分類学における種の認識と命名

矢原徹一 東京大学理学部附属植物園

Tetsukazu YAHARA*: Taxonomic problems in recognizing and naming species

1. はじめに

分類学の研究は二つの重要な生物学的経験則の上に成り立っている。その一つは大部分の生物が類型学的方法 (typological method) で認識できる表現型上のまとまりをもって存在していることである。従ってわれわれは生物個体を人為的定義によるのではなく、自然群 (natural group) の経験的認識にもとづいて分類することができる。経験的に見出される自然群を分類学においては分類群 (taxon) と呼んでいる。もう一つの重要な経験則は、この分類群にヒエラルキー的序列があること、すなわち分類群はより上位の分類群にまとめられ、またしばしばより下位の分類群に区分されることである。この二つの経験則は DARWIN によって生物が進化することが明らかにされる以前に確立され、創造説の枠組の中での初期の生物分類学の発展を支えた。

DARWIN (1859) による生物進化学説の確立及びその後の進化生物学の発展によって上記二つの経験則に関する生物学的理解は大きく改められた。第一の経験則については、分類群は常に進化的変化を続けており、本質的には類型的存在ではなく、内部に変異を持つ統計的存在であることが明らかにされた³⁵⁾。第二の経験則については、分類学的ヒエラルキーは進化過程での系統の分岐の反映であるという考え方が確立された。このような考え方の変化を伴いながら、今日の分類学は自然群の類型の認識と命名といういわゆるアルファ分類学の段階を終え、分類群の進化的変化過程そのものを追究する段階に入っている。

今日の分類学の重要な課題の一つは、種をどう理解するかという問題である。種は属や目といった他の分類カテゴリーとちがって実在する進化的ユニットであると考えられている。しかしこの考え方には最近強い論調で反論があげせられている。また最近の生物の適応戦略に関する研究の進歩は、種に対して新しい視点を提示しているように思われる。

本稿では種に関する最近の研究を概括し、今後の課題

について二、三の考察を試みてみたい。また種の認識と命名をめぐる実際的な問題についても私なりの整理を試みたい。

2. 種概念をめぐる議論の現状

経験的に認識される分類群の中でも種 (species) は自己再生産を行なう生殖単位としての機能を持っている。このような機能的単位として種を把握する考え方は、今世紀前半の進化遺伝学の発展を通して形づくられ、DOBZHANSKY⁶⁾ を経て MAYR^{22, 24)} によって生物学的種概念 (biological species concept) という考え方にまとめられた。MAYR の定義によれば種とは“実際にあるいは可能性として互いに交配を行なう自然集団のグループであり、他のそのようなグループから遺伝的に隔離されている”単位である。この考え方は動物学者から広い支持をうけ、現在では進化に関するテキストには必ず紹介される一般的概念となっている。

植物学においても1930~40年代におけるいわゆる実験分類学のアプローチの発展の中で種は交配集団 (ディーム) の集合体であることが認識され¹²⁾、他のグループから接合後の内的隔離によって交配が妨げられていることを種の条件とみなす見解 (CLAUSEN *et al.* 1939) が発表された⁴⁾。CLAUSEN らの種概念は MAYR の生物学的種概念と基本的に同じ枠組みで規定されている。

生物学的種概念を植物にあてはめることについては、その有効性と同時に限界性もあることを指摘する見解が少なくない^{11, 13, 14, 32)}。その限界性とは (1) 表現型に明瞭な差があり経験的に別種と認められる場合でも交配後の隔離機構が発達していない場合が植物では少なくない、(2) 逆に種内倍数性のように、表現型の上では差が軽微な系統間に交配後の隔離機構が発達している場合が少なくないという点である。(1) については種を定義づける隔離機構の中に同所的に生育する交配グループ間の交配前隔離 (行動的隔離、生態的隔離など) を含めることで概念上は解決可能である。しかしこのように種を定義した場合、分布域が異なる分類群間の差を種レベルか種以

* Botanical Gardens, Faculty of Science, University of Tokyo, 3-7-1 Hakusan, Tokyo 112.

下のレベルか判断する基準があいまいになる。(2) については倍数性のレベルがちがえば別種とみなすべきだと考える意見を強く主張する植物学者もあらわれたが²⁰⁾、現在ではこの考え方は殆ど支持されていない。

最近になって生物学的種概念の有効性を動物の場合も含めて批判的に見る見解が次々に発表された^{7), 8), 31), 34)}。EHRlich and RAVEN (1969) は、生物学的種概念の背景にある、集団間の遺伝子流動 (gene flow) が集団間の分化を妨げ種の統一性を維持しているという考え方を強く批判した⁸⁾。彼らは動物及び植物の具体的研究例を引用しながら (1) 自然界における遺伝子流動は一般に考えられているよりも実際にはずっと限られたものであること、(2) 長期間完全に隔離された集団間でも殆ど表現型が分化していない場合があること、(3) 自由に遺伝子交換している集団が強い分断性選択をうけた場合には表現型に顕著な分化がみられることを示し、種の表現型上の統一性は遺伝子流動の存在によって保たれているものではないと結論づけている。彼らによれば種とは属や目といった上位分類群と同様に単なる表現型上のクラスターであって、進化的ユニットではない。遺伝子流動によって結ばれた進化的ユニットは、種ではなく種を構成する地方集団である。

数量分類学者の SOKAL ら (1970) は生物学的種を認識する判断過程を流れ図に整理し、その判断過程には表現型の類似に依拠する外挿法の推論が含まれることを示した³¹⁾。生物学的種であるかどうかを判断するには地方集団内に交配不能な組合せが含まれていないかどうか、また別の地方集団に属する個体間に交配不能な組合せが含まれていないかどうかをテストする必要がある。しかしこのテストを全ての組合せについて行なうことは不可能なので、部分的なテストの結果をもとに表現型上の類似にもとづいて推論を行なうことになる。従って生物学的種はつまるところ表現型に依拠した概念である。SOKAL らの批判の要点は操作主義 (operationism) にもとづくもので、実際に生物学的種が存在しているかどうかを問題にしてはいない。生物学的種の実在性については、高等植物の種の70~80%は生物学的種であろうとする STEBBINS³³⁾ の見積りをやや懐疑的に紹介している。

BURGER (1975) は北米産カシ属 (*Quercus*) において経験的に認められた種が互いに自然雑種形成と戻し交雑を行ない遺伝的に交流している事実をあげ、生物学的種と表現型的種の不一致を指摘した³⁾。VAN VALEN (1976) はこの問題提起をうけて生態学的種 (ecological species) と多元種 (multispecies) という概念を提起した⁴¹⁾。彼によれば種は多くの場合、生殖的隔離によつ

てではなく、生態的同一性によって維持されている。種分化は生態的变化によって起り、その際生殖的隔離が成立するのは付随的な出来事である。種 (生態学的種) とは基本的に類似した資源空間 (VAN VALEN は最小限に異なる適応帯 minimally different adaptive zone という表現を用いている) を占有する同所的な家系 (lineage; 時系列的にとらえられた集団) 群であり、異所的な家系とは独立に進化する。同所的な種どうしが遺伝子を交換する北米産カシ属の例は決して例外的存在ではなく、植物や微生物では広く見られる現象で動物界にも見られる。このような同所的種の集合を多元種 (multispecies) と呼ぶ。VAN VALEN の種概念はやや難解だが、同所的に存在し遺伝的交流をもちながらも独立の進化的ユニットとして種が存在しうる条件を規定した点ではユニークなものがある。

以上の紹介に代表されるような論調に対して、生物学的種概念を擁護する立場からの反論もある。MERRELL (1981) は EHRlich らの立論^{7), 8)} に対して自然集団における遺伝子流動の役割を短期間の研究で結論すべきではないと反論している²⁵⁾。数年の観察では認められない程度の稀な出来事であっても、遺伝子流動は集団に新しい遺伝子型をもたらす効果を持ち得る。また地方集団が進化的ユニットであるとみなす考え方に対しては、合衆国ミネソタ州におけるカエルの斑紋遺伝子 (単一遺伝子で斑紋なしが優性) の集団遺伝学的研究例を紹介し、現在ではミネソタ州の広域に広がっている斑紋を作らない対立遺伝子が単一の祖先遺伝子に由来した可能性を示唆し、進化的ユニットは地方集団よりも大きな単位であると反論している。

以上の要約から明らかなように、今日われわれは「種とは何か」という基本的な問題について明確な答を得るには至っていない。生物学的種概念は種のもつ生殖集団としての機能を明らかにし、種を古典的な類型的カテゴリーの枠組みから解放する上で大きな役割を演じた。しかし種内倍数性の存在や VAN VALEN の言う多元種の存在が、遺伝子流動と隔離機構のみで種を規定する考え方の限界を示しているのも事実である。

分類学において経験的に認められている種 (表現型的種) については、次の2つの経験的事実の存在を認知しておく必要がある。(1) 種は決して均質な実体ではなく、多様に分化した地方集団、生態型、あるいは地理的亜種等の下部単位によって構成されている。(2) 種の内部構造には多様性があり、種はその生物学的実態において必ずしも等価な存在ではない。今日われわれは、これらの経験的事実を卒直に認め、従来の枠組みにとらわれない

種概念の再構成を試みねばならないと思われる。

3. 種分化のモードとその予測性

ここで視点を変えて、種が分化するプロセスを考察してみたい。種分化のプロセスが決して一律でないことはよく知られている。そして多様なプロセスをいくつかのカテゴリーに分類する試みとして、異所的種分化、同所的種分化、側所的(parapatric)種分化、あるいは一次的種分化、二次的種分化などの概念が発表されてきた。また推移的な状態をすみやかに通り越して急激に種分化が進む場合があることを強く主張する立場(saltationalism)から量子的種分化(quantum speciation)や遺伝革命(genetic revolution)といった考え方も提唱されてきた(種分化のさまざまなカテゴリーについては BUSH²⁾, ENDLER³⁾, MAYR²⁴⁾, WHITE⁴³⁾などを参照されたい)。

このような種分化の類型化の基準(criterion)には、地理的な要素(異所性, 同所性, 側所性)と機構的な要素(雑種形成, 創始者原理, 激変性選択など)とが交錯している。TEMPLETON^{39), 40)}は地理的な類型化には予測力がないと批判し、純粋に機構的な立場からの種分化の分類を提唱した。彼によれば種分化には2つの基本的なメカニズムが区別される(第1表)。一つは多様化(divergence)であり、他の一つは急変(transilience)である。多様化においては遺伝的隔離は連続的過程の下に形成され、隔離を進化させる主たる要因は自然選択である。多様化には適応的多様化(adaptive divergence), 勾配的多様化(clinal divergence), 生育地的多様化(habitat

divergence)の3モードがある。適応的多様化は外的隔離の成立後の小進化によって種が分化する場合で、いわゆる異所的種分化(地理的種分化)のほかにも同所的でありながら外的隔離が成立した場合も含まれる。勾配的多様化は Endler³⁾が理論的にその成立条件を研究した勾配的種分化(clinal speciation)にあたり、距離による隔離(isolation by distance)の効果を前提としている。生育地的多様化は距離による隔離をとまわらないいわゆる同所的種分化で、強力な断片性選択、閾値以下の遺伝子流動、選択される形質が大きな遺伝率を持つことなどごく限られた条件の下でのみ成立する^{21), 40)}。

一方の急変モードは、分化の中間的状態の極端な不安定性(著しい適応度の低下)に起因して遺伝的隔離が非連続的過程の下に成立する場合である。中間的状態の不安定性は遺伝的システムそのものに由来する。遺伝的急変(genetic transilience), 染色体的急変(chromosomal transilience), 雑種維持(hybrid maintenance), 雑種の組換え(hybrid recombination)の4モードに分類される。後二者はこれまで二次的分化と呼ばれてきたもので、雑種という遺伝的に不安定な状態から倍数化や無配生殖能力の獲得によって安定な状態にすすむ場合が雑種維持、遺伝的組換えによって安定な状態にすすむ場合が雑種の組換えである。遺伝的急変は MARY²³⁾が創始者原理(founder principle)と呼んだケースにあたり、エピスタシスのあるポリジーン系がごく小さな隔離集団下で急速に再編成される場合である。染色体的急変は染色体の再配列型がヘテロ接合体における適応度の著しい低下をひきおこし隔離を成立させる場合である。

TEMPLETON の種分化の分類は同所性, 側所性, 異所性という従来の地理的基準にもとづく分類の論理的あいま

第1表 TEMPLETON³⁹⁾による種分化の分類

Type of speciation	Basic mechanism
Transilience	
Genetic	Impact of founder effect on epistatic polygenic system containing major genes
Chromosomal	Impact of inbreeding or small population size on strongly underdominant chromosomal mutants
Hybrid maintenance	Hybridization of incompatible genomes followed by selection for maintenance of hybrid state
Hybrid recombination	Hybridization of incompatible genomes followed by inbreeding and selection for novel coadaptation
Divergence	
Adaptive	Erection of extrinsic isolating barrier followed by independent microevolution
Clinal	Selection on a cline overlaid upon isolation by distance
Habitat	Selection over multiple habitats with no isolation by distance

第2表 異なる4モードについての種分化の起りやすさの予測(TEMPLETON, 1980³⁹⁾より編集)

創始者集団の大きさ	祖先集団の構造	適応的多様化	遺伝的急変	染色体的急変	勾配的多様化
小さい	ライト的 ↓ パンミクシス	大 ↓ 小	起らない 小 ↓ 大	大 ↓ 小	起らない
大きい	ライト的 ↓ パンミクシス	大 ↓ 小	起らない	大 ↓ 小 起らない	起らない
外的隔離なし	ライト ↓ パンミクシス	起らない	起らない	大 ↓ 小 起らない	大 ↓ 小

いさを克服している点で積極的に評価できる。さらに TEMPLETON はそれぞれのモードの種分化の起りやすさ、及び種分化後の遺伝的距離の初期値を、祖先集団の構造と創始者集団のサイズの関数として予測することを試みている（第2表）。たとえば染色体的急変は祖先集団が分割されている程起りやすく、ランダム交配に近い程起りにくい。逆に遺伝的急変は祖先集団がランダム交配に近い程起りやすく、閾値以上に分割されていれば起り得ない。遺伝的急変によってもたらされる遺伝的距離の初期値の期待値は

$$E(D_0) < 0.0625/N$$

と予測され、一般に極めて小さいものとみなされる。以上のような予測は、たとえば重金属耐性や除草剤抵抗性の系統の分化にはたらくメカニズムが自殖性の種と他殖性の種でちがっている可能性を示唆している。TEMPLETON の理論的提起は種分化研究において仮説検証法的アプローチを可能にするものであり、今後の発展が期待される。

4. 種の適応戦略と種概念

TEMPLETON の議論は生物学的種概念を基礎においている。従って種分化は隔離機構の進化としてとらえられている。しかし前述のとおり、生物学的種概念にはいくつかの論理的弱点があり、たとえば種内倍数性といった現象を包括して扱うことができない。隔離の成立—たとえば倍数体形成—が種の分化につながるかどうかという問題は遺伝学よりもむしろ生態学の文脈の中で考えられるべきだと思われる。

近年の生物の適応戦略についての研究の発展にともない、種をユニークな生活史戦略を持つ実体としてとらえる考え方が打ち出されてきた^{15,16)}。もし種の分化を二律背反的な適応戦略の分化としてとらえることができれば、われわれは種の実体についての新しい視点を得ることになる。

ある環境傾度において、遺伝子流動の存在下でも二律背反的な適応戦略が分化し得ることは、森島らの野生イネについての研究²⁶⁾³⁰⁾や ALLARD らのミナトカラスムギについての研究¹⁵⁾によって明らかにされている。これらは分化の程度が種の範囲を越えないとみなされる例だが、種レベルで遺伝的交配可能性を持ちながら、背反的な適応戦略をとっている場合も少なくない。第1図は鹿児島県屋久島の花山原生林内でみられたホソバハグマ (*Ainsliaea favrieana* BEAUV) とキッコウハグマ (*A. apiculata* SCH.-BIP.) の交雑現象を示している。図は溪流沿いの岩上においた 60×100 cm のコードラート内の 67個体から最大長の葉をとり、その葉形を示したもので

ある。5個体は形態的に両親種の間中間の状態を示し、自然雑種と推定された。ホソバハグマは増水時には水没する溪流沿いの岩上に生える屋久島固有の種で、スギ林内のコケ層上に生えるキッコウハグマとは生態的にすみわけている。キッコウハグマは屋久島では高頻度で閉鎖花をつける自殖性の種であり、ホソバハグマについては隔離栽培の結果から自家不和合性が推定されている。両者間の推定雑種個体は閉鎖花をつけ、瘦果はよく稔実する。このため人為的かく乱をうけた場所では、雑種群落 (hybrid swarm) が形成されている。しかし原生林内では雑種群落は形成されず、2つの種が維持されている。

この2種の維持には、環境勾配に急激な段差があること (stepped environmental cline) 及びキッコウハグマが自殖性であるために遺伝子流動が制限されていることが重要な条件となっていると考えられる。人為的な生育地のかく乱は環境勾配の段差をやわらげ、推移帯 (ecotone) を拡大することによって折衷的な適応戦略の存在を許しているのであろう。同様な現象は野生イネでも観察されている。

以上のような事実は、環境の特性によって規定される生態学的な適応戦略の二律背反的分化として種分化をとらえ得る可能性を示唆している。しかしこのような種分化観の一般化にはいくつかの困難がある。

一般に、ある環境傾度の下での生態型分化の実例は、「二立背反的」というよりもっと複雑な様相を呈している。阪本の総説²⁹⁾に詳しく紹介されているイヌビエやカモジグサの生態型分化はその例である。この原因は、一つには環境勾配が一般には著しい段差をとまわず、連続的あるいは亜連続的 (subcontinuous) であることに求められる。種あるいは生態型のすみわけは、環境の異質性にもとづいてはいるが、この異質性とは環境要因の連続的な量的変化の累積によって生じる場合が一般的であろう。

第2図は愛媛県東赤石山におけるクサコアカソ (*Boehmeria gracilis* C. H. WRIGHT) とコアカソ (*B. spicata* THUNB.) 及びその中間型の垂直分布を示している⁴⁴⁾。クサコアカソは冬期に地上部が枯死する多年草だが、コアカソは木質化した地上茎に冬芽をつける低木である。クサコアカソは2倍体で有性生殖を行ないコアカソは3倍体で無配生殖を行なう。中間型には3倍体と4倍体がありいずれも無配生殖を行なうことが推定されている。4倍体は表現型の上で3倍体よりもコアカソ的であり、地上茎の木質化の程度が大きく冬芽をつける位置が高い傾向がある。これら4者は高度差に対応する環境勾配をすみわけているとみなされる。このすみわけを規定して

第1図 屋久島原生林内におけるホソバハグマ，キッコウハグマ及び両者の推定雑種の葉形変異（矢原未発表）

第2図 愛媛県東赤石山におけるクサコアカソ、コアカリ及び両者の交雑起原と推定される中間型倍数体の垂直分布⁴⁴⁾

いる環境要因は明らかにされていないが、温度及び共存種の草丈といった要因の関与が推定される。それらの変化は段差をとともう勾配ではなく、高度に沿った連続的勾配であろう。

最近山西ら⁴⁵⁾は日本列島に広く分布するオオバコが冬期常緑型及び冬期落葉型の2生態型に分化していることを報告している。この分化は生育地の温度の緯度的勾配に起因していると考えられる。この研究は連続的な環境勾配の下で背反的な適応戦略が分化し得ることを示した好例である。

このような連続的な環境勾配下での適応戦略の分化については、環境そのものの特性から分化の生起を予測することは不可能であろう。環境勾配の持つ意味は、生物

のサイズ・生活型・可塑性の大小といった生物側の特性によって異なったものとなる。たとえば、小型の草本にとって意味を持つ微細な勾配は大型の本木には勾配としての意味を持たないであろう。従って適応戦略の分化は環境勾配と生物側の諸特性との相互作用によってもたらされると考えられる。VAN VALEN⁴¹⁾のように環境自体の不連続性(適応帯)に種の成立条件を求める考え方は、現実を正しくとらえきれないと思われる。

これからの種分化研究の中では、適応戦略の分化と隔離機構の進化を同時に取り扱っていく必要があるだろう。多くの場合、種独自の戦略を成立させている条件の一つには隔離機構の存在に求められる。東赤石山においてクサコアカソ、コアカソ及びそれらの中間型が独自の戦略を保ち得るのは、これらが遺伝的に混りあってしまわない実体(生物学的種)であるからにほかならない。一方でまた環境勾配の段差が適応戦略の二律背反的な分化を導く場合があることも事実である。種の分化には隔離機構の成立が先行する場合と適応戦略の分化が先行する場合があると思われる。前者は極端な場合には適応戦略の分化をとともわずに2種を成立させ(カンアオイ属の多くの種はこうした例であろう)、後者はしばしば交配後の隔離機構をとともわずに2種を成立させる。生物学的種概念と生態学的種概念は相補的であり、種の一般的特性の両側面を表現したものと筆者は考えている。

5. 種の認識と命名をめぐる実際の問題

種についてのわれわれの理解は決して完成されていない。しかしわれわれは種の実体を研究するためにも、自然群を正確に把握し、命名する必要がある。この目的のためには、SOKAL ら³¹⁾の言うように操作主義的に表現型にもとづいて種を決める必要がある。しかしこの作業はあくまでも妥当性のある作業仮説を提示することであって、分類の完成を意味するものではない。

分類学的研究には、はじめに述べたように、自然群としての分類群の範囲づけとそのランクの評価という2つの作業が含まれている。分類に定説のないグループでは、まず分類群の範囲の認識が十分でない場合が殆どである。このようなグループで分類群を正確に把握する方法としては、(1) 外部形態における分類群の指標形質の確立、(2) 染色体数の調査による基本数と倍数性のレベルの確認、が主要なものである。指標形質の確立によって範囲づけが行なわれた分類群のランクの評価は、相対評価及び同所性テストという、必ずしも相入れない2つの基準をもとに行なわれる。このような一連の分類学的方法について、次にニガナ(*Ixeris dentata* NAKAI)を例にと

第3表 ニガナ *Ixeris dentata* の分類系^{17,18)}

<i>I. dentata</i> (THUNB.) NAKAI	
ssp. <i>dentata</i>	
var. <i>dentata</i>	ニガナ
var. <i>albiflora</i> (MAKINO) NAKAI	シロバナニガナ
var. <i>stolonifera</i> NEMOTO	ハイニガナ
ssp. <i>alpicola</i> (TAKEDA) KITAM.	タカネニガナ
ssp. <i>kimurana</i> (KITAM.) KITAM.	クモマニガナ
ssp. <i>nipponica</i> (NAKAI) KITAM.	イソニガナ
ssp. <i>kitayamensis</i> MURATA	ドロニガナ
ssp. <i>shiranensis</i> KITAM.	シラネニガナ

りあげて具体的に述べることにする。

第3表は従来のニガナの分類システムである^{17,18)}。6亜種が認められているが、それぞれの亜種の間の区別点は必ずしも明確にされておらず、分類システムの再検討が必要とされている。ニガナには染色体数の上で2倍体、3倍体、4倍体があり、2倍体は有性生殖をするが3・4倍体は無配生殖を行なうことが知られている^{10,28,36,42)}。このような場合には、先ず2倍体レベルの分化の実態を

正確に把握する必要がある。小山¹⁹⁾は2・3・4倍体を標本資料で花粉サイズによって判定できることを示し、2倍体の分布域を標本資料から推定した。筆者は花粉から2倍体と推定された標本資料の外部形態を検討し、表現型の上で不連続な6つの分類群の存在を確めた。これらは地理分布の上でも異なっている(図3)。クモマニガナ、オオバナニガナ、タカネニガナは高山帯に分布し、分布域は2倍体レベルでは重ならない。ハイニガナは近畿地方の低地に見出され、ドロニガナは紀伊半島の北山川流域の溪流岩上に、イソニガナは新潟県の海岸に特産する。

高山性のオオバナニガナとタカネニガナは根出葉の数と茎葉が茎を抱くかどうかで明瞭に区別される。両者の冠毛数と蒴果長を調査したところ、冠毛数に不連続なちがいが認められた。蒴果長は従来亜種間を区別する形質としてとりあげられてきたものだが、この形質には不連続なちがいは認められなかった。オオバナニガナにもタカネニガナにも倍数体が知られ、前者の倍数体は日本全国に広く分布している。タカネニガナの倍数体は本州中

第3図 ニガナ類 *Ixeris dentata* complex の2倍体レベルに見出される6分類群の分布(矢原未発表)

- ：クモマニガナ，●：オオバナニガナ，
 ○：イソニガナ，★：タカネニガナ，
 ▲：ハイニガナ，■：ドロニガナ，

部以北の高山帯に分布しオオバナニガナと同所的に生育することも稀でない。2倍体レベルで見出された両者のちがいを倍数体とみなされる標本について検討したところ、2倍体と同じ基準で倍数体も区別可能なことがわかった。この両者の間にみられる表現型の不連続は、ニガナ属の種間で一般に見られる表現型の不連続と比べる程度に大きい（こうした経験的判断を相対評価という）。従って両者は別種として取り扱われるべきものと判断される。分布域が重なり合い、同所的に生育することがあっても形態的ちがいが保たれていることから、生物学的にみても別種としての取り扱いが支持される（この判断を同所性テストという）。

イソニガナとオオバナニガナの形態的な差は軽微であり、とくに近縁な姉妹関係にあるとみなされる。クモマニガナ、オオバナニガナ、ハイニガナ、ドロニガナの4者の間の形態的な差はほぼ等価とみなされ、とくに近い2者を特定することはできない。このような性質の相対評価に基づき、6亜種3変種とされていたニガナは2種4亜種4変種に分類しなおすのが妥当と考えられる（第4表）。この分類系は核型の比較^{28,36,37)}や交配実験^{27,28)}によって現在までに得られている証拠とも矛盾しない。

このような分類システムの改訂（revision）にともない、同じ名前でもその概念が変更される場合が多い。北村はタカネニガナを除く本州中部以北の高山帯のニガナを全てクモマニガナと考えていた。しかし筆者の検討で、2倍体レベルでは日本海側の高山帯に分布する系統と岩手県早池峯山に産する系統の間に形態的に顕著な差があることがわかった。前者の倍数体は日本全国に広く分布するオオバナニガナと区別できない。一方後者の倍数体は東北地方北部の高山帯に分布し、クモマニガナ（ssp. *kimurana*）のタイプの標本（青森県八甲田山産）がこれにあたる。そこで前者は北村のクモマニガナの概念から切り離され、オオバナニガナに含められることになった。このような概念修正の際に命名操作の諮意性をなく

すためにタイプ標本が決められている。北村のクモマニガナの概念は大部分がオオバナニガナに含まれるが、クモマニガナをオオバナニガナの異名とし、早池峯型を新分類群として記載することは命名法上許されない。

第4表の分類系では ssp. *nipponica* がオオバナニガナとイソニガナを含む意味に用いられており、これも北村の概念とちがっている。北村の ssp. *nipponica* はイソニガナのみを指すものである。オオバナニガナとイソニガナを同一亜種とみなす場合、オオバナニガナの方が分布も広く内容の豊富な分類群だからといって、ssp. *albiflora* という名前をつくることはできない。これはランクにおける優先権（rank priority）という命名法上の原則のためで、ssp. *albiflora* は先に発表されている ssp. *nippnica* の後続異名（synonym）となる。命名法上の取り扱いにはいろいろな注意が必要だが本題からはずれるのでここではこれ以上ふれないことにする。

ニガナの分類系は第4表で決して完成されたわけではない。たとえば4つの亜種が分化のレベルにおいて本当に等価なものかどうかについては交配実験、アイソザイムによる遺伝的距離の比較、核型の詳細な比較などによってさらに検討をすすめる必要がある。分類系の改訂は作業仮説の妥当性を高める作業であって、種の存在様式の証明では決してない。

第4表の分類系についていえば、代替仮説（alternative hypothesis）としてちがった分類系を考えることも可能である。たとえばクモマニガナやドロニガナは分布が限定されており、形態的には特殊化が進んでいるので種のランクで扱う方が良いという立場もあり得る。4亜種の等価性については形態的差から推論されているだけなので、等価でないという推論も可能なのである。第4表はできるだけ命名上の変更を避けるという保守主義にもとづいている。しかし証拠が不十分な段階で命名上の変更を先行させる分類学者も残念ながら存在する。同じ分類群に複数の学名が存在する場合の学名の選択にあたっては、分類学者が分類系の改訂を行なった場合の根拠の強さを十分に吟味する必要がある。

第4表 ニガナ類 *Ixeris dentata* complex の revised system (矢原未発表)

<i>I. alpicola</i> (TAKEDA) NAKAI	タカネニガナ
<i>I. dentata</i> (THUNB.) NAKAI	ニガナ(広義)
ssp. <i>dentata</i>	
var. <i>dentata</i>	ニガナ(狭義)
var. <i>stolonifera</i> NEMOTO	ハイニガナ
ssp. <i>kimurana</i> (KITAM.) KITAM.	クモマニガナ
ssp. <i>kitayamensis</i> MURATA	ドロニガナ
ssp. <i>nipponica</i> (NAKAI) KITAM.	オオバナニガナ(広義)
var. <i>nipponica</i>	イソニガナ
var. <i>albiflora</i> (MAKINO) NAKAI	オオバナニガナ(狭義)

6. む す び

分類学はさまざまな基礎概念と方法論に支えられた学問体系であるが、その内容が教科書として解説されることが少なかったために命名学という程度の理解をうけていることが多い。この小論では私なりに種レベルの分類学についての基礎概念と方法論の整理を試みた。時間的制約と私の非力のために、種内分類群についての数量分類的アプローチなどいくつかの重要な話題にふれるこ

とができなかったのが残念である。分類学の基礎については最近高木³⁵⁾及び館岡³⁸⁾によるすぐれた教科書が出版されているので、ぜひ参照されることをすすめたい。この小論がこうした教科書への入門の役割を果たし得ることを願っている。最後に小論を発表する機会を与えて頂いた農業研究センターの宮原益次博士及び伊藤一幸氏に深く御礼申し上げる。

なお本文中に引用した未発表資料は昭和59年度文部省科学研究費補助金 No. 5974037, 及び日本生命財団助成研究, 「屋久島産固有植物の起源と保護」の成果の一部であり, 別途に詳しく報告される予定である。

引用文献

- ALLARD, R. W., G. R. BABEL, M. T. CLEGG and A. L. KAHLER: Evidence for coadaptation in *Avena barbata*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA **69**, 3043~48 (1972).
- BUSH, G. L.: Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst. **6**, 339~364 (1975).
- BURGER, W.: The species-concept in *Quercus*. Taxon **24**, 45~50 (1975).
- CLAUSEN, J., D. D. KECK and W. HIESEY: The concept of species based on experiment. Amer. J. Bot. **26**, 103~106 (1939).
- CLEGG, M. T. and ALLARD, R. W.: Patterns of genetic differentiation in the slender wild oat species *Avena barbata*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA **69**, 1820~24 (1972).
- DOBZHANSKY, T.: Genetics and the Origin of Species. Columbia Univ. Press, New York (1937).
- EHRLICH, P. R. and R. W. HOLM: Patterns and populations. Science **137**, 652~657 (1962).
- EHRLICH, P. R. and P. H. RAVEN: Differentiation of populations. Science **165**, 1228~1232 (1969).
- ENDLER, J. A.: Geographic Variation, Speciation, and Clines. Princeton Univ. Press, Princeton (1977).
- FUJISHIMA, H.: Karyomorphological studies of the *Ixeris dentata* complex on Mount Ishizuchi. Bot. Mag. Tokyo **97**, 137~150 (1984).
- GATES, R. R.: The taxonomic units in relation to cytogenetics and gene ecology. Amer. Nat. **85**, 31~50 (1951).
- GILMOUR, J. S. L. and J. HESLOP-HARRISON: The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. Genetica **27**, 147~161 (1954).
- GRANT, V.: The Origin of Adaptation. Columbia Univ. Press, New York (1963).
- HESLOP-HARRISON, J.: New Concepts in Flowering-Plant Taxonomy. Heinemann, London (1969).
- KAWANO, S.: The productive and reproductive biology of flowering plants II. The concept of life history strategy in plants. J. Coll. Lib. Arts, Toyama Univ. **8**, 51~86 (1975).
- 河野昭一: 雑草の繁殖戦略と生活史の進化, 雑草研究 **29**, 1~10 (1984).
- KITAMURA, S.: Compositae Japonicae, Pars Quinta. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B **23**, 116~123 (1956).
- 北村四郎・村田源・堀勝: 原色日本植物図鑑, 草本編 I. 保育社 (1957).
- 小山博滋: 花粉判定による 2, 3, 4 倍体ニガナの分布. 日本植物分類学会会報 **4**, 1~3 (1978).
- LÖVE, A.: Taxonomy and chromosome — a reiteration. Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. **63**, 192~202 (1961).
- MAYNARD SMITH, J.: Sympatric speciation. Amer. Nat. **100**, 637~650 (1966).
- MAYR, E.: Systematics and the Origin of Species. Columbia Univ. Press, New York (1942).
- MAYR, E.: Change of genetic environment and evolution. In "Evolution as a Process" ed. by J. HUXLEY, 157~180 (1954).
- MAYR, E.: Animal Species and Evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge (1965).
- MERRELL, D. J.: Ecological Genetics. Longman, London (1981).
- MORISHIMA, H., Y. SANO and H. I. OKA: Differentiation of perennial and annual types due to habitat conditions in the wild rice *Oryza perennis*. Pl. Syst. Evol. **144**, 119~135 (1984).
- 西岡泰三: ニガナ類の分化について (1) 高山植物と海岸植物の雑種および二, 三の問題. 植物学雑誌 **73**, 431~437 (1960).
- NISHIOKA, T.: Phylogenetic study in the *Ixeris dentata* group II. General aspect of the *Ixeris dentata* group. Jap. J. Bot. **18**, 199~223 (1963).
- 阪本肇男: イネ科耕地雑草における種の問題. 雑草研究 **28**, 92~99 (1983).
- SANO, Y., H. MORISHIMA and H. I. OKA: Intermediate perennial—annual populations of *Oryza perennis* found in Thailand and their evolutionary significance. Bot. Mag. Tokyo **93**, 291~305 (1980).
- SOCAL, R. R. and T. J. CROVELLO: The biological species concept: A critical evaluation. Amer. Nat. **104**, 127~153 (1970).
- STEBBINS, G. L.: Variation and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press, New York (1950).
- STEBBINS, G. L.: Perspectives. I. Amer. Sci. **51**, 362~370 (1963).
- RAVEN, P. H.: Systematics and plant population biology. Syst. Bot. **1**, 284~316 (1976).
- 高木貞夫: 動物の分類. 東大出版会 (1978).
- TAKEMOTO, T.: Cytological studies on *Taraxacum* and *Ixeris*. II. Some Japanese races of the *Ixeris*

- dentata* complex. Biol. J. Okayama Univ. 8, 59~85 (1962).
- 37) 竹本貞一郎：複合種“ニガナ”の生態と染色体. 岡山大教育学部研集 29, 71~89 (1970).
- 38) 館岡亜緒：植物の種分化と分類. 養賢堂 (1983)
- 39) TEMPLETON, A. R.: Modes of speciation and inferences based on genetic distances. Evolution 34, 719~729 (1980).
- 40) TEMPLETON, A. R.: Mechanisms of speciation — a population genetic approach. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12, 23~48 (1981).
- 41) VAN VALRN, L.: Ecological species, multispecies, and oaks. Taxon 25, 233~239 (1976).
- 42) 渡辺邦秋・矢原徹一：未発表.
- 43) WHITE, M. J. D.: Modes of Speciation. W. H. Freeman and Company, San Francisco (1978).
- 44) YAHARA, T.: A biosystematic study on the local populations of some species of the genus *Boehmeria* with special reference to apomixis. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. III 13, 217~261 (1983).
- 45) 山西弘恭・福永典之：日本列島におけるオオバコ *Plantago asiatica* L. の生態型分化. 日生態会誌 33, 473~480 (1983).
- (1984年10月11日受理)