

CLADISTICS の紹介

渡部真人*・久家直之**・三枝春生**

A) はじめに

1955年、ドイツの昆虫学者 W. Hennig は、著作「Phylogenetische systematik」(系統発生系統学)を出版し、CLADISTICS と呼ばれる系統分類学の手法の基礎が確立された。彼は、生物の系統の復元において、共通の祖先を共有する群、すなわち単系統グループの発見(認識)を重視し、生物の分類体系が系統関係を反映することを強調した。この1955年の著作は1960年に英語訳され出版され、1979年には、その当時の指導的な cladist である D. E. Rosen, G. Nelson, C. Patterson によって前言の書かれた英訳の再版が出版された(Hennig, 1979)。その後、彼の理論は欧米の研究者に注目され、cladistics の方法論に従った研究例も増加してきた。特に、1970年代後半から1980年前半にかけては、雑誌「Systematic Zoology」で cladistics をめぐって多くの論争が行なわれた。そして、この過程で cladistics の方法(形質状態の判定方法、祖先—子孫関係についての認識など)自身が整理されてきた。現在では、古生物学(特に、古脊椎動物学)の分野でも、cladistics の視点からの研究が増加し定着してきている。

これまで、国外および国内で書かれた cladistics の内容を紹介する論文においては生物分類学における学派を、1) 進化系統学(Evolutionary systematics)、2) 表形学(Phenetics; Numerical taxonomy: 数量分類学)、3) 系統発生系統学(系統分類学: Phylogenetic systematics=分岐分類学: Cladistics)の3つに分け、それらの違いを論ずるのが一般的であるが、その議論は他の文献(Crascraft & Eldredge, 1979; Duncan & Stuessy, 1984; Eldredge & Crascraft, 1980; Ridley, 1986; Wiley, 1981; 安藤, 1985; 三枝, 1980; 鈴木, 1976; 直海, 1984; 松浦, 1983; 三中, 1985a, b; 三中, 1986)に譲り、この小論では cladistics 自身の紹介を行なう。

B) cladistics の基本知識

cladistics の基本は単系統群(monophyletic group)の認識である。この単系統群とは、共通の祖先から由来した(あるいは進化した)と考えられるすべての taxon の集まりである。これらは、新しく獲得した形質を共有すること(共有派生形質=共有新形質: synapomorphy)によって単系統群(monophyletic group)であると認識される(図1)。これに対して、原始的な形質を共有することを共有旧形質(sympleiomorphy)とよぶ。共有旧形質は、進化系統

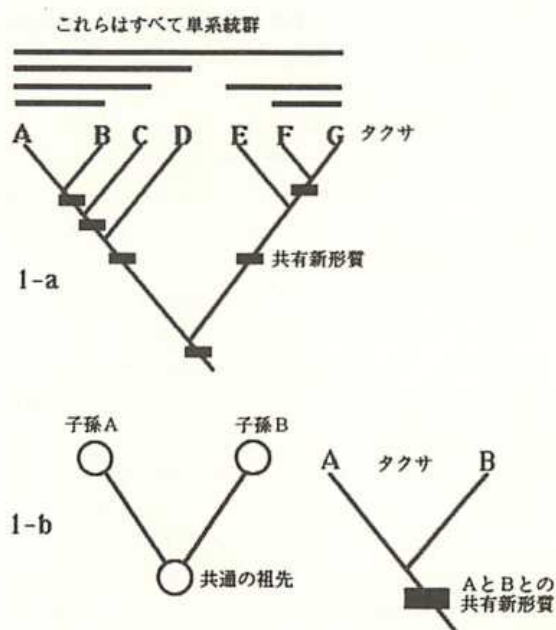


図1. 新形質共有と単系統群

1-a: 単系統群の入れ子構造

1-b: 子孫—祖先関係と新形質共有関係

AとBとが新形質(派生形質)を共有することによって共通の祖先を持つということが推定される。

Mahito Watabe, Naoyuki Kuga and Haruo Saegusa: An introduction to the Cladistics.

* 北海道開拓記念館

** 京都大学理学部地質学鉱物学教室

派では意図的に、表形学 (phenetics) では無意識的 (あるいは、意識的に) に重視されるが、cladistics では重要ではない。ここでいう形質とは、各 taxon 間で相同と考えられる特徴 (主として形態的) を意味する。比較生物学、特に生物の系統関係を明らかにする上では、その場合に用いられる各特徴 (形質) の相同性を確立する必要がある。相同な形質とは、共通の祖先から由来したと考えられる形質である。形質の相同性の認定の方法については、Wiley (1981) に詳しい。

単系統群の認識 (あるいは発見) には、各形質の形質状態の分析 (character analysis) と、それによる形質マトリックス (character matrix) の作成が必要である。

character analysis とは、各形質に見られる状態が派生的なもの (derived) なのかそれとも原始的なもの (primitive) なのかを判定することである。その結果、派生的な形質 (派生形質 = 新形質: apomorphy) の共有のみをもって単系統群を認識することになる。character matrix はある形質の新旧状態が、各 taxa にどのように分布しているかを見るためのもので、普通、新形質状態 (apomorphy) を 1、旧形質状態

(plesiomorphy) を 0 として表現する。形質状態と形質との違いは、単にその特徴が分布するレベルの違いであり、相対的なものである。例えば、羽毛の存在 (形質) は鳥類全体にとって、共有新形質であり、その色や形 (形質状態) は、鳥類をより細かく分類する (あるいは、より多くの単系統群に解析する) 形質である。この形質状態の数値化は、後述するように、アルゴリズム計算を用いて最節約的な cladogram を作る場合に必要になる (と聞いて、cladistics を数量分類学と誤解しないように)。

cladogram とは、問題となっている taxon 間の新形質状態の分布状態 (共有状態) を最節約的に表現するもので、分岐図と訳されている。この cladogram において、単系統群が表現される。ここで、「cladogram は系統樹ではない」ということに注意しなければならない。

共有新形質によって共通の祖先を持つと考えられる 2 つの群あるいは taxa (いずれも単系統) をそれぞれの sister group (姉妹群) という (すなわち、二分岐の枝の片方がもう片方の枝の sister group となる)。

C) 形質分析 (character analysis)

前に述べたように、cladogram を作成するに当たって、ある形質の状態が派生的であるか、それとも原始的であるかを決定することが必要である。これを Hennig (1979) は transformation series の極性 (polarity) の決定とよんだ。transformation series は、一つの形質の状態が最も原始的なものから最も派生的なものに変化していく、方向性を持った一連の過程である。この方向性 (極性) を決定する方法はいろいろと考えられているが、ここでは一般によく用いられる 2 つの方法を紹介する。

1) Outgroup comparison (外群規則、あるいは外群比較)

これは、cladistics を支持する多くの研究者によって用いられ、かつ他の学派の多くの研究者によって批

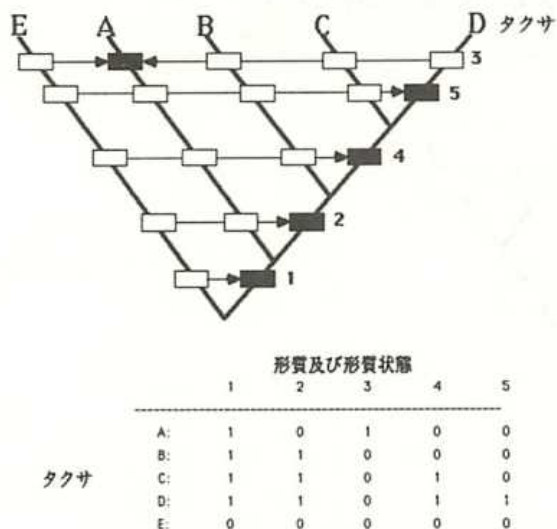


図2. 形質マトリックスとクラドグラム

1-2: 形質

□ 旧形質状態

■ 新形質状態

E: outgroup としてのタクサ

0: Plesiomorphy (旧形質状態)

1: Apomorphy (新形質状態)

形質 1, 2, 4 は共有新形質

形質 3 はタクソン A の autapomorphy

形質 5 はタクソン D の autapomorphy

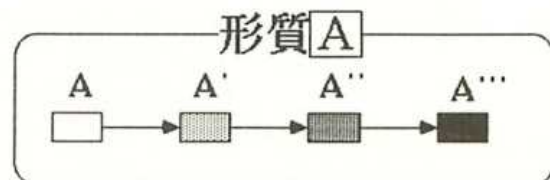
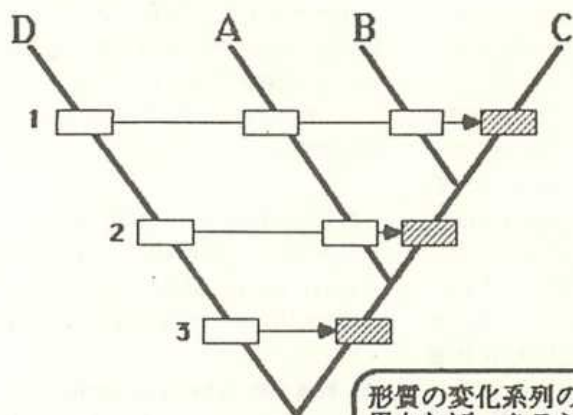
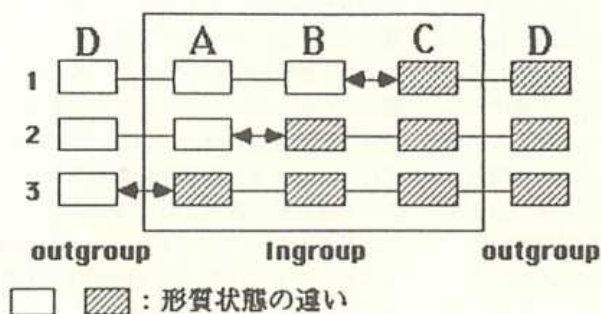


図3. 形質変化の極性

A と A''' に中間の形質状態 (A', A'') があってもかまわない。

A: 旧形質状態 (原始的な形質状態)

A': 派生的な形質状態 (新形質状態)



形質の変化系列の極性の解釈が異なれば、クラドグラムも異なってくる

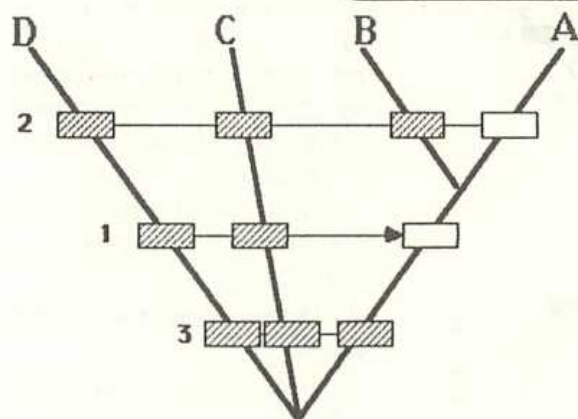


図4. 形質の変化系列の極性の相違によるクラドグラムの違い

1-3: 形質 A-C: 問題になっているタクサ

D: outgroup (外群) →: 極性

判されている方法である。

outgroup (外群) とは、問題になっている (系統関係が明らかにされようとしている) taxa グループの姉妹群 (そのグループと共通の祖先を持つと考えられる) や、そのグループに近縁であると考えられる taxa (あるいはグループ) である。外群比較は、各形質の派生

状態の、当該 (すなわち、その系統関係を明らかにしようとしている) taxa 群における分布レベルを明らかにすることである。また、外群比較による、新形質の決定では、最節約原理が用いられる。これによって決定された派生形質の分布を最も parsimonious (最節約的に) に説明する cladogram を採用する。最節約原理

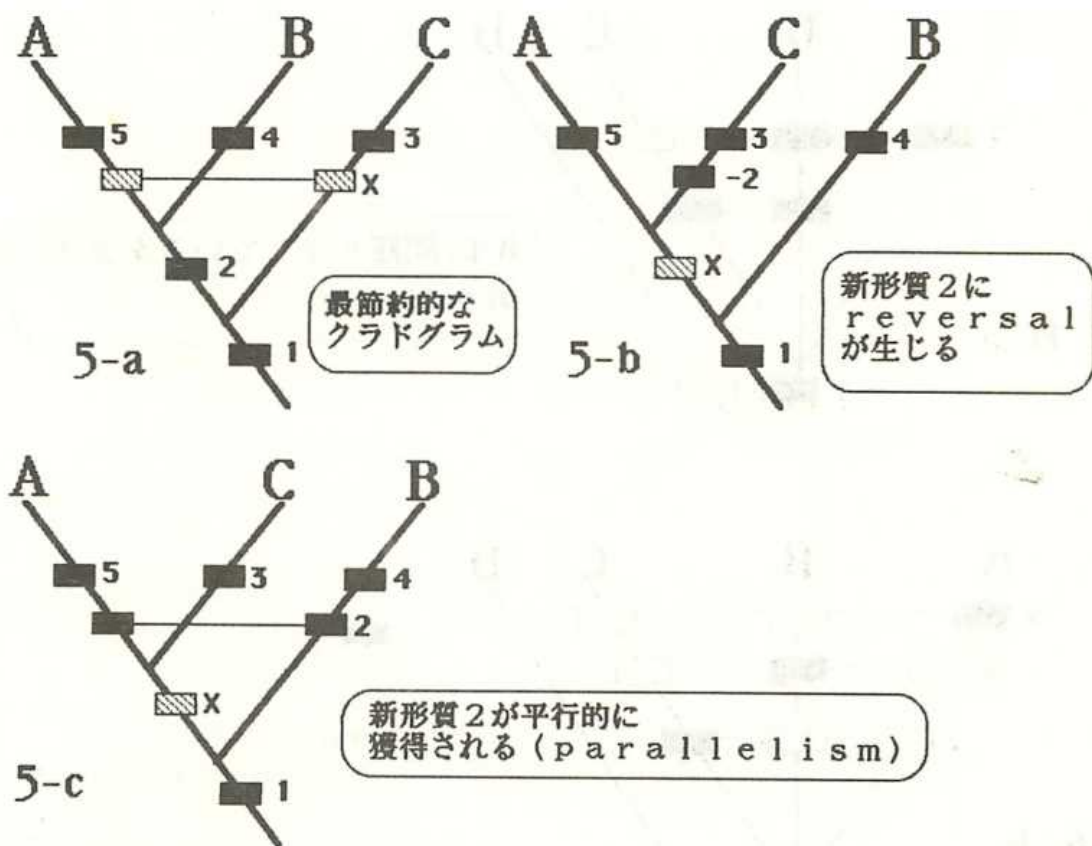


図5. 最節約原理の適用

- 1-5 : 新形質
- - 2 : reversal
- - ■ : parallelism
- /// X : ad hoc な仮説を選択する

(最節約的でないクラドグラムを選択する) 根拠となる新形質
もし、X という新形質がなければ、5-a のクラドグラムが選択される

については後に説明する。

ここで、どのように当該グループの外群を決定するのかという問題があるが、普通これは、現在までの当該グループの系統についての知識から推定することになる。外群の選択については、いくつかの方法も考えられている (Wilson, 1965; Kluge & Farris, 1969)。

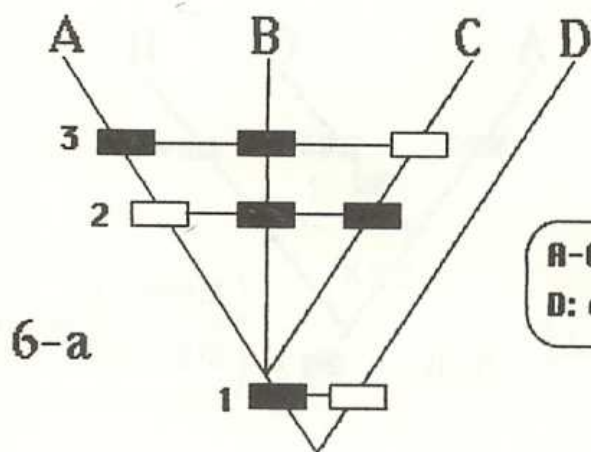
2) 個体発生規則 (ontogenetic criterion)

これは、個体発生の過程において、形質状態が変化する場合、それを用いて形質状態の派生性—原始性(あるいは、特殊性—一般性)を決定する方法である。この場合、1) で問題になったような系統関係の a priori な仮定 (外群の推定) は必要なく、当該グループそれ自身についての検討 (個体発生の追跡) から結果が得られる。

この方法は、個体発生の初期に見られる形質状態は、原始的なもの (一般的なもの) であるという、考えに立脚している。この方法によって、決定された派生形質状態の分布によって、単系統群がまとめられ、その分布パターンを最節約的に説明する cladogram を作成する。

D) cladogram の作成—parsimony (最節約原理)—の導入

問題となっている taxa は、それらの持つ共有新形質によって、順次単系統グループにまとめられていく。この時、派生形質状態の分布の不整合が最少になるように cladogram を作成する (あるいは、選択する)。このことは、系統関係の復元において収斂 (convergen-



A-C: 問題となっているタクサ
D: outgroup

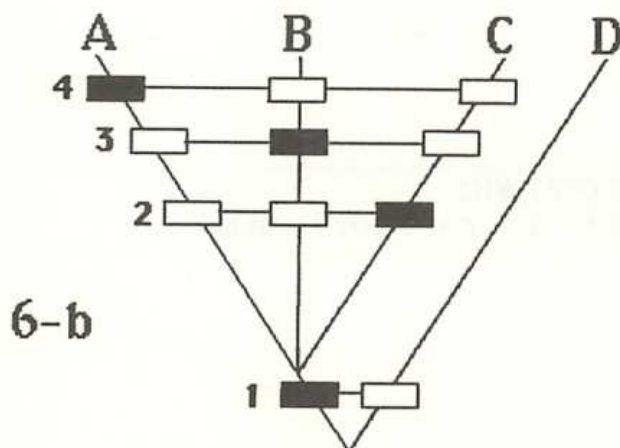


図6. クラドグラムが多岐になる場合

- 新形質状態
- 旧形質状態 (原始的)
- 1-4: 形質
- 6-a: 新形質の分布の不整合 (incongruence) が最節約原理で解決されない場合
- 6-b: 各タクソンが他のどの1つとも新形質を共有しない場合両場合とも形質1がタクサA-Cの共有形質である
よって、このときA-Cは単系統群である

ce) や平行現象 (parallelism), 逆転 (reversal) の数を最小にするような仮説が提出される (あるいは選択される) ことを意味する。このような手続き, すなわち, 同形現象 (収斂や平行現象など (これらは ad hoc 仮説とよばれる) を最少にするということは, 進化の過程で同形現象が最少である (あるいは, あるべきである) ということを意味するのではない。この場合, 考えられる複数の cladogram の中から最も適当なものを選ぶために最節約原理を用いるという意味である。cladogram を作成する場合, 同形現象が最少であれば絶対的に良いというわけではないが, 逆に多いほうが良いという理由もない。これは単に, cladogram を求めるための論理的な手続きに過ぎない。十分な根拠があれば, 最節約的でない cladogram を選択してもよい。最も, その根拠について見解の不一致が生じるかも知れないが。

最節約原理を用いるとき, cladogram が二分岐にならず, 三分岐あるいは多岐になることがある。例えば, 複数の taxa のうちの2つも共有新形質を持た

ない場合や, それらの taxa における新形質の分布に不整合があり最節約原理を用いても解決できない場合である。この事態は, 明らかに, 三分岐 (あるいは多岐) が最適な仮説として積極的に提唱されることを意味するのではなく, 今後の研究によって (taxa 間の共有新形質が見つかることによって), さらに詳細な系統関係についての仮説が提出される可能性が残っていることを示す。生物の系統関係は, 最大限二分岐で表現されうる。

E) 側系統群と多系統群 (paraphyly and polyphyly)

このようにして仮説として提出された cladogram は, 問題となっている taxa を含む単系統群から構成されている。cladistics では, 単系統群のみが重要であって, それ以外—すなわち—非単系統群は無意味である。それでは, 非単系統群にはどのようなものがあるだろうか?

1) Paraphyletic group (側系統群)

この群は、共有形質 (symplesiomorphy) によってまとめられたもので、これにまとめられる taxa はそれら自身のみの共通の祖先を持たない。いいかえれば、共通の祖先を含んではいるが、それらから由来した子孫のいくつかを含まない群である。

2) Polyphyletic group (多系統群)

収斂による類似性によってまとめられたもので、共通の祖先を全く含まない。

この2つの用語の概念は多くの研究者によって議論されてきた (Ashlock, 1971, 1984; Farris, 1974; Hennig, 1979; Wiley, 1981) が、Nelson (1971) のようにそれらをまとめて、非単系統群と呼ぶのがよい。彼によると非単系統群は、“1つの共通の祖先から由来した taxa のすべてを含まない群”である。この非単系統群は従来の生物分類体系にしばしば見られる。

F) 非単系統群の例

例1

現在でも“鰭脚類 (あるいは鰭脚亜目)”という分類名称が用いられていることがある (宮崎, 堀川, 1985; マリンマンマルグループ鰭脚類班, 1985)。Tedford (1976) によると、アザラシ類はイタチ類と、scapula の形態、mastoid, occipital 部の形態において共有派生形質を持ち、またアシカ類およびセイウチ類はクマ類と共有派生形質 (auditory bulla の形態) を持つ。よってアザラシ類は、イタチ上科に分類され、アシカ、セイウチ類はクマ上科に分類されている。従来、鰭脚類の特徴とされていた四肢の形態の類似性は、水中生活に適応した結果の収斂現象であると考えられる。この考え方は、Repenning et al. (1979) によっても示されている。すなわち、鰭脚類という名称および概念は、生物分類学的には意味がない。いわゆる鰭脚類は、多系統群の例である。ただ、免疫学および分子生物学的データに基づいた哺乳類の系統関係の仮説によると、食肉類の一部と鰭脚類の一部との関係が、単系統グループをつくるほど近縁でないとされている (e.g. Goodman, 1975)。

例2

ある研究者たちは、長鼻類の系統を議論するうえで、“段階”という語を用いている (亀井, 1967)。たとえば、“マストドン段階”という言葉が分類群として事実上用いられている。現在の研究成果 (Tassy, 1982; 1983a, b, c; 1986) によると、マストドンとしてまとめられる単系統群は存在しない。これもまた、非単系統群の好例である。この“段階 (Simpson のいう grade)”という用語は、進化における生態学的適応の段階と行った、極めて不明瞭な観点に拠っている。同様な用語には、後藤 (1985) によって用いられた“レ

ベル”がある。いずれも系統関係を反映するものではなく、その系統学的重要性は少ない。

このような、非単系統群にもとづいた議論は、現在の研究成果との不整合性をもたらす可能性がある。特に脊椎動物化石の微細構造の研究を行なう場合、マクロな形態学による各 taxon の系統発生についての仮説 (単系統群の認識=祖先の共有関係) をめぐる議論を十分に理解しておかなくてはならない。

G) その他の問題

cladistics に関連する問題として、Vicariance Biogeography と分類体系へのランキングがある。前者は、系統への空間軸の導入であり、後者は、明らかになった系統関係の分類体系への翻訳を意味する。生物地理学の問題は、生物の類縁関係とそれらの分布の変化 (時間軸と空間軸の導入) という広い意味での系統関係の復元に関連しており、重要である。また、復元された系統関係の分類ヒエラルキー (特に、リンネの分類体系) への翻訳の問題は、cladistics にとってそれほど本質的ではない。ここでは、両者の問題を詳しく説明する余裕はないので、参考文献を参照してほしい (Vicariance biogeography: Nelson & Platnick, 1981; Nelson & Rosen, 1981; Platnick & Nelson, 1978; リンネの分類体系への翻訳: Wiley, 1981; Patterson & Rosen 1977; 鈴木, 1984)。

ここで紹介してきた cladistics の体系は、今日多くの研究者によって実際の系統関係の復元に用いられており、その方法論自身も検討され整理されてきている。今後、この方法に基づいた研究は、古生物学分野でもますます増加していくことが予想され、到底無関心ではいられない。cladistics の知識なしには、海外の古生物学者、系統学者との議論はもはや成立しない。

かつて、大阪市立自然史博物館の故日浦勇氏は、Hennig の系統分類学 (= cladistics) の考え方を積極的に取り入れ、蝶類の系統論を展開した (日浦, 1980)。彼の進取の姿勢にあらためて敬意を表したい。

文 献

- 安藤寿男 1985 分岐分類学について (序説), 早稲田大学教育学部学術研究 (生物学・地学編) 34号, 19-31
Ashlock, P.D. 1971 Monophyly and associated terms, *Syst. Zool.*, 20: 63-69
—1984 Monophyly: its meaning and importance, In T.F. Duncan, T. & T.F. Stuessy eds. 1984 CLADISTICS: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History, 312p., Columbia Univ. Press, New York 1984, 39-46

- Cracraft, J. & N. Eldredge, eds. 1979 *Phylogenetic Analysis and Paleontology*, 233p., Columbia Univ. Press, New York
- Eldredge, N. & J. Cracraft 1980 *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*, 349p., Columbia Univ. Press, New York
- Farris, J. S. 1974 Formal definitions of paraphyly and polyphyly, *Syst. Zool.*, 23: 548-554
- Goodman, M. 1975 Protein Sequence and Immunological Specificity: Their Role in Phylogenetic Studies of Primates, In W. P. Luckett & F. S. Szalay eds., *Phylogeny of the Primates*, Plenum Press, New York 219-248
- 後藤仁敏 1985 板鰐類における歯の進化と適応, 地団研専報30号, 19-35
- Hennig, W. 1979 *Phylogenetic systematics*, 263p., Univ. Illinois Press, Urbana
- 日浦勇 1980 ウスバアゲハ亜科諸属の翅の紋様解析と系統論, *Bull. Osaka Mus. Natur. Hist.*, 33: 71-95
- 亀井節夫 1967 日本に象がいたころ, 1-198, 岩波書店, 東京
- Kluge, A. G. & J. S. Farris 1969 Quantitative phyletics and the evolution of anurans, *Syst. Zool.*, 18: 1-32
- 松浦啓一 系統分類学の方法論論争と魚類学, 魚類系統分類学の談話会講演要旨, 1-3, 1983
- マリンマンマルグループ鰐脚類班 1985 日本産鰐脚類化石について, 地団研専報30号, 91-96
- 三中信宏 1985 変形分岐分類学をめぐる諸問題(1), *生物科学*, 37(1): 24-39
- 1985 変形分岐分類学をめぐる諸問題(II), *生物科学*, 37(2): 79-85
- 1986 分岐分類学: 系統再構成への道, 日本古生物学会1986年年会講演予稿集, 11-12
- 宮崎重雄, 堀川秀夫 1985 群馬県多野郡吉井町の中中新世セイウチ科動物化石 (*Odobenidae* cf. *Neotherium*) について, 地団研専報30号, 75-90
- Nelson, G. 1971 Paraphyly and polyphyly: redefinitions, *Syst. Zool.*, 20: 471-472
- 緒方一夫 1984 クラディズムにおけるランキンギー鈴木氏の問題提起を考える一, *Panmixia*, 6号, 5-8
- Repenning, C. A. & Tedford, R. H. 1977 Otariid seals of Neogene, *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper*, 992: 1-93
- Ridley, M. 1986 *Evolution and Classification*, 201p. Longman, London
- 三枝豊平 1980 比較形態学に基づく系統解析法, *生物学の研究法: 基礎生物学シリーズ15*, 165-209
- Nelson, G. & N. I. Platnick 1981 *Systematics and Biogeography*, 567p., Columbia Univ. Press, New York
- Nelson, G. & D. E. Rosen eds. 1981 *Vicariance Biogeography*, 593p., Columbia Univ. Press, New York
- Patterson, C. & D. E. Rosen 1977 Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils, *Bull. Am. Mus. Natur. Hist.*, 158: 1-172
- Platnick, N. I. & Nelson, G. 1978 A method of analysis for historical biogeography, *Syst. Zool.*, 27: 1-16
- 鈴木邦雄 1976 現代分類学における cladism の位置, *Panmixia*, 2号, 1-11
- 鈴木邦雄 1984 リンネ式階層分類と自然分類一分類群のランキングと系統分類一, *Panmixia*, 6号, 1-4
- Tassy, P. 1982 Les principales dichotomies dans l'histoire des proboscidea (Mammalia): Une approche phylogenetique, *Geobios, memoire special* 6: 225-245
- 1983a Les elephantoides miocenes du plateau du Potwar, groupe de Siwalik, Pakistan I-re Partie, *Ann. Paleontologie*, 69: 99-136
- 1983b Les elephantoides miocenes du plateau du Potwar, groupe de Siwalik, Pakistan II-e Partie, *Ann. Paleontologie*, 69: 235-297
- 1983c Les elephantoides miocenes du plateau du Potwar, groupe de Siwalik, Pakistan III-e Partie, *Ann. Paleontologie*, 69: 317-354
- P. Darlu 1986 Analyse cladistique numerique et analyse de parcimonie; l'exemple des elephantidae, *Geobios*, 19: 587-600
- Tedford, R. H. 1976 Relationship of pinnipeds to other carnivores (Mammalia), *Syst. Zool.*, 25: 363-374
- Wiley, E. O. 1981 *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, 439p. John Wiley & Sons, New York
- Wilson, E. O. 1965 A consistency test for phylogenies based on contemporaneous species, *Syst. Zool.*, 14: 214-220
- *他に参考になる文献は;
- Smith, J. M. 1982 *Evolution Now: A century after Darwin*, 239p., W. H. Freeman and Company, San Francisco (C. Patterson による cladistics の紹介がある)
- C. パターソン 現代の進化論, 岩波書店, 1982