

図書紹介・New Publication

現代の標準分岐分類学

“分岐分類学の達人”を目指す人にこの一冊

The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedure. By E. O. Wiley, D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. October 1991. Special Publication No. 19, The University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence, Kansas, U.S.A., x+158 pp. ISBN 0-89338-035-0. US\$ 14.75. (洋書店を通じて購入可.)

本書のタイトルを見てスペルミスがあると思った方は編集者向きの人である。本書のタイトルを見てほくそ笑む方はただものではない。英文学の古典に通暁した教養豊かな人とみる。タイトルを見て何も感じなかった人も、本書の4人の著者名を見てムムッと唸るとすれば分岐分類学に精通した方である。少なくともモグリではない。もちろん以上のどれにも該当しなかったからといって本書を読む資格がないわけではない。むしろ、そういった人たちに是非読んでもらいたい一冊である。読んでもらいたいというと語弊がある。本書は読み物ではなく練習問題がたくさんついた分岐分類学のワークブックなのだ。

本書のメインタイトル“*The Compleat Cladist*”は、釣り好きの方ならご存じであろう、かのアイザック・ウォルトン著の『釣魚大全』(*The Compleat Angler*) (森 秀人訳、角川書店)に由来している。“Compleat”は“Complete”の古語である。したがって日本語に訳すとしたら、近ごろ大学4年生必携となっている『面接の達人』(中谷彰宏著、株式会社メディアファクトリー)ではないが、“分岐分類学の達人”といったところになるのだろうか。見開きに引用されている『釣魚大全』の一節、そして前書きに書かれていることから判断するに、この訳は大きく的をはずしていない。著者は明らかに読者に分岐分類学の達人になってもらおうと願っている。もちろん達人といっても、たとえば“面接の達人”のように面接試験を乗り切るだけの小手先の技術の習得を意味しているわけではない。分岐分類学の達人は技術の完全な習得だけでなく「目的に対して熱意、好奇心、そして喜びをもってアプローチする人」なのだ(前書き p. v)。はたして、本書を読めば本当に分岐分類学の達人になれるのだろうか。それを検討する前に、本書の一通りの紹介をしておく。

本書は4人の共著になっている。筆頭著者の E. O. Wiley については今さら言うまでもあるまい。1981年に出版された“*Phylogenetics: The Theory and Practice of*

Phylogenetic Systematics” (Wiley, 1981)の著者であり、分岐分類学理論の発展・教育普及に大きく貢献してきた一人である。もちろん魚類研究者としても大きな業績を残しており、最近では mt-DNA を使ってスズキ目の高次の類縁関係を研究している。D. Siegel-Causey についてはまったく知らなかったが、Wiley と同じカンザス大学自然史博物館の鳥類研究者のようだ。D. R. Brooks は魚類研究者には馴染みはないかもしれないが、カナダのトロント大学の寄生虫学者である。共進化の視点から分岐分類学の応用的側面を大きく発展させ、Wiley とともに進化を非平衡熱力学的に解釈した話題の書 (Brooks and Wiley, 1986) を出版するなど、驚異的なペースで研究を進めている。昨年 D. A. McLennan とともに出版した“*Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*” (Brooks and McLennan, 1991) はすでに関係各方面で評判の書となっている。4人目の著者 V. A. Funk はスミソニアン研究所の植物研究者で、分岐分類学の発展の初期の頃から多方面で活躍してきた女性である。Brooks とともに執筆した“*Phylogenetic Systematics as the Basis of Comparative Biology*” (Funk and Brooks, 1990) は、比較生物学における分岐分類学の応用的側面の要点をおさえたる手ごころなハンドブックである。このような強力な4人が執筆したワークブックであるから生半可なものではなからう。いやが上にも期待は高まる。

本書の章立ては次の通りである。

はじめに

第1章 序論、用語、概念

第2章 基本的な系統分類学の手法

第3章 形質推論とそのコーディング法

第4章 系統樹の作成と最適化

第5章 系統樹の比較

第6章 分類体系

第7章 共進化的研究

引用文献

練習問題の答

各章にはいくつかの節が含まれ、それぞれの節には“クイッククイズ”という簡単な練習問題がついている。この練習問題は読者がその場で自分の理解度をチェックできるようにつくられている。これとは別に、要所要所に“練習問題”が組み込まれている。こちらは理解度のチェックというより、理解をより深めて分岐分類学の手法を習得することが目的となっている。なかにはかなり

難しいものもある。各章の末尾にはすべて“注釈と参考文献”がついており、その章で言い足りなかったことを補足したり、読むべき参考文献を掲げている。ワークブックということもあってか索引はない。

第1章では表題通りに、導入的な解説と分岐分類学で使われる用語の定義、そして分岐分類学の概念の解説を行っている。Hennig に忠実な4人の著者は、ここでも自らの分野を cladistics と名乗らず phylogenetic systematics と名乗っているが、その由来を知らない人にとっては紛らわしいかもしれない。(以下、系統分類学=分岐分類学とする。) 彼らは冒頭で「分岐分類学の核となる概念は、共通祖先保有関係 (common ancestry relationship) を再構成するのに派生形質を使うことであり、共通祖先保有に基づく分類を行うことである」(p. 1) と宣誓し、自らの立場を明確にしている。さらに、生物間の関係に言及するには慣習的な分類学と表形学という二つの手段があるが、前者は直観(最終的には権威的思考につながる)、後者は全体的類似に依存した人為的な分類群をつくるのだとバツサリ切っている。あえて進化分類学にふれていないところは、この学派がネオダーウィニズムに依拠すると称して実は慣習的な分類学に他ならないことを意味しているのだろう。一方、分岐分類学者は再構成された系統樹を分類体系そのものとしてみている点を明確にし、単系統群の探索を分岐分類学の基本的な探求の対象と考えている。繰り返し述べられているのは、進化学における分岐分類学の重要性である。あまりにも当然のことだが、系図的な関係をもとに単系統群を反映するようにつくられた分類体系のみが、生物地理、共進化、分子進化、進化速度などの進化的な諸側面を研究するのに使えるのである。分類体系は分類学者だけが使うコミュニケーションの手段ではなく、進化の研究を進める上で基盤となる参照体系である。それを、単系統群に基づいて作成された分類体系が自分の感性に合わないからと否定してしまっただけでは、分類学の研究など切手収集家の作業と何らかわるところはない。[この点に関しては宮(1992)を参照。]

第1章の残りの部分では、生物のグループ、分類群間の関係、分類体系、進化プロセス、そして標本の属性等に関する用語をこれらの項目ごとに列挙し、それぞれに定義を与えている。これらの定義はその大半が Wiley (1981) から採用されており、両者のあいだに大きな違いはみられない。多系統群と偽系統群の扱いは相変わらず不明瞭で、これら二つのグループは必ずしも明瞭に識別できるものではないとしている。結局のところ、単系統群と非単系統群を識別するのが最も妥当な線なのだろう。

う。また、本書ではふつう“形質/形質状態”という用法が、“変換系列/形質”という用法になっていることに注意しなくてはならない。Wiley (1981) ではこの用法は曖昧であったが本書では一貫している。このような使い方を理由として彼らは、「“形質/形質状態”の組み合わせは“形質”を生物の属性そのものに言及しない用語にし、相同形質であるものもそうでないものも一緒に含む類型的(ク拉斯的)なものに言及する用語にしてしまう」(p. 9) としている。たいへんわかりにくい。要するに“変換系列/形質”の場合、変換系列に含まれる形質は互いに相同であることを前提としているが、“形質/形質状態”の場合、形質に含まれる形質状態は相同であるかないかをその言葉自身が明示していないということである。形質を生物の属性と定義する以上、属性そのものを指す用語にしようというのが彼らの目論見なのだろう。彼らの言葉を借りれば「タンポポは“花の色”を属性としてもっているわけではなく、“黄色い花”を属性としてもっている」(p. 9-10) のだから。

1980年代の教科書では明確になっていなかったものとして、形質の配列 (order) と極性 (polarity) の違いがある。本書でそれが明確になっているのも、コンピュータを用いた解析がごく当たり前になり、複雑な形質変化を扱えるようになった現実がある。要するに、形質の配列が決まっても極性が決まっていなかった場合もあれば(図1a)、極性が決まっても配列が決まっていなかった場合もあるし(図1b)、当然両方とも決まっている場合も(図1c) 決まっていなかった場合もある(図1d)。これらの状況を想定した解析がコンピュータ・アルゴリズムの発展にもなって可能になったのである。

第1章の最後に注釈として「Hennig (1966) にかわるものはない」と前置きする一方で、「変形分岐分類学の視点から書かれたより難しい本に Nelson and Platnick (1981) がある」(p. 11) などとアッサリ書いているところは、分岐分類学派における彼らの保守的な立場を浮き彫りにしており興味深い。

第2章では基本的な系統解析の手法を解説している。ここでは系統解析の三つの原則、すなわち“ヘンニッヒの補助原則 (Hennig's Auxiliary Principle)”, “分類則 (grouping rule)”, そして“包含/排他則 (Inclusion/Exclusion Rule)”を取り上げている。ヘンニッヒの補助原則とは「対立する証拠がないかぎりつねに相同性を仮定し、収斂や平行を仮定してはならない」(p. 14) とするものである。これなしには分類学者は何もできない重要な原則である。分類則は「共有派生形質は共通祖先保有関係の証拠になるが、共有原始形質、収斂、平行は共通祖

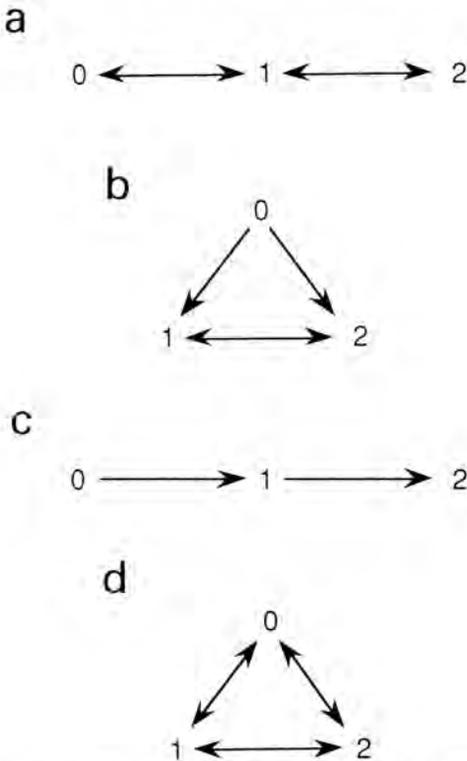


図1. 三つの形質からなる変換系列。(a) 配列は決まっているが極性が決まっていない場合；(b) 極性は決まっているが配列が決まっていない場合；(c) 配列も極性も決まっている場合；(d) 配列も極性も決まっていない場合。

先保有関係の証拠にはならない」(p. 14) とするもので、「類似」を系統関係の解析に役立つものと役立つまいものに明瞭に分ける規則である。包含/排他則は聞きなれないものであるが、「二つの変換系列から得られた情報は、各々の変換系列からつくられたグループが完全に包含されるか完全に排他されるとすると、単一の系統仮説にまとめることができる。グループ同士が重複するのは、情報を一つの系統仮説にまとめることができなかつたのであるから、複数の系統仮説を生むことを意味する」(p. 15) とするものである。要するに、一つ一つの変換系列から得られた系統仮説をどのように単一あるいは複数の系統仮説に組み込むのか明確にする規則である。引き続き実際の解析例が示され、読み進みながら系統解析の手法を理解できるようになっている。複数の系統仮説ができた場合に、最節約原理を使って仮説を選ぶことが天降り式にてでてくるが、門外漢の人にとっては何を言っているのかまったくわからないだろう。進化が最

節約的に起こることを仮定しているわけではなく、あくまでも仮説の選択規準として方法論的最節約原理を用いている点をもっとはっきり述べた方がよいのではないかという気がした。たださえ誤解を招きやすい概念だけに、その取り扱いには慎重になるべきだろう。最後に練習問題がいくつかついている。練習問題のレベルは一通りここまで読み進めればできる程度のものになっている。

第3章は形質解析とそのコーディング法の章である。初期の外群比較の原理 (Watrrous and Wheeler, 1981) が示され、その不備 (外群に複数の形質/形質状態がみられた場合など) が指摘されている。そこから、Maddison et al. (1984) の示したアルゴリズムの解説に転じ、外群間の関係が明瞭な場合の内群分岐点における形質/形質状態の決定法に関する詳細な説明が行われている。ただし、外群間の関係が曖昧な場合の対処法については、「こういう場合もある」と述べるにとどまり、知りたい人は原著にあたってくれとなっているにすぎない。外群間の関係などわかっていない場合の方が多いのだから、これはいささか無責任なような気がした。ただ、外群において一般的な形質だからといって、その形質を原始形質的と判断するのは誤っている点はきちんと指摘している。このあと形質のコーディング法について具体的事例と練習問題が多数示されており、読者が理解を深めるのに役立つ。

第4章は系統樹の作成と形質の最適化に関する章である。ここでは、系統樹の作成の具体例にすぐに取りかかって練習問題をやるようになっていく。さらに、ワグナー・アルゴリズムをもとにした最短系統樹の作成を具体例を使って示し、最適系統樹と各種の最節約規準を解説している。形質の最適化については変換促進 (ACCTRAN; ACCelerated TRANSformation series) と変換遅延 (DELTRAN; DELayed TRANSformation series) について詳しく解説している。同じトポロジーの最節約的な系統樹でも、形質の配置に関しては一通りではないことは、コンピュータで系統解析を行ったことのある人ならよくご存じのことかと思う。ステップ数が同数ならば、系統樹上で形質変換を促進すると逆転の方が平行より起こりやすくなり (ACCTRAN)、逆に形質変換を遅らせると平行の方が逆転より起こりやすくなる (DELTRAN)。分類学者にとっては系統樹のトポロジーさえ決まればあとはどうでもよいことなのでこの問題は深刻ではない。しかし、系統樹を進化の研究に使おうとすると、同じトポロジーの系統樹上で形質の配置が複数存在するようでは困るのである。今後、どのような形質配置が最適解になるのか研究の進展が望まれるところである。

第4章の最後で、近年のコンピュータプログラムで採用されているアルゴリズムの手短な解説を行っている。データ解析さえできればコンピュータプログラムの中身などまったく関係なくなってしまうのがふつうだが、このような手ごろな解説があると助かる。“注釈と参考文献”の項では、本書でふれられていない手法、すなわち整合性解析、最尤法、そしてブートストラップ法などの手法がほかにも存在することをはっきりと述べており、これらの出典を示している。ブートストラップ法は、方法の是非はともあれ系統樹の各分岐点に信頼限界を設定した画期的なものともいえる手法である (Felsenstein, 1985)。名前だけではどんな方法なのかさっぱりわからないし、数多くの論文で使われているのだから少しは解説してくれてもよいのではないかと思った。

第5章は“系統樹の比較”の章である。この章も前章の“形質の最適化”と同様、以前だったら考えもつかなかった章といえる。最初の節で解説しているのは、系統樹に関連した各種の尺度であり、これら尺度として樹長 (tree length)、一致指数 (consistency index)、そして F 比 (F-ratio) が取り上げられている。どの尺度もそれなりの問題を抱えていることは的確に指摘されており、実際にこれらの尺度を使おうとしている人は本書に書かれている問題点を考慮して使わねばなるまい。次節では、厳密・アダムス・多数合意系統樹の作成法など各種の合意法 (consensus technique) を解説している。今までこれらの手法をまとめてわかりやすく解説したものは見たことがなかったので、理解が深まるとともにたいへん助かった。当然のことながら、複数の系統樹をこれらの合意法によって一つの系統樹にまとめたものが、そのグループの系統の最良の推定になるかという点、そんなことはない。このことも本文中には書かれていなかったが、章末の注釈できちんと指摘されていた。要するに、系統樹同士を比較するとはいうものの、現在のところ問題点の多い方法はかりなのだ。ただし実際に論文を書くうえでこれらの尺度なり方法なりを使うのが現代の分岐分類学の“お作法”となっているので、ずいぶん便利な章といえる。

第6章は分類体系作成法に関する章である。本章は Wiley (1981) で詳しく解説された一連の“規定 (convention)”の焼き直し版である。冒頭で共通祖先保有関係を分類体系に反映させる重要性を再度強調し、分類体系作成に関する具体例と練習問題を多数つけている。

最後の章、第7章は“共進化的研究”という奇妙なタイトルがつけられた章である。もちろん分岐分類学そのものを扱った章ではなく、その応用的側面を“共進化”

という進化の一側面にくっただけである。著者の一人、D. R. Brooks の研究を知っている方ならこのタイトルが何を言いたいのかピンとくるはずである。彼が関心を寄せる寄生者と宿主にみられる種分化パターン的一致はまさに代表的な共進化の一例であるし、実は大陸移動や地理的分断によってもたらされる複数生物群にみられる種分化パターン的一致なども共進化というカテゴリーに入れられるのである。これらの問題をひとまとめにして扱っているため、最初は奇妙に感じる人も多いかもしれない。しかし、しばらく読み進めていくうちに著者の意図が明瞭になり、やがて著者が何を言いたいのかわかるようになっていく。

本章では系統樹のコーディング法の解説を手始めに、単一系統樹の解析と複数グループの解析に関する具体例と練習問題がつづき、分断生物地理学の基礎が学べるようになっていく。つづいて“欠失分類群 (missing taxa)”, “広域分布分類群 (widespread taxa)”, そして“分岐群内における同所性”の問題を論じ、その対処法をいくつか示している。いずれにしても、この分野は現在急速に発展中のものなので、これらの問題に対する完全な解決策はあえて示していない。

巻末には練習問題の解答が示されている。スペースの関係上、系統樹が解答になっているものは集合の包含関係を括弧で示す方法 [たとえば ((a,b)c)d)] が採用されている。そのため慣れない人は少々戸惑ってしまうかもしれない。しかし、ちょっと難しい問題の解答には短い解説がついているなど、著者の気遣いのあとがみられる。

以上で本書の紹介を終えるが、本書を読むことによって読者は本当に“分岐分類学の達人 (complete cladist)”になれるのだろうか？ 残念ながら読者のレベルにもよると言わざるをえない。ゼロからスタートする読者にとって、本書を通読しても何を言わんとしているのかまったくわからないままに終わってしまうだろう。最悪の場合は分野そのものに嫌悪感をもってしまいうちにちがいない。一方、分岐分類学の基本概念、すなわち冒頭でも述べられているように“共通祖先保有関係を再構成するのに派生形質を使い、共通祖先保有に基づく分類を行うこと”を正確に理解している読者ならば、本書はすばらしいワークブックになる。保守的なものとはいえ、現代の分岐分類学の諸側面をほぼ余すところなく捉えているばかりでなく、練習問題までついているなど、分岐分類学を志す人にとってこれ以上のものはない。今や中堅研究者の仲間入りをしてしまった私でさえ一通り読み終えたあとは「いい勉強になった」と思ったほどだ。(正直

言って知らなかったこともたくさんあった。) 邦訳もでた Eldredge and Cracraft (1980) や Wiley (1981) などのすでに標準書ともなったものに本書を加え、さらに PAUP (Swofford, 1991) 等のコンピュータプログラムのマニュアルを熟読し、ソフトを使いこなせるようになれば、少なくとも国内において恐いものはない。これから魚類の分類学・進化学(とくに進化生態学)を志す人には必携の書である。

引用文献

Brooks, D. R. and D. A. McLennan. 1991. Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology. Univ. Chicago Press, Chicago, xii + 434 pp.

Brooks, D. R. and E. O. Wiley. 1986. Evolution as entropy: toward a unified theory of biology. Univ. Chicago Press, Chicago, xiv + 335 pp.

Eldredge, N. and J. Cracraft. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology. Columbia Univ. Press, New York, vii + 349 pp. [邦訳: 系統発生パターンと進化プロセス. 1989. 篠原明彦・駒井古実・吉安 祐・橋本里志・金沢 至共訳, 蒼樹書房, 東京, 379 pp.]

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using bootstrap. *Evolution*, 39: 783-791.

Funk, V. A. and D. R. Brooks. 1990. Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. Smithsonian Inst., Washington D.C., 45 pp.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, xv + 263 pp.

Maddison, W. P., M. J. Donoghue and D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.*, 33:

83-103.

宮 正樹. 1992. (図書紹介) 進化学において分類学が果たすべき役割. *SHINKA*, 1(4): 75-83.

Nelson, G. J. and N. I. Platnick. 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia Univ. Press, New York, xi + 567 pp.

Swofford, D. L. 1991. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.0s. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

Watrous, L. E. and Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, 30: 1-11.

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, New York, xvi + 439 pp. [邦訳: 系統分類学: 分岐分類の理論と実際. 1991. 宮 正樹・西田周平・沖山宗雄共訳, 文一総合出版, 東京, xxii + 529 pp.]

(宮 正樹 Masaki Miya)

追記:

なお、著者の一人 (E. O. Wiley) から以下の正誤表が送られてきたので本書を既にお持ちの方は該当箇所を訂正されたい。

p. 74 の r の式は $r = g - s/g - m$ が正しい

p.107 の図 6.17 のキャプションの書き出しは "A phylogeny of hypothetical species of the genus *Mus*,..." が正しい

それ以外にも、p. 62 の下から 2 行目 "...MPR set of Y" の Y は誤りで、明らかに Z とすべきである。

会 員 通 信・News and comments

第 8 回魚類分類談話会

On the 8th Seminar for Systematic Ichthyology in Maizuru, November 29-December 1, 1991

京都大学農学部附属水産実験所(京都府舞鶴市長浜)において開催された第 8 回魚類分類談話会について簡単に報告する。

11 月 29 日(金): 午前中からやって来て、標本館で標本を調べる人もいたが、ほとんどの参加者は午後から夕刻にかけて集った。

談話しながら夕食を終えた後、めいめいか持参したスライドを映写するスライドナイトを楽しんだ。2-3 回前から始まったのだが、まだ参加者の 3 割ほどしかスライド持参者がいない。ほぼ全員が 1 枚でも持参するようになると、このスライドナイトもこの会に定着して、もっと

楽しく有意義になるのではないかとと思われる。

11 月 30 日(土): 朝食後、水産生物標本館の見学を行った。それが済んで、午前 10 時半から、約 30 名の参加者を得て、下記の話題提供があり、活発な論議があった。

話題 (10:30-18:00)

1. マグロとカジキの相違について
中村 泉(京大水実)
2. タウエガジ科魚類に見られる地理的形態変異
三木 徹(姫路市立水族館)
3. 中国新疆维吾尔自治区阿勒泰地区で採集された魚類
木村清志(三重水実)・森 拓也・片岡照男(鳥羽水族館)・細谷和海(養殖研)・伍漢霖(上海水大)・鈴木 清(鳥羽水族館)
4. アメリカの水族館紹介