

評 論

系統と歴史生物地理研究の科学性

速水 格*・安藤 寿男*

Studies of phylogeny and historical biogeography as a science

Itaru Hayami and Hisao Ando

3年ほど前、速水が大学に入って間もないフレッシュな学生を対象に「生物の自然史」と題するゼミナールを担当した時のことである。古生物に知られる進化過程の実例としていくつかの分類群の系統図を示した時、学生の一人がこんな質問をした。「化石に属名や種名をつける必要性は判りますが、Aという分類群からBという分類群が由来したことはどのようにして決まるのですか？ある系統に関する学説を検証するにはどうすればよいのですか？」彼はカール・ポパーの科学哲学などを嚙ったことがあるらしく、化石による慣習的な系統復元とそれに基づく分類の科学性についていささか疑問を抱いたものと思われる。その時速水は次のように答えたように記憶している。「古生物学は歴史科学ですから、系統の復元はすべて状況証拠に基づく推論であって証明はできません。現生生物を扱う分野でも数学や論理学のような完全な証明はできないのです。系統の復元やそれに基づく分類体系は、経験を積んだ専門研究者が、化石の形態以外に個体発生、変異、古生態、層位的・地理的分布など、あらゆる生物学的・地学的な傍証を総合した思弁なのです」と。ゼミが終ってからいろいろやりとりしたが、その学生は納得した様子ではなかった。その時は何というわからず屋かと思ったが、この質問は妙にひっかかるものがあった。

科学哲学者ポパーは、「証拠をもって反論できる学説」が科学であるとし、歴史は純粋な科学とは一線を画するものとする。古生物学にはこの両面が複雑に入り混っている。改めて考えてみると、我々古生物研究者はあまりに伝統的・経験主義的な学問の方法に慣れすぎて、自らの学問の科学性について深く考える機会が少なかったようである。おそらく当初はこの学生のように素朴な疑問を抱く者も、何年か伝統的な古生物学や地史学を学んで研究者となる頃には、系統樹や分類体系の確立にせまるには、他に方法はないと思うようになるのではあるまいか。ところがこの3・4年の間に学界の情勢は大きく

変化してきた。ゼミナールの時にはうかつにも全く知らなかったことであるが、この学生が抱いたと同じような疑問がその頃欧米の学者の間で盛んに論議され、分類学や系統論、さらには生物地理学の方法論と科学性について、多くの専門分野の研究者を巻きこんだシンポジウムが重ねられ、伝統的な方法に対する批判と代案が示されてきている。

最近、筆者らはこのような学界の動向に関心を持ち、東大総合研究資料館での「生物地理研究会」の発足も1つの動機となって、このような新しい考え方(クラディズム)と伝統的な考え方の関係を調べてみた。古生物学上の推論は系統の復元に限らず、とかくポパーのいう反証不能のひとりよがりな疑似科学に陥りやすい。しかし、資料(化石記録)の不完全性を乗り越えて斯学の科学性を高めることは、おそらく研究者全員の願いであり、将来のこの学問の発展に不可欠の条件でもある。ここでは不得手な哲学的論議は避けるが、記載古生物学・系統分類学・歴史生物地理学の3点につき、問題点を指摘して若干の考察を行いたい。初めに断っておくが、ここでは研究のレベルや技術・精度は問わない。いかに原始的な研究であっても、それが科学的であるかどうかだけを問題にすることにする。

化石の記載

古生物の研究は近年著しく多様化しているが、出版される論文の大半は現在でも記載的な研究であって、古生物の多様性や分布について未知の部分がいくかに多いかを物語っている。このような研究の中には専門研究者が一生かかって特定の分類群について世界中の資料を扱ったモノグラフもあれば、たまたま巡検で採集された化石の記載報告もある。新しい化石記録の報告自体は、それが論文であるか単なるレポートであるかはともかくとして、産地・層準・産状などの属性が正しく明記されている限り、新事実の発見を公共のものとした行為は評価されるべきであり、科学に益するものであることは疑いない。今後このような記載報告の積み上げがなければ、古

* 東京大学理学部地質学教室

生物研究者はいつまでも現在の不十分な化石記録の知見に甘んじて推論を進める以外に手が無いのである。

化石の記載的研究は事象のありのままの記述を行うのであれば科学性を大きく踏み外すことは少ないかも知れない。しかし、どのような記載にもある程度の解釈はつきものである。例えば、化石に属名や種名を与える行為自体が発表者の考えによるものであり、これが科学性をもつには、同定・記載が妥当かどうか追試できることが条件となる。具体的には記載研究に用いられた標本が、研究の再現性を維持するために、然るべき機関に保管され、後の研究者の要望に応じて公開されることが重要である。逆に言えば、記載公表された原標本が失なわれることは記載論文自体の科学性を損ねることになるのである。この意味で、もし記載標本（特にタイプ標本）を私蔵されている人がいたら、それを永久保存の能力のある信頼できる公共機関に是非寄託されたい。幸い我国の博物館および相当施設の標本保全の態勢は最近かなり改善されつつある。

系統の復元

進化論の確立以来、生物の分類は推定される系統に従って行うのが理想とされてきた。ところが進化の過程は直接観察できないので、種々の状況証拠に基づいて、時には断片的ともいえる化石記録を思弁によってつなぎ合わせて系統樹を作ることになる。従って慣習的な方法による系統復元とそれに基づく分類体系にはさまざまな程度の憶測が入りこむことは避けられない。既存の分類体系を一般科学のように追試したり反証を見い出すことは困難である。これは伝統的な系統分類の宿命的な性格であり、最近 Hanai (1982, 1983) が引用して論じたように、

「系統樹の自慢は我庭の植木の自慢の様なもので、此を示されても唯褒めるより手はないのである」という横山(1935)の比喻によく示されている。まして急速な形態の時間的変化が、断続進化のモデル (Eldredge and Gould, 1972; Stanley, 1979) のように種分化の事変に集中して起っているとすれば、古生物学者が中間型を見い出しながら系統を復元することはきわめて困難となるであろう。結局は多くの可能性の中で、現代の進化学説と相容れない考えは除外し、より多くの傍証に基づく経験豊かな専門研究者の体系がより真相に近いと見なすことになる。これは常識であっても、経験を積めばより正しい学説が得られる保証はない。同じ分類群の系統を多くの学者が研究すれば、たとえ同一の資料に基づいていても十人十色の系統樹が作られるであろう。

このような慣習的な一いわば“名人芸的”な一

系統へのアプローチに対して、近年いくつかの異なる見地からの批判が加えられ提案が示されてきた。その主なものの1つは分子進化の理論を背景とした数量分類学的方法であり、他の1つはここ数年大きな論議を呼んでいる分岐分類学的方法である。

数量分類学 (numerical taxonomy) は1960年代に多変量解析の技法の発展とともに台頭した (Sokal and Sneath, 1963) が、その後20年を経過して、その効用と限界につきある程度評価が定まってきた感がある。この方法は実際に観察しうる多数の形質を等価にみなし、数理的に操作上の分類単位 (OTU) の群形成を行って樹状図 (dendrogram) を作成して体系を考察する。1960年代にはいくらか流行のきざしがあったが、各形質の遺伝的評価がなされぬままにこれを進めることはいかにも乱暴であって、多くの批判を受けて結局そのままの形では慣習的な分類学を乗り越えるものとはならなかった。しかし、その後多変量解析の方法が分子進化の理論——特にアミノ酸の塩基置換の速度が確率的に一定であるとすする仮説——と結びついたために大きな状況の変化が起っている。つまり、電気泳動法などにより、アミノ酸の塩基配列を種々の現生生物で解読し、その間の総合的な類似の程度に基づき系統を復元する道が開かれた。最近では系列の分岐の順序ばかりでなく、分岐の年代も推定されるようになってきている。

慣習的な系統分類が遺伝と環境の相互作用の産物である形態的特徴に大きく依存するのに対して、この方法では遺伝的な多様性と差異の程度を直接的に取扱い、従来の慣習的な系統復元とは違って追試・反証も可能とされる。分子レベルの形質をとりあげるときには「遺伝的距離」が直接的に求められる。例えば、人類の抗原抗体や酵素型、蛋白型などには多くの多型を示す形質があり、多変量解析とクラスタリングによって人種間の類縁関係や分岐年代が推定されている (尾本, 1982 参照)。ただし、絶滅生物についてはこの方法は適用するすべがない。

一方、分岐分類学 (cladistic taxonomy) あるいは phylogenetic systematics) は、一般に Hennig (1966) (独語版は1950) によって創始されたといわれ、1970年代に入ってから大きく発展した。アメリカ自然史博物館や大英博物館 (自然史) のような分類学の総本山のようなところでも、現生生物学者・古生物学者を問わず次第にこの新しい考え方に共鳴する人が増加しているようである。我国でもまだ少数ではあるが、若手の研究者の間で分岐分類学的な研究が始められている。

アメリカ自然史博物館ではこの論議は1960年代後半より始まっており、その経過は雑誌 *Systematic Zoology* などに掲載された夥しい数の論文や Nelson

and Platnick (1981)に詳しい。1970年代半ばには約30名の分類学者のうちの半数以上が分岐分類学を支持するようになったという。最近ではいくつかのテキストブックが出版され (Eldredge and Cracraft, 1980; Wiley, 1981; Nelson and Platnick, 1981), 系統分類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も行われている (例えば, Cracraft and Eldredge, 1979 eds.; Funk and Brooks, 1981 eds.)。

大英博物館 (自然史) では生物進化の展示に分岐分類学的な考え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。1980年から81年にかけての雑誌 Nature の通信欄は毎号のように、分岐分類学者とその反対者による書簡が掲載され、激しい議論の応酬があったことを示している。

ここで分岐分類学の理論と方法を詳細に紹介するには紙数がなく、また筆者らには荷が重すぎるが、分岐分類学者の主張するところを要約すれば、次のようになるであろう。

1) すべての分類群は祖先種—子孫種という系統関係 (phylogenetic relationship), あるいは類縁関係 (genealogical relationship) を有し、それらを調べることによって分岐の歴史を復元し、復元される系統を反映する分類を行うのが分岐分類学である。この場合どの分類群も類縁関係に基づく自然分類群を表わすように単系統群 (monophyletic group) あるいはクレード (clade) でなければならない。

2) 生物は種分化とそれに伴うあるいは独立な形質の進化によって多様化する。そして種分化の歴史は形質の進化を伴うか、または種分化速度が形質の進化速度より遅い時に復元ができる。この場合進化の単位は種、特に進化学的種 (evolutionary species) であって高次分類群ではない (例えば A 科から B 科が進化したということは実際にはありえない。A 種から B 科ならありうる)。

3) 分類群間の類縁関係は、原始的か派生的かを評価した形質をどれだけ共有するかを示す分岐図 (cladogram) に表わして判断する。

4) 1つの分類群の中の系統関係を考察する時、可能な選択肢として複数の分岐図が想定されることがある (例えば 4 種からなる分類群の分岐のパターンは、同時に 3 つ以上に系列が分岐することがないと仮定しても、15通りある)。その場合には節減の原則 (principle of parsimony) (オッカムのかみそりとも呼ばれる) によって形質の原始性・派生性からみて最も矛盾の少ない分岐図を採用する (複雑な場

合にはコンピューターを利用する)。

5) 分岐図は分類群間に見られる進化に伴う新形質についての入れ子状 (nested) 分布パターンを示す一つの仮説である。各要素 (種や種からなるグループ) は分岐点に結ばれた対を構成し、順次より高次の対を作るような階級構造をなす。分岐図から分岐 (種分化) の相対的時間の順序が判定される。分岐図が数量分類学の樹状図と最も異なる点は、形質が原始的か派生的かを評価した上で分類に利用されることにある。

分岐分類学は化石種も対象とすることができるが、分岐図を作る過程では層序学的産出順序や生存期間は化石記録が不完全であるという理由で考慮しない。むしろ化石は仮説として作られた分岐図の検証に用いる傾向がある。形質・分類群の内容と形質の極性 (原始的か派生的か) の評価が変わらなければ、誰が試みても同一の分岐図に到達する。よって分岐分類学は追試・反証が可能で、第 1 近似から第 2 近似へと進む科学となると主張される。

伝統的な分類学者と分岐分類学者は共に系統 (phylogeny) という概念を抱くが、両者の意味するところは明らかに異なっている。一般の古生物研究者の間では系統とは生物が分化し進化してきた過程であると理解する。これに対して分岐分類学の目ざす系統はいくつかの仮定のもとに分岐図から演繹されるパターン (あるいは仮説) であって、過程を前提としない (過程は科学的には立証が困難であるとする)。過程を前提とした検証性を持たない物語風の系統は排除しようとする。したがって、分岐図は一見系統樹に似ているが、両者は異質のものである。

このような 2 つの新しい系統へのアプローチを我々古生物研究者はどう受けとめるべきだろうか。分子レベルの数量分類学的方法は現在では 1 つの確立したアプローチと見ることができると思われるが、分岐分類学の是非については今なお盛んに論議が戦わされている。この考えが当初 Hennig らによって提示された時、伝統的な分類学者から多くの批判が浴せられた。例えば、形質が原始的であるか派生的であるかは一概に決定できないこと、形態の時間的変化は速度が一定でなく、しばしば異なった進化系列で平行的に起り、時には逆行すると信ずるべき証拠があることなどが指摘された。古生物学者の多くは現在でもこのような意見であるかも知れない。

筆者の 1 人 (速水) も当初はこのような印象を受け、化石の層序学的分布を無視するような系統復元は古生物学とはおよそ無縁で、古生物研究者が分岐分類学に進むのは、自らの利点 (化石は生物進化の唯一の物的証拠であること) を放棄する自殺行為に等しいとさえ思った。しかし、今ではこれらの新し

い系統研究の結果を化石記録から推定される系統と比較することも大いに意義のあることと考えている。

伝統的な系統分類学者(特に古生物学者)は、化石種の層序学的産出順序を重視してきた。例えば、始新世にAという種が知られ、漸新世にそれに近縁なBという種の産出が知られているとする。その場合、通常AからBが進化した可能性は考えるが、その逆は考えない。しかし、分岐分類学者が考えるように、化石記録はきわめて不完全であって、始新世(およびそれ以前)のB種の記録が未発見である可能性があるとすれば、A種がB種から由来したこともありうることになる。従って形態変化が見かけ上逆行しているような現象があっても、実はそうでないのかも知れない。分岐分類学では形態変化の逆行や収斂は起るとしても稀なことであるという仮定に立ち、現在の実視できる資料を最大限に生かして系統を科学的に復元しようとするところに特徴がある。さらに、分岐分類学に賛同するある古生物学者が主張するように、最も矛盾の少ない分岐図を一つの有力な仮説として、これを化石記録で修正・補強し、より信頼性の高い系統樹を生み出して行くことが古生物学の重要な課題となるのかも知れない。少なくとも分岐分類学と古生物学は無縁とは言えなくなった。

伝統的な系統分類学を続けていく研究者もこの辺で分岐分類学者の批判にある程度耳を傾ける必要があると思う。これまで古生物研究者はあまりに断片的な化石記録に基づいて(または他に資料がないことを理由にして)フィクションとも言えるような系統を安易に推定してきた傾向はなかったか? 系統や分類上の見解の相違が生ずるたびに共に根拠のない水掛け論を展開していることはないであろうか? 筆者ら自身いつの間にか疑似科学の世界に足を踏み入れそうな自分に気付くことがある。分岐分類学の将来は予見し難いが、近年退潮傾向にあった系統分類学を再び魅力ある近代科学として復帰させる一つの契機を与えているとも考えられよう。

生物の地理的分布とその変遷

系統の研究と同様のことが歴史生物地理学(historical biogeography)についても言える。生物地理学は19世紀後半にWallaceらにより生物分布の区系区分を論ずる学問として開始された。近年ではMacArthurらによって生態学の理論をとり入れて大きく発展した地理生態学(geographical ecology)と、区系分布の発展過程や分類群の起源・移動を扱う歴史生物地理学に分化して進歩してきた。最近のプレートテクトニクスの発展は歴史生物地理学の考証に大きなインパクトを与えた。これと並んで

vicariance biogeography(まだ適切な訳語を知らない)という新しい生物地理の考え方をめぐって、欧米で盛んに大きなシンポジウムが開かれている(Nelson and Rosen, 1981 eds.; Sims, Price and Whalley, 1983 eds. ほか)。

Vicariance biogeographyは分岐分類学の生物地理学への応用と見ることができ、従来のDarlington(1957)らで代表されるdispersal biogeographyに対立する代案とされている。いくつかの離れた地域に祖先を共有すると考えられる同種や近縁種(または高次分類群)の集団が分布する場合、これらを祖先が発祥した地域からの移住により説明するのではなく、がんらい広く分布していた種が障壁によって分布域が分断され異なった方向に進化した(vicariance event という)という仮説を立て、これを検証するのである。

Vicariance biogeographyの主張と分析の手順を要約すると次のようになる。

1) 歴史生物地理学は、分散(dispersal)、発祥の中心(center of origin)そして種分化といった実際に観察されない過程を前提とした分析をするべきではない。

2) 様々な単系統の分類群の分布パターンを調べ、地図上にプロットして分布範囲を認定することから始める。

3) 認定された分布範囲から、特定の分類群がある地域に固有であるという現象(endemism)が見い出される。次に固有分布の間の相関関係や、それらと地理的・地質的な背景との関係を追及する。

4) 分布範囲がよくわかっている1つの単系統群について、分岐分類学的手法で作られた分岐図をもとに地域分岐図(area cladogram)を作る。

5) このようにして得られた複数の地域分岐図から、共通する生物地理区々の分岐パターンを抽出する。

6) この分岐パターンを1つの仮説とし、地理学的・地質学的証拠と対比して、生物地理区々の分化がvicariance eventによるものかどうかを判定する。

Vicariance biogeographyに加担する分岐分類学者の主張には従来の歴史生物地理学に対する批判が含まれている。彼等はある新しい分類群が地球上のどこかで最初に出現し他の地域に移住したことを否定するものではないが、それは科学的には実証が難しいとする。

この主張に対しても古生物研究者はある種の抵抗を感ずるであろう。化石記録は不完全であるとして斥けられているからである。古生物学者は分類群の起源と移動について多くの推定を行って来ており、中にはかなり信憑性が高いとみられる復元もある。例えばヒラコテリウム(=エオヒップス)に始まる

新生代のウマ類が主として北米大陸を舞台に発展し、時に陸橋を渡ってユーラシア大陸や南米大陸に分布を拡げ、現在では中央アジア方面にのみ野生種が残存しているとする (Simpson, 1951 ほか) のは定説となっている。しかし一般の海生動物においては、このような移動経路を復元できることは稀であろう。化石記録の少ない分類群で断片的な産出をつないで結論する起源地と移動の経路は、無数に存在する選択枝の1つを与えているに過ぎず、新産地の発見によって一挙に棄却されてしまう危険性がある。

現在、歴史生物地理学はきわめて多くの専門分野にまたがる学際的・総合的な学問として新しい時機を迎えている。分岐分類学の生物地理学への応用はまだ誕生して日が浅く、技法としても確立したとは言えないかも知れない。生物の地理的分布の変遷を、dispersal と vicariance event のいずれで説明するかはケースバイケースで考えるのがよいかも知れない。しかし、いずれにしてもこの最近の動向は従来の歴史生物地理学に対して記録の過信と科学性の喪失を戒めていると考えることができる。系統分類と歴史生物地理の考究において、歴史科学的アプローチと現在科学的アプローチは、それぞれ利点と限界があって、両者は相補的な関係にある。分子生物学や分岐分類学による系統へのアプローチが盛んになったからと言って、化石のもつ系統分類学上の意義が小さくなったわけではない。逆にこれらの新しい方法による樹状図や分岐図を検証する手段として化石記録は従来にも増して重要な役割を演ずることになろう。

引用文献

- Cracraft, J. and Eldredge, N. (1979, eds.): *Phylogenetic Analysis and Paleontology*. Columbia Univ. Press. 233 p.
- Darlington, P. J. Jr. (1957): *Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals*. John Wiley & Sons, New York. 675 p.
- Eldredge, N. and Cracraft, J. (1980): *Phylogenetic Patterns and Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology*. Columbia Univ. Press. 349 p.
- Eldredge, N. and Gould, S. J. (1972): Punctuated equilibria — An alternative to phyletic gradualism. In Schopf, T. J. M. (ed.): *Models in Paleobiology*, p. 82-115. Freeman, Cooper and Co.
- Funks, V. A. and Brooks, D. R. (1981, eds.): *Advance in Cladistics*. Proceeding of the First Meeting of the Willi Hennig Society. New York Botanical Garden. 250 p.
- Hanai, T. (1982): A story of the belemnite — developmental approach to fossil morphology. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, N. S., no.128, p. 421-432, pl. 66.
- (1983): A story of the belemnite — an approach based on the method of inventing auxiliary assumptions in paleontology. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, N. S., no. 131, p. 125-134.
- Hennig, W. (1966): *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press. 263 p.
- 横山次郎 (1935): キサゴ科の形態発達史. *The Venus*, vol. 5, no. 5, p. 241-255.
- Nelson, G. and Platnick, N. (1981): *Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press. 567 p.
- and Rosen, D. E. (1981, ed.): *Vicariance Biogeography. A Critique*. Columbia Univ. Press. 593 p.
- 尾本恵市 (1982): 遺伝学と人類学. 井上英二編: 遺伝学と医学III. 129-163頁. 共立出版.
- Simpson, G. G. (1951): *Horses*. Oxford Univ. Press. 247 p.
- Sims, R. W., Price, J. H. and Whalley, P. E. S. (1983, eds.): *Evolution, Time and Space: The Emergence of the Biosphere*. System. Assoc. Spec. Vol. No. 23, Academic Press. 492 p.
- Sokal, R. R. and Sneath, P. H. A. (1963): *Principles of Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman. 359 p.
- Stanley, S. M. (1979): *Macroevolution. Pattern and Process*. W. H. Freeman. 332 p.
- Wiley, E. O. (1981): *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons, New York, 439 p.