absence of J. DARLINGTON, E. MAYR and G. G. SIMPSON
- 1981 NELSON & ROSEN (eds.): *Vicariance Biogeography: A Critique*
- 1980 ELDREDGE & CRACRAFT: *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*
1980. 4 Symp. "Problems of Phylogenetic Reconstruction" by Systematic Association at Univ. Cambridge
- 1982 JOYSEY, K. A. & FRIDAY, A. E. (eds.): same title
1980. 7 Symp. "Biogeography of regional biotas and communities", Vancouver
1980. 11-1981. 7 Intense controversy about public exhibition on human evolution in British Museum (Natural History); in detail: Correspondences in *Nature*, and *New Scientist*
1980. 12. 27-30 Symp. "Alternative hypotheses in biogeography" by American Society of Zoology, Seattle
1981. 3. 22-28 "Workshop on the theory and application on cladistic methodology", Univ. California, Berkeley
- 1984 DUNCAN, T. & STUESSY, T. F. (eds.): *Cladistics: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History*
- 1981 FUNK, V. A. & BROOKS, D. R. (eds.): *Advance in Cladistics 1. Proceedings of the First Meeting of Willi Hennig Society*
- 1981 NELSON & PLATNICK: *Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance*
- 1981 WILEY, E. O.: *Phylogenetics ... The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*
1981. 4. 6-10 Symp. "Evolution, Time and Space in the Emergence of the Biosphere" by British Museum (Natural History)
- 1983 SIMS, R. W., PRICE, J. H. & WHALLEY, P. E. S. (eds.): same title
- 1983 PLATNICK & FUNK (eds.): *Advance in Cladistics 2. Proc. W. Hennig Soc.*
- 1985 Foundation of *Cladistics*, International Journal of W. Hennig Soc.

BRUNDIN (1966) によるユスリカの系統分類, 生物地理についての実用例が, HENNIG の理論の卓抜性を証明しその普及に大きな役割を果たした。BRUNDIN (1972) は HENNIG の貢献は、「DARWIN 以来の生物学における大きな方法論的発展の一つ」とまで讃嘆している。

HENNIG の理論はその頃からアメリカ自然史博物館の分類学者達によって注目され激しい議論が重ねられるようになった。分類学理論の雑誌である *Systematic Zoology* に掲載された夥しい数量の論文や各種テキストに詳しい。70年代半ばまでには約30名の分類学者のうち半数以上が分岐分類学を支持するようになった。従来の伝統的分類学或は進化分類学を支持する学者とのバランスは逆転したという。1975年 HENNIG が三つの部門の

推薦で博物館の金メダルを取ったのはこれを象徴している。しかし分岐分類学が最初から暖かく迎え入れられたわけではない。総合説の牙城であったアメリカ自然史博物館の進化分類学者達の反論は激しかった。総合説の立役者である P. J. DARLINGTON, E. MAYR, G. G. SIMPSON から重鎮の謀元で、ハーバード大、コロンビア大そして博物館の若手分類学者達の多くが分岐分類学の強力な推進者となってしまったのである。MAYR が博物館時代に SDG (Systematics Discussion Group) の中で育てた若手研究者たちが、今や従来の進化分類学をシナリオ的で経験を積んだ権威が行なう反証不能な分類学と激しく批判するのであるから、当然であろう。

1977年第2回北アメリカ古生物学大会 (North Ame-

rican Paleontological Convention) (カンサス) で開かれたシンポジウム「系統発生モデル (Phylogenetic models)」と1979年の博物館主催のシンポジウム「分岐生物地理学 (vicariance biogeography)」は分岐分類学の隆盛を示す大規模なものであった。

一方大英博物館 (自然史) では生物進化の展示に分岐分類学を取り入れることの可否をめぐる激しい論争があった。これは1970年代後半に台頭してきた分岐分類学者らが分岐図や分岐分類学の概念を示すことによって従来の伝統的な進化の展示を一新させてしまったことに始まる。その経緯は HITCHING (1982; 樋口・渡辺訳 p. 267-278), 松永 (1982 a, b) にまとめられている。雑誌 *Nature* では1980年11月20日の B. HALSTEAD の投書を皮切りに1981年7月30日号まで投書欄を中心に延々と議論が続けられ、その間の投書数は50を越えるという。また雑誌 *New Scientist* でも1980年7月以降1年にわたって急進的分岐分類学者が懐疑を抱く進化論と彼らの科学哲学の拠所であるポパー哲学との関係が論じられた。この時も HALSTEAD (1980) は火付け役であった。

最近では系統分類・生物地理に携わる多くの分野の研究者を集めた大規模なシンポジウムが行なわれている。また Willi Hennig Society という学会も発足し (FUNK & BROOKS, 1981 eds.; PLATNICK & FUNK, 1983 eds.), 1985年からは学会誌 *Cladistics* が出版されている。またまったテキストもいくつか出版されている (ELDRIDGE & CRACRAFT, 1980; WILEY, 1981; NELSON & PLATNICK, 1981)。

MAYR (1974) や SIMPSON らの批判を受け、急進的な両博物館の分岐分類学者達は、更に方法論の改良を加えた。これが1976年以降の変形分岐分類学である。BEATTY (1982) は進化過程への言及の有無によって「系統分岐分類学 (phylogenetic cladistics)」と「パターン分岐分類学 (pattern cladistics)」に二分した。前者は WILEY (1981), ELDRIDGE & CRACRAFT (1980) に代表され、後者は NELSON & PLATNICK (1981) や, PATTERSON に代表されよう。変形分岐分類学の目指す到達点についての立場の違いがこのような二分を生むのであろうが、根本的な方法論の差はない (PATTERSON, 1982; 三中, 1985 c)。

一方元来の HENNIG 理論に忠実な立場をとる HENNIG 流古典分岐分類学はドイツ、北欧を中心に進められている。方法論の違いから SCHLEE 学派と BRUNDIN-SAETHER 学派に分かれ両者間に論争が生じている (直海, 1984)。

分岐分類学の用語

分岐分類学では進化分類学とは異なる幾つかの概念や用語を用いる。そこで分岐分類学の理解に特に必要なものを概説しておこう (表2)。

<分岐分類学> HENNIG 流分岐分類学は彼の著書の題目から系統分類学 (phylogenetic systematics) と呼ばれるが、他に 'Hennigism', 'Hennigian systematics', 'phylogenetics' が用いられることがある。変形分岐分類学 (transformed cladistics) に対しては 'modern cladistics', 'pattern cladistics', 'natural order systematics' (CHARIG, 1982, p. 390; BEATTY, 1982; JANVIER, 1984) といった別名がある。cladistics の訳語として分岐分類学を用いたが、他に分岐学, 分岐論, 分岐法といった言い方がある。一般に分岐分類学と言った場合には両学派を含むことが多い。小論でもこの使い方を採用する。名称の由来は MAYR (1969) が cladistics, cladism という語を与えたことに始まる。

<クレード (分岐群) とグレード (段階群)> いずれも J. HUXLEY (1957) の語である。SIMPSON (1961) に詳しい解説がある (訳書: 白上, 1974, p. 138-141)。クレード (clade) はギリシヤ語の klados (枝) に語源をもち、一義的に単系統である種群を指す。グレード (grade) は一般的なレベルにおいて体制が類似している種群であって、単系統であるかどうかを問わない。グレードは体制のレベルがより効果的になるように適応帯に向かって平行性をもって進化する独立・非相同期の系列から成る。

<相同性と同形性> 相同性 (homology) 概念は DARWIN の進化論以前の OWEN (1848) 以来解剖学・比較形態学・生物分類学で重要な概念として古くから多くの議論が重ねられてきた。この概念は生物学の諸分野の発展に応じて変遷してきており、その論議は大変に複雑である (SIMPSON, 1961; MAYR, 1969, p. 84-85; ELDRIDGE & CRACRAFT, 1980, p. 35-38; HOLMES, 1980; WILEY, 1981, p. 9-12, 120-123; KAPLAN, 1984)。分岐分類学では後述する形質の派生性・原始性の基礎となる概念として重要である。ただし人によって使い方が異なるので注意を要する。ここでは WILEY (1981) に従ってまとめる (表2)。

相同性とは2つ以上の分類群がもつある類似形質が最も近い共通祖先の同じ形質から由来する関係をいう。そして相同的 (homologous) な関係にある形質を相同形質 (homologues) という。これに対し2つ以上の分類群の類似形質がそれらの共通祖先に由来しない場合を同形性

表 2 分岐分類学の主な用語

分岐分類学・系統分類学 cladistics	
—HENNIG 流分岐分類学 phylogenetic systematics (Hennigian systematics, Hennigism)	
—変形分岐分類学 transformed cladistics (PATTERSON, 1980) (modern cladistics, pattern cladistics, natural order systematics (CHARIG, 1982))	
—クレード・分岐群 clade	HUXLEY, J. (1957)
—グレード・段階群 grade	SIMPSON, G. G. (1961)
—相同性 homology	相同形質 homologues 相同的 homologous
—同形性 homoplasy = ホモプラシー = 非相同性 non-homology	同形形質 homoplasies 同形的 homoplasious
—平行性 parallelism	
—収斂性 convergence	
—相似性 analogy	相似形質 analogues 相似的 analogous
—単系統 monophyly (HAECKEL, 1874)	
—側系統 paraphyly (HENNIG, 1950)	
—多系統 polyphyly (HAECKEL, 1874)	
形質変化・形質進化 character transformation, character evolution	
形質状態 character condition, character state	
極性 polarity = 一般性 generality (NELSON, 1978)	
—派生的, 派生性・派生形質・子孫形質・新形質 apomorphic, apomorphy = derived character	
共有派生性・共有派生形質 synapomorphy = common derived character	
—原始的, 原始性・原始形質・祖先形質・旧形質 plesiomorphic, plesiomorphy = primitive character	
共有原始性・共有原始形質 symplesiomorphy = common primitive character	
—固有派生性・固有派生形質 autapomorphy	
—外群規則 outgroup rule	
—外群 outgroup ↔ 内群 ingroup	
—外群比較 outgroup comparison	
—個体発生規則 ontogeny rule	
祖先—子孫関係 ancestor-descendant relationship	
—祖先種 ancestral species	
—幹祖先種 stem ancestral species (HENNIG, 1950)	
—子孫群・姉妹群 descendant group, sister group	
最節約原理・節減の原則 parsimony, principle of simplicity = オッカムのかみそり Occam's Razor	
樹形図・樹状図 dendrogram, branching diagram	
—分岐図 cladogram (MAYR, 1969) ↔ 系統図 tree	
—分岐樹 phylogram (NELSON, 1979) ↔ 系統樹 phylogenetic tree, phyletic tree	
—表形図 phenogram	

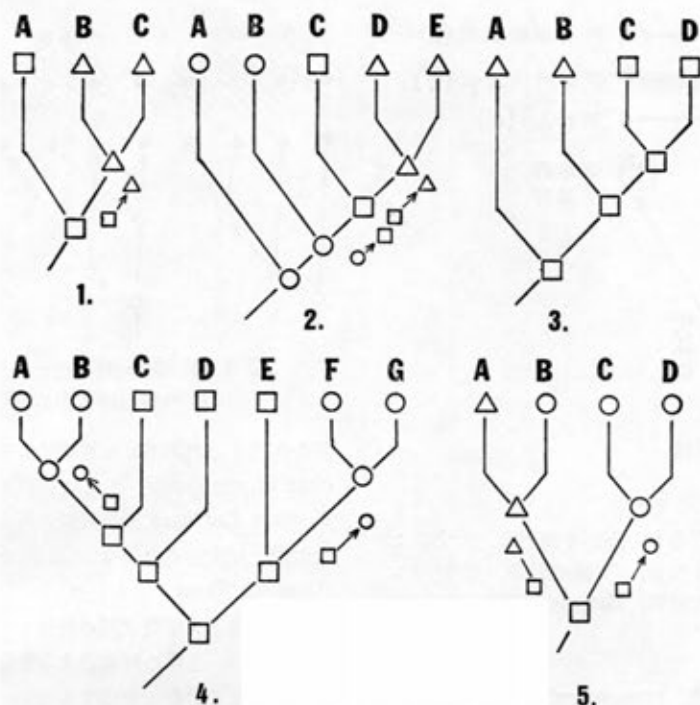


図1 相同性と同形性および形質状態。矢印：形質変化。
記号：形質。A～G：分類群。WILEY (1981, figs. 1.1, 1.2) より改作

またはホモプラーシー (homoplasy) とか非相同性 (non-homology) という。同形的 (homoplasious) な形質は同形形質 (homoplasies) と呼ばれる。

次に WILEY (1981) に従って説明しよう。図1-1は分類群A～Cの3種の形質進化 (character evolution) または形質変化 (character transformation) を示している ($\square \rightarrow \triangle$)。図1-2ではA～Eの5分類群における3種類の形質が $\square \rightarrow \square \rightarrow \triangle$ という形質変化系列を構成している。 \square , \triangle あるいは \square , \triangle はいずれも起源を同じくする場合には相同形質ということができる。特に \square , \triangle は \square から由来する相同形質である。

同形性には次の3通りの場合がある。すなわち平行性 (parallelism), 収斂性 (convergence), 相似性 (analogy) である。図1-3ではAとBが \triangle という形質を有するが共通祖先は \square を持ち、それぞれの \triangle は \square に対し相同的である。しかし2つの \triangle はお互いには相同的ではなく同形的である。この場合の同形性を平行性という。図1-4では、A, B間とF, G間にそれぞれ相同形質 \square が見られる。しかしA+BとF+Gの間は平行性関係にある。図1-5ではBとC, Dが \square という形質をもっている。Bでは $\triangle \rightarrow \square$ という形質変化が起きているのに対し、C, Dで

は $\square \rightarrow \square$ になっている。これは同じ形質が異なる系統の祖先の異なる形質から由来しているので収斂性という。

相似性はしばしば相同性と対置される概念であるが (MAYR, 1969), ここでは SIMPSON (1961), INGLIS (1966) に従って同形性の一カテゴリーとした。2つ以上の分類群の形質が機能上は類似するが構造上および、発生上相同的ではない関係を相似性という。相似的 (analogous) な形質は相似形質 (analogues) と呼ばれる。

OWEN (1848, 1866) は上述の相同性 (特殊相同性 special homology) 以外に一般相同性 (general homology) と連続相同性 (serial homology) を認めているが3番めはホモノミー (homonymy) と呼ばれることがある。単に相同性をいう場合には通常特殊相同性を指す。

<形質状態>分岐分類学では相同的な複数形質に対し相対的にどれが原始的 (primitive) あるいは派生的 (derived) かという形質状態 (character condition, character state), 極性 (polarity) を決定することが最も肝要である。HENNIG (1966) は前者に対し plesiomorphic, 後者に apomorphic という語を提唱した。直訳すればそれぞれ「遠い形態の」, 「近い形態の」となり

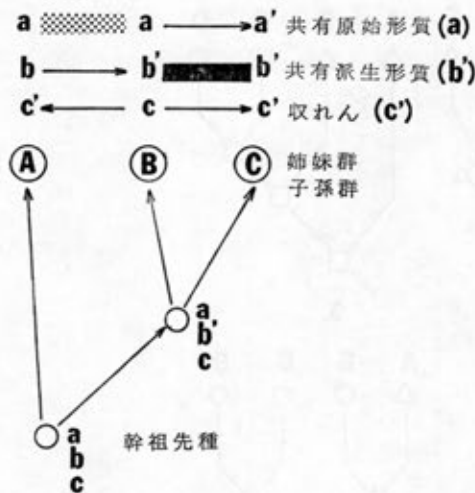


図2 形質状態・形質分布を表わす樹形図。大文字：分類群。小文字：形質。'：派生形質。横矢印：極性。横棒：共有形質。HENNIG (1966, fig. 44) より改作

(高木, 1978), 名詞形は plesiomorphy (原始性・祖先性, 原始形質・祖先形質・旧形質), apomorphy (派生性・子孫性, 派生形質・子孫形質・新形質) である。出現順序を考慮すると形質変化, 時間傾斜 (morphocline) の中で相対的に出現の早い形質が前者, 遅いのが後者である。

図1-1では□が原始形質, △が派生形質となる。1-2の場合は□が○に対して派生形質であるが△には原始形質となる。従って形質状態の極性は相対的なものである。複数の祖先種 (ancestral species) に共有される原始形質を共有原始形質 (symplesiomorphy) という (図2)。逆に複数の子孫群 (descendant group) または姉妹群 (sister group) が共有する派生形質を共有派生形質 (synapomorphy) という。一種, 一種群にだけ特有の形質を固有派生形質 (autapomorphy) という。これらの形質分布から分類群間の子孫-祖先関係 (ancestor-descendant relationship) が推測される。

<単系統, 側系統, 多系統>形質や分類群に適用される系統の由来に関する3種類のパターンである (図3)。最も新しい一祖先から由来するすべての子孫群を包含するのが単系統群であり, 2つ以上の異なる単系統群から由来する種群が多系統群となる。側系統はある複数の分類群の共有祖先がそれら以外にも子孫をもつ場合をいう (表3)。

<最節約原理>複数の仮説が提出された時に1つの仮

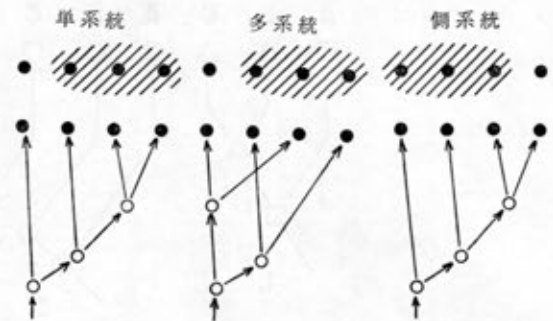


図3 単系統・側系統・多系統の概念。HENNIG (1966, fig. 45) より改作

説を採択する為の基準が最節約原理 (parsimony, principle of simplicity) または節減の原則である。その場かぎりの (ad hoc) 補助仮説の最も少ない単純で経済的な仮説を採択することである。オッカムのかみそり (Occam's Razor) ともいう。

<外群規則>形質状態の極性を判定する最も一般的な基準の一つ。分類の対象とする分類群 (内群 ingroup) の形質の極性や分布を分析する為には, その分類群より高次の分類群の中で対象外のもの, つまり外群 (outgroup) の形質分布を調べることが有効である。内群だけに認められる形質状態と外群に認められる状態とを比較した時に, 前者はより特殊な派生形質と判断できる。

<個体発生規則>極性を判定する最も一般的な基準の一つ。個体発生過程の形質状態の変化で, より後期に出現する状態の方がより特殊な派生形質と判断する規則 (ontogeny rule) である。

<樹形図・樹状図>生物の系統や各種形質分布を表現するのに用いられる分岐した樹状の図はすべて樹形図・樹状図 (dendrogram, branching diagram) と呼ばれる。作成法, 表現内容によって幾つかの種類がある (三中, 1985 b)。分岐図 (cladogram) は分類群間の共有形質の分布を示す樹形図であり, 枝の末端点是对象とする分類群を表わし分岐点は形質の共有 (集合) を意味する。系統図 (tree) は対象群の要素のうちいくつか分岐点にあるものである。これらに対し時間的要素を入れたものがそれぞれ分岐樹 (phylogram), 系統樹 (phylogenetic tree, phyletic tree) である。HENNIG が表現した樹形図は分岐樹に相当する (図2)。一般に系統樹といった場合には実際の分類群の系統や歴史的イベントの系列を表現したものであり, 上述の3つより更に高次の概念の表現法である。

一方表形図 (phenogram) は数量分類学で用いられ

表 3 単系統・側系統・多系統の定義. 鈴木 (1973), WILEY (1981, table 3.1) を改作

	単系統 monophyly	側系統 paraphyly	多系統 polyphyly
HENNIG (1966)	1. 単一の(幹祖先)種に由来する種群で, この幹祖先種に由来するすべての種を含む 2. 成員である種が群外のどの種よりも, 相互により近縁な関係をもつような種群 3. 共有派生形質に基づく種群	1. ある種群がそれら自身だけに共通する祖先をもたない。したがって系統発生の真の過程でそれら自身に特有の時間的起源をもたない 2. 共有原始形質に基づく種群	1. 祖先を群内にもたない種群 2. 収れん形質に基づく種群
ASHLOCK (1971) (1984)	最も最近の共通祖先の子孫すべてを含む単系統群 HENNIG の単系統 = 完系統 holophyly	最も最近の共通祖先の子孫の一部を含む群	最も最近の共通祖先がその一員でない群
	最も最近の共通祖先が(分岐的に)その群の一員である群 単系統		
NELSON (1971)	仮想的な単一の祖先種の子孫と考えられる種あるいは種群のすべてを含む群, 即ち完全な姉妹群のシステム	一種あるいは単系統的一種群を欠いた不完全な姉妹群システム 仮想的な一祖先種の子孫と考えられる種あるいは種群のすべてを含まない群。このような群のメンバーは相互に関係をもつが姉妹群のシステムの部分のみを構成する 非単系統 non-monophyly	単一の単系統群を構成しないような複数の種あるいは複数の単系統群を欠いた不完全な姉妹群システム
FARRIS (1974)	一共通祖先とその子孫のすべてを含む種群 アルゴリズム的定義 逆転がない特有の群員形質 group membership character をもつ種群	一共通祖先とその子孫の一部を含む種群 特有のしかし逆転した群員形質をもつ種群	最も最近の共通祖先が他の群に含まれその群自身に含まれない種群 群員形質が特有でない種群

る分類群間の全体的類似性 (overall similarity) を示す樹形図である。

単 系 統

「生物の分類は本来“自然”の姿に忠実であるべきである。」これがリンネ以来の分類学の目指すところであった。しかしこの自然分類体系 (natural classification system) についての立場は学派間も勿論、研究者間でも様々である。WILEY (1981, p. 72) の“自然”な分類群の定義によれば、「“自然”な分類群とは人間の知覚能力とは独立に存在する分類群」のことである。今までの分類学諸学派はこの実在する分類群に最近似する分類体系を追求しながらも、人為的な要素を取り除くことがな

ななかにできなかった。この状況に対する批判として分岐分類学は現われた。

WILEY (1981) は HENNIG (1966) の基本的な考えを次の5点にまとめた。

1. 化石生物・現生生物を結びつけるのは類縁(血縁) (genealogical (“blood”)) 関係である。
2. そうした関係は個体群内の個体・個体群・種間に存在する。
3. 他のあらゆるタイプの関係(例えば表現型や遺伝型の)はこの類縁関係と対比される現象である。従って変化を伴う由来関係(字義通りには“進化”)の文脈内で最もよく現解できる。
4. 個体群間・種間の類縁関係はこれらの関係を示す

特定の形質を捜し出すことによって調べら（発見さ）れる。

5. 最も普遍的な生物分類はこれらの生物間の類縁関係を正確に反映する分類のことである。

結局 HENNIG の“自然”分類とは類縁関係を最も正確に反映する単系統群に基づく分類だったのである。しかし単系統の概念は研究者間にかんがりの使用法の差違がある。それはこの単系統が相対性をもった概念であることに由来する。MAYR (1942) が「自然分類体系とは単系統分類体系である」というように、進化分類学でも単系統を指向している。しかし SIMPSON (1961), MAYR (1969) の定義に代表されるように経験・慣習を重視した妥協があることを見逃すことはできない。SIMPSON によれば、「単系統とはある分類群が、その群と同じかあるいはそれより低いランクの直接の祖先分類群から1個以上の系統（祖先—子孫関係にある幾つかの集団の時間的系列）を通じて由来することである。」従って鈴木 (1973) が解説しているように、見方によってこれは多系統にもなりうる。

HENNIG (1950, 1966) は, HAECKEL (1874) 以来進化分類学者に用いられてきた単系統—多系統という2分に対し、単系統を再定義し狭義の単系統と側系統とに分け、多系統を加えた3分法を提示した(図3,表3)。祖先種を一つに限定すること、由来する子孫群のすべてを含む点で HENNIG の単系統は SIMPSON の定義に比べより厳密である。そしてすべての自然分類群はこの単系統に基づき、側系統を排除する。しかし従来の使い方と異なる事や HAECKEL の先取権を尊重していない事、そして実際的でないなどと批判は多い。そうした論議は鈴木 (1973), WILEY (1981), ASHLOCK (1984) に詳しい(表3)。

ASHLOCK (1971) は HENNIG の単系統に対し完系統(holophyly)という名称を与えた。更に語義上からくる曖昧さを指摘し、定義に共通祖先の近さ(recency of common ancestor)の意を加えた。しかし彼は HENNIG の側系統を含めて単系統と呼んだ。その後術語上の改変・改訂によってより厳密になったけれども、基本的な HENNIG の概念は大きく変わるものではない。問題の中心は分岐分類学が側系統を単系統から除外したことにある。

HUXLEY (1957) はクレードよりグレードを重視したが、分岐分類学ではグレードを徹底的に排除する。体制が類似していても単系統と限らないからである。特に収斂現象が顕著な場合には、グレードは側系統・多系統に

なる可能性が高いであろう。

進化分類学でしばしば用いられる not-A 群(欠如形質に基づく群)は側系統に相当する。not-A 群は派生形質 A という形質で定義づけられる分類群以外のすべての生物を含み、A がないという原始形質で定義される。例えば脊椎動物に対する無脊椎動物がそうである。無脊椎動物は単系統を無視した雑多な分類群であるという。側系統は共有派生形質で定義されないことから分岐分類学では、慣習的な便宜上の分類群として使うことはあっても、厳密な正しい分類群としては認めない。

分岐分析

分岐分類学ではまず対象分類群より抽出された形質状態の極性を外群規則、個体発生規則などの判定規準に基づいて判定する。これらの形質分布を表現する最も簡便・正確な方法が分岐図である。ELDREDGE & CRACRAFT (1980) の例にそって分岐分析の考え方を説明しよう。

最も単純な X, Y の2つの分類群の関係について考えよう(図4)。1~3はXとYの関係を系統樹として示したものである。XとYが共通祖先を持つ場合(1)と、どちらか一方が他方の祖先である場合(2, 3)の3通りがある。X, Y がそれぞれ, a, a' という形質をもつ場合の形質変化パターンは4~7の4通りの形質系統図(character-state tree)で表わされる。これらの系統樹, 系統図のいずれに対しても分岐図は一通りに決定できる。ここで形質 a→a' の極性が決定されたとしても、系統樹ならば1と3, 系統図ならば4と7の組み合わせが可能

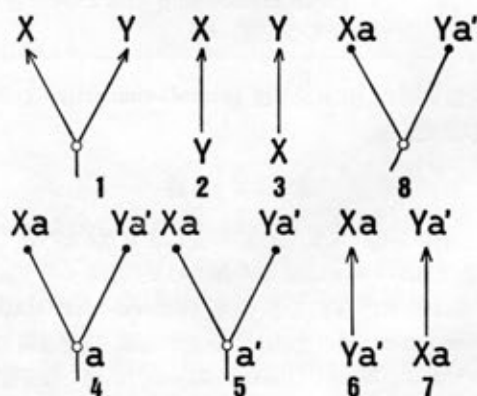


図4 2分類群 X, Y における系統樹・形質系統図および分岐図。a, a': 形質。ELDREDGE & CRACRAFT (1980, fig. 2.2) を改作

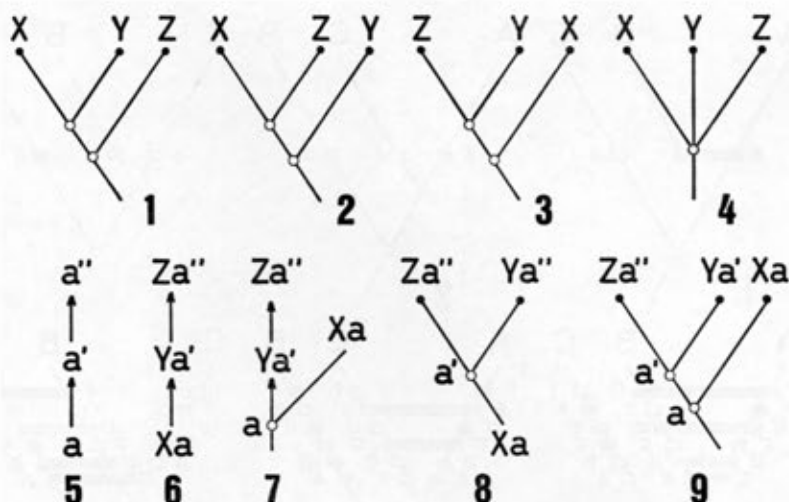


図5 3分類群 X, Y, Z における形質系統図と分岐図. a, a', a'': 形質.
ELDRIDGE & CRACRAFT (1980, fig. 2.3) を改作

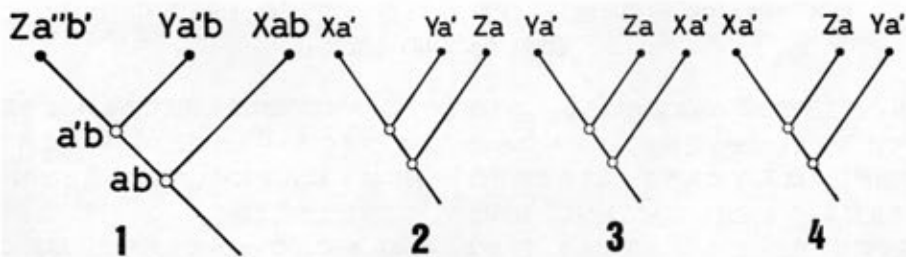


図6 固有派生形質と共有原始形質. ELDRIDGE & CRACRAFT (1980, figs. 2.4, 2.5) を改作

であり一意的な一通りの採択はできない。

次に3分類群 X, Y, Z の場合を考えよう (図5)。分岐図は3個の二又状分岐図と1個の三又状分岐図の組み合わせが可能である (図5-1~4)。ここで X, Y, Z はそれぞれ a, a', a'' という形質状態をもっていると仮定する。これら3つが独立した状態とするならば、系統図は二又状分岐図に対してそれぞれ6個、三又状に4個が考えうる。ここで図5-5のように、 $a \rightarrow a' \rightarrow a''$ という形質変化系列が判明すれば4通りの形質系統図が採択できる (図5-6~9)。ところがこの4つともたった一つの分岐図5-3で表現できてしまう。時間的な解釈をすればZの祖先はYあるいはYとZの共通祖先であり、aよりも派生的な a' を有していただろう。a' と a'' は a に対して共に派生的である (=共有派生形質) からYとZは一つの成分 (subset, component) すなわち単系統群を作ることができる。

図6-1は図5-9と同じ条件で形質bを加えたものであ

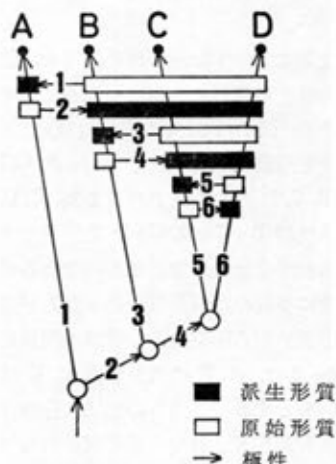


図7 形質分布と単系統. A~D: 分類群. HENNIG (1966, fig. 22) を改作

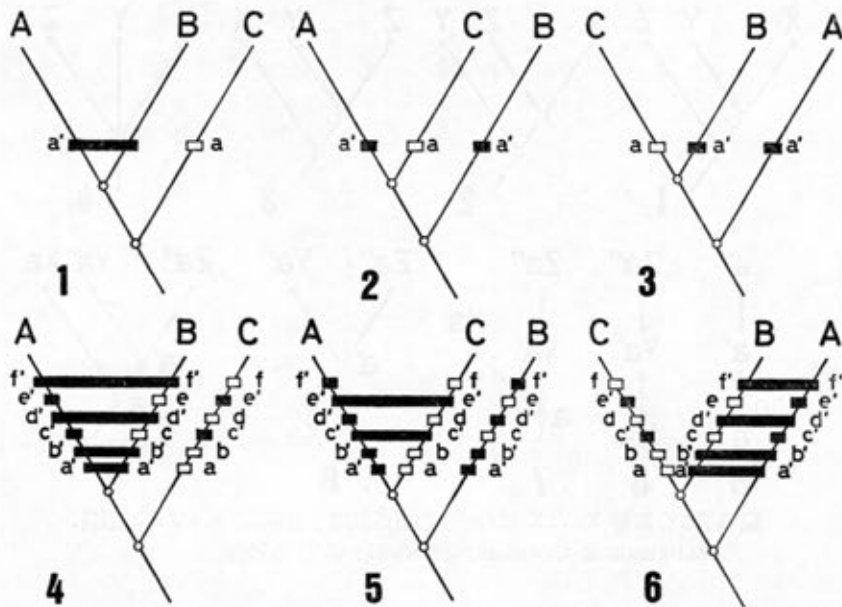


図 8 形質の不整合と分岐図。a~f: 形質, ' : 派生形質. ELDRIDGE & CRACRAFT (1980, fig. 2.15) を改作

る。b' は b の派生形質で Z のみに固有である。この場合 b' だけでは Z を含む成分を定義することができない。一方原始形質 b は X, Y に共有された共有原始形質であり、側系統群 X+Y を定義している。しかし共有原始形質は複数分類群の成分を作るには不適である。図 6-2~4 で a' は a に対し原始形質であったとすると、a は逆に派生形質となる。この場合 2~4 のいずれの分岐図でも起こりうるので共有原始形質では分岐図を特定することができない。

結局分岐図は成分すなわち単系統群を定義できる形質、つまり共有派生形質がある時に一意的に決めることができるのである(図 7 の 2 と 4 の黒棒)。形質 1, 3, 5, 6 の黒は固有派生形質としてそれぞれ A, B, C, D を定義する。一方 B, C, D の共有派生形質 2 黒, C, D の 4 黒がそれぞれ単系統群 B+C+D, C+D を定義できる。定義形質は一つあれば成分を成立させるのであるが確実とはいえない。更に多数の定義形質があった方が望ましい。

今度は形質分布の不整合と分岐図の関係を考えてみよう。図 8-1~3 で、A, B は派生形質 a', C は原始形質 a を持っているとする。3 通りの二又状分岐図のうち、派生形質の共有から A と B をくくる成分をもつ 1 の分岐図が採用される。ここでもし a' が真の派生形質でないと考えれば次の 3 つの場合が想定される。

1) a' は派生形質ではなく研究者の極性判断の誤り

2) a' は実際に派生形質であるが、より高次のレベルで、つまり A~C より高次のレベルで妥当な場合。この時には a' は A, B に対して原始形質となり、逆に a は C の固有派生形質となる。

3) a' はどのレベルでも共有派生形質でなく収斂形質である場合。換言すれば a' は A と B の進化の間に独立に生じた。これが真ならば C がもつ a は現在の情報では分析不可能である。

それでは 2 つの分類群に共有な類似形質は一体どうやって共有派生形質か、共有原始形質か、あるいは収斂形質であるかを決めればよいのか? 共有派生形質の仮説をどうやって検証すればよいのだろうか? これを解決するには検証する形質を増やせばよい。分岐図仮説を検証する形質が多い程信頼度は増す。

図 8-4~6 は 6 形質の分布を 3 通りの分岐図に示したものである。a', b', d', f' の 4 つの派生形質は A+B の成分を定義し c', e' の 2 つは A+B を定義する。B+C を定義する派生形質はない。ここで外群比較を行ない a'~f' が他の高次分類群のレベルで否定されたならば、逆に A+B+C の原始形質であったことになる。いずれにせよ次の 3 通りの場合が想定される。

1) 4 が真ならば 2 つの収斂 (c', e') が必要。

2) 5 が真ならば 4 つの収斂 (a', b', d', f') が必要。

3) 6 が真ならば 6 つの収斂 (a'~f') が必要。

ここで使われるのが最節約原理である。6つの形質分布仮説を最も経済的に、反証補助仮説(この場合収斂)を最も少なく説明できる分岐図4が採択される。一担分岐図4が採択されると共有派生形質 a', b', d', f' はある階級レベルで検証されたことになる。同時に形質の不整合が見られた c', e' は収斂形質であるという結論が導かれたことにもなる。

実際分岐図は多数の分類群の関係を表現するものでなければならない。n個の分類群から成る対象群に対しては $(2n-3)!/2^{n-2}(n-2)!$ 個の二又状分岐図が可能である (FELSENSTEIN, 1978; 三中, 1985 b)。10個であれば 34,459,425個もある。この膨大な分岐図仮説の中から最も合理的に説明できる仮説を選ばなければならない。しかし今までに述べた3分類群の分岐分析を繰り返してゆけば必ず解に到達する。つまり対象がいくつであっても3分類群の問題に還元して考えることができるのである。

分岐図と分岐分類学

分岐分析は形質の種類と極性の評価が変わらなければ誰が試みても同一の結果が得られる点で再現性や容観性のより高い分類法といえる。分岐分類学の利点を分岐分類学者の主張する所に従ってまとめると次の5点になる。

- 1) 分類学がもはや学問的権威者、伝統、特定の考え、非合理的規準に基づかなくてよい。
 - 2) 分析方法や結果が容易に理解でき検証が可能である。また批判がしやすい。
 - 3) 特定の考えではなく形質分布という事実に基づいている。
 - 4) 進化過程に基づくことなく形質分布のパターンを表現できる。
 - 5) 同じ方法論が他の科学分野でも応用可能である。
- 従来の分類学では所謂ある専門分類群の大家のお家芸ともいえる、研究者個人の特定の考えを基準とした分類案がしばしば提出されてきた。特定形質を重視する形質の重みづけ (character weighting) もよく行なわれてきた。しかし分岐分類学では主観性を排除する為に形質選択の後では重みづけをしない。外群規則等の基準に従って極性を判定してやればよい。分岐図は進化過程を前提とすることなく形質分布パターンから演繹される一つの仮説なのである。そこに時間の要素は導入されていない。従って系統樹に似ているが系統樹ではない。形質分布仮説が定義する各要素は分岐点に結ばれた成分を作り、

順次より高次の成分を作るような入れ子状 (nested) の階級構造をなしている。特に化石を扱う場合には化石記録が不完全であるという理由から、層序学的な産出順序や生存期間などは、分岐図作成に当っては考慮しない。こうして導かれた分岐図は最も合理的な分類体系へと進む。時間的な解釈をすれば分岐 (種分化) の相対的順序が示されていることになる。

分岐図の検証は形質の極性分布の再分析と新たな形質の追加によって実行される。更に分岐図によって示される分類仮説あるいは系統仮説はチェック—訂正—再チェックという相互観照法 (method of reciprocal illumination) によってより合理的に説明しうる仮説に導びかれる。

系統樹は分岐図より派生するより高次の概念である。隣接種間の祖先—子孫関係のパターンを示した樹形図である。分岐図よりも特殊な幾つかの仮定を必要とし、一般には分岐図より複雑で曖昧な仮説である。1) 種は実際に種分化現象によって分岐した、2) 形態変化の逆行は起らないという仮定に立った概念である (ELDRIDGE & CRACRAFT, 1980, p. 130-137)。従って分岐分類学は現在知りうるどころの資料データを最大限に生かしてより科学的に系統を復元しようというところに最大の特徴がある。

おわりに

今まで分岐分類学の歴史と分岐分析に重点をおいて解説してきた。昨今話題となっている分岐分類学の概要について筆者の理解するなりに述べてきた。紙数の都合で詳述できなかったリンネ式分類体系との対応について少々触れておく。

リンネに始まる階層的二名法は膨大な生物種を分類、秩序づけるものとして生物分類学の基礎概念・手段である。種・属に始まり界に至る階級の配列は分岐図で示されるものと同じ構造を持っている。従ってリンネ分類体系を表現するには分岐図が最良と、分岐分類学者は主張する。系統樹の情報内容はリンネ分類体系と 1:1 に対応しない。特定祖先をリンネ分類で表現することはできない。

not-A 群は側系統だから分類群として認めないという原則に従って、従来の進化分類学に基づいた分類体系に代わる分岐分類体系を作る作業が様々な分類群で進められている (ELDRIDGE & CRACRAFT, 1980, 第5章)。分岐分類体系は生物の基本的なパターンを最も合理的に表現できるので、自然分類に最近似し、比較生物学の今

後の研究に最も正確な基礎を提供するという。

POPPER の科学哲学を吸収した分岐分類学は徹底して反証可能性の科学たる演繹科学を目指している。分類学の方法論、分析法の大きな改革として今後の発展が注目される。古生物学といえは進化分類学の伝統の中で、あまりに断片的な化石記録に基づいて、シナリオともいえるような分類・系統を安易に推定してしまう傾向はなかっただろうか？ 分岐分類学の受容の可否はともかくとして、古生物学徒として彼らの主張や批判に耳を傾ける必要性を強く感じている。

謝辞：小論は東京大学大学院理学系研究科地質学専門課程の博士課程演習報告として提出した草稿の一部を書き直したものである。報告にあたっては東京大学理学部地質学教室の速水格教授、花井哲郎名誉教授、鎮西清高助教授には数々の貴重な御教示を賜った。投稿にあたっては早稲田大学教育学部地質学教室の平野弘道教授より助言を頂いた。東京大学農学部生物測定学研究室の三中信宏博士には文献検索、校正に当って数々の便宜を賜わり貴重な助言を頂いた。以上の方々に厚く御礼申し上げる。

文 献 (1940年以前は省略)

- ASHLOCK, P. D., 1971: Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.*, **20**, 63-69.
- , 1984: Monophyly: its meaning and importance. In DUNCAN and STUESSY, 1984, 39-46.
- BEATTY, J., 1982: Classes and cladists. *Syst. Zool.*, **31**, 25-34.
- BRUNDIN, L., 1966: Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamily Podonomidae, Aphroteniidae and the austral Heptagyidae. *K. Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, [4], **11**, 1-472.
- , 1972: Phylogenetics and biogeography. *Syst. Zool.*, **21**, 69-79.
- CHARIG, A. J., 1982: Systematics in biology: a fundamental comparison of some major schools of thought. In JOYSEY and FRIDAY, 1982, 363-440.
- CRACRAFT, J. and ELDREDGE, N. eds., 1979: *Phylogenetic Analysis and Paleontology*. Columbia Univ. Pr., 233 p.
- DUNCAN, T. and STUESSY, T. F. eds., 1984: *Cladistics: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History*. Columbia Univ. Pr., 312 p.
- ELDREDGE, N. and CRACRAFT, J., 1980: *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process: Method and Theory in Comparative Biology*. Columbia Univ. Pr., 349 p.
- FARRIS, J. S., 1974: Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool.*, **23**, 548-554.
- FELSENSTEIN, J., 1978: The number of evolutionary trees. *Syst. Zool.*, **27**, 27-33.
- FUNK, V. A. and BROOKS, D. R. eds., 1981: *Advance in Cladistics*. Proc. First Meet. Willi Hennig Soc., N. Y. Bot. Gard., 250 p.
- HALSTEAD, B., 1980: Popper: good philosophy, bad science? *New Scientist*, **87**, 215-217.
- 速水 格, 安藤寿男, 1984: 系統と生物地理研究の科学性, 化石, (36), 53-57.
- HENNIG, W., 1950, repr. 1980: *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Otto Koeltz, Koenigstein-Taunus, 370 p.
- , 1966, repr. 1979: *Phylogenetic Systematics*. Translated by D. D. DAVIS and R. ZANGERL, Univ. Illinois Pr., 263 p.
- HITCHING, F., 1982: *The Neck of the Giraffe. Darwin, Evolution, and the New Biology*. New Amer. Library Inc., 258 p (樋口広芳・渡辺政隆訳, 1983, 平凡社, 347 p.)
- HOLMES, E. B., 1980: Reconsideration of some systematic concepts and terms. *Evol. Theory*, **5**, 35-87.
- HUXLEY, J., 1957: The three types of evolutionary process. *Nature*, **180**, 454-455.
- INGLIS, W. G., 1966: The observational basis of homology. *Syst. Zool.*, **15**, 219-228.
- JANVIER, P., 1984: Cladistics: theory, purpose, and evolutionary implication. In POLLARD, J. W. ed., 1984: *Evolutionary Theory: Path into the Future*. John Wiley & Sons, 39-71.
- JOYSEY, K. A. and FRIDAY, A. E. eds., 1982: *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Syst. Assoc. Spec. Vol., **21**, 442 p.
- KAPLAN, D. R., 1984: The concept of homology and its central role in the elucidation of plant systematic relationships. In DUNCAN and STUESSY, 1984, 51-70.
- 松永俊男, 1982 a: 進化論の名家英国での動き: 進化論は科学ではないのか? 自然10月号, 34-39.
- , 1982 b: ダーウィニズムの科学性: 進化論に関する最近の話題. 桃山学院大人文学研究, **18**, 83-103.
- MAYR, E., 1942: *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Pr., 334 p.
- , 1969: *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, 428 p.
- , 1974: Cladistic analysis or cladistic classification? *Zool. Syst. Evol. Forsch.*, **12**, 94-128. (reprint in MAYR, 1976: *Evolution and the Diversity of Life*. Harvard Univ. Pr., 94-128.)
- 三中信宏, 1985 a: 生物地理学: 最近の諸学派の動向—汎生物地理学, 系統生物地理学および分断生物地理学. 生物地理研究会ニュース (東京大学総合研究資料館) (4), 8-30.

- , 1985 b: 変形分岐分類学をめぐる諸問題 (I) —分岐図と最節約原理. *生物科学*, **37**, 24-39.
- , 1985 c: 変形分岐分類学をめぐる諸問題 (II) —系統的体系. *Ibid*, **37**, 79-85, **78**, **94**, 99.
- 直壽俊一郎, 1984: 一発展段階としての HENNIG 理論. *昆虫分類学若手懇談会ニュース*, (45), 1-3.
- , 1985: 系統分岐学, 最節約原理および形質進化. *Ibid*, (49), 9-16.
- NELSON, G., 1971: Paraphyly and polyphyly: redefinitions. *Syst. Zool.*, **20**, 471-472.
- , 1978: Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Syst. Zool.*, **27**, 324-345.
- , 1979: Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a note on ADANSON's *Familles des Plantes* (1763-1764). *Ibid*, **28**, 1-21.
- , and PLATNICK, N., 1981: *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Pr., 567 p.
- and ROSEN, D. E. eds., 1981: *Vicariance Biogeography: A Critique*. Columbia Univ. Pr., 593 p.
- PATTERSON, C., 1980: Cladistics. *Biologist*, **27**, 234-240. (repr. in SMITH, J. M. ed. 1982: *Evolution Now. A Century after DARWIN*. W. H. Freeman. 110-120.)
- , ed., 1982: *Methods of Phylogenetic Reconstruction*. *Zool. J. Linn. Soc.*, **74**, 197-344.
- PLATNICK, N. and FUNK, V. A. eds., 1983: *Advance in Cladistics*, vol. 2. Proc. Second Meet. Willi Hennig Soc., Columbia Univ. Pr., 218 p.
- 三枝豊平, 1980: 比較形態学に基づく系統解析法. 西村光雄編, 1980: 「生物学の研究法」共立出版, 基礎生物学シリーズ15, 165-209.
- SIMPSON G. G., 1961: *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Pr., 247 p. (白上謙一訳, 1974, 岩波書店, 272 p.)
- SOKAL, R. R. and SNEATH, P. H. A., 1963: *Principles of Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman, 359 p.
- 鈴木邦雄, 1973: 単系統と多系統をめぐる諸問題 (覚え書き) —定義から派生する問題を中心として. *Panmixia* (昆虫分類学若手懇談会々報), (1), 5-9.
- , 1976: 現代分類学における cladism の位置. *Ibid*, (2), 1-11.
- 高木貞夫, 1978: 動物の分類. UP Biology 26, 東京大学出版会, 120 p.
- WILEY, E. O., 1981: *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley-Interscience, 439 p.
- 矢田 脩, 1979: ポパーの科学論とクラディズム. *昆虫分類学若手懇談会ニュース*, (27), 2-21.