

系統分類学 第一回

藤 博幸

この授業の目的

- (1) 生物の全体像を掴む
- (2) 人為分類ではなく、進化の歴史に従った分類 (=系統分類)に従って生命の関係性を理解
- (3) 生物の多様性の生まれる機構を理解する

評価

(1) 定期試験により評価

(2) 講義資料（紙媒体）のみ持ち込み可能

生物分類の歴史と基礎概念

(1) 博物学・本草学

(2) リンネ

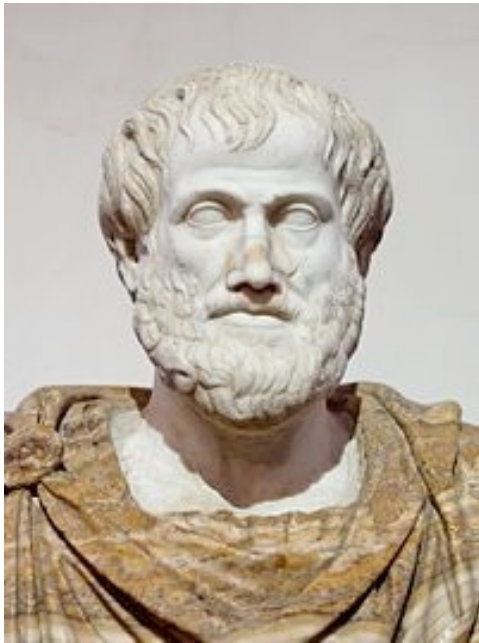
(3) ダーウィン

(4) 分類学から体系学へ
進化分類学 vs 数量分類学 vs 分岐分類学

(5) 分子系統学

(1) 博物学・本草学

自然界にあるものを収集し、分類



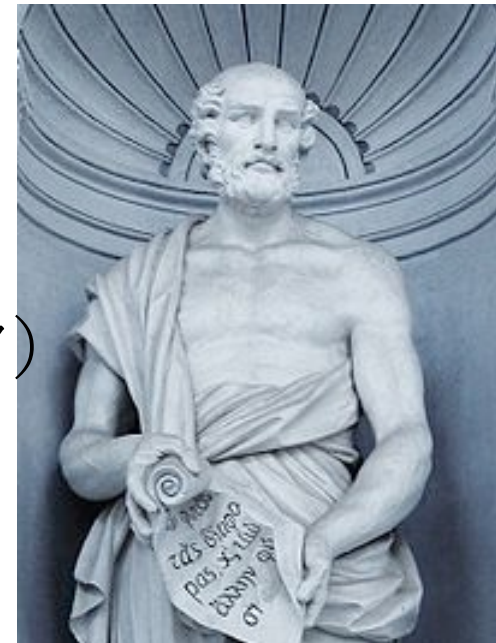
アリストテレス (BC384-BC322、古代ギリシア)
「動物誌」全10巻 (一部偽書の疑いあり)」
500種程度を記載

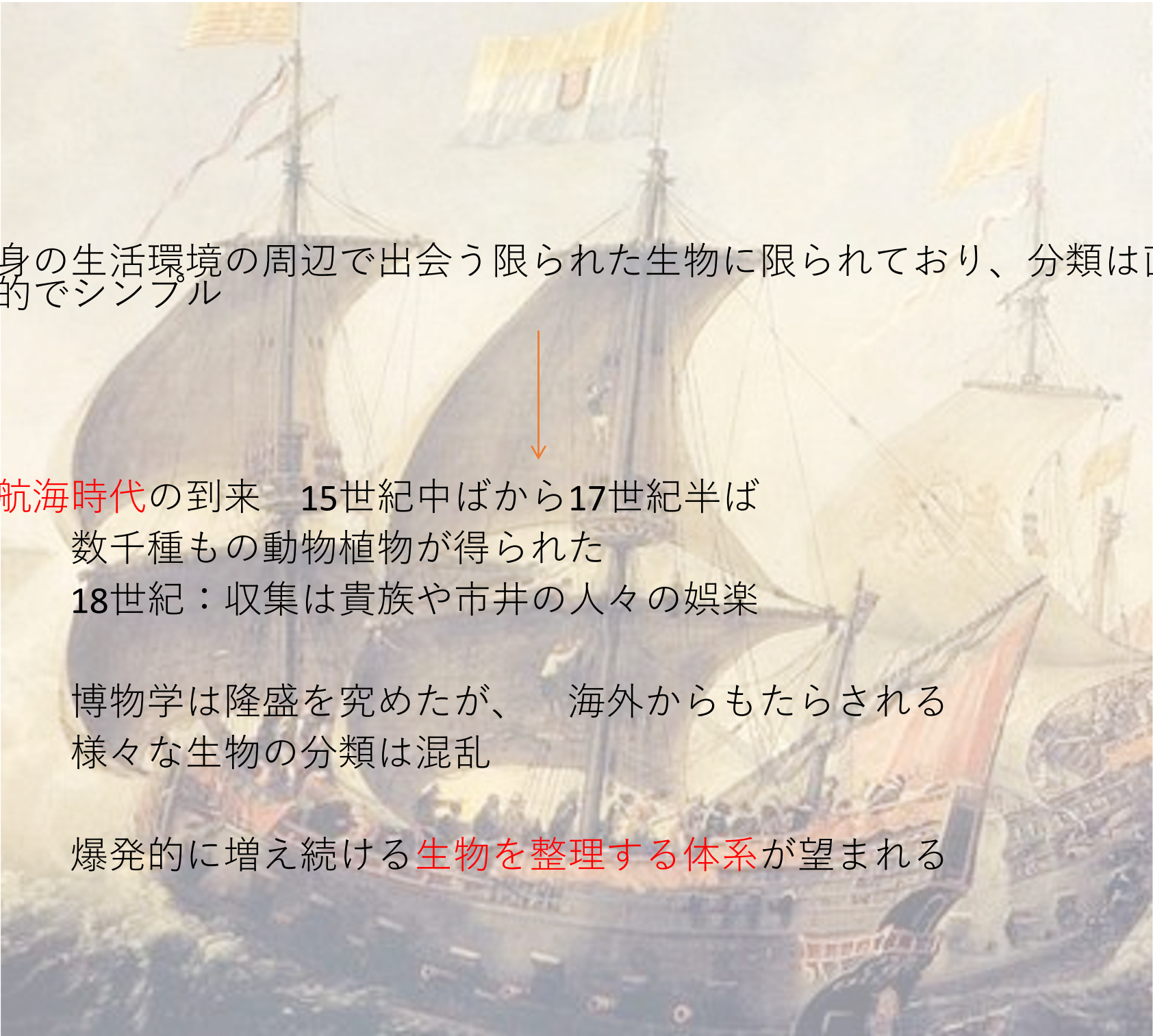
テオフラトス (BC371-BC287, 古代ギリシア)

「植物誌」全9巻

植物についての最初の研究書

550種の植物を記載





自身の生活環境の周辺で出会う限られた生物に限られており、分類は直感的でシンプル

↓

大航海時代の到来 15世紀中ばから17世紀半ば
数千種もの動物植物が得られた

18世紀：収集は貴族や市井の人々の娯楽

博物学は隆盛を究めたが、海外からもたらされる
様々な生物の分類は混乱

爆発的に増え続ける生物を整理する体系が望まれる

(1) 博物学・本草学

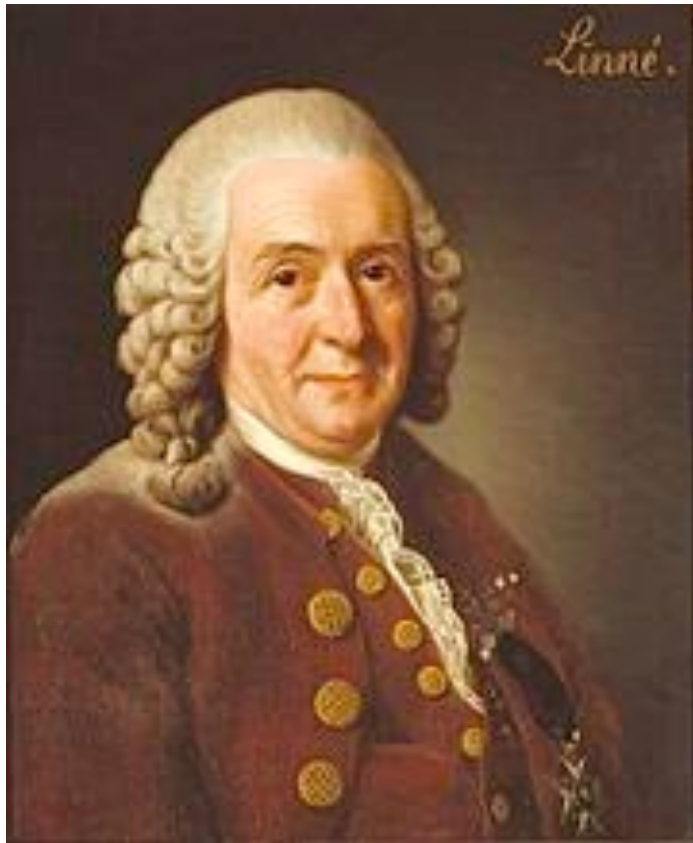
(2) リンネ

(3) ダーウィン

(4) 分類学から体系学へ
進化分類学 vs 数量分類学 vs 分岐分類学

(5) 分子分類学

カール・フォン・リンネ (Carl von Linné, 1707-1778)



分類学の父

命名に規則を設け、階層性を前提とした分類体系をスタート

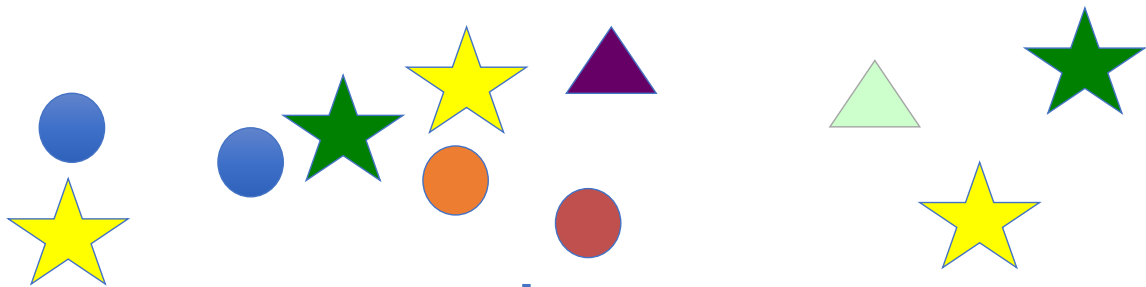
**「リンネ式階層分類体系」と
「二名法」**

リンネ式階層分類体系

リンネの著書「自然の体系」(System Naturae, 1735)
の中で提案された分類体系

多数の生物から似たものをクラスター（類似したものの集合）とする。得られた多数のクラスターから、類似するもののクラスターを構築する。

1段ずつクラスターを構築している点が階層的



一段階目



二段階目

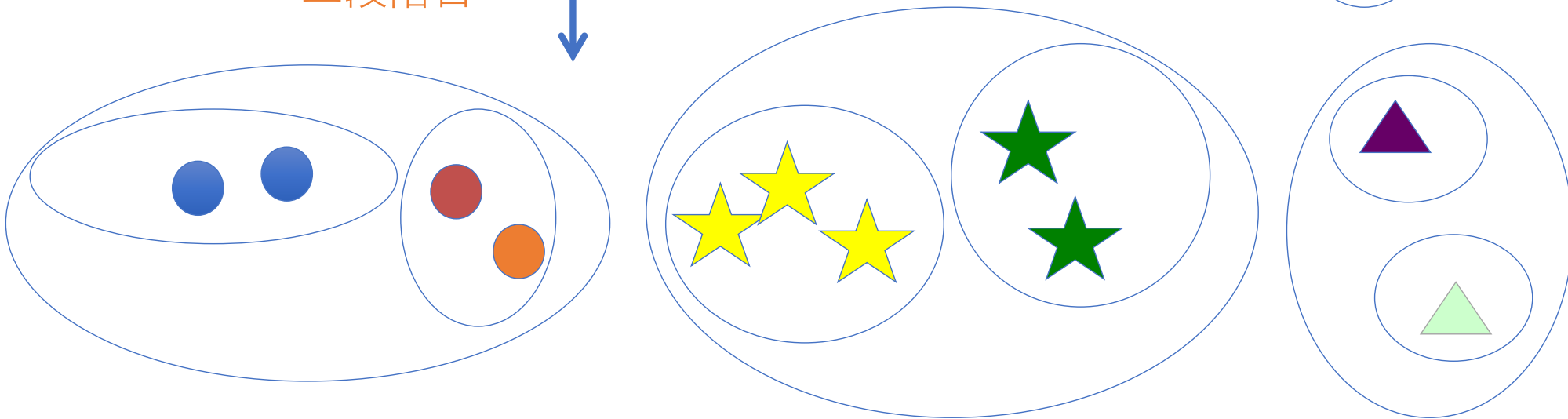


表 2.1 現在使われているリンネ式階層分類体系の階級

さらに上位の階級	界 Kingdom	動物界 Animalia	
	門 Phylum	脊索動物門 Chordata	
	亜門 Subphylum	脊椎動物亜門 Vertebrata	
	上綱 Superclass		
	綱 Class	哺乳綱 Mammalia	
	亜綱 Subclass	真獣亜綱 Theria	
	下綱 Infraclass	正獣下綱 Eutheria	
	コホート (区) Cohort		
	上目 Superorder		
	目 Order	霊長目 Primates	
科階級群	亜目 Suborder	真猿亜目 Anthroipoidea	
	下目 Infraorder	狭鼻下目 Catarrhini	
	上科 Superfamily	ヒト上科 Hominoidea	
	科 Family	ヒト科 Hominidae	
	亜科 Subfamily		
	上族 Supertribe		
	族 Tribe		
	亜族 Subtribe		
	属階級群	属 Genus	ヒト属 <i>Homo</i>
		亜属 Subgenus	
種階級群	種 Species	ヒト <i>Homo sapiens</i>	
	亜種 Subspecies		

一例としてヒトの分類上の位置を示した。(馬渡, 1994 を改変)

タクソン (taxon, taxa(複数))

あるシステムにのっとして設定された分類単位
リンネ式階層分類では、クラスターとして認識される
ものが分類の単位(=タクソン) となる。

界、門、綱、目、科、属、種がタクソンとなりうる
前ページの図では、ヒト上科や狭鼻下目なども
タクソンとして扱われる。

分類学 (taxonomy)は類縁語

リンネによる階層的分類は、直感的なものだが
ヒトの「環世界センス」に照らした時に納得できる
分類体系であることから、自然の秩序を説明する
ものとして広く受容された。

界門綱目科属種の英語の暗記法

(kingdom, phylum(division), class, order, family, genus, species)

King Philip Came Over From Genoa Spain

フィリップ王がジェノバ、スペインからやってきた

King Philip Cried Oh For Goodness Sake

フィリップ王は叫んだ。「おお、神様」

King Philip Cleaned Our Filthy Gym Shorts

フィリップ王が、ぼくたちの汚れたパンツをきれいに洗った。

キャロル・キサク・ヨン (2009) 「自然を名づける」

(Carol Kaesoku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman &
Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

リンネによる動物の分類

ほ乳綱、鳥綱、両生綱、魚綱、昆虫綱、蠕虫綱

脊椎動物は4綱に分類しているが、その他を2綱にまとめており、現在の分類と大きく異なる。



現在の体系の方がより真の姿に近いと考えられるが、どのようにして体系は変更されていくのだろうか？

分類(classification)と同定 (identification)

1. 分類：多数の生物についての、その類似点と相違点から体系化し、その階層的な分類を構築
2. 一つの生物個体を、その分類体系にあてはめる
(新しい個体、あるいは既知生物でも新しい発見があった場合)
3. 分類体系に当てはまれば、その体系の正しさの証拠となる。
4. 分類体系に当てはまらない個体があれば、分類体系を修正する。

二名法

生物の学名を二語で表す

ヒト *Homo sapiens*

属名 種小名

属名は大文字で、種小名は小文字で始める

ラテン語かラテン語化された単語を使用

属名以降はイタリックで表記

亜種の場合(後述)、三語で表現

Ophiothrix (Acanthothopiothrix) pururea

亜種名

括弧なしで、二名表記の後ろに亜種名を書くこともある

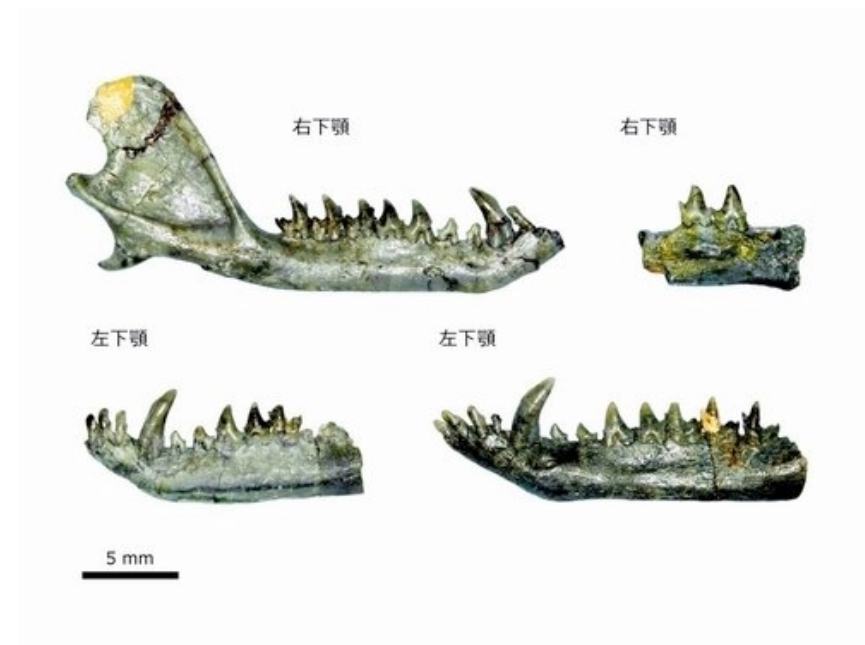
Tropiometra afra macrodiscus

Sasayamylos kawaii

2013年3月27日17時31分 朝日新聞

日本最古の哺乳類化石、学名は「カワイイ」 どう見てもカワイクナイ

2007年11月に兵庫県篠山市の白亜紀前期の地層「篠山層群」(約1億1千万年前)から発見された化石が、哺乳類(真獣類)として国内最古で、新属新種とわかった。ネズミほどの大きさとみられ、地名や河合雅雄名誉館長の名前にちなんで「ササヤマミロス・カワイイ」の学名をつけた。



昆虫や魚類など種数が多い分類群では、命名しようとする新種と似たような特性を持つ既知種（＝すでに学名が与えられている種）がたくさん存在
---→ 学名を考えるのが大変

（1）このようなときは、同じ意味を持つ別のラテン語単語を捜したり、他言語の単語を翻訳ではなく強引にラテン語化

アメリカ人研究者らが東北地方で発見し、新種として発表した魚類 *Ammodytes heian*
“heian”は英語の“peace”を日本語の“平安”へと翻訳し、“heian”としてラテン語化
地震によって甚大な被害を受けた東北地方の平和を願った

（2）人の名前を学名に用いる『献名』という方法
研究でお世話になった人、尊敬する人、家族、好きな俳優など、さまざまな人の名前が生物の学名に用いられている
ササヤマミロス・カワイイ

（3）アナグラム：同じ単語のアルファベット配列を入れ替える
日本の伊勢海老 *Panulirus japonicus* の属名はヨーロッパ産イセエビ科 *Palinurus* 属のアナグラム

IP SJ-MGNG630303.pdf 田端文人 および
<https://ja.wikipedia.org/wiki/イセエビ> より

リンネ以前の命名

- ラテン語が公用語であったが、ラテン語名も他の言語による名前も混在
- 名前の長さに制限がない

ミツバチ *Apis pubescens, thorace subgriseo, abdominale fusco, pebidus posticis glabris utrinque martime ciliatis*

命名後に、混在種であることがわかり、1語くわえることで区別したため

リンネ以前にも二名法はあったが、ルールとして定めたのはリンネ

国際動物命名規約

International Code of Zoological Nomenclature

リンネの基準だけでは間に合わない問題が出てきたので、**1961年**に定められて、**2000年**に第四版(**18章90条**からなる)が発行された

同様のものに、「国際藻類・菌類・植物命名規約」、
「国際細菌命名規約」がある。

(1) 博物学・本草学

(2) リンネ

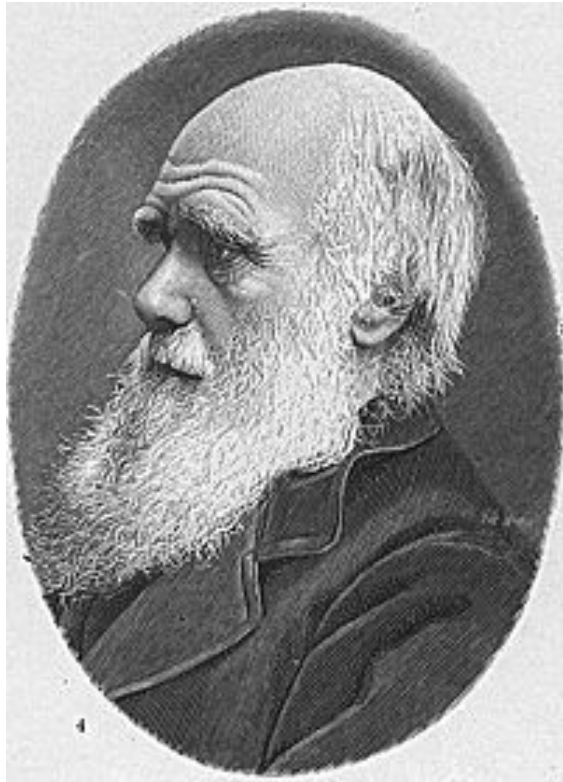
(3) ダーウィン

(4) 分類学から体系学へ
進化分類学 vs 数量分類学 vs 分岐分類学

(5) 分子分類学

チャールズ・ダーウィン

Charles Robert Darwin (1809-1882)



当時、一人の研究者が全生物を手がけるのではなく、哺乳類学、鳥類学など分類学の**専門化**が進んでいた。

ダーウィンも、ビーグル号航海で収集した標本のほとんどは専門家に分類を依頼した。

ダーウィン自身は、南米チリで採取したフジツボの仲間の分類を行っており、その過程での苦勞が、進化論形成に影響を与えたといわれている。

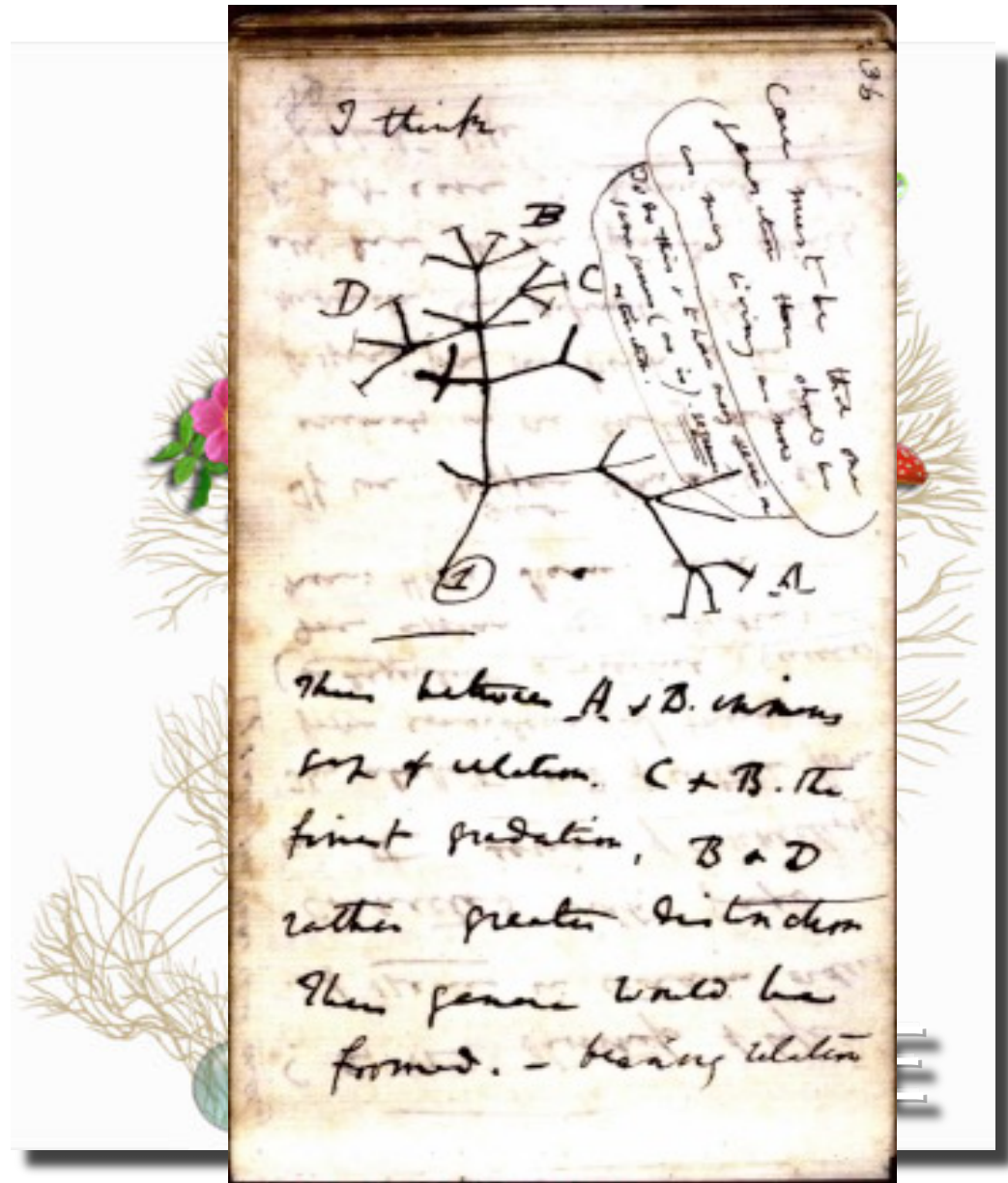
キャロル・キサク・ヨーン (2009) 「自然を名づける」

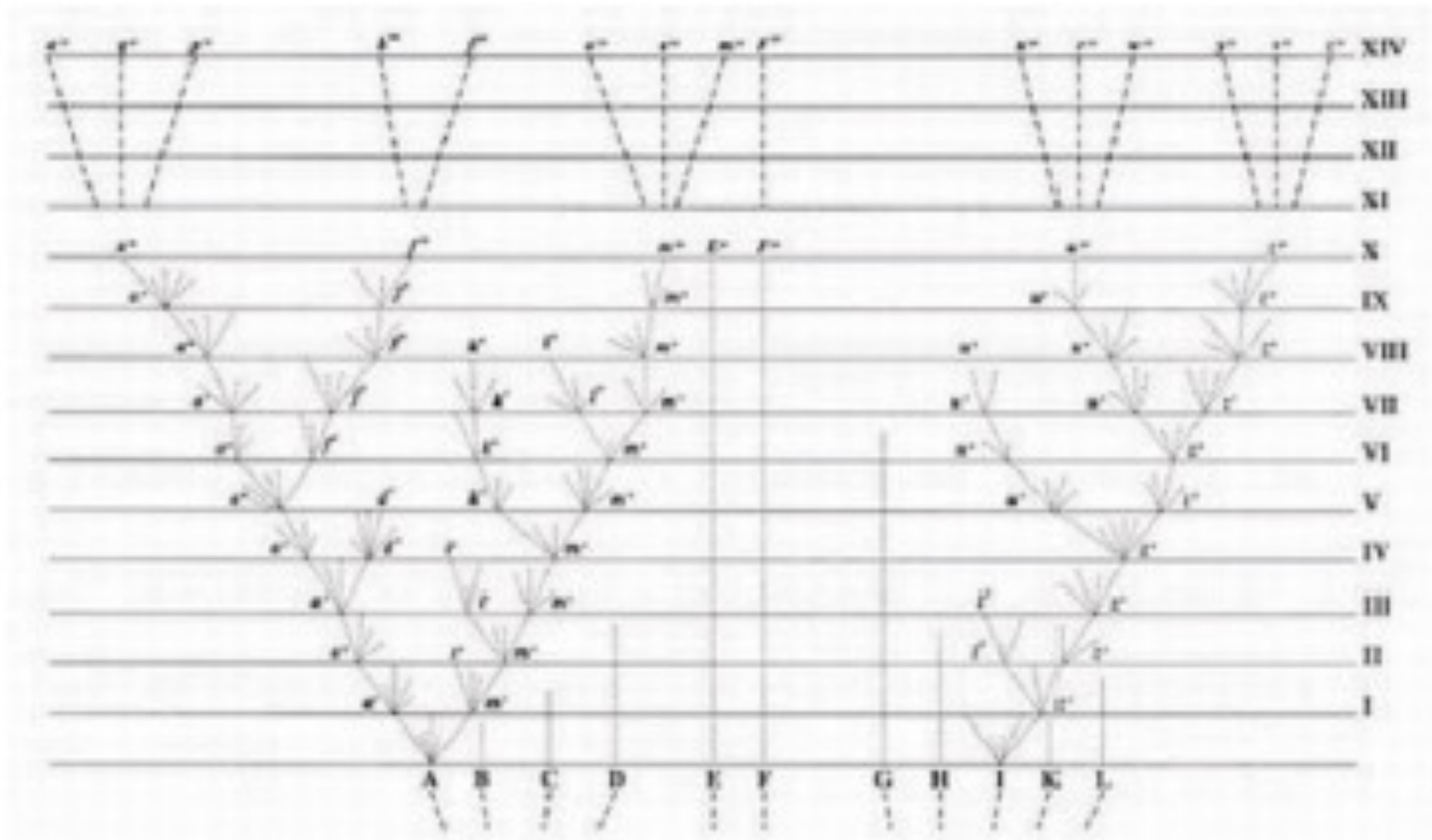
(Carol Kaesuku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman & Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

生命の木 Tree of Life

共通祖先からの分岐の
イメージを伝えるための
比喩としての「木」

ダーウィンのノート中に
記述されていたもの





「種の起源」中、唯一のイラスト

分類学の基本的アイデアの変更

ダーウィン以前:

- (1) 生物は不変なものとして分類
- (2) 直感や主観に従い自然に感じられるように分類



ダーウィン以降:

- (1) 生物は自然淘汰によって変化する
- (2) 系統（変化の歴史）に従って分類すべき

従来の「自然界の秩序に対する直感」による
分類と対立するケースが多数出てきた

例：フジツボとエビは、どちらも甲殻類

20世紀の分類学

分類学 (taxonomy) から 体系学(systematics)へ
分類思考 (group thinking) から 系統樹思考 (tree thinking) へ

主観、直感からの乖離が推進される

アプローチをめぐって3つのグループが論争
(1960年代から1970年代にかけて)

- 進化分類学 vs 数量分類学 vs 分岐分類学
- 分岐分類学が最終的に勝利する

(1) 博物学・本草学

(2) リンネ

(3) ダーウィン

(4) 分類学から体系学へ
進化分類学 vs 数量分類学 vs 分岐分類学

(5) 分子分類学

進化分類学

evolutionary taxonomy

20世紀初頭

生物学の実験科学としての成熟



進化分類学

進化の概念を受容したが、主観、直感に基づく昔ながらの方法で分類

他の生物学に比べ、時代に置き去られた学問になっていった

「生物学者たちは分類学者のことを、...古めかしく無意味な論争に明け暮れており、厳格な科学の研究に向けられるべき貴重な資源を浪費している、と非難した。」

キャロル・キサク・ヨーン (2009) 「自然を名づける」

(Carol Kaesku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman & Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

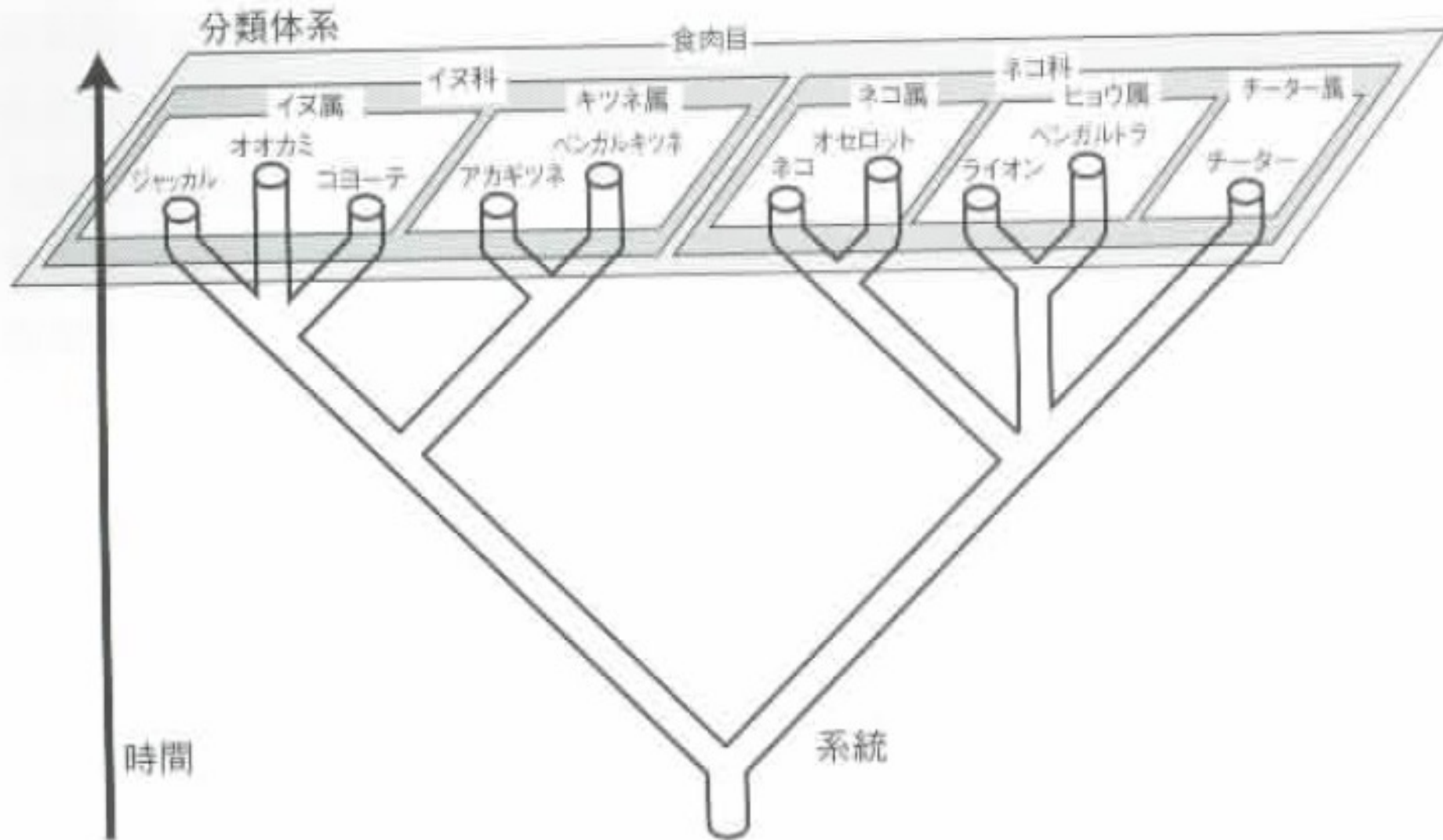
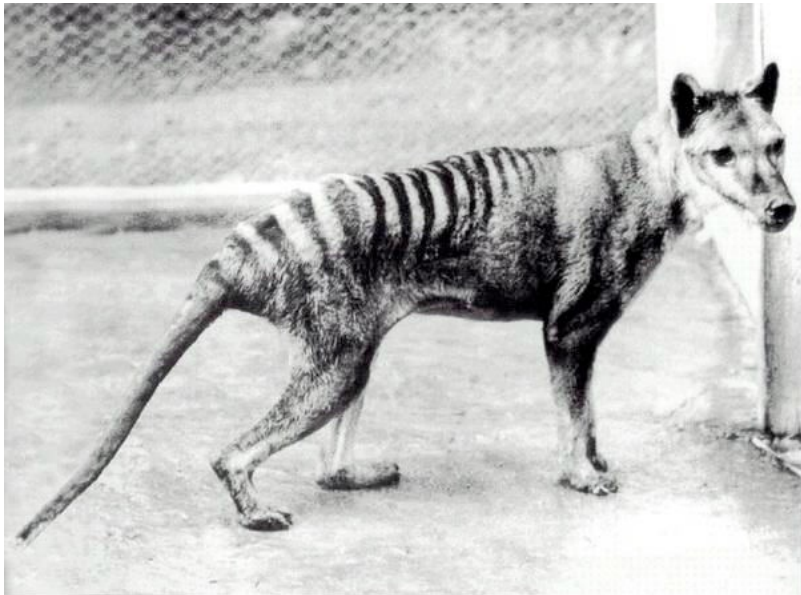


図 2.1 分類体系と系統

進化が明らかになり、分類体系に系統というそれを生みだした要因が結びついた。階層分類の入れ子状構造を示すベン図に、進化によってつくられた系統を示す樹状図が結びつくこととなった。(Patterson, 1999; 石川, 1985 を改変)

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化” 裳華房 より

進化分類学は進化概念を受け入れたが、それは分類の指針となりえなかった。
例：フクロオオカミ (有袋類)



顔、体つき、走り方、狩りの様子：
イヌやオオカミなどの食肉目に近い
ように見える

育児嚢：カンガルーに類似

フクロオオカミは、進化の系統樹のどこから出てきたのか？
食肉目から進化してきて育児嚢を獲得したのか？
有袋類から進化してきて、食肉類様の形態を獲得したのか？

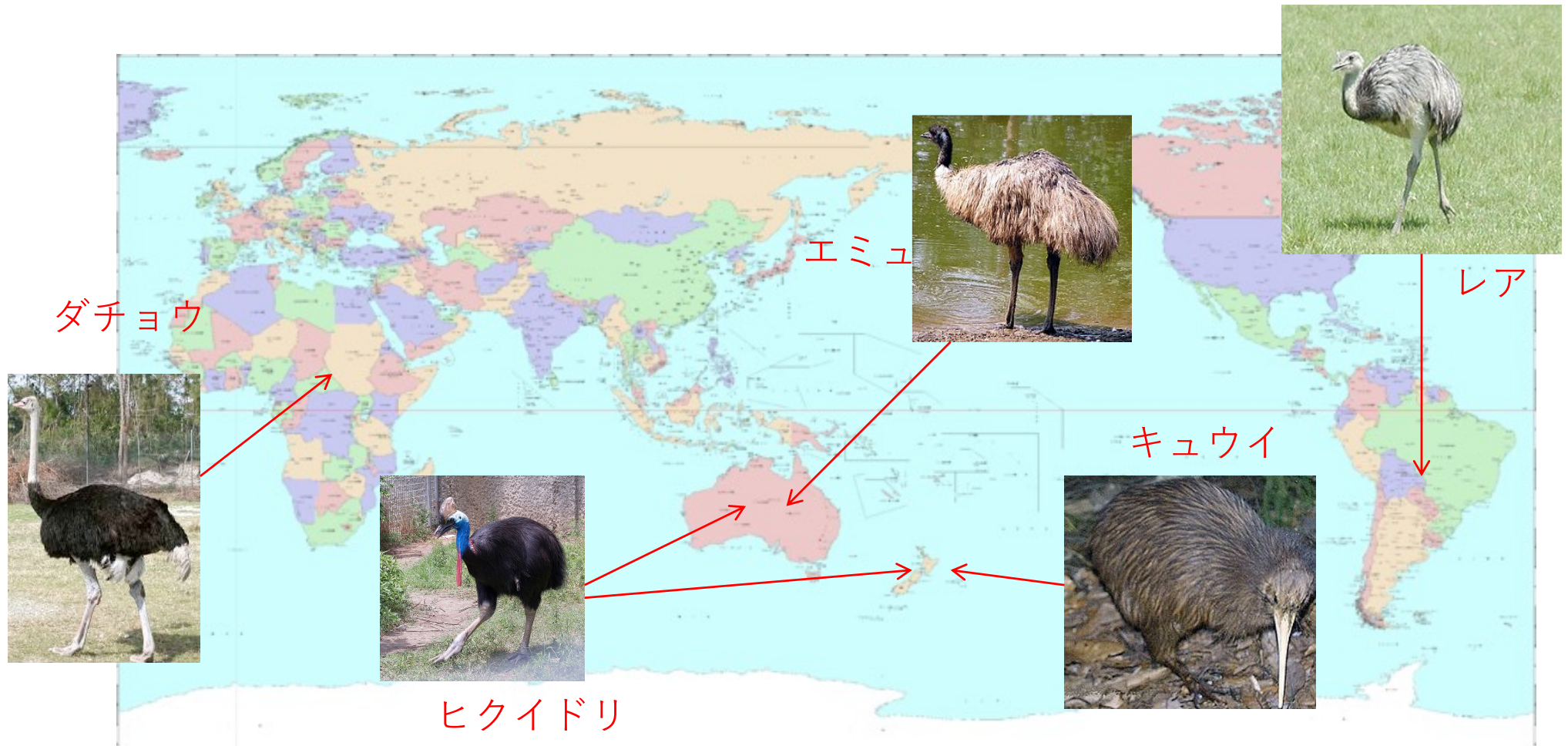
「進化という方向から考えても問題は一向に解決せず、何らかの洞察が得られるわけでも、分類学が科学的になるわけでもないのだ。」

キャロル・キサク・ヨン (2009) 「自然を名づける」
(Carol Kaesoku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman &
Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

flightless birds, or ratites (走鳥類 or 走禽類)

鳥綱ダチョウ目の別称。アフリカ産のダチョウ科，南アメリカ産のレア科，ニューギニアとオーストラリア産のヒクイドリ科，オーストラリア産のエミュー科およびニュージーランド産のキウイ科がある。いずれの科も小さく，1〜3種からなる。翼は退化して飛ばず完全な地上性。脚は長くがんじょうで，趾は多くの鳥が4本あるのに対して2本(ダチョウ科)または3本。【竹下 信雄】

<http://kotobank.jp/word/走鳥類>



1951年 進化分類学者 マイアとアマドン 鳥の分類
走鳥類は5つの目に分け、それぞれは系統樹の異なる場所で**独自に発生し**
太く短い翼をもち、二足歩行する鳥に進化したと結論

理由：専門家の現時点での総意による ？



近年の分子系統解析は、走鳥類が**共通祖先から進化した**近縁種であることを示唆している (Cooper et al (2001) Nature 409, 704-707)

「マイアは、さまざまな鳥の分類に関する論文をいくつも発表した
それらの論文にはデータ表も、量的に比較するグラフや実験結果も見当たらない。
実際のところ、**判断の根拠についてはほとんど言及されていないのだ。**」

「**科学的厳格さが重視されるようになって、分類学者の武器は、自然の秩序を感じとる強い感覚だけだったが、それは日に日に有用性や信頼性を失い、それに合わせて彼らの分類・命名に対する自信も失われていった。**」

キャロル・キサク・ヨン (2009) 「自然を名づける」
(Carol Kaesku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman & Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

Genomic Support for a Moa–Tinamou Clade and Adaptive Morphological Convergence in Flightless Ratites

Allan J. Baker,^{*,1,2} Oliver Haddrath,¹ John D. McPherson,³ and Alison Cloutier²

¹Department of Natural History, Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario, Canada

²Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto, Toronto, Ontario, Canada

³Ontario Institute for Cancer Research, Toronto, Ontario, Canada

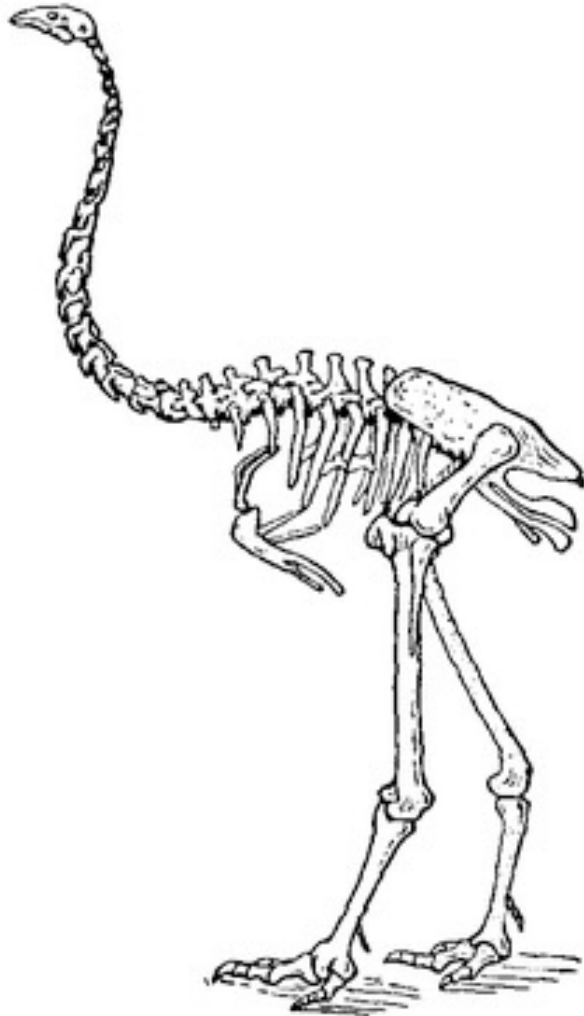
*Corresponding author: E-mail: allanb@rom.on.ca.

Associate editor: Nicolas Vidal

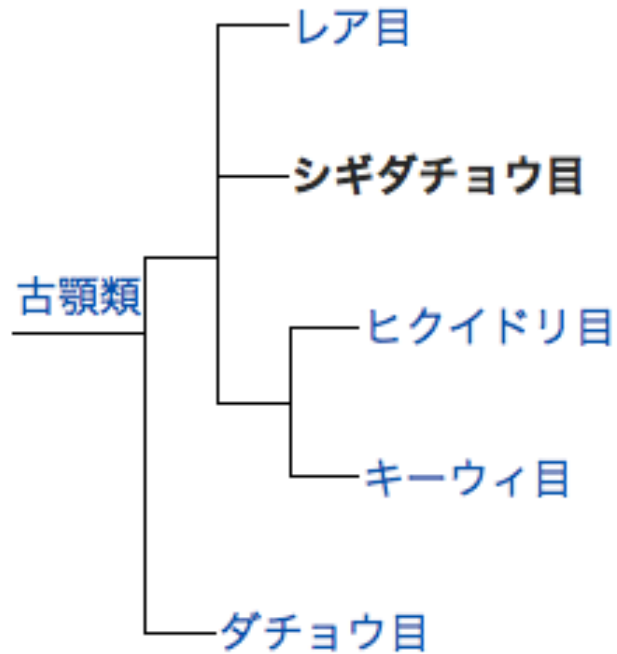
Abstract

One of the most startling discoveries in avian molecular phylogenetics is that the volant tinamous are embedded in the flightless ratites, but this topology remains controversial because recent morphological phylogenies place tinamous as the closest relative of a monophyletic ratite clade. Here, we integrate new phylogenomic sequences from 1,448 nuclear DNA loci totaling almost 1 million bp from the extinct little bush moa, Chilean tinamou, and emu with available sequences from ostrich, elegant crested tinamou, four neognaths, and the green anole. Phylogenetic analysis using standard homogeneous models and heterogeneous models robust to common topological artifacts recovered compelling support for ratite paraphyly with the little bush moa closest to tinamous within ratites. Ratite paraphyly was further corroborated by eight independent CR1 retroposon insertions. Analysis of morphological characters reinterpreted on a 27-gene paleognath topology indicates that many characters are convergent in the ratites, probably as the result of adaptation to a cursorial life style.

モア: ニュージーランドにかつて生息していた鳥類で、ダチョウ目モア科に属する構成種の総称。現在ではすべてが絶滅した。**恐鳥**とも言う。最大の種では3メートル近い体高に成長する最大の鳥類であった。ダチョウやヒクイドリの様に脚力が発達し、飛ぶことはできない。



シギダチョウ科（シギダチョウか、学名 Tinamidae）は、鳥類**シギダチョウ目** Tinamiformes の唯一の科である。古くは**深胸類** Carinatae とも言った。**短距離なら飛ぶことができる。**北アメリカ大陸南部、南アメリカに分布



「シギダチョウ」という名に反し、ダチョウとは（もちろんシギとも）特に近縁ではない。ダチョウ目以外の古顎類が単系統をなす可能性が高いが、シギダチョウ目の姉妹群がレア目なのかヒクイドリ目+キーウィ目なのかは不確定

Harshman, John; *et al.* (2008) *Proc Natl Acad Sci* **105**

the South American tinamou, which can fly, is of great debate.

Baker's research team were the first study to utilize ancient moa DNA (from the extinct bush moa) along with DNA from ostriches and other flightless birds to assemble the largest data set to date (almost 600 genes).

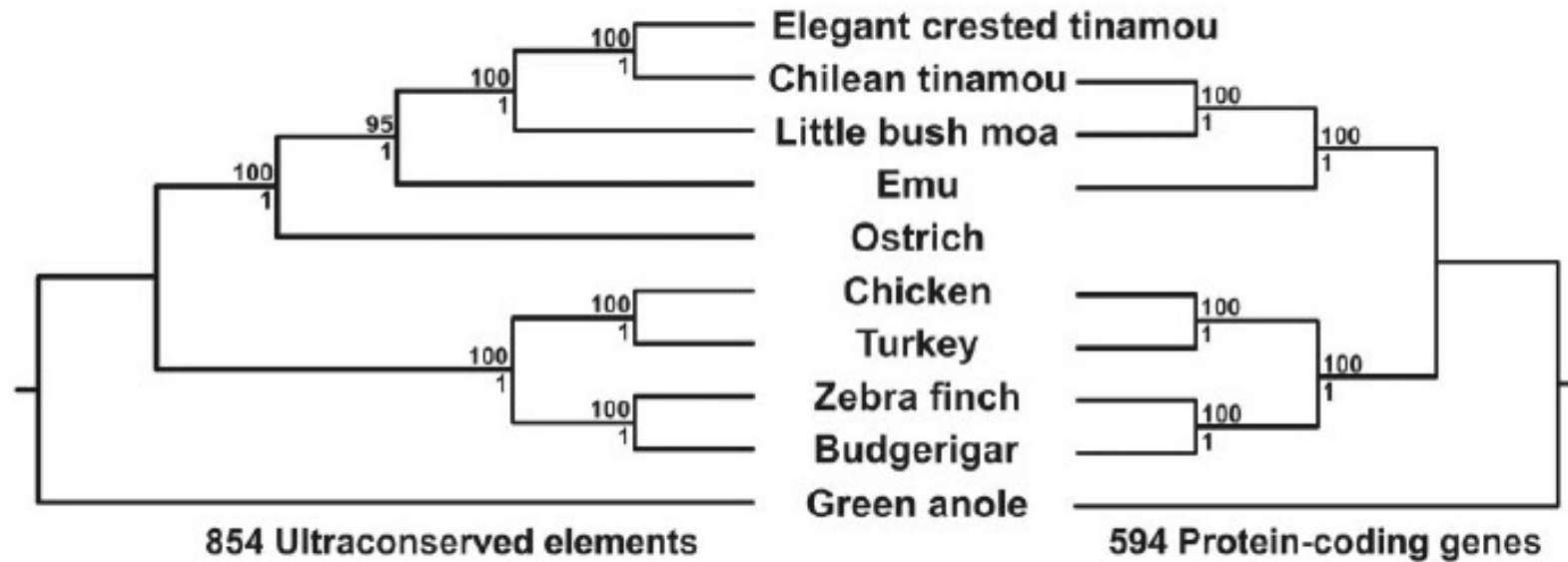


FIG. 2. Phylogenetic analyses of 854 UCE and 594 protein-coding gene data sets in MrBayes and MP-EST. Bayesian posterior probabilities are shown (below nodes) along with the MP-EST bootstrap percentages based on 1,000 replicates (above nodes).

tinamous may have **regained flight** during evolution to separate them from the moas and other ratites.

エルンスト・マイア

Ernst Walter Mayr, 1904-2005



進化分類学者
進化の総合説の形成に関わった

分類学の活性化に力をそそぐ

生物学的種概念の提唱

分類学者にとって、「種」は最も重要な分類の基本単位だが、種の内容はあいまいにされてきた。

- ダーウィン以前は、種の定義は個々人の見解によるとされていた。
- ダーウィンの進化論は、種は不変のものではないことを示し、種の定義はますますあいまいなものとなった。

ダーウィン自身は種は定義できないと考えていた。

キャロル・キサク・ヨーン (2009) 「自然を名づける」

(Carol Kaesku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman & Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

進化生物学の発展

(1) ダーウィンによる進化論の提唱

「種の起源」 (1859)

自然選択説 (適者生存)

遺伝子の発見 (メンデルの法則、19世紀中頃、再発見は20世紀初め)
突然変異の発見 (ド・フリース、20世紀初め)

(2) 総合説 (ネオ・ダーウィニズム neo-Darwinism)

- ・ 1940年代に成立
- ・ 自然選択説が基本
- ・ 集団遺伝学、古生物学、系統分類学、生態学を統合した進化の説明

分類学者が感覚的にその存在を理解している種を定義する必要性

マイア ニューギニアで**137**種を発見
現地部族による民族分類では**136**種が分類されており
マイアの分類と一致

種の存在を確信し、分類学者や分類学者を嘲笑している
生物学者に種概念を認めさせることができると考えた。

↓
種を定義することで、分類学の基盤を固めたい

↓
生物学的種概念の提唱

キャロル・キサク・ヨン (2009) 「自然を名づける」
(Carol Kaesku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman &
Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

種と種分化

形質の類似性による種の定義とその問題点

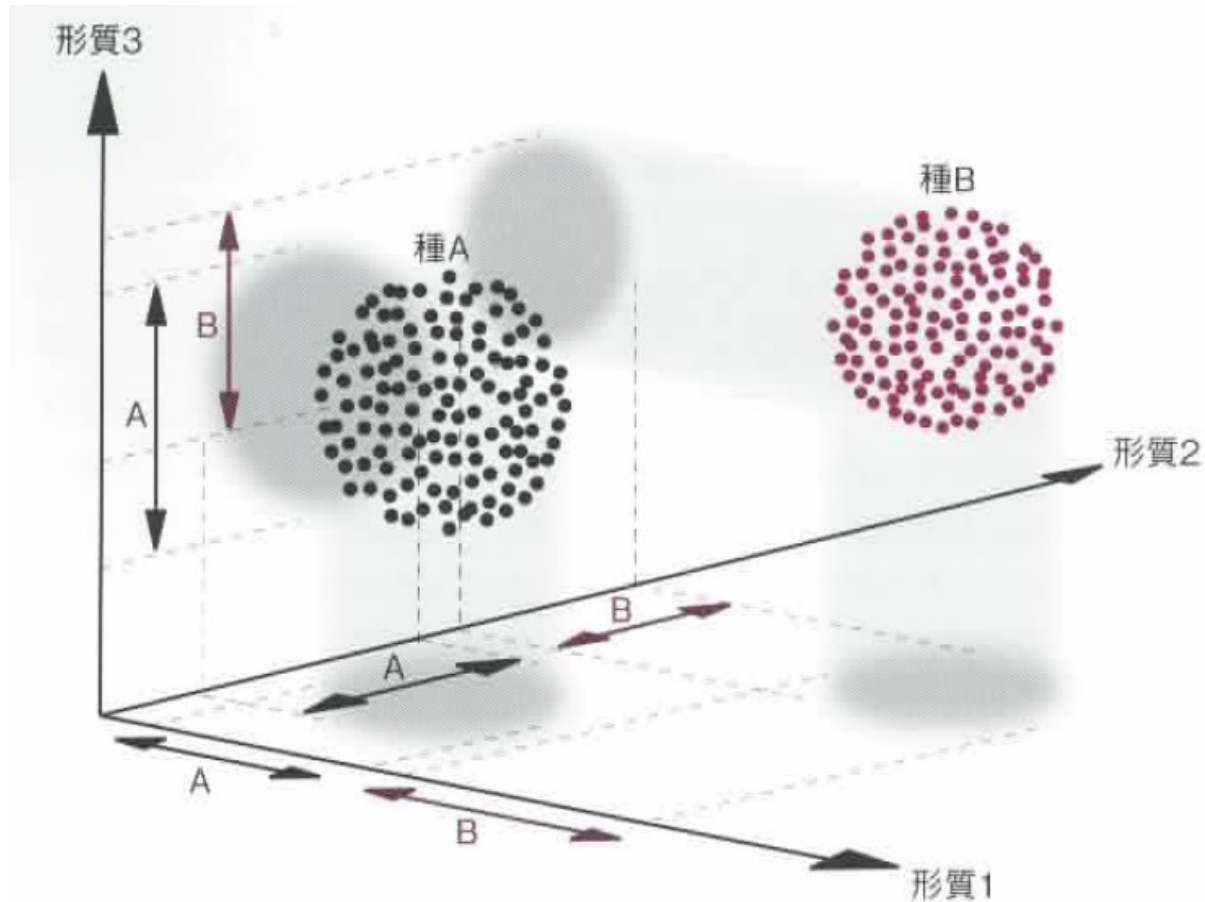


図 4.1 形質の類似性からの種の認識

各点は1個体の3つの形質の状態を示しており、形質の分布にギャップがあることからAとBの2種が認められる。この例では、形質3に関しては2種間で重複があるものの、形質1と形質2でみれば2種が識別されることを示している。

形質と形質状態

形質（けいしつ、**trait, character**）とは、生物のもつ性質や特徴のこと。

遺伝によって子孫に伝えられる形質を特に遺伝形質と呼ぶが、単に形質と言えば**遺伝形質**のことを指すことが多い。

たとえば髪の色は形質であり、遺伝形質である。また髪の色そのもののこと（黒や白や茶色など）を**形質状態**と言う。

元々は種を見分けるための形態を意味する言葉であった。

<https://ja.wikipedia.org/wiki/形質> より

さまざまな「形質」を見て、それらの形質の類似や相違の程度に基づき分類

形質 (trait, character) : 生物のもつ性質や特徴。

質的形質: ABO式血液型、目や髪の色のような不連続で質的な性質

量的形質: 身長や体重のような連続的な性質

多くの形質を多次元空間で表現し、各生物個体の形質に基づいて、個体を多次元空間中のプロットとして表現

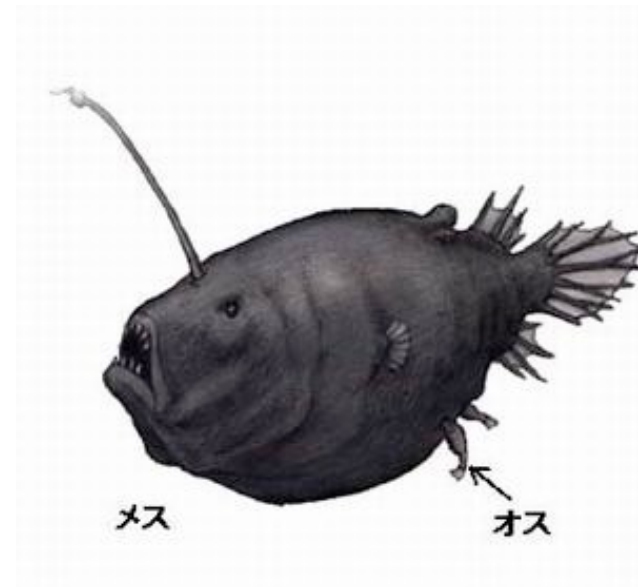
ある似ている個体のかたまり (クラスター) と、他のクラスターの間ギャップがある時、各クラスターを種として定義する。

同一種の個体間で形質に多型がある場合、雌雄で形質に多型がある場合など形質の類似性では、種がうまく定義できない場合がある。

ミジンコの表現型多型 (polyphenism)

チョウチンアンコウ性的多型

捕食者の存在
によって、角や
トゲなどの防御
形態が誘導



ダンゴウオ:別種80年以上…実は同一種 北大研究チーム

毎日新聞 2015年02月22日 09時25分 (最終更新 02月22日 16時02分)



「コンペイトウ」と分類されていたダンゴウオ科の一種。全身がコブに覆われ、背びれが埋没している = 阿部拓三・北海道大助教提供

ユーモラスな丸い体を持つ「ダンゴウオ科」の魚のうち、80年以上別々の種として分類されてきた3種が同一種だったと、北海道大と兵庫県立大の研究チームが発表した。長期飼育の結果、体の特徴の違いは、雌雄の別や成長に伴う変化によることが分かった。今後、学名変更に向けた研究と手続きを進めるといふ。英水産学会誌電子版に発表した。

ダンゴウオ科の魚は28種が知られ、体の表面のコブの数や配置、骨の形などの形態に基づいて



「ナメフウセンウオ」と分類されていたダンゴウオ科の一種。硬いコブはなく、全身の皮膚はなめらかだといふ = 阿部拓三・北海道大助教提供



「コブフウセンウオ」と分類されていたダンゴウオ科の一種。頭部にはコブがない = 阿部拓三・北海道大助教提供

阿部拓三・北大助教（魚類生態学）らは、兵庫県沖で採取されたダンゴウオ科のうち、全身コブだらけの「コンペイトウ」は雌ばかりで、頭部にはコブがない「コブフウセンウオ」と、硬いコブがない「ナメフウセンウオ」は雄だけであることに気づいた。

同県沖で見つかった卵を北大の実験所でふ化させ、成長過程を調べたところ、コブがどんどん成長して体長も約12センチまで大きくなるグループと、ふ化後13カ月以降からコブが減り、体長7センチほどで成長が止まるグループに分かれた。生殖腺を調べたところ、前者は雌、後者は雄だった。

DNA配列も調べ、いずれも同じ種と確認した。雌はコンペイトウ▽コブが残っている若い雄はコブフウセンウオ▽コブが消失した雄はナメフウセンウオと分類されていたと考えられる。学名が統一される場合、最も早く学名がついたコンペイトウのものが採用される見通しだという。

生物学的種概念

エルンスト・マイア (1942)

互いに交配しうる自然集団で、ほかのそのような集団から生殖的に隔離されている集団

- 形質のギャップは、生殖的な隔離によるもの
- 遺伝学の成果をふまえ、形質での定義ではなく、種は親子関係で結ばれた生物学的に意味のある集団であるという主張

しかし、

- 生殖隔離が実現されているかを実際に確認することが困難であるため、今でも形質のギャップによって種の記載が行われている
- 有性生殖をする集団には適用できるが、無性生殖する生物には適用できない

種分化

speciation

生物学的種（遺伝的に交流がある生物集団）から遺伝的に交流のできない集団が生じ、**生殖隔離 (reproductive isolation)**により新たな種が形成されること

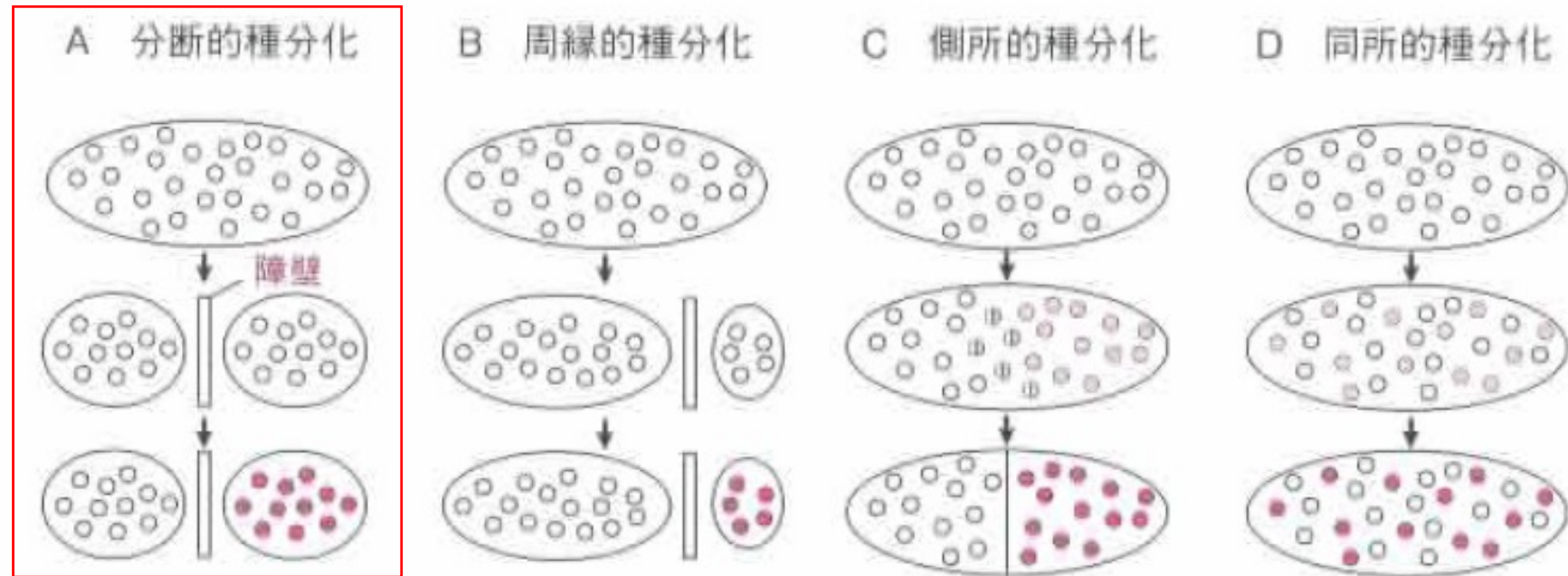


図 4.2 種分化の様式

異所的種分化（分断的種分化、周縁的種分化）、側所的種分化、同所的種分化。異所的種分化や側所的種分化の場合、生殖的隔離が生じた後に、再び2種の分布範囲が重なり同所的に生息するようになっても、もはや遺伝的な交流はなく種分化が完成する。

進化的種概念、生態学的種概念、地理学的種概念など、
生物学的種概念に代わる多くの定義が提案されている。



すべてにおいて万能な種の定義はこれまでなされていない



「系統分類学を進める上では、どのように種をとらえれば、
目の前にある明らかにしたい現象を正しく理解できるのか
ということに応じて、種という単位を考えるべきであるように
思われる」

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化” 裳華房 より

このようなアドホックな定義で良いのか？

亜種

subspecies

リンネ式階層分類において種の下の階層

同種内の異なる亜種は、特定の地域に分布しており、ほかの亜種と区別される固有の形質をもつ集団

分布域は重ならないが、潜在的に交配可能

亜種も種と同様に定義に問題がある

種を語ることに、定義すること

種問題の科学哲学



勁草書房

「種」とは何か。実は種の定義に決着はついていない。なのになぜ生物学者たちの議論は成立するのか？ 新しい視点で種問題を捉える！

著者 網谷 祐一 著

ジャンル 哲学・思想・倫理

出版年月 2020年12月

ISBN 978-4-326-10288-4

判型・ページ数 A5・264ページ

定価 3,520円（税込）

数量分類学

neumerical taxonomy
phenetics 表形分類学

Robert Reuven Sokal (1926 -)

分類学の素養がない

複雑な関係性の中にパターンを認知する直感的能力はなかった

直感に基づく主観的な分類を批判し、当時分類学者が見向きもしなかった
数学的、統計的アプローチをとることを主張

-----→

- (1) 分類学が定量的な科学へと変化
- (2) それまで直感に従うために説明できなかった分類の作業手順を
説明可能にした

数量分類学

neumerical taxonomy

phenetics 表形分類学

Peter Henry Andrew Sneath (1923-2011)

マレーシアで採取したクロモバクテリアの分類を試みる



既知の分類手法を調査

細菌のどの形質を使って分類するかの見解は分類学者によって異なる
(細菌には、動物や植物に対する環世界センスが役立たないため、適当
に形質を選択して、好き勝手に分類していたため)

標準的な分類方法はなく、分類学者の直感と認知に基づく分類は役立たない



細菌の複数の形質を重みをつけずに統計的に解析すべきと結論

形質と形質状態

形質(trait, character)は、複数の状態(=形質状態 (character state))をとる

例)

形質：目の色

形質状態：黒、青、緑

形質：髪の色

形質状態：金髪、赤毛、栗毛、黒髪

形質をコード化してまとめたもの形質状態行列

数量分類学におけるUPGMAによる樹形樹の作成 (1)

(1) 形質状態行列, A~Dの4種について1~5の5形質の形質状態をそれぞれ小文字のアルファベットで示した。

種 \ 形質	1	2	3	4	5
A	a	b	c	d	e
B	a'	b	c	d	e
C	a'	b'	c	d	e
D	a'	b'	c'	d'	e'

(2) 類似度行列, 形質状態が同じである形質の数を類似度として, すべての種の組合せで類似度を計算する。

	A	B	C	D
A	—	4	3	0
B		—	4	1
C			—	2
D				—

(3) 結合, 類似度が最も大きい組合せであるAとBをまず結ぶ, BとCも同じ類似度であるが, AとBを例として考える。

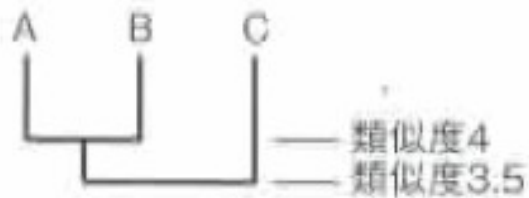


(4) 類似度行列, 結んだABとCとの類似度を, (2)の行列から, AとCの類似度とBとCの類似度の平均で計算する, ABとDとの類似度も同様に計算し, 類似度行列をつくり直す。

	AB	C	D
AB	—	3.5	0.5
C		—	2
D			—

数量分類学におけるUPGMAによる樹形樹の作成 (2)

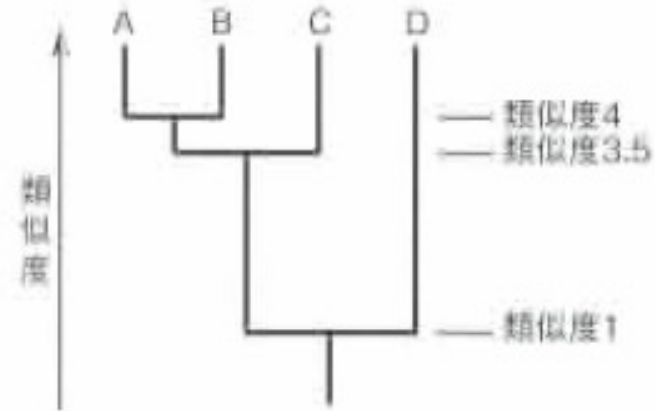
(5) 結合. 類似度が最も大きい組合せであるABとCとを結ぶ.



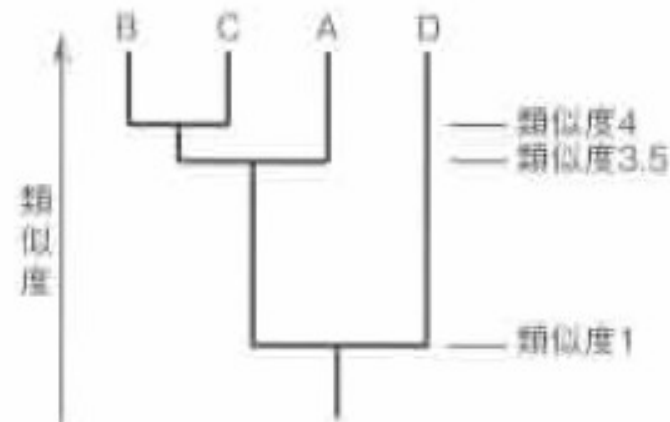
(6) 類似度行列. 結んだABCとDとの類似度を, (2)の行列から, AとD, BとD, CとDの計3つの組合せで類似度の平均を計算し, 類似度行列をつくり直す.

	ABC	D
ABC	—	1
D		—

(7) 結合. 最後の種であるDを結合して樹状図を完成する.



(8) 最初の結合をBとCにした場合と同じ作業をすると, 下のような樹状図が完成する.



数量分類学で得られる樹形図
= 表形図 (フェノグラム, phenogram)

総類似度計算に使われる形質には同形形質 (後述) が含まれるので、真の系統樹から乖離する。

数量分類学は、本来の意味での系統分類を目指していない

数量分類学

分類学に客観性、再現性、定量性をもたらした
生命に関する感性や直感は必要ない
コンピューター→タの発達と浸透も追い風

進化分類学者の反論、批判

- 全部の形質を利用した全体的類似性(overall similarity)を評価する点
 - (1) 進化分類学者は、直感に従い分類に重要な形質と分類に役立たない形質の区別（重み付け(weighting))を行っていた
 - (2) 数量分類学の樹形図は、進化の系統樹とは一致しないし、進化的関係を求めるようにはなっていない。人為分類と変わらない。
 - (3) 形質の処理は客観的だが、どの形質を利用するかという点については研究者が問題ごと判断せざるを得ず、その点では進化分類学と変わらない
- 感情的には、自分たちの仕事がコンピューターに取って代わられる点

キャロル・キサク・ヨン (2009) 「自然を名づける」

(Carol Kaesoku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman & Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

数量分類学

直感や主観による分類を拒否することで、分類学を近代科学へと押し進めた

客観性を全てに優先させ、分類学を支配してきた個人的な直感では科学としての地位を得ることは困難であることを明らかにした

1960年代後半に数量分類学は熱狂的な支持者を得た一方、その受容は大きく広がらなかった
しかし、数量分類学が蒔いた客観性の種子はその後も成長を続けた

キャロル・キサク・ヨン (2009) 「自然を名づける」
(Carol Kaesoku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman & Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

分岐分類学 cladistics

1970年代に出てきた、タクソン間の系統上の分岐のみに着目して分類体系を構築しようとする動き

始まりはEmil Hans Willi Hennig (1913 – 1976) の著書「系統体系学理論の基本原則 (1950)」

ドイツ語で書かれたことと、文体の難解さから
20年間、分類学者に注目
されていなかった

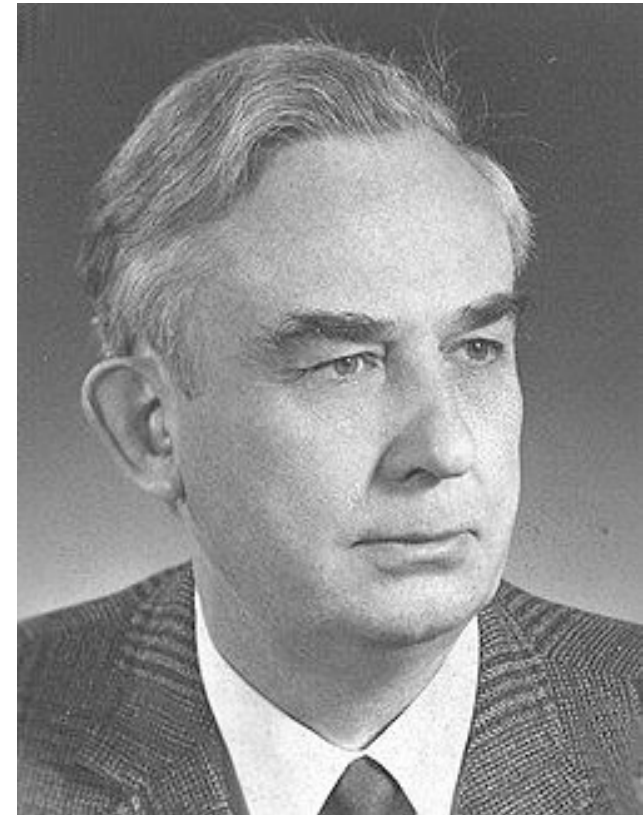
直感を排し、方法を明示する点

←--数量分類学の方針と一致

特定の類似性のみに着目する点

←--- 進化分類学に類似

Hennigは、ヘニツヒ、ヘンニツヒ、ヘニックなどと
表記されている



形質と形質状態

形質(trait, character)は、複数の状態(=形質状態 (character state))をとる

例)

形質：目の色

形質状態：黒、青、緑

形質：髪の色

形質状態：金髪、赤毛、栗毛、黒髪

形質をコード化してまとめたもの形質状態行列

系統を反映した形質

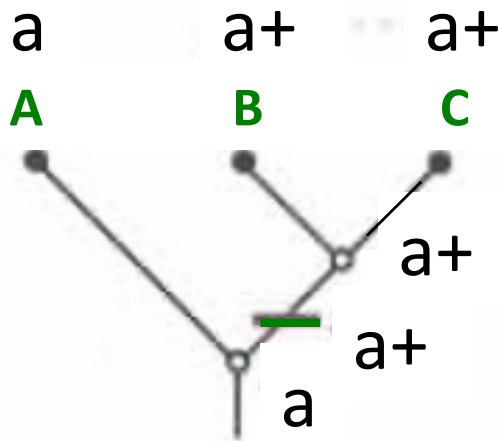
系統を反映した分類体系を明らかにするためには、
系統を反映した形質を選択する必要がある

相同 (ホモロジー、homology):ある形質や遺伝子が
共通の祖先に由来すること

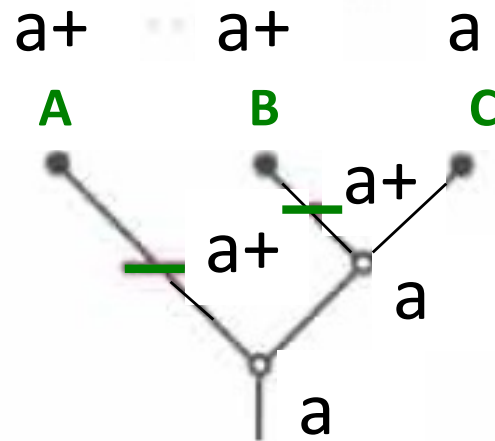
- 系統を構築するには相同な形質を使わなければならない
- 類似する形質は相同な場合が多いが、
同形(ホモプラシー、homoplasy)による場合がある。

同形形質 homoplasy

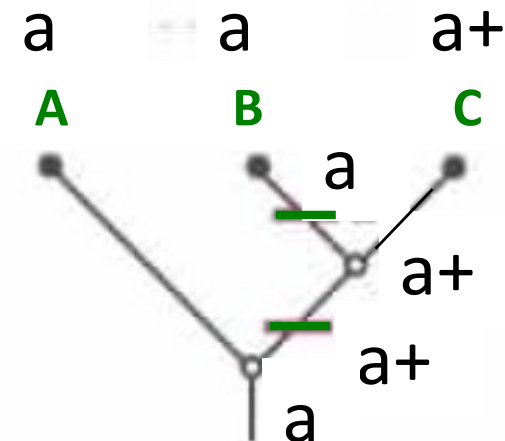
相同



平行進化



進化的逆転



相同では、同じ形質(a+)が、姉妹群である種Bと種Cに現れる
非相同である平行進化や進化的逆転では、同じ形質 (a+またはa)が異なる系統である種Aと種Bに現れる。

同形形質：共通祖先に由来しない類似形質

平行進化 (parallelism)、進化的逆転(evolutionary reversal)、
収斂 (convergence)がある

進化的逆転： いわゆる「先祖帰り」



カエルは下顎に歯を持たないが、カエルの祖先は下顎に歯を持っていた。唯一、*Amphignathodon*属のカエルは下顎に歯を持ち、直系の祖先は歯を持たないことから進化的逆転で歯を獲得したと考えられる。

平行進化と収斂の違い

平行進化：共通祖先から受け継いだ共通の遺伝的基盤に根ざす

収斂：共通の遺伝的基盤を前提としない

Parallel evolution in human populations: A biocultural perspective
Balentine & Bolnick (2021) *Evolutionary Anthropology* **31**, 302-316.

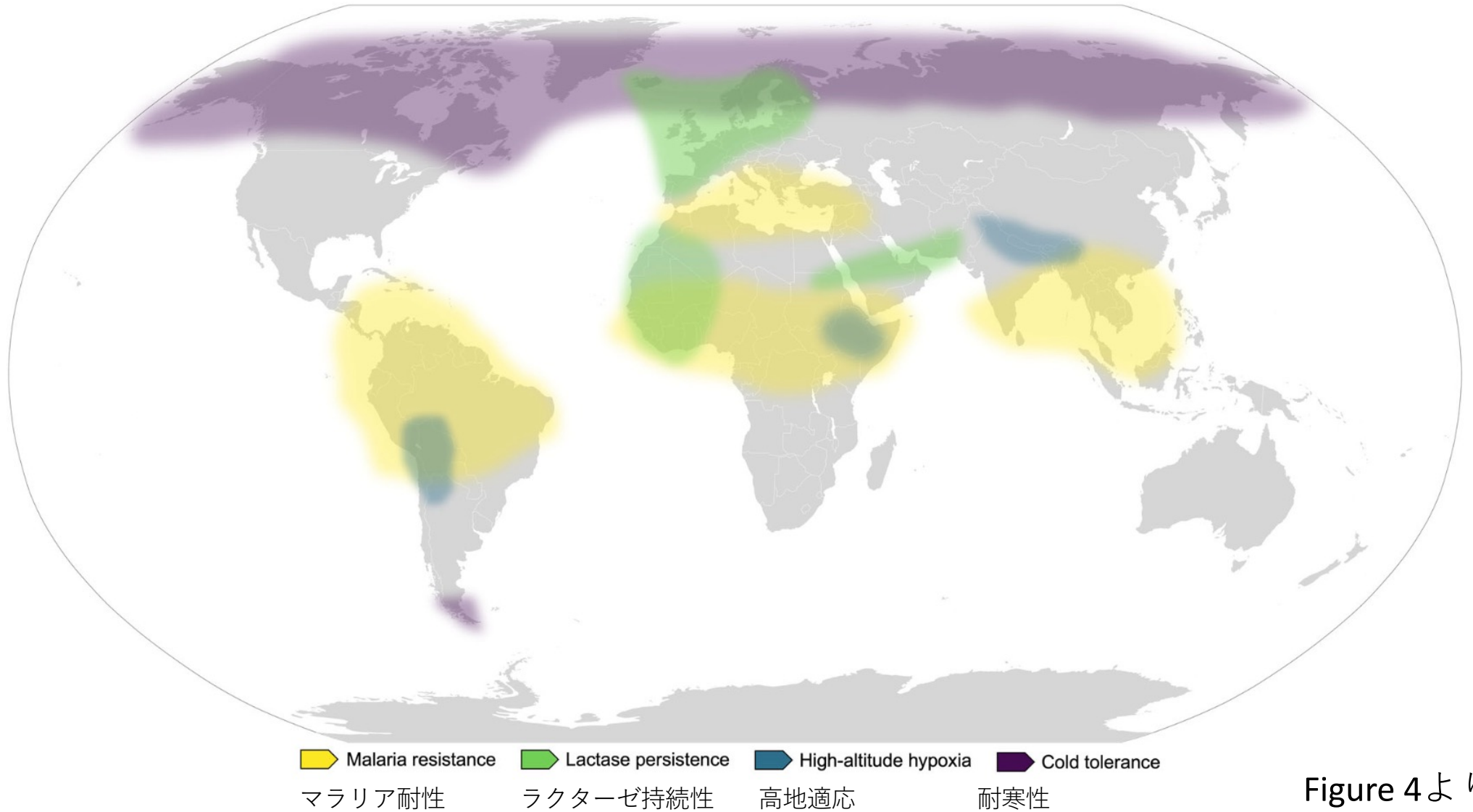


Figure 4より

この論文で扱われている平行進化が起きている場所。すべての適応の分布すべてを示しているわけではない
この論文では、平行進化と行っているが、平行進化と収斂進化を区別していない。

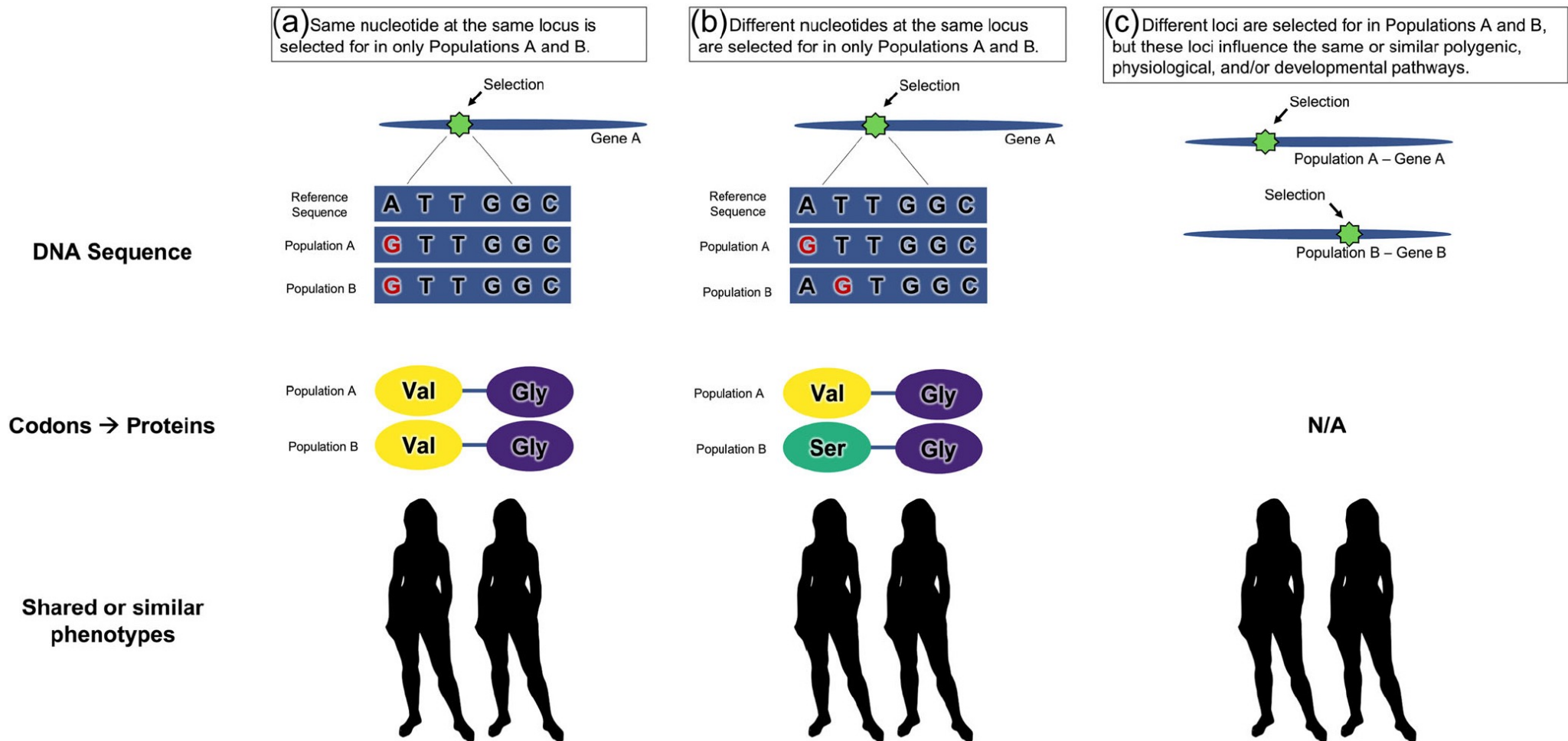


Figure 2より

(a) 2つの集団における同じ遺伝子座の同じヌクレオチドに対する選択
 (b) 同じ遺伝子座の異なるヌクレオチドに対する選択で、表現型に同様の影響を与える
 (c) 2つの集団で異なる遺伝子座が選択されるが、その遺伝子座は同じか類似したパスウェイの一部として発現し、表現型に類似の影響を与える

マラリア耐性

マラリアの症状：マラリア原虫の赤血球への感染で起こる。
鎌状赤血球形質、サラセミア、G6PD欠損症などによるマラリア耐性を獲得

マラリアの一般化は約1万年前
アフリカと南西アジアにおける農業の出現と普及と一致
マラリア抵抗性の獲得も同時期

マラリアは、人類の移住に伴い地中海、さらにアジアへと広がる
植民地支配と近代のグローバル化により温暖な地域に広がる

3種のヒトマラリア原虫 *P. falciparum*、*P. vivax*、*P. malariae*は新熱帯区に常在

- ・ *P. Falciparum*と*P. malariae*はヨーロッパによる植民地時代に奴隷商人がアメリカ大陸に持ち込んだ可能性
- ・ *P. vivax*は、19世紀に紅茶農家の移民が東アジアに持ち込んだ可能性
- ・ 最近の移民により、インドやラテンアメリカなどの、マラリアがいなかった地域にもマリアリアが持ち込まれた

ヒトのマラリア抵抗性の適応は多数かつ多様であり、地理的に近接した集団であっても異なる適応を示すことがある (マラリア耐性の平行進化)

————> α グロビン遺伝子HBAと β グロビン遺伝子HBB内の変異が主
G6PD欠損、異なる対立遺伝子がアジア、アフリカ、地中海沿岸で高頻度に見られる

ラクターゼ持続性

ほとんどの哺乳類は離乳後に牛乳を消化できなくなる
一部のヒトは大人になっても牛乳を飲むことができる（ラクターゼ持続性(LP)）
乳糖の消化を助けるラクターゼが幼児期以降も減少することなく発現

ラクターゼ産生を制御するLCT遺伝子の発現を制御するMCM6のSNP
14010*C、-13915*G、-13907*Gは、南西アジアと南、東、西アフリカで
別々に進化(平行進化)

農耕民や牧畜民がヨーロッパ、さらに東へアジアに移住するにつれて広まった

高地適応

高地：低酸素、低温、紫外線の増加

低酸素環境：低酸素誘導因子（HIF）遺伝経路の活性化

赤血球の形成を促進

ヘモグロビン濃度を高めて、全身の組織に酸素を運ぶ

低地では戻る可能性

何世代にもわたって高地に居住してきた個体群

(1)～35,000年前から居住しているヒマラヤ山脈の青海チベット高原、

(2)～11,000年前から居住しているアンデスのアルティプラーノ、

(3)それぞれ5,000年、500年前から居住しているアムハラ族とオロモ族

チベット、アンデス、エチオピア、では、高地集団が高地への平行した適応を示している。

HIF経路に関与する5つの遺伝子（EDN1、EDNRA、EGLN1、NOS1、VEGFA）は、3つの地域すべてで適応的と推定される変異を示すが、これらの遺伝子の特定のSNPの頻度は集団間で異なる。加えて27の遺伝子が、3つの地域のうち2つの地域に共通した適応的と考えられる対立遺伝子を示している。

収斂

祖先の異なる形質から、環境への適応によって似たような形態が独立の系統で生じたもの

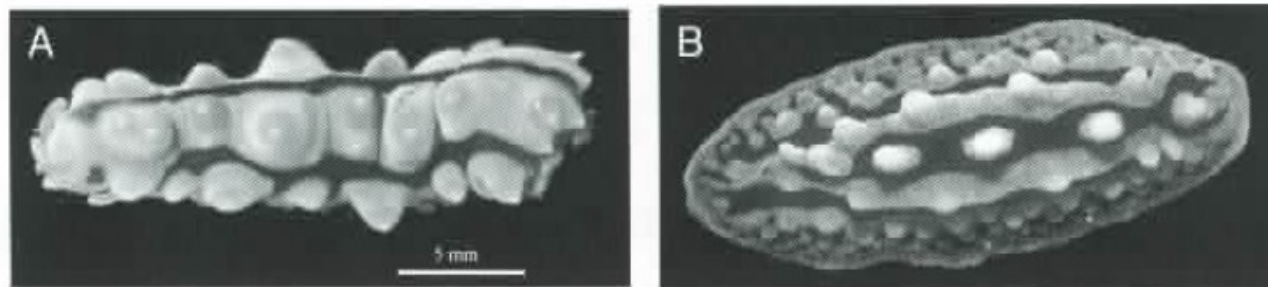
例1：魚の鱗と爬虫類の鱗

魚類の鱗は真皮の内部に発達した骨格（皮骨）であり、
ハイドロキシアパタイト（リン酸カルシウム）を主成分とする。

爬虫類の鱗は、魚類の鱗と違い、表皮起源である。基本的には
硬質タンパクのケラチンを主体とした角質で構成されているため
角鱗と呼ばれる。

<http://ja.wikipedia.org/wiki/鱗> より

例2: 擬態



クロテナマコの幼体

ソライボウミウシ（有毒）

ソライボウミウシに擬態することで捕食者から逃れる

-----> 全く独立した起源から類似

非相同な形質の系統推定への利用

-----→ 誤った系統を導く

類似する性質が「相同」なのか、「非相同」なのかを
区別する必要がある。

形態や機能だけではわからず、最終的には系統が
わからないと相同性が確認できないという
「いたちごっこ」のような状態も生じる

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化” 裳華房 より

分岐分類学の着目する形質

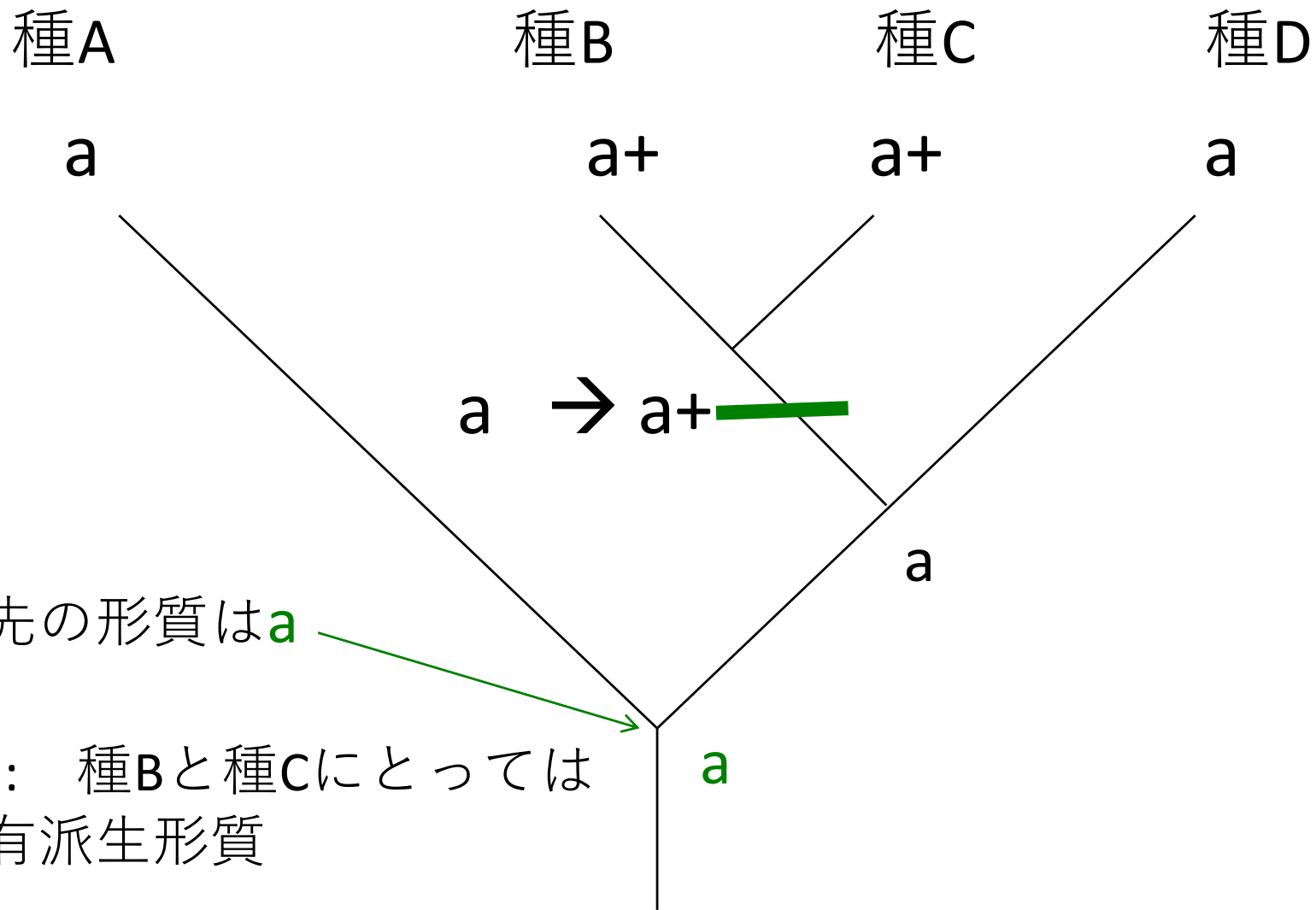
真の系統関係を証明できるのは特定の形質

共有派生形質（共有子孫形質、**synapomorphy**):最も近い共通祖先で新たに発生した形質で、**子孫群で共有**されているもの



固有派生形質 (autapomorphy) : ある特定の子孫群でのみ進化した形質

共有原始形質 (symplesiomorphy):複数の子孫群で共有されている形質が共通祖先より遠い関係で生じたものであること



a: 種Aと種Dをまとめると間違った系統関係を得る
種Bと種Cでa+であるからaは共有派生形質ではない

- まったく同じ形質状態行列からでも、数量分類学とは異なる樹形図が得られる。

数量分類学：種AとB(あるいは種CとD)が最も近縁

分岐分類学：種CとDが最も近縁

CとDが最も共有派生形質が多い

- 分岐分類学による樹形図 = 分岐図 (cladogram)

形質変化の歴史を追える

例：種DとCの共通の形質状態b+は、それらの仮想的祖先が獲得した共有派生形質である

祖先形質の推定

分岐図の構築には祖先形質を推定する必要がある。

(1) 一連の化石がある場合：化石の出現順序から祖先の形質を推定できる

実際にはこのような状況は少ない

(2) 外群の利用

研究対象である群：内群 (ingroup)

内群に対して遠い関係であることがわかっているもの：外群(outgroup), 内群になるべく近縁で相同な形質を持っているものを使用

外群にも見られる形質状態は原始的

内群のみに見られる形質状態は派生的

分岐分類学

分岐分類学は、進化的類縁関係を最優先にするという考えを押し進めることにより、分類学と直感とのつながりを断ち切った。

キャロル・キサク・ヨン (2009) 「自然を名づける」
(Carol Kaesku Yoon (2009) "Naming Nature" W.H. Freeman & Company) (三中信宏、野中香方子訳) NTT出版

分岐分類学の問題点 (1)

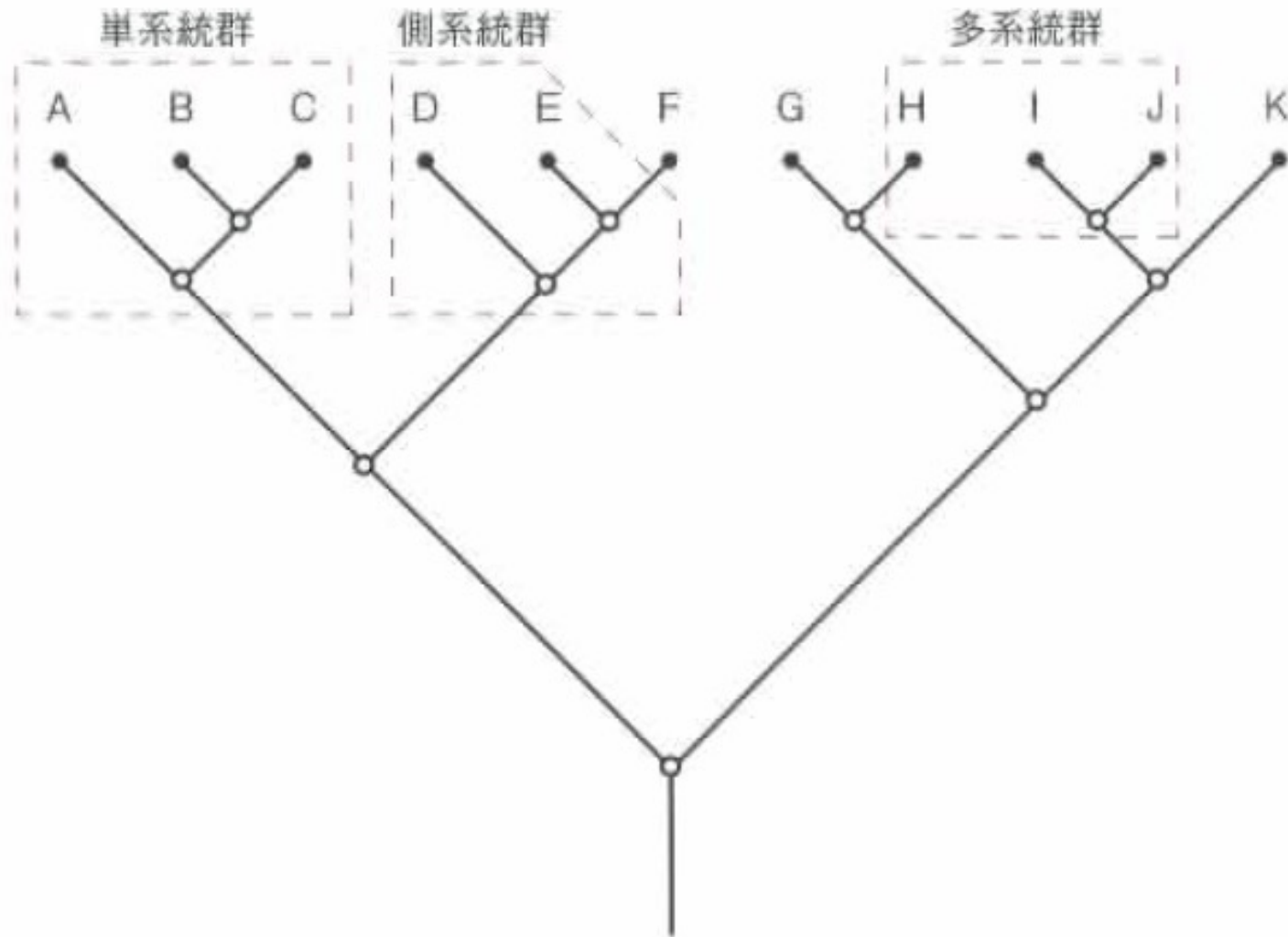
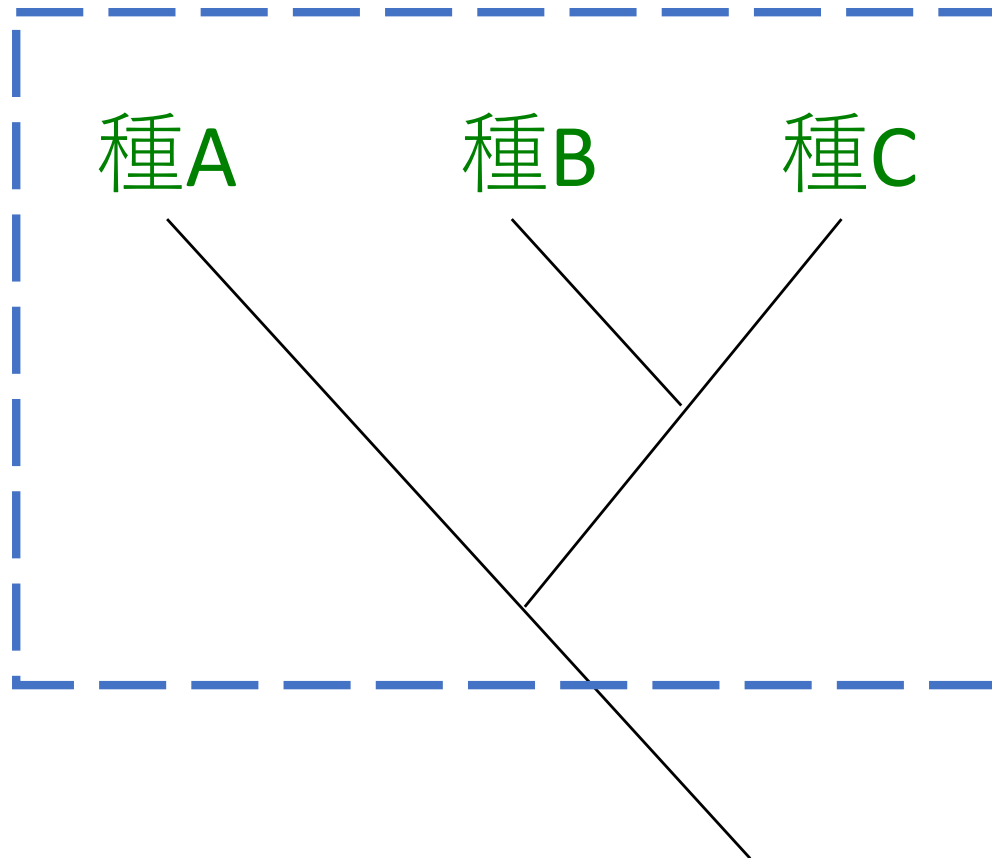


図 4.12 単系統群, 側系統群, 多系統群

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化” 裳華房 より

分岐分類学の問題点 (2)



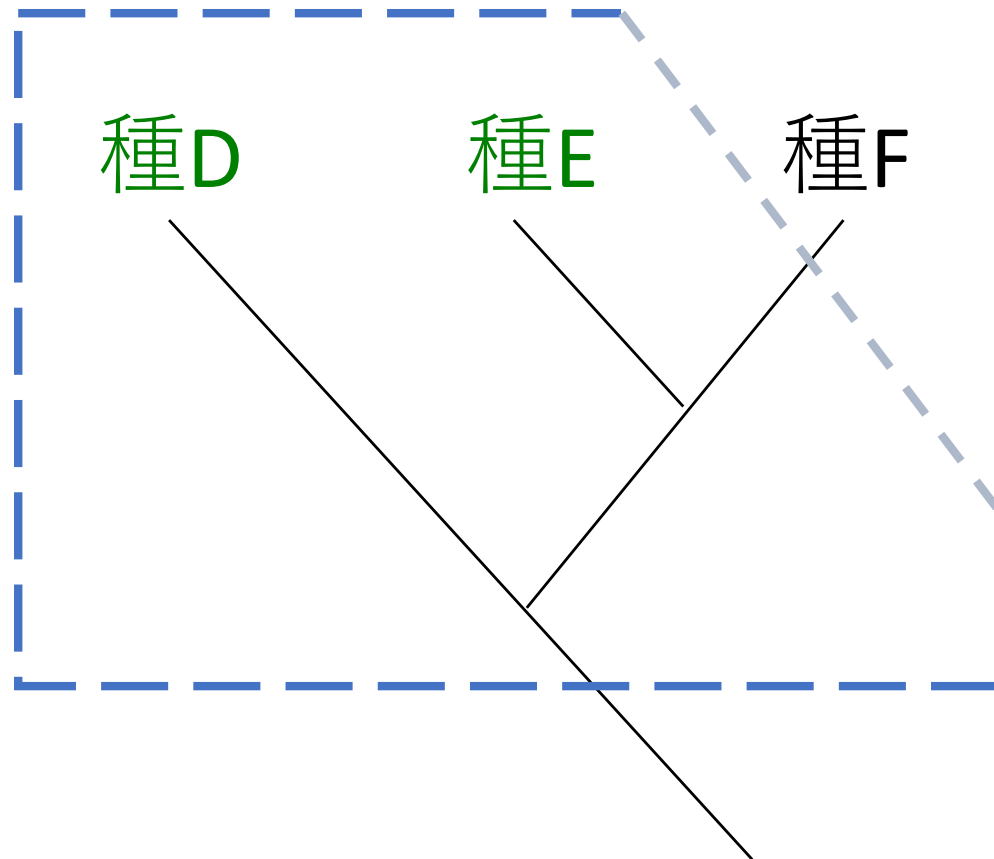
単系統群 (monophyletic):

ある一つの共通祖先から派生した子孫全てを含むグループ。

クレード (clade)ともいう。

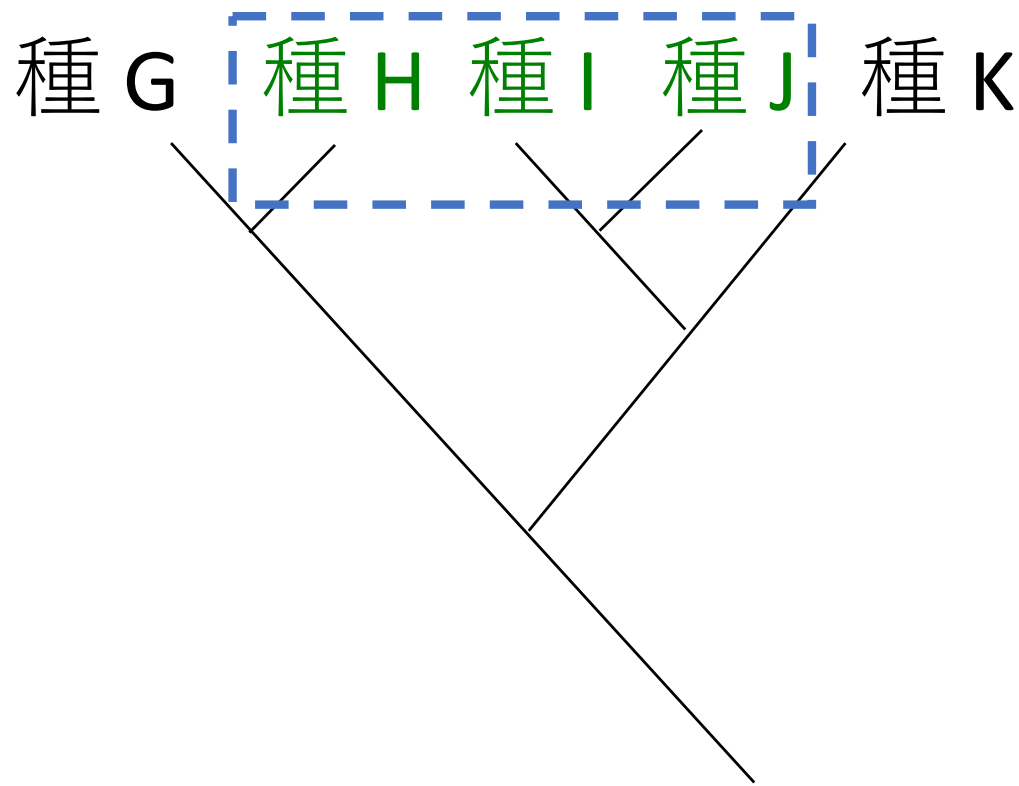
分岐分類学では、**単系統群のみがタクソン(分類の単位)**として扱われる。

分岐分類学の問題点 (3)



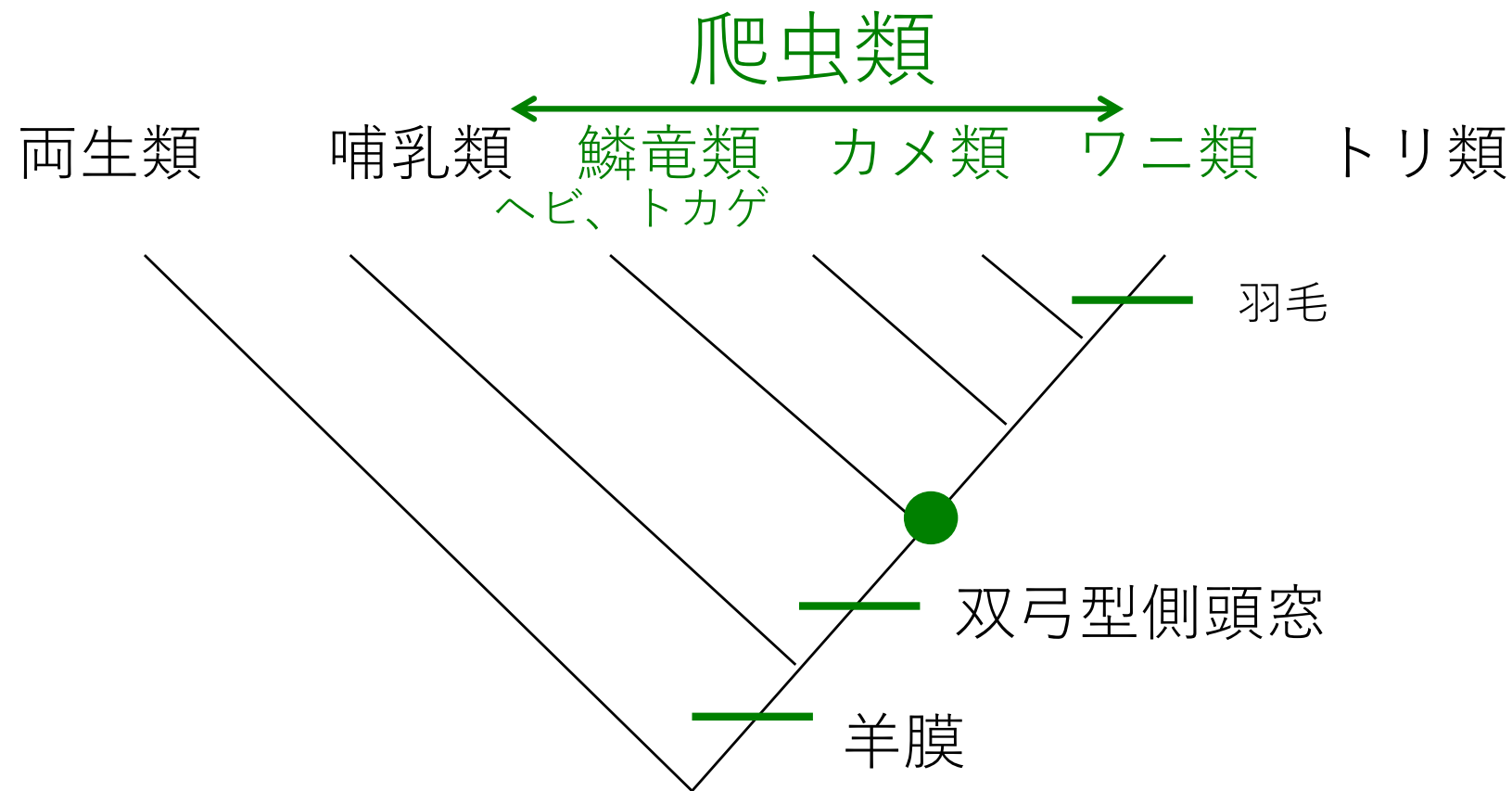
側系統 (paraphyletic):
一つの単系統群から、
一つ以上の子孫を除去
したグループ

分岐分類学の問題点 (4)



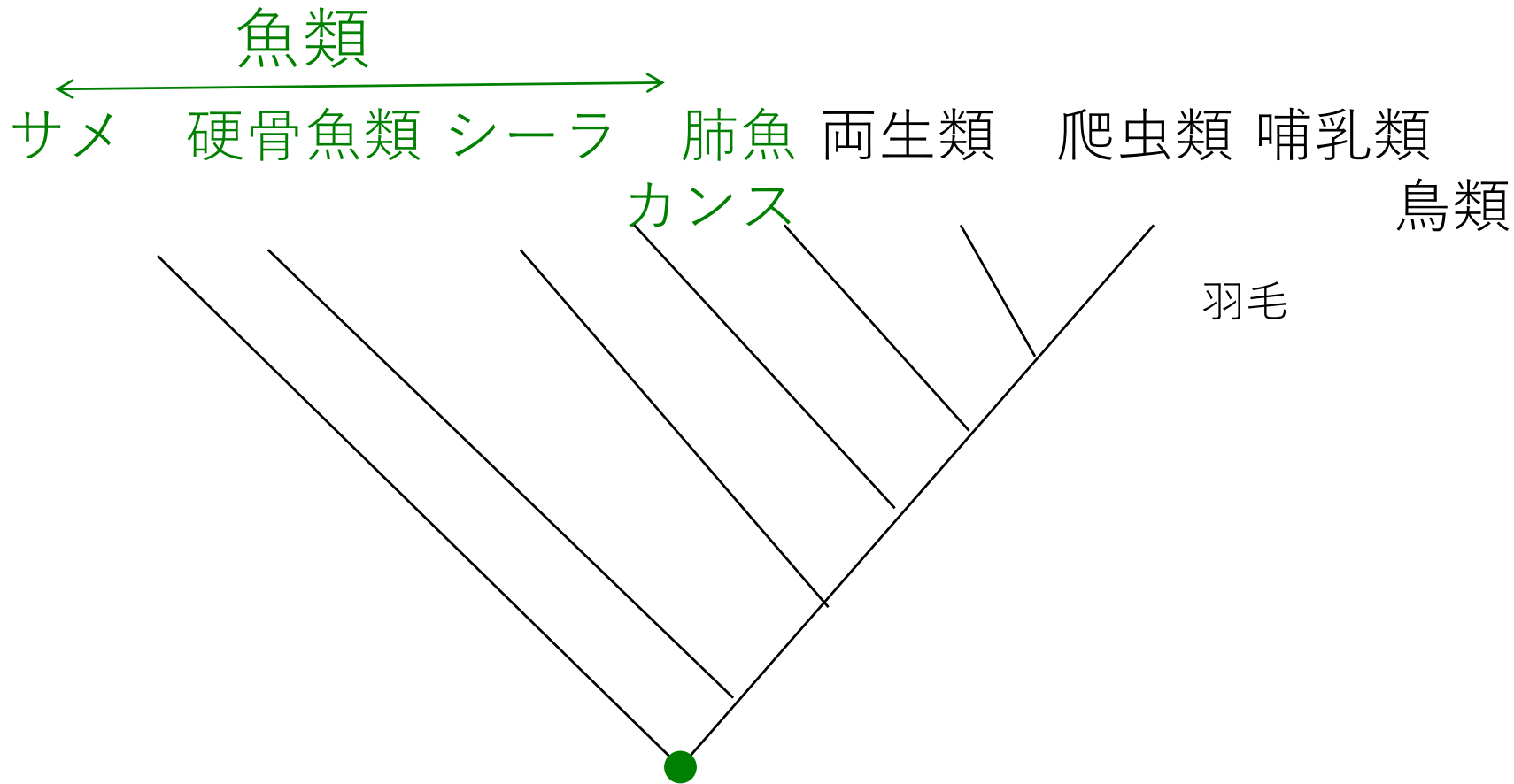
多系統群(polyphyletic):
系統樹上、連続して
いない子孫を含むグループ

分岐分類学の問題点 (5)



爬虫類は、鳥類の存在のため側系統となり、分岐分類学では分類群とはみなされない

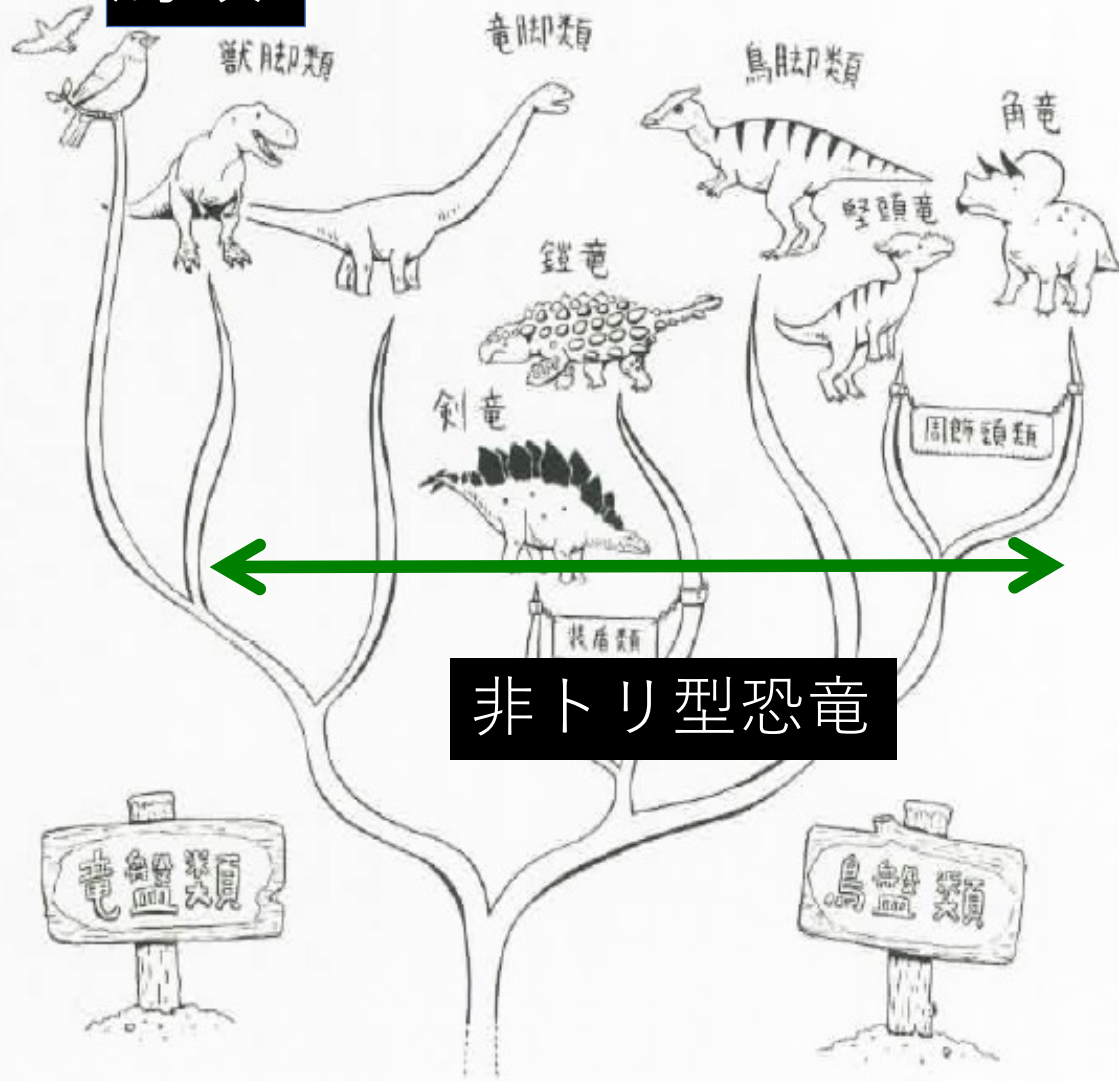
分岐分類学の問題点 (6)



魚類も側系統となり、分岐分類学では分類群とはみなされない

分岐分類学の問題点 (7)

鳥類



鳥類を含めて、恐竜は
単系統の分類群を構成
トリアは恐竜に属す

非トリ型恐竜は側系統
となり分岐分類学上は
分類群を構成しない

分岐分類学の問題点 (8)

グレード (grade): 体制の類似するグループ。

※ クレードとグレードは一致することも多い。

エルンスト・マイヤは、伝統分類に、数量分類、分岐分類のアイデアを組合わせグレード、すなわち側系統群もタクソンとして扱う**進化分類法 (evolutionary method)**を提唱しているが、一義的に答が得られないという伝統分類の欠点を受け継いでいる。

爬虫類も魚類もグレードである。

側系統群の中でも、グレードと認識されるものをどのようにあつかうかが問題

博物学の時代

リンネ 階層的分類と二名法

ダーウィン：進化論の提唱

生物は固定したものではなく変化する

taxonomy から systematics へ

進化分類学 vs 数量分類学 vs 分岐分類学

1. 進化分類学

分類に進化的関係を導入

しかし、現実の適用では環世界センスに基づく分類から脱却できない

エルンスト・マイア

生物学的種概念の提唱 (種の定義)

種分化の機構

生殖隔離

4つの機構

2. 数量分類学

ソーカル & スニース

分類手続きの客観化、明確化 直感、主観性からの乖離

同形形質と相同形質を区別してない → 系統分類ではない

形質状態行列から表形図を作成 → 系統樹ではない

3. 分岐分類学

ヘニツヒ

相同形質と同形形質(3つの機構)を区別

共有派生形質 (相同形質の中の)をつかう

リンネの階層分類体系と二名法を説明できるか？

ダーウィン以前と以降の分類の違いを説明できるか？
taxonomyとsystematicsの違い

進化分類学は何を乗り越えようとし、何を失敗したか

数量分類学は何を乗り越えようとし、何を失敗したか

形質と形質状態を説明できるか？

同形形質と相同形質を説明できるか？

共有派生形質を説明できるか

単系統群、側系統群、多系統群、グレードを説明できるか？

生物学的種概念を説明できるか？