

分岐分類学とその問題点

犬塚則久*

はじめに

近年わが国の古生物学界においても分岐分類学を採用した論説を散見するようになった。欧米では、旧来の進化(論)的分類学とのあいだで、その方法論をめぐって論争が展開されてきたが、わが国ではまだ紹介にとどまっているにすぎない。たとえば、分岐分類学の実際の具体的方法については三枝(1980)、進化的分類学との違いについてはチャーファス編(1984)によって解説されている。また、分岐分類学の改良型である変形分岐学については三中(1985)にくわしい。

分岐分類学を実際に自分の研究に採用するにせよ、しないにせよ、この方法のもつ特質や限界を知っておくことは無駄ではない。また、分岐分類学の主張には2側面があり、すなわち、分岐パターンの復元と上位タクサの名称とである。このうち後者は、たとえば「肺魚は魚類にあらず」という問題で、前者に比べると次元の低い論議である。そこで本論では、系統復元の方法論について考察することにした。

この考察をすすめるにあたり、分岐分類学についてご教示いただいた国立科学博物館の上野輝弥博士、東京大学農学部の中中信宏氏、京都大学理工学部の久家直之、三枝春生の両会員に感謝する。

分類学の流れ

まず、これまでのいく種類かの分類法の要点だけを概観することにする。先の進化的分類学と称するものには、形態の発達段階の類似したものを一括するという点や、産出層準の下位のものを祖先型とする地質依存の傾向がみられる。この方法では、近いタクサに分類されてもそれが真に近縁とは限らない。また、形態の類似度の判定が人によって異なるために、それが「主観的」と批判されるものになった。

数量分類学はこの点に着目し、対象とする形態をできるだけ細分して相互に比較し、類似の程度をその要素の一致する数の多少で決めることを目指したものである。これによって類似度(要素数)の高いものどう

しを結ぶ樹状図が描かれる。

数量分類学がどんな形質でも公平に類似形質を数えあげたのに対し、分岐分類学では形質状態に新旧の区別をつけ、このうち、新形質(派生形質)を多く共有するものほど類縁が近い、という方法をとる。旧形質(原始形質)はいくら共有しても、先祖からうけついだものだから、親疎関係の判定には使えない、というのである。新旧の形質状態をどう区別するかには、あとで述べる外群規則や個体発生にみられる方向性などが使われる。

HENNIGが創始した分岐分類学は徹底した2分岐法を採用したため祖先型は必ず減びることになっていったし、分岐図を即、系統樹とみなしたのに対し、変形分岐(分類)学では、より現実即して祖先型も残存することになり、しぶしぶながら多分岐も認め、分岐図と系統樹とが区別された。つまり、分岐図は系統樹の集合に対応する(三中, 1985)と見なされるが、枝分かれのしかた自体は分岐図のなかから選ばれる。また、定義形質や分岐図、最適系統図の選定にあたっては最節約原理だけをを用いる点を特色としている。

分岐分類学の原理

分岐分類学の方法は先の文献に詳しいので、ここでは要点だけを述べる。まず初めに、分類しようとするタクサは単系統であるという前提にたつ。ついで形質分布表に基いて共有新形質の多いものどうし2つずつを結びつけてゆく。このさい、新旧の形質状態の判別に外群規則が用いられる。この規則は、分類しようとしているタクサ(内群)に近縁の別系統のもの(外群)において、内群のある種のもの、ある形質状態が一致している時、それを旧形質とみなすのである。この内群・外群の区別は旧来の分類に依存している。

こうして、2種または2タクサを順に結びつけていくと、何種類かの分岐図が描かれる。そこで、このうちのひとつを選ぶために最節約原理が用いられる。これは平行や収斂による形質状態の一致が最も少なく

Norihisa Inuzuka: Some Controversial Points of Cladistics.

* 東京大学医学部解剖学教室

Department of Anatomy, University of Tokyo, Faculty of Medicine.

る分岐図を真の系統を反映したものとして採用しようというものである。

それでも最節約分岐図がひとつに決まらない場合がある。形質状態が3すくみの形となって3種類、またはそれ以上の分岐図が併存する時である。この状態を形質の不整合と称する。このような時は2分岐型の最節約図を3つ描いても仕方がないので、最節約ではない3分岐型の図を暫定的に描かざるをえない。3分岐型が生じる理由は、調べた形質の量や解析不十分のせいとされ、究極はあくまで2分岐型の図をめざすのである。2分岐型が最節約原理の必然的要請だからである。

分岐分類学の問題点

(1) 分類の客観性

分岐分類学の方法に比べて、伝統的な進化的分類学は主観的だ、という批判がある。しかし、いわゆる分類において、主観性を排除することができるだろうか。『古生物学論』（井尻，1949）には、「分類の方法はそれが如何なる体系に基いていようと、……全て人為分類である」と記されている。

形質の評価において一部を重視する進化的分類学と、後述するある前提にもとづく原理を導入して、共有する新形質の数で決める分岐分類学とで、どちらかがより客観的であるとはいえないはずである。

(2) 形質の等価性

分岐分類学ではあらゆる形質を等価を見なしている。数量分類学とちがって形質状態には新旧の区別をつけているが、形質自体の重みはすべて等しい。このために、共有する新形質の数が多いほうがより近縁であると断定できるのである。

一般に分類学の教科書では、方法を説明するさいに、たとえば、A、B、C、…という分類対象とともに、a、b、c、…といった形質群を並べて論理を進めている。このやり方は、その分類法自体を説明する까지는全く問題はないが、実際の対象で分類をおこなう場合には事情が異なる。形質aとbとは等価だが、たとえば、矢状稜と第1大臼歯が等価とはいえない

からである。

これは哲学的カテゴリーでいえば、量と質の問題にあたる。量の多少で判断が下せるのは、質的な差異が無視できる場合に限られる。つまり、各形質が等価でなければ、共有形質の多少で事を論じるのは全く無意味ということになる。

(3) 形質の独立性

分岐分類学では、形質の等価性とならんで独立性も暗黙の前提となっている。つまり、分類対象のもつ各形質間には全く相関がない、というのである。そうであればこそ、諸形質の数を数えることで親疎関係を論じられるのである。

しかし、元来ひとつの全体をなしている対象から人為的にとり出してきた諸形質のあいだに全然関連がない、とみなすことができるだろうか。たとえば、食肉類の骨格なら、裂肉歯、頬骨弓、鈎爪、腰椎など全体が捕食に適した構造をしている。これは、頭蓋冠の輪郭や下顎骨の角突起といった細部にまでわたるかもしれない。

こうしてみると、形質の独立性というのは、まったく現実の生物からかけ離れた、ありそうもない前提ということになる。

(4) 2分岐型の要請

分岐分類法による分岐図は2分岐の積み重ねである。最節約原理に基けばそうならざるをえないのである。3分岐や4分岐もみられるが、これはあくまで改善の策として採用されているにすぎない。データがそろえば2分岐のほうを採用することになっている。

ところが、実際に分類に携わった経験が教えるように、対象の形態は詳細に解析すればするほど、形質状態が錯綜して、決して2分岐の連鎖にはおさまらず、いわゆる形質の不整合をおこすのである。これは一般に分類のかかえる矛盾といってもよい。

化石の事実が教えるところによれば、「系統樹の幹に近いところほど、一どにドッと枝わかれする傾向がみられる」（井尻，1972）となっており、これは多分岐型である。

この2分岐型と多分岐型という考え方のちがいは、

表. おもな分類法のちがい

	産出層準依存	特定形質重視	形質の方向性	多分岐型
進化的分類学	○	○	×	○
数量分類学	×	×	×	×
分岐分類学	×	×	○	×
筆者の方法	×	○	○	○

生物の進化観の差を反映しているように思われる。すなわち、生物と環境との相互作用を重視する本来のダーウィニズムの立場にたてば、同時に多系統が発生・分岐するのは理解しやすいが、ネオダーウィニズムのように、新種の発生を突然変異のようにまったくの偶然性に帰する立場をとると、2分岐の繰り返しがこたわりなくなるのではなかろうか。

おわりに

分岐分類学は、さきにも述べた形質の等価性・独立性や最節約原理を前提として受け入れるならば、体系内での形式論理的な矛盾はない。しかし、こうしてできた分岐図から選ばれる系統樹の分岐のしかたが客観的であるという保証もない。前提が実際の生物からあまりにかけ離れているからである。

それならむしろ、生物の実体に即した方法をとるべきではなかろうか。たとえば、ナウマンゾウの系統復元で筆者が試みた方法(犬塚, 1977)がそれにあたる。この方法では、積極的に形質相互の連関を追求して形質を質的に評価し、階層的な多分岐を前提とする。そして、各タクサの分岐時に形態に起きた変化から機能的・生態的な意義をよみ取り、種分化の必然性までを探ろうとしている。

とはいえ、常にこのような方法が使えるとは限らない。また、形態を解析し、形質分布を整理する目的で分岐分類学の方法を用いることは何ら差支えない。要は、分岐図が与える分岐のしかたを、そのまま真の系統を反映したものみなさなければ構わないのである。おもな分類法のちがいをまとめると表のようになる。

文 献

- チャーファス, J. 編, 松永俊男・野田春彦・岸 由二 訳 (1984) 生物の進化 最近の話題, 262p. 培風館, 東京.
- 井尻正二 (1949) 古生物学論, 311p. 平凡社, 東京.
- (1972) 古生物学汎論 (下巻), 372p. 築地書館, 東京.
- 犬塚 則久 (1977) ナウマンゾウ (*Palaeoloxodon naumanni*) の起源について——頭蓋の比較骨学的研究——, 地質雑, 83, 639-655.
- 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, 24-39.
- 三枝豊平 (1980) 比較形態学に基づく系統解析法, 西村光雄編, 生物学の研究法, p.165-209, 共立出版, 東京.

◆本の紹介◆

福田芳生著 図解 恐竜はどんな生物だったか——その素顔と生活をさぐる—— 295ページ, ブルーバック B-675, 講談社, 640円。

著者は、つねづね古生物科学 (Paleobiology) の確立を主張しているが、この本は一般向けの恐竜の解説書というものの、著者の意向をある程度実現しているといえよう。

この本の特徴は、さいきん巷にでまわっている多くのほん訳書や解説書とは異なり、著者自身が入手した恐竜の化石標本を、走査型電子顕微鏡によって観察した知見と、著者の専門である病理学的知見とによる解説が多数紹介されていることである。

たとえば、65ページのカモノハシ竜アノサウルスの下顎に認められた骨細胞の化石の電顕写真。67ページのアノサウルスの石灰化した腱の横断面と縦断面。腱の内部に存在する骨細胞の電顕写真。この知見をもとにした解釈。あるいは、128ページの草食性恐竜の糞

化石の表面に付着していた花粉の化石の電顕写真。ワイオミング州の始新世の地層から産出した草食獣の糞化石の中に残されていた腸内細菌の痕跡と思われる電顕写真。164ページの石炭紀のシーラカンス(ランブデルマ)から検出されたビブリオ菌そっくりの電顕写真。この知見にもとづく古病理学的推論等々。

また、255ページのエイノサウルス・ベルナルディの巨大な頭骨のややピンボケ気味の写真(著者自身の表現による)にまつわる女子大生の話は、本論からははずれるが、著者の一面(よくいえば熱意, 悪くいえば「ねいもうさ」)をあらわして面白。

本書は、50編に及ぶ話題で構成されており、表題どおり豊富なイラスト・写真は、恐竜化石に接する機会の少ないわれわれにとって大へん有難い。また、外国産の化石標本の研究のしかたを教えてくださいと大へん参考になると思われる。会員諸氏の一読をおすすめしたい。

(都立鷺宮高校嘱託員 柴田松太郎)