

分岐分類学と分断生物地理学

清水 建美

T. Shimizu: Cladistic taxonomy and vicariance biogeography

1950年代にヨーロッパで起り、1966年以降論争が活発になった分岐論は、日本の分類学や生物地理学には長い間ほとんど導入されなかったが、最近では植物学会や研究誌上でもしばしば議論されるようになった。本誌には分岐論の紹介や分岐論に基づく論文はまだ出ていないので、おそまきながらその紹介を兼ねて、例会講演の抄録としておきたい。

1. 分岐分類学 cladistic taxonomy

分類学はその方法論上、伝統的分類学、数量分類学、それに分岐分類学の3つに大別できる。伝統的分類学 classical taxonomy は正統分類学 orthodox taxonomy とともに進化分類学 evolutionary taxonomy とよばれ、われわれが日常行っている分類の方法であり、Eichler (1883) 以来の進化論を根底に置いた分類体系づくりをめざす。ここではとり上げる分類形質、その重みづけ、変化の方向性を総合的に評価して研究者独自の分類体系を提案するが、こうした方法は多分に主観的であるとの批判がある。事実、分類群のレベルの如何を問わず、いくつもの分類体系があるのが現実である。これに対して、数量分類学 numerical taxonomy は、数量表型学 taxometrics、表型学 phenetics、表型分類学 phenetic systematics とよばれる Sokal および Sneath (1963) 以来の方法で、多数形質を無作為に選択し、すべての形質を等評価しながら分類群の相互関係を形質的一致率をもって決めることを意図する。ここでは、類似度は求められるが進化や系統関係についての説明はできないし、一見客観的ではあるがとり上げる形質が有限である限り、主観が入り込む余地はあるし、その扱い自体も多分に主観的ならざるを得ない。

分岐分類学は分岐学 cladistics といい、ドイツの昆虫学者 Hennig (1950, '66) によって始められたとされ、Bremer (1976) 以来、植物分類学にも浸透してきている。系統分類学 phylogenetic taxonomy ということばは今では分岐分類学をさし、旧来の人為分類対系統分類(自然分類)といった方とはニュアンスが異ってきている。分岐分類学の要点は、

①形質進化の方向性(原始性・派生性)を外群規

則¹⁾ および個体発生規則²⁾ に基づいて推定すること、方向性の推定された形質はそれぞれに祖先形質(原始形質、旧形質)および子孫形質(派生形質、旧形質)とよぶ。

②共有子孫形質に基づいて単系統群を構成すること、この状態を子孫形質共有といい、その逆は祖先形質共有とよばれる。分岐分類学では単系統群のみを自然分類群として認め、かつ、祖先形質共有による分類群は認めない。

③系統発生の分岐パターンを示す分岐図を作成し、これを系統樹とみなすこと、派生形質のとり上げ方によって複数の分岐図が描ける場合には、最節約原理³⁾ に基づいて取捨選択し、なおかつ、複数の分岐図が得られれば、いずれも妥当と認める。

ことである。今では、分岐図作成用のコンピューター・プログラムが市販されているし、Cladistics (1985年創刊) という国際誌も発行されている。

①の形質進化の方向性というのは、もちろん伝統的分類学においても重要なポイントであり、木本→草本、離弁→合弁、子房上位→下位の方向性は誰し

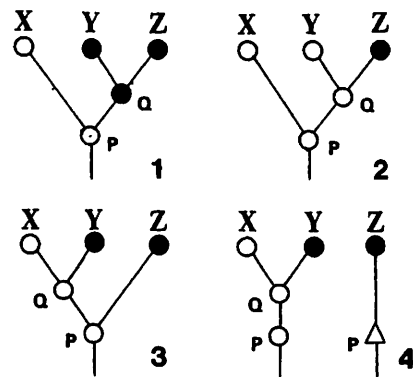


図1 系統発生の4方式

○祖先形質、●子孫形質、△異系統の祖先形質

1. XYZおよびYZは単系統、YZは子孫形質共有。2. XYZおよびYZは単系統、XYは側系統で祖先形質共有。3. XYおよびXYZは単系統、YZは側系統で平行現象による偽子孫形質共有。4. XYは単系統、YZは収斂現象による偽子孫形質共有

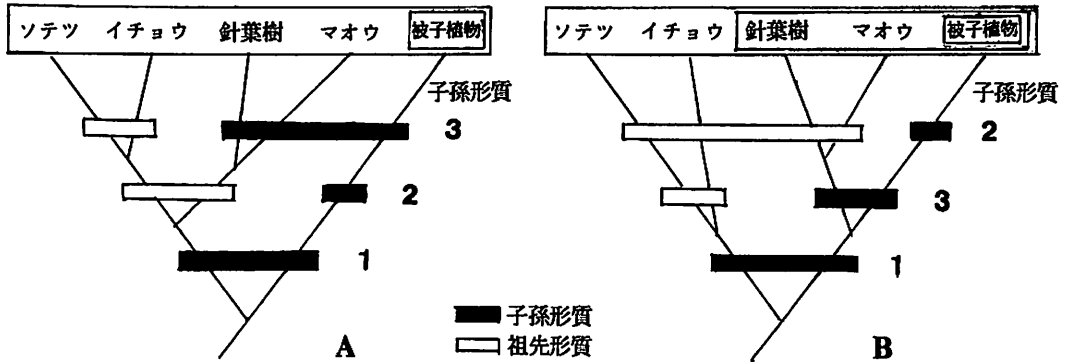


図2 種子植物の3つの形質による分岐図

子孫形質1は種子をつくること、2は子房をもつこと、3は精子をもたないことを表す

も認めるところである一方、互生⇔対生、両性⇔単性など相容れない場合もある。いずれにせよ、一つ一つについて形質状態——原始的か派生的か——が一定の基準に照らして確かめられているわけではなく、また、にわかに決められるものでもない。その点、分岐分類学が外群規則や個体発生規則を用いるにしても形質状態は容易に決めたがたく、したがって、理論上はともかく実践的ではないという批判を生む。系統発生は原則的に2分岐方式で進行するとすれば、子孫形質の系統発生は図1の4通りの道すじが考えられる。図ではX、Y、Zは個体、個体群あるいは分類群などの植物あるいは植物群を、P、Qはそれぞれの共通の祖先を表わす。マークは図に附記した通りであるが、②の単系統群でかつ派生形質共有というのは、図1-1のYZを意味する。いうまでもなく、X、Y、Z自体は単系統であるが、XYZおよびXZはそれぞれP、Qを共通の祖先とするので単系統、XYは共通の祖先をもつすべての子孫を含まないで側系統である。これに対し、図1-2のXYは祖先形質共有の側系統であるので、分岐分類学では一つの分類群とは認めない。この点、伝統的分類学が側系統であっても形質の類似によってXYを一つの分類群として認めるのとは対照的である。ただ、側系統を一群として認めないため伝統的に認められてきた分類群が寸断されることになり、従来の分類体系に混乱を招くという実際面での批判がある。一方、祖先形質共有は認めないとすると、祖先形質によってのみ定義される群は所属を失うことになる。図1-3、4は平行現象と収斂（あわせて同形現象）を表わし、ともに偽子孫形質共有をもたらすが、両者を排除することが伝統的分類学においても分岐分類学においても重要な課題である。ただし、伝統的分類学では図1-3のYZは図1-2と同じ

ように扱われることもある。

実際に分岐図を作ってみよう。図2は3つの形質によって描いた種子植物の分岐図である。子孫形質は黒帯、祖先形質は白帯または無印で示す。種子形成という種子植物固有の共有子孫形質を最初に使うとあとはA、B2通りの分岐図が描けるが、最節約原理に従って、同形現象のないBが選択される（Aでは、3の形質で平行進行となる）。分岐図Bによれば、種子植物（たとえば、門）の中に、針葉樹・マオウ・被子植物をまとめた分類群（亜門）、その中に被子植物（綱）を認めてよいことになる。被子植物以外の4群は、側系統であり、2の祖先形質共有であるのでこのままでは裸子植物として一括することはできない。4群に固有な共有子孫形質を探さねばならないのである。

2. 変型分岐論と分断地理学 transformed cladistics and vicariance biogeography

分岐分類学は、上記のように形質の原始性、派生性に基いて、系統を再構成し、描かれた分岐図を即系統樹とみなし、得られた系統関係を正確に反映した分類体系をつくることをめざす。こゝでは、系統樹には2分岐的種分化を仮定しており、一つの単系統群の共通の祖先種（幹種）は種分化によって二つの子孫種に分かれ、同時に幹種は消滅するとみなされる。これに対し、2岐的種分化は生物学的には特殊なケースにすぎず、したがって、分岐図では必ずしも系統を表わせない。そこで、分岐図は系統関係そのものではなく、系統樹の集合とみるべきであり、分岐分析を系統推定法ではなくパターン分析とみなすべきだという主張が生れた。この線に沿って発展してきたのが、Patterson (1980) や Nelson および Platnick (1981) の変型分岐論である。たとえば、図3に示すように2つの対象A、Bに対して

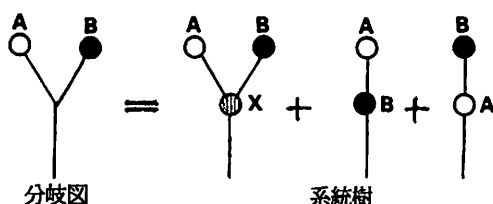


図3 分岐図と系統樹（対象2個の場合）

Xは共通の祖先、系統樹では縦方向が時間を表わす

分岐図は1つであるが、系統樹3種を含んでいるとみる。対象がA、B、C3個の場合は、分岐点は2個（図1のP、Q）、分岐図はA、B、Cの並び方を変えれば3通りできるが、含まれる系統樹はそれぞれ6通り、計18通りである。さらに、分岐点1個の場合（3又分岐）を含めると、分岐図1個、系統樹4個が加わる。つまり、分岐図は系統樹の集合ということになる。こうして、分岐図は時間の経過を表わさず、分岐分析はパターン分析であるという見地から形質状態の原始性、派生性ということばは一般性、特殊性ということばに置き換えられた。

さて、生物地理学と分類学は、実践的にも方法論的にも表裏一体の関係にある。そして、分岐分類学および変型分岐分類学からは、それぞれ系統生物地理学と分断生物地理学が生まれたのである。こゝでいう系統地理学は、伝統的分類学に裏づけられた歴史地理学（＝系統地理学）とは異なり、分岐論に基づく新しい意味での系統地理学を意味する。それは1960年以降、分岐図が示す各分類群の系統関係を地理的に解釈し、地域分岐図を求めることによって生物区系統を設定し、かつ、その成立要因を究明するべく発展した。たとえば、1～4の種の分布型を説明するに際し、原始的な種1の分布地域Aにかつては全種の共通祖先Xが分布していたが、やがてXから分れた共通祖先Y、Zが地域B、Cに分散し、BではYから種2を分化し、ZはC、D地域に種3、4をそれぞれ分化したとする（図4）。こゝでは、歴史地理学と同じように、単系統群について発生場所、

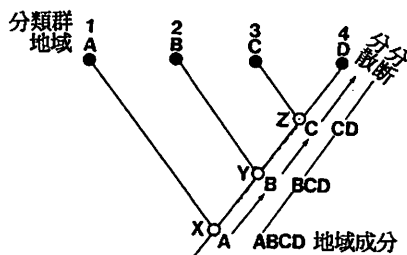


図4 分岐論による分布型成立の説明

分散、種分化という現実には検証不能の事象を前提としている点、科学性に乏しいとされる。これに対し、分断生物地理学は1974年以降こうした批判に応じて抬頭してきた。こゝでは複数の単系統群について詳しく分布型を調査し、得られた複数の分岐図から共通的分岐パターンを発見する。次いでこの分岐パターンを仮説として地質的、地理的証拠に照らし、これらの分布型の形成が生物自身の分散によるのではなく、地域の分断によるものであることを検証するという方法をとる。事実、全く系統が異なり、分散手段も異なるいくつもの生物種が同じ分布型を示すとすれば、その分布型の形成は生物の種的特性としてではなく、地理的あるいは地学的な分断にその原因を求めるのが妥当であろう。分断生物地理学では、分断によって説明がつかない場合にはじめて、分散という考えを導入するのである。

〔附〕カラマツ属とツガ属 上記の記事に関連し、両属を例とし、分布図を作成し、げんみつな意味で作られたわけではないが、分岐図を重ね合わせてみた（図5、6）。こうすると、どんな形質をもつ群がどこに分布しているかが分布図上で示すことができる。両属ともに東アジアおよび北米大西洋岸に祖先形質を温存するし、最も進んだ群は北米およびシベリアあるいは北米東部に広大な分布圏をもつという共通パターンを示す。この点、両属の分布は北または西からの分散ではなく、分断を示唆している。

- （注1）外群規則——調査の対象となる群（内群）とそれに分岐的に最も近い群（外群）があり、ある形質について内群にX、X'の形質状態、外群にXだけの形質状態が認められるとき、Xは祖先形質、X'は子孫形質とみなす。変型分岐論ではXは一般形質、X'は特殊形質という。
- （注2）個体発生規則——A、B2群の生物について、幼生から成体への個体発生の過程でAではX→X'の形質状態の変化があり、Bでは変化がない場合、Xは祖先形質、X'は子孫形質とみなす。
- （注3）最節約原理（節減の原則）——ある現象の説明に際し2つ以上の対立する仮説があるとき、最も単純な仮説（補助仮説が最も少い仮説）を採用すること。分岐図作成の場合は、同形現象が最も少くなる分岐図を選ぶ（図2）。

文 献

三中信宏（1989）現代進化学における分岐分類学——Hennig以後の理論展開とその積極的評価
種生物学研究 No.13, 18～44.

この論文に詳しい文献リストがある。

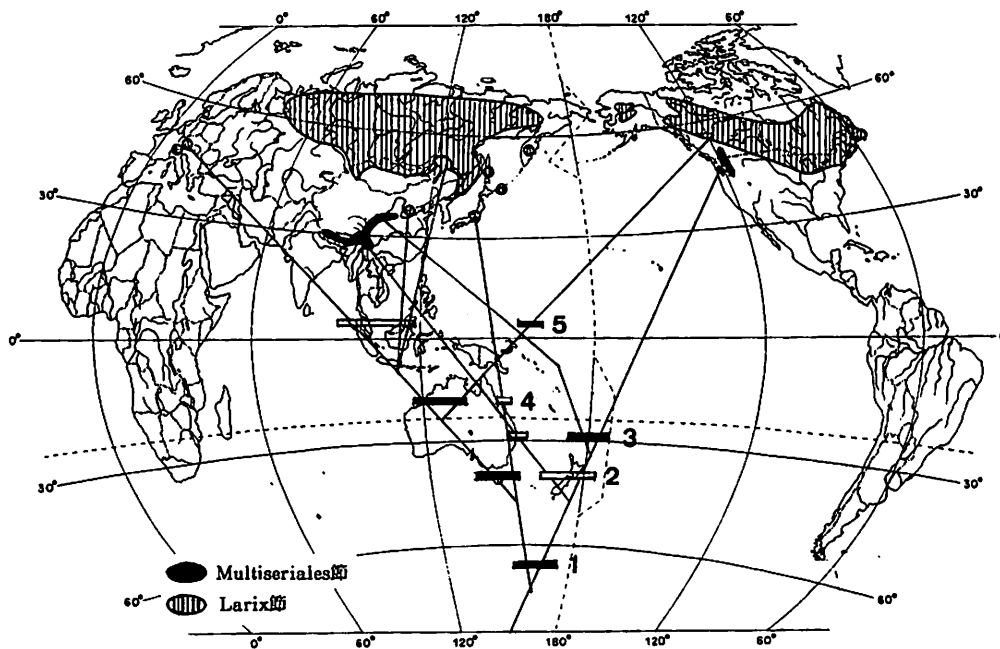


図5 分岐論に基づくカラマツ属の分布図試案

子孫形質は1. 属の特徴, 2. 苞鱗が種鱗より長い, 3. 苞鱗は反転しない, 4. 種鱗が反転しない, 5. 球果が小さい

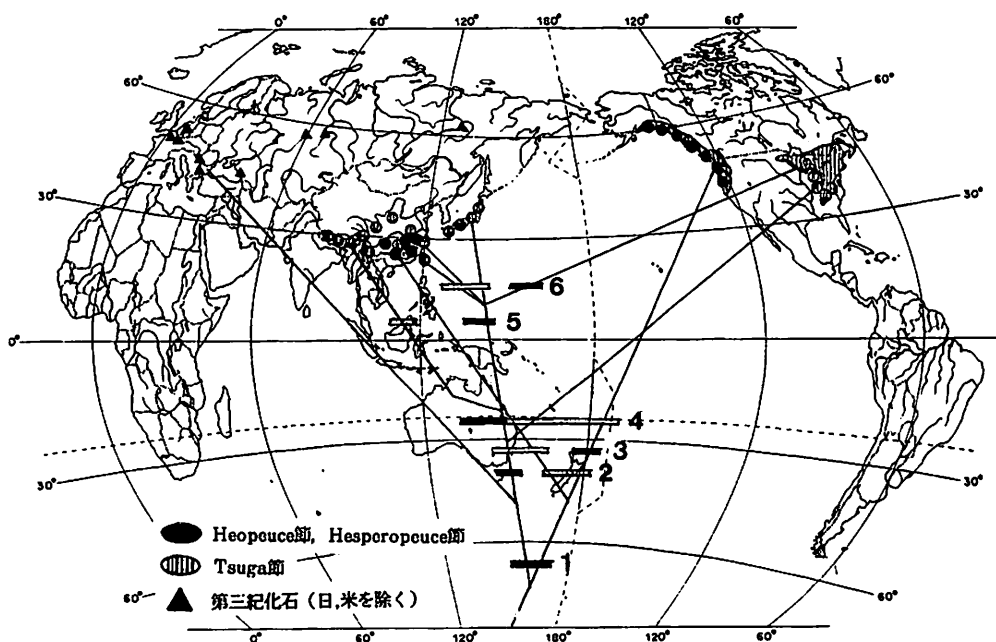


図6 分岐論に基づくツガ属の分布図試案

子孫形質は1. 属の特徴, 2. 花粉に気嚢がない, 3. 苞鱗が短い, 4. 葉は平面に並ぶ, 5. 種鱗は反転しない, 6. 球果が小さい