

第3回千葉県立中央博物館シンポジウムの記録

——生物の進化と生物地理——

第3回の千葉県立中央博物館シンポジウムとして、「生物の進化と生物地理」に関するシンポジウムが1991年12月8日に中央博物館講堂で開催された。午前中は魚類、昆虫類、植物の具体的な生物群を用いた生物地理学の研究について3題の講演が行なわれ、午後は分類学、形態学や進化生態学などの一般論について5題の講演が行なわれた。ここでは、シンポジウムのプログラムと8題の講演要旨を採録した。ただし、粕谷英一氏と直海俊一郎氏の講演要旨は当日配布したものを新たに書き直したものである。また、三中信宏氏には本講演に基づく内容で、新たな論文(本冊第一論文)を投稿していただいたので、そちらもあわせてご覧いただきたい。

プログラム

12月8日

1. 望月賢二(千葉中央博)
暖海沿岸性魚類の生物地理
2. 直海俊一郎(千葉中央博)
ブチヒゲハネカクシ属(*Anisolinus*) (甲虫目、ハネカクシ科)の系統と生物地理
3. 大場秀章(東大資料館)
キリンソウ亜属(ベンケイソウ科マンネングサ属)の分類と生物地理
4. 三中信宏(農水省農環研)
分岐図の多次元幾何学: 分類学および生物地理学における言語としての順序理論
5. 河田雅圭(静岡大教育)
形態進化と進化の単位
6. 森田利仁(千葉中央博)
構成形態学的視点から見た生物の形態進化—主に貝類を例として
7. 宮 正樹(千葉中央博)
分岐図からみた適応仮説: “適応”それとも祖先からの“遺産”?
8. 粕谷英一(新潟大教育)
進化生態学における種間比較と系統関係

講演要旨

暖海沿岸性魚類の生物地理

望月賢二

近年、大陸の相対的位置関係の変遷や大陸地殻の発達の詳細が明らかになりつつある。さらに、深海底の掘削により採集した堆積物の研究などにより、海洋の発達や水温の変化などが、具体的な数値とともに示されつつある(Kennett 1982; そのほか)。このような古環

境復元についての研究の発展により、古環境の変遷と生物に関するデータとの比較に基づき、海産魚類の進化の姿を具体的に検討することが可能になりつつある。

化石のデータによると、真骨魚類の祖先は中生代初期に出現し、原始的なグループが繁栄したが、古第三紀における大きな絶滅期を経た後に、現生真骨魚類に直接つながるものが出現したと考えられている(Norff, 1985)。したがって、現生真骨魚類の生物地理学的研究には、とりえず古第三紀以降の環境変動を考慮すれば良いことになる。

第三紀における古環境の変遷において、暖海沿岸性魚類にとって重要な点は、以下のように要約される。第三紀初頭には、大西洋の拡大が続き、この動きは現在に至るまで続いている。一方、アフリカ大陸の北方への要素を含む回転運動も継続中であり、現在の地中海からヒマラヤ地方における一帯に沈み込み帯を含むテチス海と呼ばれる海が、その最後の段階として残っていたが、アフリカ大陸とインド亜大陸の北上などにより、少なくとも2千万年前頃までには消滅した。これ以後、大西洋域とインド洋域は陸地により分断された。一方、南極大陸・オーストラリア大陸・アフリカ大陸・南米大陸の分裂と移動により、南極大陸をめぐる寒流系が形成されたことなどに関連し、3千8百万年前頃を始めとし、数回の高緯度地帯の海水温の大幅な低下や海水準の低下などがあった。また、近年になり南北アメリカ大陸が、パナマ地峡の形成によってつながり、大西洋側と太平洋が分断されている(Kennett, 1982; Smith *et al.*, 1981)。

これらのことは、沿岸暖海性魚類にとって、高緯度地帯からの排除による分布域の帯状化と、帯状化した分布域の分断(小地域化)をもたらしたことを強く示唆している。これらの小地域は、陸地化、低温化、これらと組合わさった遠距離、水質などの要因を障壁とし、基本的に現在に至るまで引き継がれている。

現生真骨魚類の高位群中最大の群であるスズキ亜目

魚類は、熱帯・亜熱帯の沿岸を含む海域を中心に、もっとも繁栄している大きな群である。その中で、スズキ亜目の中でも原始的と考えられている下位スズキ亜目魚類の中で、ホタルジャコ科 Acropomatidae のスミクイウオ属 *Synagrops*, バケムツ属 *Neoscombrops*, ムツ科 Scombridae のムツ属 *Scombrops* などでは、西太平洋、南アフリカ東岸（一部北部インド洋沿岸を含む）、カリブ海・メキシコ湾海域という、遠く離れた海域に、同一種あるいは姉妹種が離れて分布している (Mochizuki, 1989a, b).

これらの分布パターンは魚類を含むいろいろな分類群に認められ、従来原始的群の証拠として片づけられてきた。しかし、これらの分布パターンを、先に述べた古第三紀以後の環境変遷の中で、どのように形成されてきたかを考えると、その形成が環境変遷の過程を強く反映していることが明らかになる。すなわち、2千万年あるいはそれ以前に、テチス海を中心に広く分布していた現生種あるいはその祖先の分布域が、高緯度地帯の寒冷化により帯状化し、さらに陸地化などにより小地域に分断された。その結果、上記海域に同一種あるいは姉妹種が離れて分布するようになった。

以上の結論は、以下の点を強く示唆する。第1に、少なくとも下位スズキ亜目魚類のなかで、上記分類群のレベルまでの進化は、主要な分布域の分断化をひき起こしたテチス海の消滅の時期以前に起こった。第2に、ここに示した分布域の分断化は「小さな種分化」を起こしたが、これら分類群が出現するような「大きな種分化」は、分布域の分断化が起こる以前に、テチス海を中心とする海域で起こった。第3に、海洋の生物の進化は、陸上動植物の進化に比べ、進化速度がはるかに遅い（グループを含む）可能性があり、両者の比較が進化研究において、重要な示唆を含む可能性がある。

一方、上記分類群中にも、これらの障壁を越えた、非常に広範囲な分布域を持つものもある。これらの群と分布域の狭い群との比較から示唆される、障壁を越えて分布域を広げるための条件についても検討する。

ブチヒゲハネカクシ属 *Anisolinus* (コウチュウ目、ハネカクシ科) の系統と生物地理

直海俊一郎

ブチヒゲハネカクシ属 *Anisolinus* はハネカクシ亜科 Staphylininae のハネカクシ族 Staphylinini, Xanthopygina 亜族に分類される小さな属である。本属の特徴（必ずしも全部固有新形質ではない）としては、次のような形質状態をあげることができる。つまり、下唇ひげの剛毛配列が2-5-0であること、小あごひげの第2節が先端に向い非常に太くなること、雌の第9背板基部内方に線状の硬化部が存在すること、雄の第

10背板において後縁部にかぎり長毛を供えること、などである。本属には、日本から5種、ネパールから1種、合計6種が含まれる。つまり、*A. elegans* sharp は、北海道から本州まで広く平地から低山地に分布している。*A. tsurugiensis* Sawada は四国の山地帯、*A. hayashii* Sawada は近畿地方の低山地帯から山地帯、*A. picticornis* Sharp は中部地方の山地帯、*A. taoi* Naomi は関東山地に分布している。さらに、ネパールには *A. rougemonti* Naomi が分布している。

Naomi (1991) では、ブチヒゲハネカクシ属に関する2つの系統仮説を発表したが、ネパールから新たに1種が発見されたことにより、ここではこの論文発表後に得られた新情報を加えて、これらの系統仮説を再検討する。

第1の仮説において、ブチヒゲハネカクシ属は *elegans* 種群と *picticornis* 種群に分類された。*elegans* 種群は胸部の点刻が非常に密で、中央に縦長の無点刻帯がないことで特徴づけられる。一方、*picticornis* 種群は胸部の点刻が疎であり、中央に縦長の無点刻帯があることで特徴づけられる。*elegans* 種群には *elegans* の1種だけが、*picticornis* 種群には *elegans* 以外の日本産4種とネパールの *rougemonti* の5種が含まれる。この仮説において、ネパールの *rougemonti* は日本産の *picticornis* 群と姉妹群関係を結ぶ可能性が高い。つまり、クラドグラムにおいては *picticornis* 群の基部から線引きされるであろう。この仮説は系統解析において外群を属という分類のカテゴリーとしては低いレベルに設定して（例えば近縁属の *Amichrotus* など）、形質解析を実行して、つくったものである。属のレベルで外群比較法を用いると、*picticornis* 種群に見いだせる胸部の点刻が疎であるという状態、雄交尾器の側片先端部が切れ込む状態は派生的となる。すると、これらの形質解析の結果、Naomi (1991) における図7のような非対称的なクラドグラムが作成される。この場合、*elegans* 種群から *picticornis* 種群が進化したと考えられる。

この仮説を受け入れるとブチヒゲハネカクシ属の進化は次のように解釈されるかもしれない。つまり、時間的に分岐の順序の早い *elegans* や *rougemonti* においては、後翅はよく機能して、飛翔が可能であった。Naomi (1991) で詳述したように、日本列島にはある段階のブチヒゲハネカクシの祖先種が二度侵入した。そして、日本列島の主に山間部において、*picticornis* 種群の祖先種は後翅を失い、異所的に種分化していった、というものである。

第2の仮説では、ブチヒゲハネカクシ属は、雌雄の第8腹節（背板と腹板）の基部が白い群、つまり、第8節が白と黒の2色である群（以下、二色群）と、その全体が黒色である群（以下、単色群）に分けられる。二色群には、*tsurugiensis*, *hayashii*, *elegans*, および

ネパールの *rougemonti* の4種が含まれる。一方、単色群には *taoi* と *picticornis* の2種が含まれる。*rougemonti* における雄交尾器の特徴(側片の先端部が非対称的であり、先が鋭く尖るという状態)や胸部の点刻が疎であるような状態を考えると、本種は仮説2において *tsurugiensis* + *hayashii* + *elegans* と姉妹群関係にあると考えられるかもしれない。つまり、クラドグラムのなかでは *rougemonti* は二色群の基部から線引きされるであろう。

この仮説は、系統解析において外群を亜科という比較的高い分類のカテゴリーに設定して形質解析を実行して、つくったものと解釈されるかもしれない。なぜなら、ブチヒゲハネカクシ属の胸部の点刻の形態や雄交尾器の側片の形態が、亜科レベルのそれらの形質進化を持ちだすことによって、仮説2の中でうまく説明されているからである。第一に、胸部の点刻が非常に密であるという状態は、ハネカクシ亜科内部では(特にハネカクシ族において)複雑な分布パターンを示しているが、ハネカクシ科において原始的であると考えられているようなシリホソハネカクシ亜科 Tachyporinae, ヨツメハネカクシ亜科 Omaliinae, そのほかの亜科などではあまり見いだせない。したがって、*elegans* やブチヒゲハネカクシ属の近縁属に見いだせる胸部の点刻が密の状態は、それが単一派生あるいは平行現象のいずれで説明されるかは別の問題として取り上げないとしても、いずれにせよ派生的と考えられるわけである。第二に、ハネカクシ科において、雄交尾器の原始の状態は、側片が一对認められるというものである。ハネカクシ亜科のみならず、ハバヒロハネカクシ亜科 Proteininae などにおいて、側片は癒着して、単棍棒状になる。この形質進化の道筋は広く受け入れられたものである。したがって、この方向性からブチヒゲハネカクシ属の雄交尾器の側片の進化を考えると、*taoi* や *picticornis* などに認められるような幅が広くて、先端部に切れ込みがある状態は、一对の側片が完全に癒着する前の状態で原始的であり、*elegans* や *hayashii* に見いだせる先に向い細くなる状態は、一对の側片が完全に癒着した状態で派生的であるということになる。

これらのことより、Naomi (1991) における図8のように研究群を2分割するような対称的なクラドグラムが作成されることになる。第2の仮説は、形質進化の観点からは次のように考えられるかも知れない。ブチヒゲハネカクシ属の祖先の状態(第1段階: *picticornis*, *taoi*)において、第8腹節は黒色の単色であった。その進化の第2段階として、第8腹節の基部は白色となった。ブチヒゲハネカクシを野外で採集するときに手でつかむと、ハネカクシは腹部先端をさきに突き出し、通常は第7腹節の中に納まっている第8節の白色部を誇示するような動作を示す。この第8節の色

彩は、警戒色とも考えられ、したがって、この段階では警戒色を伴うような色彩についての派生形質が進化したと考えられる。その第3段階(*elegans*)で、胸部の点刻が疎から密に変化するわけである。この属について全体的にみると、単色群から二色群が進化したと考えるわけであるが、これは仮説1とまったく逆方向の進化であることがわかる。

Tikhomirova (1973) はハネカクシの生態的属性を比較して、原始的な生態属性として、高湿度選好性、低温選好性などをあげている。彼女はこのような生態属性の進化を主に亜科レベルで、つまり大きな進化の道筋として論じている。もしこの方向性をブチヒゲハネカクシ属の種間に当てはめてみるのが妥当であるとしたら、仮説2は指示されるかもしれない。現在知られている6種のブチヒゲハネカクシにおいて、*taoi* や *picticornis* は *elegans* や *hayashii* と比べて明らかに、低温度(でおそらくより高湿度でもあろう)の環境に生息している。そして、このような生態属性の方向性と上述の第1から第3段階の形質進化の道筋が同じ方向であるからである。ただし、この仮説においては、機能した後翅をもつ *elegans* が、クラドグラムの先端部に位置することになる。しかし、低温の生息環境において後翅が容易に退化する傾向があることは広く認められている事実である。したがって、仮説2において、後翅の退化は3回平行的に生じたと考えても、不自然ではないであろう。

仮説2を受け入れた場合、本属の種分化の過程について推定が非常に困難である。*elegans* は日本列島の成立後に種分化したのかもしれないが、アジア大陸において上述の第3段階まで種分化がすでにすんでいて、その後日本列島に移動してきたのかも知れない。前者の仮説が正しいければ *elegans* のような胸部の点刻が密な状態をもつブチヒゲハネカクシ属に属する種は真に日本固有のものと考えなければならないことになる。後者の仮説が正しいければ、中国にも *elegans* によく似た代置種が分布していると仮定できる。とにかく、ブチヒゲハネカクシ属の系統学や生物地理学の研究は、アジア大陸の調査とりわけ、日本とネパールの間の空白地帯にどのような種が生息しているかの調査が非常に重要になってきた。その結果次第で、上述の仮説1, 2のいずれが正しいかを決定する必要がある。現段階ではいずれの仮説も質は異なっているが、ブチヒゲハネカクシの進化についての説明能力をもっている。

付記。シンポジウムの講演原稿を準備する段階における検鏡で、Naomi (1991) 論文中には述べられていないブチヒゲハネカクシ属を特徴づけると考えられる重要な形質を発見したので、書き加えておきたい。雄の第7腹板における毛帯は、*Amichrotus* 属ではよく知られたものである。この毛帯は雄だけに認められる

ことにより、交尾時における何らかの機能（例えば、雌をなだめるといようなもの）があると考えられる。*Amichrotus* 属では、第7腹板の中央より後方に大型の毛帯が認められるが、これに似たような構造をブチヒゲハネカクシ属においても見いだすことができた。つまり、雄の第7腹板の基部中央には、円形の非常に浅いくぼみがあり、その中央に規模の小さい毛帯が認められた。この構造は、Sharp (1889) も気づいていないほど小型なものである。ただし、この構造は *elegans*, *tsurugiensis*, *taoi* および *picticornis* の4種だけに見いだせ、今回は、*hayashii* および *rougemonti* については手元にある標本の数が少ないこと、およびそれらの標本の状態がよくなかったことなどにより、手元の標本から毛帯を見いだせなかった。しかし、この2種についても毛帯はおそらく存在するものと考えられる。次に、*Amichrotus* 属の毛帯との比較についてであるが、位置や毛帯の周囲の特徴などの違いから、これらが相同の器官であるかどうかは、よくわからない。また、この特徴の発見により、*Xanthopygina* 第2群に含められ、やはり同様な毛帯をもつ *Tympanophorus* 属 (Naomi, 1982) との類縁関係を、今後のブチヒゲハネカクシ属のハネカクシ亜科における系統分類学的位置を研究するときに考慮しなければならないかも知れない。

参考文献

- Naomi, S. 1982. Revision of the subtribe *Xanthopygina* (Coleoptera, Staphylinidae) of Japan. I. Kontyû, Tokyo 50: 125-133.
Naomi, S. 1991. Phylogeny and biogeography of the genus *Anisolinus* Sharp (Coleoptera: Staphylinidae) of Japan. Bull. Biogeogr. Soc. Japan. 46(1): 1-20
Sharp, D. 1889. The Staphylinidae of Japan. Ann. Mag. Nat. Hist. (6), 3: 108-121.
Tikhomirova, A. L. 1973. Morphological particularities and phylogeny of staphylinids. Nauka Publishing House, Moscow. 191 pp. (In Russian)

キリンソウ亜属（ベンケイソウ科、マンネングサ属）の分類と地理分布

大場秀章

地理分布とそれに関連した諸要因から時空間における系統群の進化の筋道を推定・解析する。これは歴史生物地理学的主要課題である。この研究のためには対象とする系統群の系統樹ならびに地理分布図が不可欠であるが、現在高等植物といえどもこの両方を提供し得るほどに解析が進められた系統群は僅少である。

ベンケイソウ科は世界の準乾燥地域で高度に多様化し、陸上植物の乾燥への系統進化を考察するうえで意味深い植物である。この科の系統分化についてはすでに若干の研究があるが、根拠に乏しい憶測の域を出な

い。

マンネングサ亜科は同科のなかでもっとも広い分布域をもち、形態的多様性からみても系統解明上重要なグループである。キリンソウ亜属は、その中核をなすマンネングサ属の亜属の一つで、同亜科としては花の花期と果期の形態上の差が大きく、通常の草本型をした植物体をつくり、葉に鋸歯があるという固有形質を持ち、これらの形質を欠くマンネングサ属さらにはマンネングサ亜科の系統分化を考察するうえで鍵になる一群である。

しかし、キリンソウ亜属では種レベルの識別も十分なされておらず、また分布図も不備な状態にあるため、現状ではその歴史生物地理的な解析はできない。

種レベルでの識別、形質解析とそれに基づくキリンソウ亜属の系統推定、さらに地理分布を明らかにし、生物地理学の立場から系統分化に対して考察することを目的とする研究を行なった。ここではこれまでの研究を紹介するとともに、歴史生物地理学の方法についてもコメントしてみたい。

これまでの解析では、キリンソウ亜属は単系統群を構成し、マンネングサ属内では派生的な一群と推定される。基部で合着する心皮、心皮の縫合線に沿う部分が果期に向けて著しく発達すること、これに加えて葉が扁平なこと、葉に鋸歯状の切れ込みがでること、節間が発達することなどが派生的形質と考えられる。

コーカサスキリンソウ亜属がキリンソウ亜属の祖先群と推定され、姉妹群をなし、さらにマンネングサ亜属はこの姉妹群の祖先群と推定される。ユキノシタ科や単型科とされるタコノアシ属は、キリンソウ亜属から派生した可能性が高い。

キリンソウ亜属内での種分化はアジア大陸中央部から東方の地域で進んでいる。東アジアの湿潤な環境にこの群は適応した可能性が考えられる。マンネングサ亜科では、祖先型に近いムラサキベンケイソウ属が東アジアで多様化しているが、環境と直結した栄養器官である葉の扁平化や鋸歯化、さらには地下茎を持つことなどの点はキリンソウ亜属と共通する。

しかし、分布のもっとも東縁にあたる日本の四国に分布するヒメキリンソウが、同亜属中でもっとも祖先的と考えられる。多雨な環境で祖先的形質を温存しつつ存続したと推定される。日本でのキリンソウ亜属の分化は特異な染色体数の多様性を伴っている。これは形態的分化と必ずしも一致しない。

本州西部、四国、九州のキリンソウ (AF) にみられる染色体数と形態的多様性は朝鮮半島南部にも共通すると考えられる。それに対して本州東部のキリンソウのそれは、朝鮮北部から中国のそれに共通するようである。この違いの意味するところは何か。

日本はキリンソウ亜属の解析上重要な位置にある。ヒメキリンソウの存在をはじめ、3種1変種が自生す

る。北海道の一部ではそのうちの2種1変種が同所的に生育している。隔離機構や種間雑種からキリンソウ亜属の種の特性が研究できる。

表 1. マンネングサ亜科の属レベルの分類

属 名	和 名	種数
<i>Sedum</i> (Sd)	マンネングサ	400
<i>Prometheum</i> (Pm)	ヒイロイワレンゲ	2
<i>Sinocrassula</i> (Sn)	テンジクイワレンゲ	2
<i>Rosularia</i> (Rs)	トキワイワレンゲ	25
<i>Rhodiola</i> (Rd)	イワベンケイ	49
<i>Pseudosedum</i> (Ps)	マンネングサモドキ	10
<i>Meterostachys</i> (Mt)	チャボツメレンゲ	1
<i>Hylotelephium</i> (Ht)	ムラサキベンケイソウ	27
<i>Orostachys</i> (Or)	イワレンゲ	10
<i>Perrierosedum</i> (Pr)	マダガスカルベンケイ	1
(付)		
<i>Penthorum</i> (Pt)	タコノアシ	2

表 2. マンネングサ属とキリンソウ亜属の分類

学 名	和 名
Subgenus <i>Aizoon</i> (Az)	キリンソウ亜属
<i>Sedum aizoon</i> (sAz)	キリンソウ (広義)
<i>var. aizoon</i> (AA)	ホソバノキリンソウ
<i>var. floribundum</i> (AF)	キリンソウ
<i>S. hybridum</i> (sHb)	イヌキリンソウ
<i>S. kamtschaticum</i> (sKm)	カムチャッカキリンソウ
<i>S. middendorffianum</i> (sMd)	ヤナギバキリンソウ
<i>S. odontophyllum</i> (sOd)	キリンソウモドキ
<i>S. selskianum</i> (sSl)	ケキリンソウ
<i>S. sikokianum</i> (sSk)	ヒメキリンソウ
Subgenus <i>Spathulata</i> (Sp)	コーカサスキリンソウ亜属
(Section <i>Spathulata</i>) (Sp)	コーカサスキリンソウ節
<i>Sedum spurium</i> (sSp)	コーカサスキリンソウ
<i>S. stevenianum</i> (sSt)	ヒメコーカサスキリンソウ
(Section <i>Stolonifera</i>) (St)	ツルダシキリンソウ節
<i>S. stoloniferum</i> (sSn)	ツルダシキリンソウ
Subgenus <i>Sedum</i> (Ss)	マンネングサ亜属
Subgenus <i>Telmissa</i> (Tl)	テルミッサ亜属
Subgenus <i>Balfouria</i> (Bl)	バルフォア亜属

分岐図の多次元幾何学：分類学および生物地理学における言語としての順序理論

三中信宏

分岐分類学における分岐図 (cladogram) は、派生形質状態の共有性に基づいて構築されるグラフであり、対象生物群の系統発生に関する仮説を立てるうえで、また個々の形質の進化パターンを分析するうえで極めて重要な役割を担っている。それに加えて最近では、生物地理学・歴史生態学・行動生態学においても分岐図の新たな利用可能性が開拓されはじめている。従来、分類学者がある意味で知的独占してきた分岐図 (およびそのほかのタイプの系統樹) は、いまや一般の進化生物学者が自らの研究のために活用できる基礎的情報 (対象生物群の比較データ) を提供するという新たな意義を持つようになってきた。

分岐図は形質分析の最終結果であると同時に、その後の分析の出発点でもある。分類学・系統学においては形質の分析方法そのもの (つまり分岐図を作るための形質情報の吟味) が理論研究の対象としてもっとも重要であり、ある意味でそういう形質分析の結果の図式表示にすぎない分岐図それ自体は副次的な重要性しか持たないという見解を分類学者は持つことがある。しかしその見解は進化生物学での分岐図の役割を過小評価している。一般に考えられている以上に、図式表現としての分岐図は本質的な問題を提起している。その理由としては次の2点が挙げられる。(1) 分岐図の定義の必要性: グラフとしての分岐図にはどのような情報が表現できるのか (そして実際に表現されているのか) を明らかにしなければ、分岐図を解釈することはできない。分岐図はある意味では形質情報のある属性を表現する言語といえるから、その言語の性格ははっきり定義されなければならない。分岐図の構造は形質分析から自動的に出力されても、分岐図に表示される情報の型を規定するのは研究者である。例えば、分岐図は系統樹そのもののなかそれとも形質分布パターンを示す図にすぎないのかという解釈の対立は、形質分析のレベルでは何も違いを生まないが (つまり分岐図の構造は同じ)、分岐図の進化的意味を考える上では大きな差違につながる。(2) 分岐図の比較の必要性: 複数の分岐図を構造的に比較する方法を開発し、それらに含まれる情報を抽出あるいは要約する必要性は、形質分布が不整合性を含む場合や、生物地理学で欠損種や広域分布種がある場合、共進化の分析で宿主と寄生者の分岐図を比較する場合など様々な場面で必要になってくる。これらの問題を解決する方法は、形質分析それ自体からは提供されない。むしろ、複数の分岐図の比較構造解析を行なうための別の理論がそこでは要求されているといえる。

分岐図の構造解析に先立って、分岐図の言語を明確に規定する必要がある。ここでは分岐図は共有派生形質に基づく分類群の包含関係を表示するグラフであると考えことにする。このとき、分岐図に表現されている情報は、包含関係という2項順序関係の情報の集合である。分岐図がある種の順序関係を表示しているならば、その構造的特性は順序 (partial order: Stanley, 1986) の理論を用いてうまく記述することができる。このように、順序理論を言語として用いることにより、上で指摘した問題にアプローチする道が開ける。

順序理論の観点から見た、分岐分析の概念的問題のいくつかを次に挙げる。

1. 分岐図による系統樹集合の分割

分岐図は対象となる生物群の部分集合すべてから成る冪集合の上で定義された順序構造である (正確には分岐図はある順序構造の Hasse 図表現である)。一方、祖先子孫関係という別種の順序関係を考えると、その祖先子孫関係が定義される集合のうえでの順序構造が系統樹であると規定できる。分岐図集合と系統樹集合の間には準同型写像が定義でき、その結果分岐図集合の各要素は系統樹集合を直和分割することが証明された。これは分岐図が構造的に系統樹よりも包括的なグラフであることの一つの証明である。また、複数の分岐図の構造をそれらの間で定義された写像に基づいて比較する試みは Page (1990) に見られるが、分岐図間の準同型写像を作ればその種の比較のための基礎が与えられるだろう。

2. 分岐図の集合 Boole 代数への埋め込み

冪集合上で定義される包含関係に基づく可能な順序構造のうち、全体集合を要素として持つ順序集合 (半束: semilattice) はその Hasse 図が分岐的な樹状図になる。したがって分岐図はある条件を満たす半束構造といえる。この半束構造にさらに空集合を付加して網状性を付与した構造を束 (lattice) といい、特に冪集合の全要素は集合 Boole 代数という束を形成する。この集合 Boole 代数という概念は順序構造としての分岐図をさらに一般化したものであり、任意の分岐図はある集合 Boole 代数の部分構造として実現される。集合 Boole 代数はその Hasse 図が多次元空間内の超立方体であるため、分岐図もまたその多次元空間の中に埋め込まれることになる。集合 Boole 代数は分岐図の構造を解析する理論的基礎を与える (Minaka, 1990)。

3. 分岐図の直和と直積

分岐図を多次元超立方体である集合 Boole 代数の一部分と考える利点の一つに、複数の分岐図に含まれる情報を統合できるとい点が挙げられる。分類群が

完全に階層的であるならば、対応する順序構造の Hasse 図は分岐的であるが、非階層的である場合には Hasse 図は網状的になる。この網状 Hasse 図は任意の分類群の集合の順序構造を正確に記述できる唯一の図式表現であり、交雑現象など系統樹の網状化を説明しうる進化モデルをまったく仮定する必要はない。網状 Hasse 図をもとにして、二つの分岐図の構造を統合する直和演算 (direct sum) と分岐図に不確定要素を組み込む場合の直積演算 (direct product) を定義することができる。例えば、直和は同程度に最節約的な複数の分岐図の情報を統合する場合に使える。一方、直積は帰属不明の分類対象を分岐図に組み込むときなどに使える。

4. 全順序拡大に基づく分岐図の情報量

順序理論はまた分岐図の順序情報量を測定することを可能にする。順序構造の情報量は全順序拡大 (linear extension) を調べることにより測定できる。この全順序拡大を用いることにより、個々の分岐図の順序情報量のみならず、網状 Hasse 図の形式に統合された任意の分岐図の集合全体の情報量を数値化することができる。例えば、従来から非階層的な分類群の配置の表示に用いられてきた多分岐的分岐図は、全順序拡大の尺度のもとでは、対応する網状 Hasse 図と比べて順序情報量が小さいという結論が得られる。

一般の順序構造の図式表現 (Hasse 図) に関しては様々な側面から理論的研究が進んでいる (Rival, 1989)。分岐図もまたその例外ではなく、分岐図それ自体が理論研究の対象となりうるのである。順序理論はそのための手段を提供している。歴史的に見れば、学問領域としての順序理論 (束論) は記号論理学 (symbolic logic) と姉妹関係にある。過去には Gregg (1954) などが記号論理学を分類学の言語として用いた。その延長線上にある順序理論は現代の理論分類学における一つの言語としての役割を果たし得るだろう。

参考文献

- Gregg, J. R. 1954. The language of taxonomy: an application of symbolic logic to the study of classificatory systems. Columbia University Press, New York.
- Minaka, N. 1990. Cladograms and reticulated graphs: a proposal for graphic representation of cladistic structures. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan* 45: 1-10.
- Page, R. D. M. 1990. Component analysis: a valiant failure? *Cladistics* 6: 119-136.
- Rival, I. 1989. Graphical data structures for ordered sets. *In* Rival, I. (ed.), *Algorithms and order*, pp. 3-31. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Stanley, R. P. 1986. *Enumerative combinatorics*,

形態進化と進化の単位

河田雅圭

断続平衡説が主張するような形態進化—形態の長期安定と急激な変化—が一般的な事実であるかどうかに関わらず、形態進化の速度と分子進化の速度は一致していない、という見解は多くの研究者がみとめることであろう。分子レベルあるいは遺伝子レベルの進化は、突然変異、遺伝的浮動、自然選択、などの要因によって起こる遺伝子頻度の変化によるものであり、それは遺伝子プール（遺伝子交流集団）内での現象である。つまり、分子進化は、遺伝子交流集団における進化といえる。したがって、各々の遺伝子交流集団は、異なる遺伝子頻度や塩基配列を進化させることになる。それでは、形態の進化は各遺伝子交流集団ごとに独立に進化していくのだろうか。つまり、形態の変化は、分子進化と同じ集団（単位）で生じていくのだろうか。

もし、形態が遺伝子の頻度変化に伴って変化しているのであれば、形態の変化は、ある程度、遺伝子交流集団ごとに変化していくはずである。もし、形態進化が形の法則や発生的な制約によるものであれば、遺伝子交流集団や系統関係とは、無関係に進化が生じることもあるはずである。

今回の発表では、形態の進化の単位が、遺伝的交流集団、繁殖隔離集団、単系統群などとの程度一致しているのかを調べ、さらに、形態進化に関わるいくつかの要因を調べるためには、どのような集団を扱うべきかを検討してみたい。

構成形態学的視点から見た生物の形態進化 ——主に貝類を例として——

森田利仁

生物の骨格形態は一見すると実に多様であるが、その多様さの中にもいくつかの規則性が認められる。過去の長い進化の歴史を通して、なぜそのような規則性が保持されてきたのかという問題については、構成形態学 (constructional morphology: Seilacher, 1970; Schmidt-Kittler and Vogel (eds.) 1991) と呼ばれる学派の研究者による、多くの研究がある。しかし、その研究史は形態の機能的—適応的な制約を強調する立場と、ボディプランに内在する制約の面を強調する立場との間で揺れ動いてきたといえる。ここでは、古典的な機能形態学が持つ問題点、発生学的研究が与えた影響、という2つの観点から構成形態学の研究史を考察し、最後に貝類の殻の形態形成の研究を例として、

今後の展望について論ずる。

機能形態学

生物の形態進化について考察するときにまず注目されるのが、多くの組織形態がその組織の機能とよく対応しているという事実である。骨格形態についても、その支持器官としての役割、外敵からの保護、行動様式に対する効率というような視点から、形態の持つ適応的な意義について論じたものが多い。そのような研究から導かれる一般的な結論は、形態進化が強い淘汰圧の下で進行したということである。

しかし、多くの場合ある骨格形態がその生物にとって機能的—適応的であるということと、ボディプランに内在する強い制約を受けているということとは矛盾しない。両者は決して排他的な関係ではない。ここに、Gouldの指摘する functionalist と structuralist との論争の元がある。同一の現象を見ても、前者は形態進化を制限する要因として淘汰を重視し、後者は生物体に内在する制約を重視するという両方の立場からの説明が可能なのである。構成形態学の初期の研究の多くは、この両論成立の問題を克服していない。

発生上の制約

自然淘汰の素材となる潜在的な変異に制限があるか否かという問題は、結局、生物の形態を静的に観察したのでは解決されない。論争の決着のためには、ボディプランとはなにか、その発生上の制約とはなにかという、発生学の本質的な問題から入っていかねばならない。

現在、形態形成・発生の原理に迫るのには2つの潮流がある。一つは空間的時間的な遺伝子発現の調節という生命現象の本質的な問題に対するアプローチである。これについては、演者のよく扱うところではないし、また骨格形態の形成という発生の末端現象について、今のところ示唆を与えるほど進んではないと思われる。むしろ、形態形成に関与する様々な物理・化学的な反応過程の特性の研究からアプローチするもう一つの潮流の方が、現在のところ多くの示唆を与えてくれる。形態進化が、遺伝子突然変異によって引き起こされるということについては、現在のところ異論の余地はないが、遺伝子の変化は発生に関与する様々な物理・化学的過程のフィルターを通して、形態の変化に影響を及ぼしているはずである（発生上の制約, Alberch, 1982を見よ）。

このような視点から骨格形態の形成過程について研究した例として、今後形態進化を理解する上で注目される二つがある。一つは、両生類の手足の発生に関する実験と理論の両方からの研究である (Oster *et al.*, 1988; Muller, 1990)。これらの研究から演繹された形態変異パターンと、化石記録で示される進化パターン

との間に密な対応関係があることが示唆されている。もう一つは、貝類の殻形態に関する研究である。

貝類の形態形成と進化における制約

貝類の形態形成についての従来の研究は、1) 付加成長に関する純粋数学的な研究、2) 形成する組織（外套膜）の力学的な特性に注目した研究、3) 外套膜内の細胞間相互作用に関する理論的な研究の3つに分けることができる。これらは、殻形態を決定する過程に関与する重要なサブシステムである。2) のサブシステムの研究から、巻貝の殻口形態の進化に見られる規則性、刺の形態と出現場所に関する規則性などが、外套膜の膨張パターンを反映した制約であるということが示唆され (Morita, 1991a, b)。また 3) の研究から、殻に認められるカラーパターンが殻サイズに規制されて決定されるということが示唆された (Meinhardt and Klingler, 1987)。将来的には、3つのサブシステムを統合することにより、より重要な発生上の制約の存在が導かれる可能性がある。

参考文献

- Alberch, P. 1982. In J. T. Bonner (ed.), *Evolution and Development*. pp. 313-332. Springer-Verlag, New York.
- Meinhardt, H. and M. Klingler. 1987. *J. Theor. Biol.* 126.
- Morita, R. 1991a. *J. Morphology* 207: 81-92.
- Morita, R. 1991b. *J. Morphology* 207: 93-102.
- Oster, G. F., N. Shubin, J. D. Murray and P. Alberch. 1988. *Evolution* 42(5): 862-884.
- Schmidt-Kittler, N. and K. Vogel (eds.) 1991. *Constructive Morphology and Evolution*. 409 pp. Springer-Verlag, New York.
- Seilacher, A. 1970. *Lethaia* 3: 393-396.

分岐図からみた適応仮説：“適応”それとも祖先からの“遺産”？

宮 正樹

生物分類学において 1970 年代から激しく繰り広げられてきた三学派（分岐分類学派・進化分類学派・表形学派）間の理論闘争もすでに過去のものとなった。個々の方法論上の問題は別として、1) 一般参照体系としての分類体系は生物の祖先共有関係 (common ancestry relationship) を反映すべきものであること、そして、2) そのような関係を再構成するには共有派生形質 (synapomorphy) を用いるべきであること、という分岐分類学の二つの基本見解は、今や分類学者の共通認識となったといっても過言ではない。

このような遺伝的關係でも表形的關係でもない系譜的關係 (genealogical relationship) が分岐図として多数発表されるに従い、これを用いて様々な進化現象を再検討しようという動きが出てきた。例えば、異な

る分類群の分岐図間にみられる一致・不一致をもとに生物相の進化を構築しようとする分断生物地理学は、中でももっとも成功を収めつつある分野といえよう。また、種分化、大進化、共進化、適応などの進化に係わるほかの諸問題でも、分岐分類学は積極的に適用されてきた。今回の発表ではこの中でも特に「適応」、すなわち生物とそれをとりまく環境との機能的適合の進化に焦点をあて、分岐図からみた適応仮説の検証について Brooks and McLennan (1991) の歴史生態学的立場から論ずることとする。

まず、適応を論じるにあたって、対象生物群の系統関係を無視した場合にどのような問題が生じるのか、簡単な例を使って説明する。

例えば、われわれが A という種の生活史に関心をもっていたとする。種 A は一生の間に多数回の産卵を行なう。「なぜ A という種は多数回産卵を行なうのか？」という問いかけに対する生態学者の答えは、その損得勘定 (cost/benefit) を計算することによって得られるかもしれない。しかし、この問題を種 A が属する単系統群の系統関係からみると、別の像が浮かび上がってくる。

ここで種 A が属する単系統群 (A, B, C, D) とその外群 (X) の系統関係を図 1 のように設定してみる。さらにこの系統樹上に二つのタイプの産卵様式 (多数回産卵と 1 回産卵) の分布を示し、形質最適化 (character optimization) により両者の起源した場所をマッピングしてみる。そうすると「なぜ A という種で多数回産卵がみられるのか？」という先ほどの問いかけに対する答えは、単に「祖先がその特徴をもっていたから」ということになる。つまり、種 A は祖先が過去に環境に適応して獲得した生活史上の特徴（この場合原始形質）を単に維持してきたにすぎない（維持せざるをえなかった？）のである。したがって、このような系統関係の枠組みにおいて、現時点の環境下における適応を論じるとしたら、われわれは「なぜ種 D は一生の間

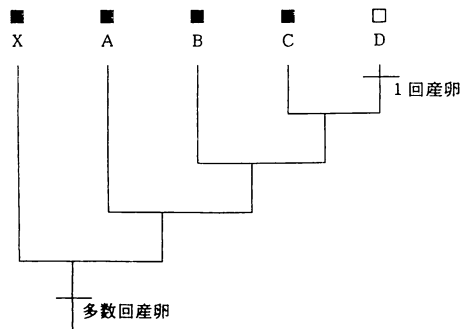


図 1. 4 種 (A, B, C, D) とその外群 (X) の仮説的系統関係と産卵様式の分布。■：多数回産卵；□：1 回産卵。両形質が起源した場所は形質最適化により決定した。

に1回しか産卵を行なわないのか？」という問いかけをするのがより適切ということになる(図1参照)。なぜならこの場合Dは“祖先からの遺産(原始形質)”としてこのような生活史上の特徴を有しているのではなく、(おそらくは)現在の環境に近い環境に適応してこの特徴を有するようになった(派生形質の獲得)からである。

上の議論からつぎのことがいえる。「適応」を現在の側面からのみ論議する危険性は無視できない。種間に横たわる系統関係を考慮しないかぎり、それはつねに「祖先からの遺産」を論じる可能性をもつ。(もっとも「なぜ彼らが遺産を継承せざるをえなかったのか」という別の興味深い問題を提起しているともいえる。)

このような「系統発生の枠組みからみた適応の問題」を時間が許すかぎりつぎのいくつかの点から論じることとする。1)問題設定の方法、2)適応的進化の方向性、3)共通適の問題、4)収斂的な適応、5)発散的な適応、6)“系統的制約”の問題。

参考文献

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.

進化生態学における種間比較と系統関係

粕谷英一

進化生態学では、比較法あるいは比較の名の下に(本稿では種間比較と呼ぶ)“種の平均的性質”を考え(種内の変異を一応無視することになる)、複数の“平均的性質”の間の関係や“種の平均的性質”と環境条件との関係から生態学的な一般論を引き出したり、あるいは検証したりすることが行なわれてきた(日本の生態学者による代表的な例として、伊藤, 1959, 1978 などがある)*¹⁾。

だが、種間比較では多くの場合、種を横断的に並べてそこに見られる全体的な傾向について論じるのが普通であった。例えば、2つの性質XとYについて、1つの種を1つの点として図1のような散布図を書き相関や回帰によって形質Xと形質Yの間の関係を検討し、形質Yの進化に形質Xが影響を及ぼしてきたという種類の結論を導くことは広く行なわれてきたといえよう。図1のような場合にはXとYのあいだの相関を調べることになる。その際、統計的推論の大前提である個々のデータ点の独立性は暗黙のうちに仮定されていることになる。しかし、種間比較の場合には

*¹⁾ だが、このことは、種が進化の単位といった特別の意味を持つユニットであることを意味するものではない。

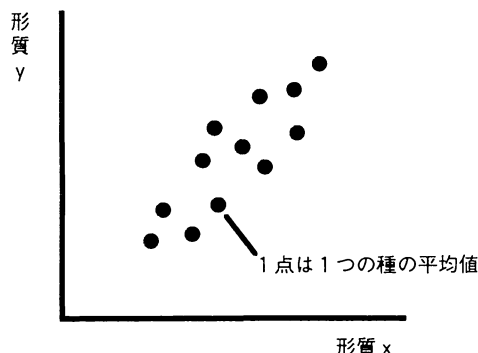


図1. 形質xと形質yの値の散布図。

1つ1つの種は統計的に独立とはいえないのが普通である。図2のような例を考えてみればわかるように、現存の種は過去の系統的な進化の歴史を共有していることのために、種間比較における独立なデータ点とはみなせないのである。したがって、個々の種を横断的に並べて相関をとったりする方法は一般的には妥当性を持たないことになる。これが以下、種間比較における系統の制約(あるいは単に、系統の制約)と呼ぶ問題である。そこで、種間比較を行なうためには系統の制約に対処するための何らかの方法が必要になってくる(現存種の横断的な種間比較は暗黙のうちに図3のような系統樹を仮定していることになる)。

さて、系統的に近い種は近い“平均的性質”を持つことが多いと考えられる。だが、種間比較で抽出したのは系統的な類似による形質の類似ではない。『生態的压力と系統発生的慣性』(E. O. Wilson, 1975)という表現に即していえば、進化生態学で扱いたいのは生態的压力の方であり系統発生的慣性の効果ではないのである。系統発生的慣性の効果は、むしろ除去してはならないものである。これを、

種間の類似=生態的压力+系統発生的慣性
と書き表すと、種間比較で調べたい生態的压力の部分は、概念的に、

生態的压力=種間の類似-系統発生的慣性
と表現することができる。つまり、現存の種を横断的に比較したデータから系統の効果を引き算してやればよいわけである。現在までに考えられてきた系統の制約を考慮した種間比較の方法は基本的にはこの考え方によるものであり、系統の効果を知ることにより現存種の横断的比較のデータにみられるパターンから除去しようというものである。すると、その目的のためには系統の効果はわからなくてはいけないことになる。そして、系統の効果はなるべく正確にわかる必要があるということにもなる。

Ridleyの方法と離散的形質の種間比較

種間比較において系統関係を考慮する必要があるこ

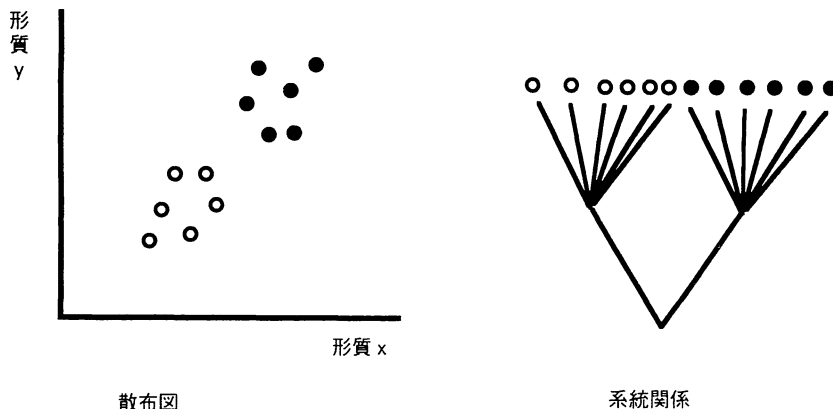


図 2. 現存種の横断的比較の誤りの例 (Felsenstein, 1985 の図を改変). なお, この図が示していることは離散的な形質 [分割表の形式] でも同様に当てはまる.

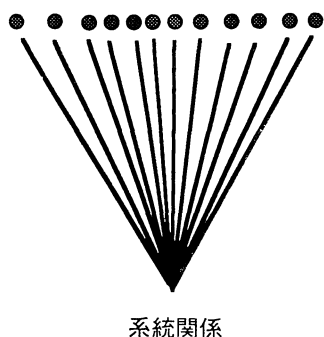


図 3. 種の横断的な比較が暗黙のうちに仮定している系統樹.

とは、過去、多くの論者によって指摘されてきた。しかし、最近になって具体的なデータの取扱いの方法も精力的に発展させられてきた。この最近の波の始まりとして、Ridley の一連の仕事は大きな意義があると思われる (Ridley, 1983 など)。

Ridley の方法は基本的な考え方としてはむしろしくない。2つの離散的な形質を種間比較で調べているとして、cladistic な方法により系統樹と祖先の形質状態がわかったとしよう。簡単のため、それぞれの形質で形質状態は2つずつとする。片方の形質である特定の形質状態のときにもう片方の形質ではある形質状態が進化しやすいとすれば、両者のあいだには進化的な意味で関係があるといえるであろう。Ridley はこの関係を次のような 2×2 分割表にまとめて検定することを考えた。系統樹の枝のうち2つの形質のどちらかで変化があったものを取り出す。そして、そういう枝を変化があった後の形質状態によって分ける。形質は2つで形質状態は2つずつあるので、枝は4通りに分けられ 2×2 分割表にまとめられる。この分割表の検定は多くの統計学の教科書にあるように χ^2 検定や Fisher の正確確率検定 (直接法) でできる。

すなわち、Ridley は、ある形質の進化がどのような条件 (別の形質の状態や環境条件) で起こりやすいかは、ある特定の形質状態の組合せを持つ末端種の数ではなく、独立な進化の回数の方で評価されるべきだと考えたことになる。(Ridley は終点の形質状態に注目して分けたが、同様の考え方でそのほかの分け方も可能である。)

この末端種の数ではなく独立な進化の回数こそが重要だという考え方自体は決して奇異なものではない。たとえば社会性昆虫の進化は血縁選択の理論の適用の成功例として知られている。不妊のワーカーは膜翅目で少なくとも11回独立に進化したのに対して (11回という数字にいくらかの変化があってもここでの議論には影響しない) それ以外の昆虫ではシロアリの1回だけ (ただし、アブラムシなどを除く) といわれるように膜翅目で集中的に見られる。ここから、haplodiploidy と不妊のワーカーの存在のあいだに関係があるとし、多くの議論が行なわれてきた (厳佐, 1990; 粕谷, 1990)。この11回とか1回とかは独立な進化の回数である。つまり、社会性昆虫における不妊のワーカーの進化では、独立な進化の回数こそが重要であることについてはある程度当然のことと受け取られてきたといえる。

この11回以上や1回ということが膜翅目での不妊のワーカーの進化のしやすさを物語っているとする考え方は、現在どれだけの種で不妊のワーカーが見られるかという現存種の数ではなく独立な進化の事象の回数の方が、進化においてどのような要因が重要であったかという議論では本質的であるという内容である。これはこの点で Ridley の考え方と同じなのである。

Felsenstein の方法

Ridley の方法は離散的な形質を扱うものであった。しかし、種間比較で扱う形質には連続的な形質も多

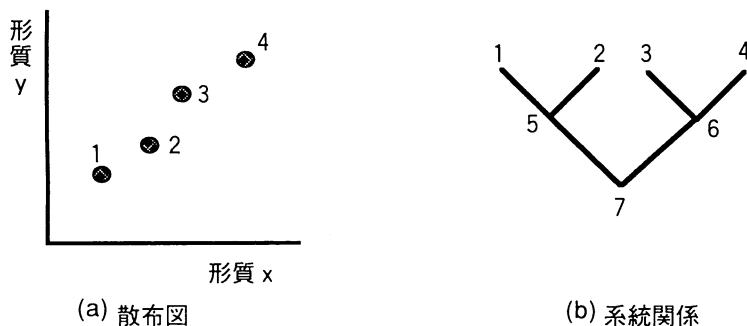


図 4. Felsenstein の方法. 1, 2, 3, 4 は現存の種, 5, 6, 7 は分岐点.

い. Felsenstien (1985) は, 種間比較のそれまでの方法を批判的に総括した論文で, 種間比較の対象とする種のあいだの系統関係を知ることなしに種間比較ができるような便利な方法はないと指摘して, 系統に直接には興味や関心のない研究者はフラストレーションを感じるだろうがそれでも系統関係を知らねばならないのだと述べた. それでは, 系統関係がわかれば, それは種間比較ではどのように役立つのだろうか. Felsenstein が示した方法は (同様の発想はその以前にもあるであろう) その後の系統関係を考慮した種間比較のさまざまな方法で使われているものである.

たとえば, 図 4(a) のような 4 種がありその間の系統樹は図 4(b) のようであるとしよう. このとき, たとえば分岐点 5 のすぐ下の種 1 と種 2 のあいだの比較は系統関係の影響を受けないと考えられる. また, 分岐点 6 のすぐ下の種 3 と種 4 の間の比較についても同じことがいえる. つまり, ある分岐点とそのすぐ下にくる種 (あるいは分岐点) (Grafen はこれを放散—radiation と呼んでいる) を取り出し, 比較にはこの種 (あるいは分岐点) の間でだけ行なえば系統関係の影響を受けずに比較ができると考えられる. 一般的に言えば, ある分岐点のまわりでのみ比較を行ない, それをすべての分岐点について繰り返すのである.

Grafen (1989) や Pagel and Harvey (1989) の方法なども Felsenstein と同様の考え方を使ったものであり, その後, 量的な形質をあつかう種間比較の多くの方法が Felsenstein のアイデアを使っている.

種間比較についてのいくつかの問題

さて, 種間比較は, 生活史戦略や警告色, 安定性比, 交尾相手に対する選好性など進化生態学のテーマの多くについて行なわれてきたおなじみの方法である. 『種間比較では系統関係を考慮する必要がある』ことは今日ではほとんど常識として成立しそうになっていると考えられる (例えば, *Evolution* などの雑誌を見ても, 系統関係を考慮しない種間比較の論文は急速に減っている). たしかに, 系統関係を考慮しなければいけないということは種間比較の作業に困難とフラスト

レーション (Felsenstein, 1985) を持ち込むものである. また, 系統関係を考慮した種間比較のためには系統樹や祖先形質状態の推定が必要になるのが普通であるから, 系統分類学がかかえるいくつかの問題 (重荷?) を共有することにもなる (Harvey and Pagel, 1991 参照). だが, 種の横断的比較は, 一見何の仮定もしていないように見える場合でも, 図 3 のようになりきびしい暗黙の仮定をしている可能性があることも見逃せない. もう, 系統の制約に眼をつぶって種間比較をすることには無理がある.

種間比較において系統の制約を考慮することは日本語ではあまりまとまっては議論されてこなかった. 以下, いくつかの仮想的な質問に答える形で議論していく.

統計的方法の使用を避ければ系統の制約の問題は回避できるか. 系統の制約という問題は, 前述のように統計的な推論の大前提が成り立たないというように表現されるから, 統計的な方法を使うのをやめれば系統的制約の重石から逃れられると考えられるかもしれない. だが, 統計的方法の使用をやめれば, 例えば, 図 1 や図 2 のようなプロットを見て相関係数を求めることもなく, それぞれの研究者の印象で正の相関があるとかないとかいうことにもなりかねない. 主観的要素が入ることをなるべく避けるには統計的方法の使用は避けられず, 統計的方法を使う点からも系統の制約からは逃れられないのである.

系統の制約はたいして大きな影響のないものか. 系統の制約というのが実際にはどのくらい影響のあるものなのだろうか. もし一般的にその影響が小さければ系統の制約はあまり大きな問題にはならないだろう. 系統の制約の影響の大きさを示す典型的な例として, メスの交尾相手に対する選好性と寄生者の関係についての Hamilton と Zuk の仮説を, 鳥を対象とする種間比較で検証しようとする研究の例があげられる (具体的な内容については, 長谷川, 1992 参照). この例では, 系統の制約を考慮に入れるかどうかで結論はかなりちがってきている. また, シミュレーションによるいくつかの研究 (Martins and Garland, 1991 や

Grafen, 1989 など) では種を横断的に比較すると本当は存在しない相関を検出する(統計学で言う第1種の誤り)などの誤りがかなり高くなることがわかっている。

系統学的方法と進化生態学的方法は別の問題を扱うのか 従来、系統樹のうえでのある形質の進化を扱う仕事とある形質がどのような選択圧のもとで進化したか(あるいはどのような形質の組合せが同時進化するか)を扱う種間比較は別の問題を扱っているにとらえられることがよくあった(伊藤, 1992 参照)。前者を系統学的方法、種間比較を進化生態学的方法と言い換えれば、両者が種を一応の単位として扱っている点では共通していても、ちがった問題を扱っていると考えられることが多かったという主張は理解されるだろう。しかし、(種を取扱いの一応の単位として認めれば)個々の種の形質の進化をまとめたもの以外には、何か一般的な形質の進化というものがあるわけではないのだから、両者は実は生息環境に由来する選択圧という問題を除けば、ほとんど同じ情報に基づいてよく似たことを分析しているといえよう。系統学的方法と進化生態学的方法が別の問題を扱うというような理解は、種間比較が系統の制約を正面から取り扱うことがあまりなかったことのあらわれかもしれない。

系統的な制約を考慮することにより種間比較は面倒なものになったか種間比較はこれまで各種ごとの形質などがわかればそれでできてしまうものと考えられることも多かった。しかし、今後は系統の制約を考慮するしないことは無理に近い。すなわち、系統には興味がなくとも系統を知らねばならないわけである。Felsenstein (1985) は、系統自体に興味があるわけではないのに系統について知らなければならないのはフラストレーションがたまる状態であると述べている。余計な仕事が増えて種間比較は面倒になったという印象があるかもしれないが、あることをより正確に知るためには直接には関係がないように見えることを調べなければならないことは進化生態学で適応度を調べるときに分子の手法を使わねばならないことがあるようによくあることである。種間比較における系統的制約の問題も、それを考慮することにより種間比較の分析の能力が向上すると見るべきものである。

系統的な制約を考慮することは実際には困難か 種間比較で系統の影響を考慮するのは実際にはむずかしいという考えもあるかもしれない。だが、系統樹が不明の分類群では、種間比較を行なう研究者自身が種間比較で使うのと別の形質のセットを使って系統樹を作ったという例さえもある。また、Grafenの方法などではコンピューター・プログラムが著者自身により配布されている。系統関係を考慮した種間比較では、系統樹や祖先形質状態の推定が必要になることも多い

が、そのためのソフトウェアには PHYLIP や PAUP, MaClade などよく知られたものがいくつもある。

結 び

種間比較は進化生態学でパターンの発見や仮説の検証における強力な方法の一つであり、今後も使われていくと考えられる。『種間比較では系統関係を考慮する必要がある』ことは現在ではいくつもの実例で示され、当然のこととして受け入れられつつある。したがって、現時点では、すでに不十分であることが判明していることがわかっている種を横断的に比較する方法を使い系統関係をまったく考慮しないのは不適説の領域を越えているといえるだろう。

なお本稿では種間比較の個々の方法や適用例はほとんど取り上げなかった。これについては種間比較の総説 (Harvey and Pagel, 1991 や Harvey and Purvis, 1991 など) を参照していただきたい。本稿では種間比較と系統の制約の問題の一端に触れたに過ぎず、今後、機会があれば再び論じたい。

謝 辞

この問題については、当博物館のシンポジウム以外でもさまざまな方々に議論を求めコメントをいただいた。著者は系統分類学の門外漢であるので、この面からのコメントがいただければ幸いである。

引用文献

- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-15.
Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B* 326: 119-157.
Harvey, P. H. and M. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford Univ. Press.
Harvey, P. H. and A. Purvis. 1991. Comparative methods explaining adaptations. *Nature* 351: 619-624.
長谷川真理子. 1992. クジャクの雄はなぜ美しい? 紀伊国屋書店.
伊藤嘉昭. 1992. 講座進化 第7巻 pp. 3-37. 東京大学出版会.
巖佐 庸. 1990. 数理生物学入門. HBJ 出版局.
粕谷英一. 1990. 行動生態学入門. 東海大学出版会.
Martins, E. P. and T. Garland Jr. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous character: a simulation study. *Evolution* 45: 534-557.
Pagel, M. and P. H. Harvey. 1989. Comparative methods examining adaptation depend on evolutionary models. *Folia Primatol.* 53: 203-220.
Ridley, M. 1983. *The Explanation of Organic Diversity*. Oxford Univ. Press.
Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Belknap Press of Harvard Univ. Press. [日本語訳(全5巻)は思索社より発行されている]