進化生物学と統計科学：系統樹の推定をめぐって

Statistical Sciences and Evolutionary Biology with Special Reference to Phylogeny Estimation

三中信宏

Nobuhiro Minaka

農業環境技術研究所

National Institute for Agro-Environmental Sciences

Contemporary evolutionary biology has used various statistical methods for collecting and analyzing data. Here methods for estimating phylogenetic trees are reviewed in the context of recent history of evolutionary biology, especially of systematics and phylogenetics. Estimating evolutionary history based on character data (molecular or morphological) poses a couple of epistemological problems all of which are common to historical sciences in general. Karl Popper's philosophy of science, in particular, his theory of falsification and corroboration has been espoused by many theoretical phylogeneticists. In this paper the long-standing controversy on philosophical aspects of phylogenetics and its implications for statistical methods in this discipline is discussed.

1. 進化学の現代的総合：その統計科学との接点について

過去 1 世紀に及び統計科学の歴史を振り返ると、自然科学から社会科学にいたるさまざまな学問分野において、基礎から応用まで幅広い問題を解決する上で大きく貢献してきたことがわかる。現象それ自体がもつ確率的な変異性の程度とそれがデータに反映されたときの定量的な分析を考える上で、統計学のさまざまな概念や方法や理論が役に立ってきたことを疑う余地はない。とくに、生物学の中でも進化生物学の現代史は多くの局面で統計科学との接点をもってきた。

チャールズ・ダーウィンの進化理論が提唱された後、彼のいとこだったフランシス・ゴルトンが生物統計学の基盤を築いた 19 世紀後半以降の生物学史のエピソードのいくつかは進化学と統計学との結びつきの深さを如実に物語っている。その中でも、ゴルトンの弟子のカール・ピアソンが率いる生物測定学派 (biometricians) とメンデルの論文が再発見されて以来大きく発展したメンデル遺伝学派 (Mendelians) との間で闘わされた生物進化の基本プロセスをめぐる論争は特筆されるべきである。なぜなら、20 世紀初頭のこの論争が契機のひとつとなって、1930～40 年代にかけての「現代的総合」(The Modern Synthesis) につながり、自然淘汰理論に基づく現在の進化生物学の基本路線の確立をもたらしたと言えるからである。

ダーウィンが 1882 年に世を去り、世紀末を迎えたダーウィン理論はいったん衰退することになる。衰退したのは進化学や系統学ばかりではなく、ナチュラル・ヒストリーの分野全般に活気がなくなったと言われている。その一因は、同時代の実験的手法に基づく発生学や遺伝学に研究者の注目が集まったためだろう。学問的運動としての進化学の現代的総合は、それを主導した生物

学者たち（エルンスト・マイヤー，ジョージ・G・シンプソン，テオドシウス・ドブジャンスキー）にとっては，世紀末から低迷し続けていたナチュラル・ヒストリーに対する大胆な挺入れを意図していた．

しかし，ナチュラル・ヒストリー復興の拠り所となるはずの現代的総合は，学問的にけっして統一されてはいなかった．実際，もっとも基盤的な進化過程の理論づくりに貢献した理論集団遺伝学者の中には，ロナルド・A・フィッシャーのように現代数理統計学を確立した科学者が含まれていた．彼らは，厳密な数理モデルに基づく統計学の理論が進化研究の中核にあるべきだと考えていた．自然淘汰の数学理論は上記のフィッシャーやセウォール・ライトによって 1940～50 年代にはすでに十分に深められていた．さらに言えば，後に分子進化の中立説を提唱することになる木村資生が 1950～60 年代にかけて日本語で著した理論集団遺伝学の著作（木村 1957, 1960）は徹底的な数学的厳密さを特徴としていた．確率論や統計学が現代進化学にとって欠くことができない理論となった所以である．

一方，進化現象をミクロの遺伝子レベルで追究しようとする理論集団遺伝学派の思潮に対して，ナチュラル・ヒストリーの復興を目指したマイヤーらは，今日的な言葉でいえばマクロ生物学を目指し，生物個体の集団に関する研究こそ重要だという見解を打ち出した．マイヤーが 1940 年代に提唱した集団的思考（population thinking）ならびに生物学的種概念（biological species concept）は現代的総合のマクロ生物学的な側面の現われであるといふことができる．マクロな進化現象を論じる理論的なよりどころをマイヤーたちは確立しようとしたのである．

ダーウィンの生きた 19 世紀は生物の遺伝現象に関する統計学的議論はまだ萌芽的だった．しかし，その後の生物測定学や数理統計学の発展を背景にして，世代間の遺伝子の伝達やその頻度の動態に関する理論的研究は進んだ．それでは，そのような遺伝学的研究以外の分野での統計科学との接点はどのようなものだったのだろうか．

たとえば，生物多様性を研究対象とする体系学（systematics）にかぎるならば，分類学における統計学的手法の応用は現代的総合と次代を同じくして，いくつかの状況で現れた．古生物学者ジョージ・G・シンプソンは当時の動物学者としては例外的に数学に長けていて，1930 年代には早くも『定量動物学（Quantitative Zoology）』（Simpson and Roe 1939）という本を著し，比較的単純なパラメトリック統計学（主として単変量を対象とする方法）を適用するだけでも，ナチュラル・ヒストリーの研究は大きく進展するという論陣を張った．

これに対して，1950 年代末に多変量解析の一手法であるクラスター分析を開発した統計学者ロバート・R・ソーカルとピーター・H・A・スニースは，シンプソン流の単純な統計的手法では不十分であり，当時ようやく実用に供されるようになったコンピュータを用いた複雑かつ大規模な多変量解析の諸手法を武器にして，生物分類体系を客観的に構築すべきであるという数量分類学（numerical taxonomy）あるいは数量表形学（numerical phenetics）を押し進めた（Sokal and Sneath 1963『数量分類学の原理（Principles of Numerical Taxonomy）』）．1960 年代に入ると，この数量分類学をめぐる論争はさらに拡大し，後述の系統関係にしたがって生物分類を構築すべきとする進化分類学派（evolutionary taxonomy）や分岐分類学派（cladistics）との間で 20 年にも及ぶ三つ巴の戦いとなった（Hull 1988, 三中 1997, 2005）．

1980年代には生物分類学をめぐる論議は終息し、数量分類学派は生物分類以外の分野に進出していった。今もなお版を重ねているソーカルとF・J・ロールフ『生物統計学 (Biometry)』(Sokal and Rohlf 1969)に代表されるように、進化研究にかぎらず生物学の分野で統計学的手法を広く普及させたのは数量分類学派の大きな貢献の一つといえるだろう。さらに最近の研究動向に目を向けると、近年の形態測定学 (morphometrics) の理論的発展には、もと数量分類学派の研究者が多数関わっている (三中 1999)。「かたち」の統計学は、サイズを標準化したシェイプがケンドール形状空間というリーマン多様体を構成するため、厳密には非線形の球面統計学を必要とする (接平面に射影すれば近似的には線形統計学が適用可能である)。古くはダーシー・W・トムソンの古典『On Growth and Form』(1942)以来「かたち」の定量的分析とその変形の数学的記述は比較形態学の大きな問題だった。それが、統計学の発展理論を用いることによりようやくデータ解析のツールとして使えるようになったのも統計学の大きな貢献のひとつと言えるだろう。

しかし、生物多様性を論じる学問は分類学だけではない。現在目にするおびただしい数の生物たちは進化の産物である。もしもわれわれにこれらの生物の過去の進化史 (系統発生) を推定する手法が与えられたならば、データから推定された系統樹を用いて多様な生物を体系化することができるだろう。以下では、現代的総合の中でも、とくに系統推定 (phylogeny reconstruction) すなわち生物の系統関係を推定するという研究領域に焦点を絞り、それが並走して発展してきた統計科学の諸理論とどのような相互関係を及ぼしてきたのかについて述べる。

2. 過去を復元する：歴史は科学の対象なのか

過去の歴史を推定するという作業は認識論的な問題をわれわれに提起する。生物の進化史の推定と人間社会の歴史の復元は、それを対象とする学問分野が文理にまたがっているという表層的なちがいを除けばまったく同じ問題状況にある。すなわち、いかにすれば過去の事象に関する仮説は経験的にテストできるのかという問題である。古生物学者スティーヴン・J・グールドは、歴史はまっとうな科学研究の対象であると主張する：

「歴史を推論することは、すべての進化研究にとって不可欠であるにもかかわらず、信頼性に問題があったため、真に科学的な観点から過去を探究する上での障害となっていた。ダーウィンは、ガリレオが木星の月を観察したのに匹敵する信頼度で歴史を推論する方法が確立され例証されないかぎり、進化学はまともに扱ってもらえないだろうと考えた。それが彼をして歴史の推論規則を定式化させるきっかけになったのだ。私は『種の起源』こそこの規則を例証するひとつの長い論議だとみなしている。歴史の推論は、事実としての進化の立証ならびにメカニズムとしての自然淘汰の擁護の背後にあるもっと一般的な論点を提示している」 (グールド 2002: 99)

自然科学の研究者の中には、いまだに「歴史研究はサイエンスではない」という誤解が広まっている。これに抗して、グールドは進化生物学が科学一般に投げかけた強力なメッセージは歴史が科学の研究対象となり得ることを示した点にあると指摘する：

「まずはじめに歴史があることが他科学に進化論が与えた教訓であるならば、われわれは、科学の名に値しないただの叙述だからという理由で歴史を見捨てるのではなく、むしろ法則や

類似性を探る源としての歴史を尊重しその意義を追究すべきである」(グールド 1986: 68)

しかし、実験科学と比較してみればすぐにわかるように、歴史の研究はそれが生物の系統発生であれ人間社会の進化であれ、科学としての性格が実験科学とは著しく異なっていることは誰の目にも明らかだろう。典型的な実験科学では、観察可能性・実験可能性・反復可能性・予測可能性・一般化可能性など、直接的なデータ取得によって対象に関する仮説を経験的にテストすることが容易である。しかし、進化学のような歴史科学では、それらの条件のいずれもが当てはまらないことがほとんどだ。とすると、生物の過去に関する推論を行う系統推定を実行するためには、仮説の良し悪しをデータに基づいて判断する基準を与える必要があることになる。

母集団からサンプルされた無作為標本から標本平均が計算できるように、形質集団からサンプルされたデータに基づいて推論された系統樹は統計学的な意味での「推定値」である。離散構造として定義される系統樹の総数は問題のサイズによって明示的に計算できるので、ここでの問題は、それらの対立仮説の間の選択をする基準をどのようにして与えればいいのかという点である。

3. アブダクション：仮説選択の相対的基準として

古典的な科学哲学では、演繹 (deduction) と帰納 (induction) という二種類の推論スタイルがある。演繹とは、前提となるある主張から論理的に別の主張を導くというタイプの推論である。一方、帰納とは、観察データの蓄積により、真なる普遍法則を導くというタイプの推論である。ここでの重要な論点は、「データと理論の間にはどのような関係があるのか」という問題である。経験(データ)に照らすことが科学にとっては不可欠である。しかし、その主張は経験(データ)が完全無欠であるということの意味してはいない。仮説がまちがう可能性があると同時に、観察データもまた誤りや不確かさを含んでいるかもしれない。このことは、統計的な思考のもとではごく自然に受け入れられるだろう。データに照らして整合的な仮説は「真」であり、矛盾する仮説は「偽」であるという解釈は、データがつねに完全無欠であるという前提を置いている。しかし、その前提はしばしば破られる。現実には、完全無欠なデータは存在しないからである。

歴史学者カルロ・ギンズブルグはデータがもつ情報的価値について次のように言う：

「資料は実証主義者たちが信じているように開かれた窓でもなければ、懐疑論者たちが主張するような視界をさまたげる壁でもない。いってみれば、それらは歪んだガラスにたとえることができるのだ」(ギンズブルグ 2000: 48)

ギンズブルグはデータを鵜呑みにしたり頭から拒否することなく目の前のデータ(資料)を批判的に検討しつつ、データが仮説に対してもつ証拠として価値を認める：

「ひと証拠を逆撫でしながら、それをつくりだした者たちの意図にさからって、読むべきを学ばなければならない」(ギンズブルグ 2000: 46)

データという“歪んだガラス”を通して見るということは、データと仮説のいずれに対しても「真偽」を問うことなく、もっと弱い論理的关系を両者の間に置くことである。それはまた、観察データが個々の対立仮説に対してさまざまな程度で与える経験的支持の大きさによって仮説の相対的ランキングをするという意味でもある。証拠としてのデータが仮説に与える経験的支持は、演繹や帰納が含意する論理的真偽に比べればはるかに弱い関係だが、それでもなおデータによる

仮説の選択力は失われてはいない。われわれは証拠によってより強く支持される仮説を選ぶという基準を置くことができるからである。

データと理論の間に想定されるこの弱い関係は、演繹でも帰納でもない第三の推論様式とみなすことができる。それは、アリストテレスのいう「エンテュメーマ」すなわち「最善の説明に向けての推理」(ギンズブルグ 2000: 67)に始まり、19 世紀の哲学者チャールズ・S・パースの提唱する「アブダクション (abduction)」に連なる推論の系譜に属している。要点は、理論や仮説の真偽を問うのではなく、観察されたデータのもとでいずれが「より良い説明」を与えるかを相互比較するという点にある。

この軸足の移行は数理統計学においても見られる。これまで典型科学とみなされてきた実験系の物理学や化学では、物理現象や化学反応に関する仮説は適切な実験と観察を行えば経験的にテストすることが可能である。すべての仮説は経験的なテストを通じてその真偽を判定することができるというのは、ルドルフ・カルナップの論理経験主義であろうが、カール・ポパーの反証主義であろうが、共通して掲げられていた旗印だった。提唱された経験的仮説の運命は、データによって確証 (confirm) されることにより、あるいは反証 (falsify) されることにより、その“生死”が決まった。実際、かつて 1933 年に定式化されたネイマン-ピアソン流の仮説検定の枠組みは、データによる意思決定すなわち仮説の棄却と受容のための行動基準を与えた。これに対して、データを仮説の相対的価値を評価する証拠 (evidence) とみなそうとする新しい枠組みがいまできつつある (Royall 1997, Taper and Lele 2004)。

アブダクションによる仮説選択は、歴史科学としての系統推定論の根幹であり、同時に統計科学との深いつながりが見られる (Sober 1988)。系統樹を構築するためのデータとは、さまざまな形質情報である。それは従来から蓄積されてきた形態や行動のデータもあるが、近年では DNA や蛋白質の分子配列情報を利用した分子系統学が急速に普及している。これらの形質情報をデータとして、どの系統樹をベストと判定するかが系統推定におけるアブダクションの目標となる。

推論プロセスとしてのアブダクションのしくみを具体的に書き下すと次のようになる：

- 1) データ D がある。
- 2) ある仮説 H はデータ D を説明できる。
- 3) H 以外のすべての対立仮説 H' は H ほどうまく D を説明できない。
- 4) したがって、仮説 H を受け入れる。

このように箇条書きにすると、アブダクションと他の推論様式 (演繹と帰納) とのちがいがはっきりわかる。演繹と帰納は、ある意味で対極的な推論様式だが、データのみから仮説の真偽を判定するという点ではちがいが無い。一方、アブダクションは、他の対立仮説との相対的比較すなわち競争が要求されるという点で決定的なちがいがある。与えられたデータのもとでの仮説間の競争は、アブダクションは終わりのない推測の連鎖であることを意味する。新しいデータが付け加わったり、あるいは新たにつくられた対立仮説との比較により、これまでの推測が覆される可能性はいつでもある。

4. 系統樹をテストするとはどういうことか：仮説の検証度と論理的確率

カール・ポパーはその著書『開かれた社会とその敵』の第2部の中で、普遍法則の発見を目指す一般化科学 (generalizing sciences) や普遍法則に基づく将来予測を目指す応用科学 (applied sciences) と、歴史科学 (historical sciences) とのちがいを次のように述べている：

「原則的に、われわれが特殊な出来事とその説明に関心を抱いているならば、われわれは必要とされているあまたの普遍法則を当然視するのである。さて、特殊な出来事およびその説明にこのような関心を抱いている科学は、一般化科学からは鋭く区別して、歴史科学と呼べよう。」(Popper 1966: 264; 訳書, p. 245)

ポパーの言う歴史科学の性格は、本稿で論じてきた系統推定論にそのまま当てはまる。では、歴史科学の仮説（ここでは系統樹）は、ポパーの反証理論（仮説演繹主義）に基づいてどのようにテストされるのだろうか。ポパー自身は、一般化科学における普遍言明（普遍クラスに関する言明）だけが反証可能であるとは考えていなかった。実際、歴史科学の言明もまた反証可能であることは、彼自身が指摘している：

「古生物学、地球上の生命の進化史、文学史、技術史、科学史のような歴史科学は科学としての性格をもたないと私が主張したように考えている人がいる。しかし、それはまちがいである。私の考えではこういう歴史科学は科学としての性格を備えているのだ。私はそれを喜んで認めよう。多くの場合、歴史科学の仮説はテスト可能である。歴史科学は個別事象 unique events を記述するがゆえにテスト不可能であるかのごとく考えている者が見受けられる。けれども、個別事象の記述は、ほとんどの場合それらの記述からテスト可能な将来予測 prediction もしくは過去予測 postdiction を導出すればテストは可能なのである。」(Popper 1980: 611)

進化生物学にとって必要なのは、生物進化の仮説のテストがどのような手だてによって可能になるのかを考察することである。

以下では、仮説の検証度 (degree of corroboration) に関する理論 (Popper 1968b, 1983) に則って、系統推定における系統関係の仮説すなわち系統樹 (h) と形質情報の証拠 (e) ならびに背景的知識 (b) との関係を定式化する (Helfenbein and DeSalle 2005, Faith 2006 参照)。背景的知識 (background knowledge) とは、「理論をテストする間は、問題のないものとして（仮に）受け入れる事柄すべて」(Popper 1968b, 訳書 p. 435) である。系統学での背景的知識とは、たとえば「生物進化が生じた」という根本仮定を指している。与えられた形質データ (e) がある系統樹 (h) に対して与える支持の程度は、条件付き確率 (Popper 1968a の言う相対的確率) の差 $p(e, hb) - p(e, b)$ で表わされる。ここでの「確率」とは、数理統計学で用いられる事象の頻度的確率でもベイズ的な主観的確率でもなく、命題のもつ論理的確率である (Popper 1968a, 訳書, pp. 149-150)。上式での $p(e, b)$ は b によって条件づけられた e の論理的確率であり、 $p(e, hb)$ は hb すなわち h かつ b という連言命題によって条件づけられた e の論理的確率である。これらの条件付き確率の差 $p(e, hb) - p(e, b)$ は、共通の背景的知識（生物進化上の仮定）のもとで、ある系統樹がデータに対して与える条件付き確率の差である。

この条件付き確率の差 $p(e, hb) - p(e, b)$ にある係数を乗じ、その値の範囲が $-1 \sim +1$ となるように補正した数値 $C(h, e, b) = \{p(e, hb) - p(e, b)\} / \{p(e, hb) - p(eh, b) + p(e, b)\}$ を背景的知識 b の

もとでの証拠 e による仮説 h の「検証度 (degree of corroboration)」と定義する (Popper 1983: 240). 検証度の分子は上述の確率差であり, 分母は補正係数である. 条件付き確率の定義により検証度の分母第 2 項は, $p(eh, b) = p(e, hb) \times p(e, b)$ と変形できる. したがって, 検証度 $C(h, e, b)$ は $p(e, hb)$ および $p(e, b)$ の 2 つの確率値によって完全に決定されることがわかる.

ある系統樹 h の検証度を増加させるためには, 上式の分子第 1 項 $p(e, hb)$ の値を大きくすると同時に, 第 2 項 $p(e, b)$ の値を小さくする必要がある. 第 1 項は, 個々の系統樹が形質データに対して与える確率であるから, 系統樹ごとにその値は異なり, データとの整合性が高い系統樹ほど高い値をとる. ポパーの反証主義のもとでの系統樹の相対的選択は, 上で示したように検証度の最大化を目指せばよい. この仮説選択基準は, 必要最低限の背景知識 b のもとで, 形質間のホモロジー (共通祖先に由来する相同性) を最大化し, それと同時に形質データ e を説明するためのアドホックなホモブラジー (同じ形質状態が別々に進化する非相同性) を最小化する系統樹 h を選択することで実現される.

5. 統計学的系統学の時代の到来が意味するもの

21 世紀に入り, 系統樹の経験的テストという論点に新しい軸が付け加わった. それは, 1990 年代以降の分子系統学における統計学的方法の発展と, それにともなうモデルベースの系統推定に対する関心の高まりである (Felsenstein 2004, Yang 2006). 最尤法やベイズ法など明示的な確率モデルに基づく統計学的方法の適用は, 高速なコンピュータの普及とマルコフ連鎖モンテカルロ (MCMC) のような効率的な探索アルゴリズムの開発により, 進化生物学のさまざまな分野で利用されるようになってきた. 系統推定論もその例外ではない. 1980 年代以降しだいに普及した最尤法, あるいは 1990 年代末から急速に浸透したベイジアン MCMC 法を用いた系統樹の推定は, 今では系統推定の標準的なツールとなっている.

このような新しい手法の開発と普及は, 系統推定の方法論間の新たな論争を生むことになった. 前節で論じた系統樹に関する検証度の理論は, もともと分岐学派 (cladistics) に基づく最節約法の支持者が最節約原理のもとでもっとも単純な系統樹を選択するという最適性基準を正当化するためにもちだしてきた. しかし, ポパーがもともと論理的確率によって定義した検証度を, 頻度的確率によって再解釈すれば系統推定における最尤法もまたポパーの科学哲学 (反証主義) の枠内でとらえ直すことができるだろうという主張がなされている (de Queiroz & Poe 2001, 2003). もし最尤法が反証主義であると解釈できるとすると, やはり反証主義を長らく標榜してきた最節約法 (分岐学派) との関係はどのようなになるのか. 実際, この主張に対する分岐学派からの反論は相当に激しい (Kluge 2001; Faith & Trueman 2001; Farris et al. 2001; Siddall 2001, Rieppel 2003). しかし, 系統推定の方法論としての最尤法と最節約法に関する数値的研究 (Penny et al. 1994; Tuffley & Steel 1997; Steel & Penny 2000) を踏まえると, 両者は根本的に両立し得ない理論体系ではないだろう.

実際の系統推定の作業の観点からいえば, むしろ, 系統推定のための背景的仮定 (b) をどのように置くのかという問題の方が重要だろう (Siddall and Kluge 1997). とりわけ, モデル・ベースな系統推定法 (最尤法やベイズ法) ではさまざまな背景的仮定を置くことがそれらの手法を実

行する上での前提となっている．系統樹の検証度に戻ると，第 1 項を構成する論理的確率 $p(e, hb)$ の値は系統樹 h と形質データ e との整合性に比例してその値が決まる．しかし，仮説 h の検証度を上げるためには，第 2 項の論理的確率 $p(e, b)$ の値も同時に小さくする必要がある．これは，背景の仮定 b を最少にとどめることにより実現できる．この点を考えたとき，モデル・ベースな系統推定法は塩基置換モデルやさまざまな事前確率に関するモデルを積み重ねるために，どうしても $p(e, b)$ 値が大きくなり，結果として系統樹の検証度は低下してしまうだろう．

生物が進化したというような根本的な仮定はそれを前提としなければ，形質データと系統樹との認識論的つながりが断たれてしまう．また，分子進化における DNA 塩基置換の確率モデルに関する知見もすでに繰り返し裏づけられた経験的論拠のある知識であるみなしかまわないだろう．では，それ以上の背景の仮定はどこまで許容できるのだろうか．背景知識の多くは，まだテストの対象となっていない仮説群にすぎない．それらの裏付けと検討をさらに重ねることは系統推定論にとって今後の重要な課題と言えるだろう．現実的なモデルの採用とそれがもたらす検証度の低下とのトレードオフを回避するためには，仮定するモデルを必要最小限に抑えるというモデル選択論的な制約がどうしても必要になるだろう．

6. 最後に：さらに広がる進化生物学と統計科学との交わり

本稿では，現代の進化生物学の広大な領域の中で，とくに系統推定論と統計科学との交流に焦点を当てて概観してきた．生物の歴史を研究対象とし，過去を推論しようとするとき，進化学者は科学哲学と統計科学とをまたにかけて論陣を張ってきた．その一世紀に及ぶ現代史を振り返るとき，学問の間の豊かな交わりとはどうあるべきかについて深く考えないわけにはいかない．しかも，進化学と統計学との結びつきは今なおきわめて強いし，その傾向は当面続くだろう．進化学者は統計学をツールとして自らが直面する問題を解こうと奮闘し，一方の統計学者は進化学が提示する問題群を解くことで統計的手法をさらに洗練させ，生物進化をひとつの実験場として統計理論の鍛え上げを実践してきた．このような相利的なやりとりが実を結ぶかぎり，進化学と統計学との越境的交流はこれからも続いていくだろう．

参 考 文 献

- Faith, D. P. (2006). Science and philosophy for molecular systematics: Which is the cart and which is the horse? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 553-557.
- Faith, D. P. and Trueman, J. W. H. (2001). Towards an inclusive philosophy for phylogenetic inference. *Systematic Biology*, 50: 331-350.
- Farris, J. S., Kluge, A. G. and Carpenter, J. M. (2001). Popper and likelihood versus "Popper*". *Systematic Biology*, 50: 438-444.
- Felsenstein, J. (2004). *Inferring Phylogenies*. Sinauer Associates.
- Ginzburg, C. (2000). *Rapporti di Forza: Storia, Retorica, Prova*. Giangiacomo Feltrinelli Editore.
- [上村忠男訳 (2001). 歴史・レトリック・立証. みすず書房.]

- Gould, S. J. (1986). Evolution and the triumph of homology, or why history matters. *American Scientist*, 74: 60-69.
- Gould, S. J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press.
- Helfenbein, K. G. and DeSalle, R. (2005). Falsifications and corroborations: Karl Popper's influence on systematics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35: 271-280. [Corrigendum (2005): Ibid. 36: 200]
- Hull, D. L. (1988). *Science as a Process : An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*. University of Chicago Press.
- 木村資生 (1957). 集団遺伝学の数学的理論 . 岩波講座・現代応用数学 B.11 , 岩波書店 .
- 木村資生 (1960). 集団遺伝学概論 . 培風館 .
- Kluge, A. G. (2001). Philosophical conjectures and their refutations. *Systematic Biology*, 50: 322-330.
- 三中信宏 (1997). 生物系統学, 東京大学出版会.
- 三中信宏 (1999). 形態測定学. Pp. 61-99 所収: 棚部一成・森啓編 (1999). 古生物の科学・第2巻: 古生物の形態と解析. 朝倉書店 .
- 三中信宏 (2005). Ernst Mayr と Willi Hennig : 生物体系学論争をふたたび鳥瞰する. タクサ, 19: 95-101.
- 三中信宏 (2006). 系統樹思考の世界 : すべてはツリーとともに. 講談社.
- Penny, D., Lockhart, P. J., Steel, M. A. and Hendy, M. D. (1994). The role of models in reconstructing evolutionary trees. R. W. Scotland, D. J. Siebert and D. M. Williams (eds.), *Models in Phylogeny Reconstruction*. Oxford University Press. Pp.211-230.
- Popper, K. R. (1966). *The Open Society and Its Enemies, Vol. 2. The High Tide of Prophecy: Hegel, Marx, and Aftermath*. 5th Ed. Routledge & Kegan Paul [小河原誠・内田詔夫訳 (1980). 開かれた社会とその敵・第二部. 予言の大潮: ヘーゲル, マルクスとその余波. 未来社]
- Popper, K. R. (1968a). *The Logic of Scientific Discovery*. Harper Torchbooks [大内義一・森博訳 (1971-2). 科学的発見の論理 (上・下) 恒星社厚生閣]
- Popper, K. R. (1968b). *Conjectures and Refutations: The Growth of Scientific Knowledge*. Harper Torchbooks. [藤本隆志・石垣壽郎・森博訳 (1980). 推測と反駁: 科学的知識の発展. 法政大学出版社]
- Popper, K. R. (1980). Evolution. *New Scientist*, 87: 611.
- Popper, K. R. (1983). *Realism and the Aim of Science*. Routledge. [小河原誠・蔭山泰之・篠崎研二訳 (2002). 实在論と科学の目的 (上・下) 岩波書店.]

- de Queiroz, K. and Poe, S. (2001). Philosophy and phylogenetic inference: A comparison of likelihood and parsimony methods in the context of Karl Popper's writings on corroboration. *Systematic Biology*, 50: 305-321.
- de Queiroz, K. and Poe, S. (2003). Failed refutations: Further comments on parsimony and likelihood methods and their relationship to Popper's degree of corroboration. *Systematic Biology*, 52: 352-367.
- Rieppel, O. (2003). Popper and systematics. *Systematic Biology*, 52: 259-271.
- Royall, R. M. (1997). *Statistical Evidence: A Likelihood Paradigm*. Chapman & Hall / CRC.
- Siddall, M. E. (2001). Philosophy and phylogenetic inference: A comparison of likelihood and parsimony methods in the context of Karl Popper's writings on corroboration. *Cladistics*, 17: 395-399.
- Siddall, M. E. and Kluge, A. G. (1997). Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics*, 13: 313-336.
- Simpson, G. G. and Roe, A. (1939). *Quantitative Zoology: Numerical Concepts and Methods in the Study of Recent and Fossil Animals*. McGraw-Hill.
- Sober, E. (1988). *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. The MIT Press.
[三中信宏訳 (1996) 過去を復元する：最節約原理・進化・推論. 蒼樹書房]
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. (1969). *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W. H. Freeman.
- Sokal, R. R. and Sneath, P. H. A. (1963). *Principles of Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman.
- Steel, M. and Penny, D. (2000). Parsimony, likelihood, and the role of models in molecular phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution*, 17: 839-850.
- Taper, M. L. and Lele, S. R. (eds.) (2004). *The Nature of Scientific Evidence: Statistical, Philosophical, and Empirical Considerations*. The University of Chicago Press
- Thompson, D'A. W. (1942). *On Growth and Form*. Cambridge University Press.
- Tuffley, C. and Steel, M. (1997). Links between maximum likelihood and maximum parsimony under a simple model of site substitution. *Bulletin of Mathematical Biology*, 59: 581-607.
- Yang, Z. (2006). *Computational Molecular Evolution*. Oxford University Press.