

— Biogenetic Law and Outgroup Comparison —

("Occam's Razor" in Cladistics)

カミソリは常に良く切れるようにしておかねばならない。錆びたカミソリは何の役にも立たない。けれども、いくら良く切れるカミソリでも、のべつ幕なしにふりまわしたのでは効果がないし思わぬ怪我もする。Occamさんのカミソリも全く同じである。彼のカミソリは、こぞという時に無駄な(ad hoc)仮説を剃り落として、より単純な仮説を作る為になくしてはならない道具である。けれども所詮カミソリはカミソリである。斧や鉄砲にはかなわない。カミソリさえあれば充分だなど高を掲げてはいけな。その意味では、M. J. Dunbarの警告("The blunting of Occam's razor, or to hell with parsimony")は正しいのである。科学史の中ではカミソリの効力などいれたものである。問題は如何にうまくOccamさんのカミソリを使いこなすかであって、Dunbarが主張するようにそれを錆びつかせることではない。要は、Occamさんのカミソリ——「最節約原理」Principle of Parsimony——を使う人が、重要な問題をどの程度解決するかそしてその効率はどうかということ。つまりその人の問題解決能力(Problem-solving efficacy)が大争なのである。(L. Landau [1977] "Progress and Its Problems", Univ. of California Pr.)

Cladistic Analysis に於て最も重要なことは、monophyletic groupの定義形質である synapomorphy を如何にして決定するかである。これは形質変異の方向性(polarity)を決定することに他ならない。このための規則に——phyleticに現れる——は次の二つがある。

1. Ontogenetic Analysis — direct method

2. Outgroup Comparison — indirect method

そして後述する方に、この二つの方法は Principle of Parsimony に基づいているのである。

E. Haeckel [1911], "Natürliche Schöpfungs-Geschichte" (p. 309)

Biogenetisches Grundgesetz: die Ontogeny ist eine Rekapitulation der Phylogenie; die Ontogenesis oder die Entwicklung des Individuums ist eine kurze und schnelle, durch die Gesetze der Vererbung und Anpassung bedingte Wiederholung (Rekapitulation)

der Phylogenesis oder der Entwicklung des zugehörigen Stammes.

1989. 2.8.

K. E. von Baer [1828] "Entwicklungsgeschichte der Thiere"

1. The general features of a large group of animals appear earlier in the embryo than the special features.
2. Less general characters are developed from the most general, and so forth, until finally the most specialized appear.

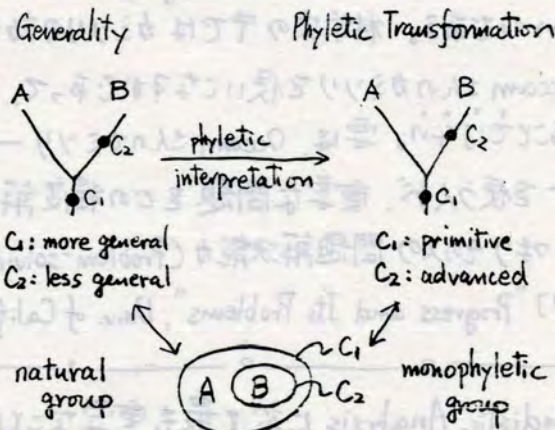
(from S. J. Gould [1977] "Ontogeny and Phylogeny", p.56)

1989. 2.12.

Cladistics にして興味のある形質は natural (monophyletic) group を定義できる形質 (つまり「形質₂」) である。

例えば、taxon A, B がそれぞれ状態 a, b を持っている時、b の方がより普遍的であら (less general) ならば、その場合、次の2つの形質₂ が作れる。

- C₁: a + b (more general)
- C₂: b (less general)



そして C₁, C₂ はそれぞれ natural group A+B, B を定義する。これを進化的に解釈するならば C₁ (primitive), C₂ (advanced) はそれぞれ monophyletic group A+B, B を定義すると言える。 (more general/less general 又は primitive/advanced は形質₂ 及び形質状態の両方に適用可能な用語であり、それ故 混乱をまね、きやすい。note 8 で述べたが、generality の概念は Set-Subset の包含関係があてはじめて成立する相対的なものである。つまり上の例でいえば C₁ ⊃ C₂ が成立するからこそ C₁ は more general, C₂ は less general なのである。ところが generality を進化的な観点から phyletic transformation と見なすと、途端に混乱が生じる。C₁ を primitive, C₂ を advanced と呼ぶといかにも「C₁ から C₂ が派生した」という印象を与えるが、これは誤りである。確かに形質状態 (a, b) に関する限り、

つまり、「C₁ のかわりに C₂ が存在する」 又は 「B は C₁ をもたない」という印象

a が primitive, b が advanced であるならば (Hennig 自身の用法), a → b という

形質₂についての

phyletic transformation の図示は正しいが、 $C_1 \rightarrow C_2$ という図示は正しくない (少なくとも misleading である)。以上の理由により primitive/advanced の用法を次のように定義する。

1. primitive (advanced) character state

ある phyletic transformation series ($\rightarrow a \rightarrow b$) に於て、先行する状態 (a) は primitive であり、それに対して b は advanced である。

2. primitive (advanced) character₂

形質₂ が持つ generality の進化的解釈

more general character₂ \leftrightarrow primitive character₂

less general character₂ \leftrightarrow advanced character₂

はい語が、primitive/advanced という語は異なる二つの意味を持っているわけである。形質₂ について用いられる more general/less general 及び primitive/advanced はそれぞれ対を成しており、二組の用語はともに natural [monophyletic] group の包含関係を示している。これを Nelson [1978] が明確にしなかった為、Voorzanger and van der Steen [1982] が思い悩むことになったのである。]

ここでは natural group を定義する形質₂ (synapomorphy) はどのようにして発見されるのか? そのためには形質状態の集合から、ある generality を持つ形質₂ を作ればよい。(その形質₂ が妥当であるかどうかは他形質との一致 (congruence) により最終的にテストされる。) 適用範囲の広い方法としては次の二つがあげられる (p.36~40)

1. Ontogenetic Information

$X \Rightarrow X'$ (ontogeny) \longrightarrow $X+X'$: more general character₂

X' : less general character₂

2. Outgroup Comparison

X : ingroup + outgroup \longrightarrow $X+X'$: more general character₂

X : ingroup only \longrightarrow X' : less general character₂

これら二つの方法は方法論的最節約 (methodological parsimony) の原理に基づいている:

Both techniques [ontogenetic information and outgroup comparison] can be seen as applications of a single principle, parsimony, involving

only the preference for simpler hypotheses over more complex ones.

(p. 37)

以下でより詳しく説明しよう。 1983. 2. 17.

<Ontogenetic Information>

2 taxa A, B の個体発生 (ontogeny) の過程で、二つの形質状態 a, b に関して、

A: a → a

B: a → b

(1) C₁: a+b } → a → b (phylogeny)
C₂: b }

という ontogenetic transformation が観

察されたとする。今、C₁(=a+b) が natural group A+B の定義形質で

あると仮定すると、次の二つの場合が生じる。

(2) C₁: a+b } → b → a (phylogeny)
C₂: a }

1) C₂=b が B の定義形質: (a)ⓑ

∴ a → b (ontogeny) → b → a (phylogeny)

進化的に解釈すると、a → b とい

う phyletic transformation の仮説を

作る場合である。これは

[A: a → a
B: a → b

[A: a → b → a
B: a → b

a → b (ontogeny) → a → b (phylogeny)

という仮説と同値であり、A, B の ontogenetic transformation がそのまま phyletic transformation であると主張している。

2) C₂=a が A の定義形質: (b)ⓐ

進化的に解釈すると、b → a という phyletic transformation の仮説を作る場合である。これは

a → b (ontogeny) → b → a (phylogeny)

と同値である。そしてこの場合、A の phylogeny に於て (ontogeny では観察されない) b が存在していたという仮定をおかねばならない。

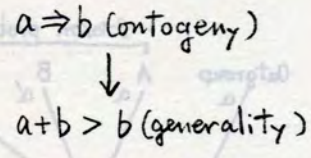
形質状態の phyletic transformation を直接観察できない以上(後述)、1と2のどちらを選択するかは、方法論的最節約の原理——最も単純な (simple) 仮説を選ぶ——に従って行われねばならない。仮説の単純性は相対的なものであり、余分な (ad hoc) 仮定が相対的に少ないほどその仮説は単純であるといえる。上の二つの仮説を比べた場合、2は観察されない b が A の phylogeny に存在していたという余分な仮定を含んでいる。従って、parsimony に従うべき)

$a \Rightarrow b$ (ontogeny) \longrightarrow $a \Rightarrow b$ (phylogeny)

という仮説が最も単純である。

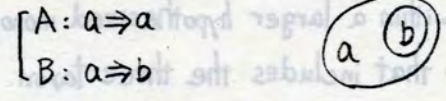
それでは上の議論から「進化的」な部分を削除するとどうなるか？

1) $C_2 = b$ が B の定義形質:

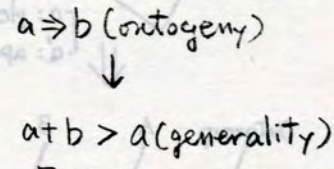


(1) $C_1: a + b$
 $C_2: b$ } $\longrightarrow a + b > b$ (generality)

$\therefore a \Rightarrow b$ (ontogeny) $\longrightarrow a + b > b$ (generality)

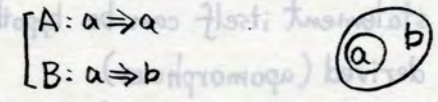


2) $C_2 = a$ が A の定義形質:



(2) $C_1: a + b$
 $C_2: a$ } $\longrightarrow a + b > a$ (generality)

$\therefore a \Rightarrow b$ (ontogeny) $\longrightarrow a + b > a$ (generality)



この場合、「A と B の a は異なる状態である」又は「A, B の幼生状態 a と A の成体状態

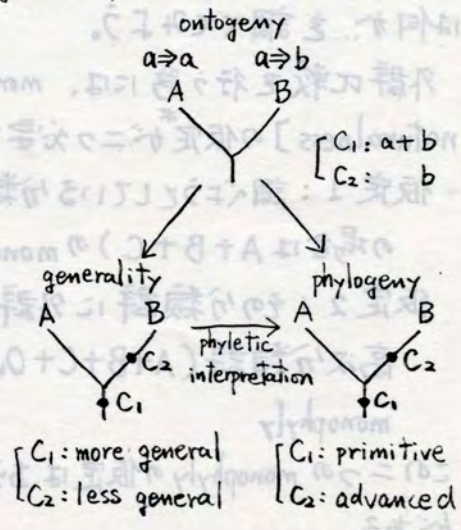
a とは異なるものである」という ad hoc 仮説が必要である。(上の進化的解釈の場合もこれと同様な ad hoc 仮説を立てられる)

従って parsimony を用いれば (1) の

$a \Rightarrow b$ (ontogeny) $\longrightarrow a + b > b$ (generality)

という仮説が最も単純である。

以上をまとめると、左図のようになる。つまり parsimony に従う限り、ontogenetic information が与えられれば形質の generality 及び phylogeny を決定できる。そして phylogeny は generality の進化的解釈にすぎない。1983. 2. 18.



[*(p.4): $a + b$ が A+B の定義形質であるという仮定は、A+B を含む更に高次の context の中で (A+B レベルとは独立に) テスト可能である。つまり、

Obviously, both species share a general character [a+b]. (p. 37)

という為には、更に大きな生物群の中で定義形質としての a+b の有効性が検証

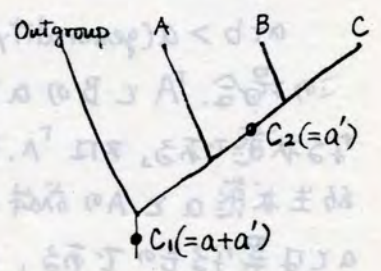
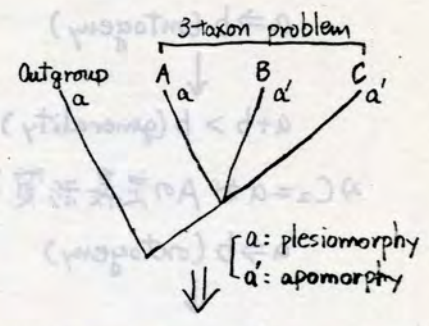
① ^{つまり}これではいけない。他形質に基づき A+B の naturalness が ^{前もって} 検証されていて、
 はじめて その枠内で ontogeny が利用できるのである。同様の仮定は outgroup
 comparison の場合でも必要である (後述)。] ^{このとき atb は定義形質となるのだが}

1983. 2. 18.

< Outgroup Comparison >

Those character-states occurring in other taxa within a larger hypothesized monophyletic group that includes the three-taxon statement as a subset can be hypothesized to be primitive (plesiomorphous) and those character-states restricted to the three-taxon statement itself can be hypothesized to be derived (apomorphous).

(Eldredge and Cracraft [1980], p.63)

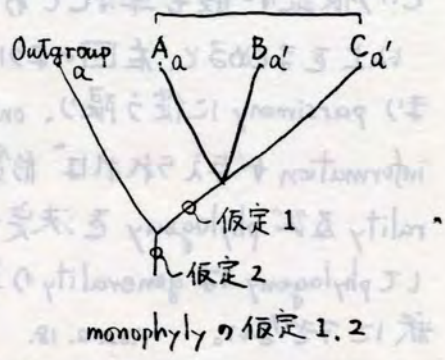


「外群比較」(outgroup comparison)は、
 cladistic analysis に於て最もよく用いられる分析方法である。以下では、
 この outgroup analysis について、どんな仮定が必要であるか、またその方法の根拠
 は何かを調べてみよう。

外群比較を行う為には、monophyly [naturalness] の仮定*が必要である。

仮定1: 調べようとしている分類群 (右
 の場合は A+B+C) の monophyly

仮定2: その分類群に外群を加えた
 高次分類群 (A+B+C+Outgroup) の
 monophyly

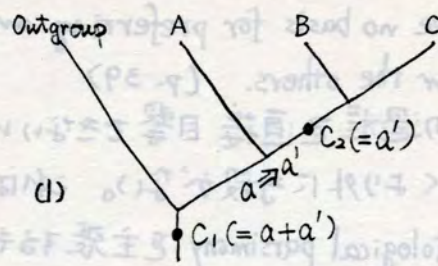


この二つの monophyly の仮定はあらかじめ他の形質を用いて検証しておく必要
 がある。

以上の仮定が満足されたものとして、外群比較の根拠を考える。taxon
 A, B, C 及び外群に、形質状態 a, a' が上図のように分布しているとすると、
 仮定2により、 $C_1 = a + a'$ は単系統群 A+B+C+Outgroup の定義形質であ

る。進化的に異なるならば、次の二つの場合が生じる。1983. 2. 19.

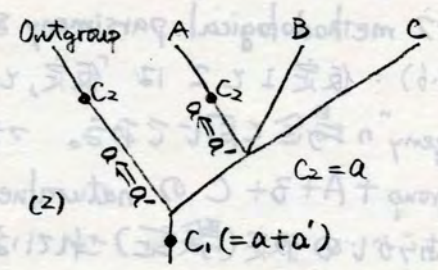
1) phyletic transformation $a \Rightarrow a'$:
このとき $C_2 = a'$ という定義形質が作れる。
この C_2 は B+C を定義している。



phylogram は右の (1) である。

2) phyletic transformation $a' \Rightarrow a$:

このとき $C_2 = a$ という定義形質が作れる。
しかし「仮定1」により Outgroup + A
という monophyletic group が許されないから C_2 は Outgroup と A とで
「独立」に生じた convergence と判定
される。phylogram は右の (2) である。

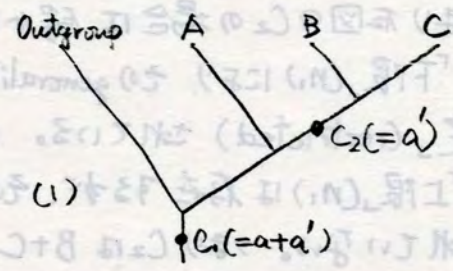


つまりこの場合 C_2 は独立に生じたという補助仮説が必要になる。

上の1と2を比較すると明らかに1の方が単純である。parsimony に従う限り冒頭にあげた outgroup rule は必然的に導かれてくる。phyletic part を削除すれば次のようになる。

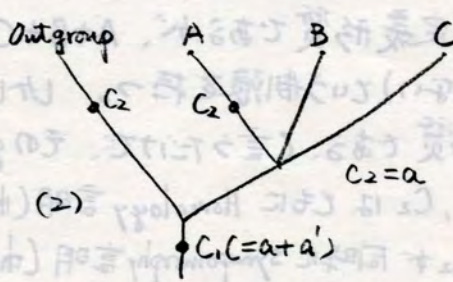
1) generality $a+a' > a'$:

このとき $C_2 = a'$ は B+C という natural group を定義しており、
clado gram は右の (1) である。



2) generality $a+a' > a$:

このとき $C_2 = a$ は Outgroup と A に独立に現われる。clado gram は右の (2) である。



ここでもまた parsimony に従えば1を優先せざるを得ない。

以上をまとめれば Autogenetic Information 及び Outgroup Comparison に基づく character generality (polarity) の推定は、parsimony criterion の応用に不可欠なのである。

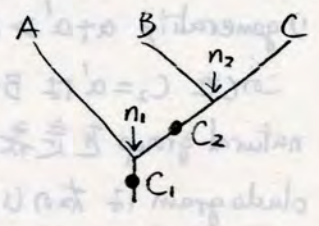
One might ask why a parsimony criterion should be used ...

In short, if we do not prefer the most parsimonious hypothesis, we have no basis for preferring any one of these numerous alternatives over the others. (p. 39)

√ 進化の過程を直接目撃できない以上、複数の仮説からの選択は parsimony に基づく以外に手段がない。これは何も進化は parsimonious に進行するといふ ontological parsimony を主張するのではない。只、単純な仮説の方が正しいという methodological parsimony を採用しているだけである。

(*p.6): 仮定1と2は「仮定」というよりむしろ「検証」である。この点は "ontogeny" の場合と同じである。つまり、他の形質を用いて A+B+C 及び Outgroup + A+B+C の naturalness が検証されていなければならぬ。このあらかじめ仮定(検証)されているべき naturalness の数により、ontogeny は "direct" であり、outgroup は "indirect" であるとされるか。これについては後述。]

【"ontogeny" の仮定及び "outgroup" の仮定(1,2)は他形質により検証されるものだが、それは必ずしも C₁ がその(目下研究されている) group の定義形質であることを導かない。何故なら C₁ の generality は「不定」(unrestricted) であるからだ。つまり右図の C₂ の場合は、確かに「上限」



(n₂)と「下限」(n₁)により、その generality が明確に「限定」(restricted) されている。しかし C₁ の場合、「上限」(n₁)は存在するが、その「下限」が指定されていない。つまり C₂ は B+C を含むある group の定義形質であるが、A+B+C は定義しない(ここまで大きな generality は持たない)という制限を持つ。しかし C₁ は A+B+C を含むある group の定義形質である。と言うだけで、その generality の制限について言及していない。C₁, C₂ はともに Homology 言明 (there is a set that includes ...) である。けれども C₂ が同時に synapomorphy 言明 (there is a subset included is ...) であるのにに対し、C₁ はそうではない (p.158)。結局 C₂ は synapomorphy のレベルが規定されているのにに対し、C₁ ではこれが明らかにされていない。排無理に明らかにする必要はない。大事なことは、C₁ にも generality の小さい C₂ の存在であり、C₁ 自身の generality の限界は別に調べればよいのである。]

Outgroup comparison と parsimony の関連を更に詳しく調べる。1983.3.4.

"Outgroups and Parsimony"

Operational Rule:

For a given character with 2 or more states within a group, the state occurring in related groups is assumed to be the plesiomorphic state. If the character contains only 2 states, the alternative state is assumed to be apomorphic, thereby forming a more restricted character. (Watrous and Wheeler [1981], p.5)

| Characters | A | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M | O |
|------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | f | f | f | a | b | b | a | c | c | a | d | d | d | d |
| 2 | e | e | e | e | e | e | e | e | e | g | g | g | g | g |
| 3 | h | h | h | h | h | h | i | i | i | h | h | h | h | h |
| 4 | j | j | j | k | k | k | j | j | j | j | j | j | j | j |

related groups is assumed to be the plesiomorphic state. If the character contains only 2 states, the alternative state is assumed to be apomorphic, thereby forming a more restricted character. (Watrous and Wheeler [1981], p.5)

外群比較を目的とする仮定:

A1: A-O の naturalness

A2: D-O の naturalness (Fig. 1)

この条件が満たされると、A-C は outgroup となる。

これに対して D-O は ingroup になる。

このとき、上の character-set が与えられ、operational rule を用いて、いくつかの generality が決定される (Fig. 2)。

次に ingroup D-O の中で次のような新しい ingroup/outgroup を設定し、上と同様な outgroup comparison を行う。

◦ D-F/G-O : 1a は widespread

∴ 1b は E+F の定義形質

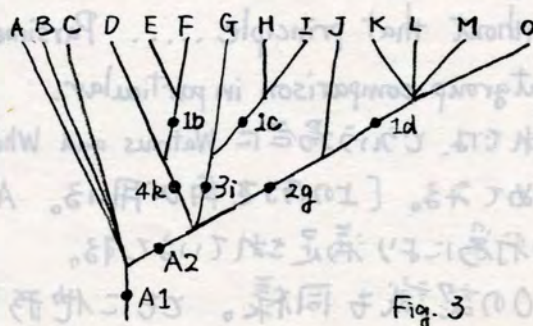
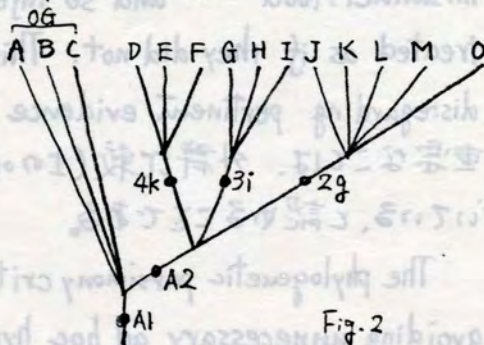
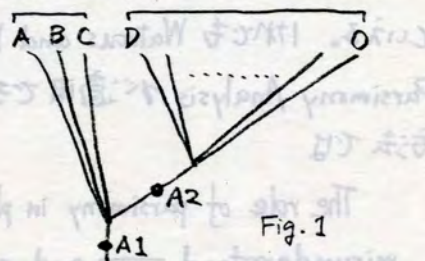
◦ G-I/D-F+J-O : 1a は widespread

∴ 1c は H+I の定義形質

◦ J-O/D-J : 1a は widespread

∴ 1d は K-O の定義形質

その結果は右図のとおり (Fig. 3)。



Watrous and Wheeler [1981]の方法によって、上に示したように、out group comparison
を行なえるわけだが、外群比較と parsimony との関係はどうか？

Parsimonious outgroup analysis is accomplished by attaching an
outgroup to the (undirected) most parsimonious tree for the group
analyzed so as to minimize the number of origins of features
needed to account for observed properties of taxa.

(Farris [1982], p. 329)

ところが、

HDAY! Watrous and Wheeler do not seem to have appreciated the connection
between parsimony and the outgroup method. (p. 329)

これ故、彼らの方法にはさまざまな問題が潜んでおる。確かに上の例では
二つの方法は同じ結果を生む。つまり上で求めた結果は同時に most parsimonious
といえる。けれども Watrous and Wheeler's Method が適用できないにも拘らず、
Parsimony Analysis が適用できる状況が生じる (p. 331~333)。結局、彼らの
方法では

The role of parsimony in phylogenetic analysis is denied — or at best
misunderstood — and so inferences that in fact rest on parsimony are
treated as if they did not. This leads quickly to no more than
disregarding pertinent evidence. (p. 333)

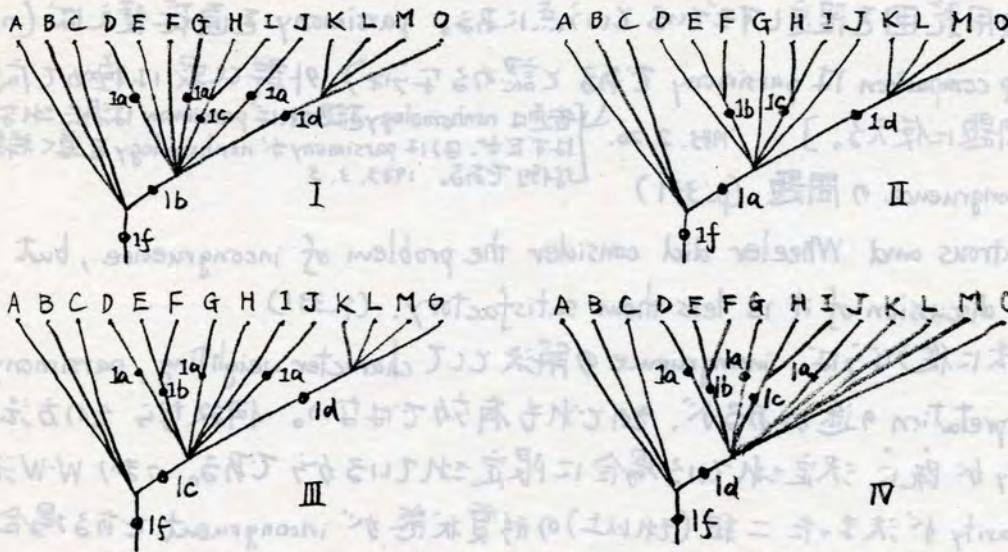
重要なことは、外群比較(上の operational rule を含む)は parsimony に基
づいている、と認めることである。

The phylogenetic parsimony criterion consists of nothing other than
avoiding unnecessary ad hoc hypotheses of homoplasy, those not
required by observation. No sort of phylogenetic analysis can do
without that principle Parsimony is certainly indispensable in
outgroup comparison in particular. (p. 330)

これでは、どういう場合に Watrous and Wheeler's method が使えないか？ 以下に
まとめてみる。[上の例を再び用いる。A1 は outgroup A-C を認識するこ
うな行為により満足されているとする。ingroup に加えて A2 つまり ingroup
D-O の認識も同様。ともに他形質を用いて検証しておかぬはなら
ない(その意味で「推定」ではなく、「確立」されなければならぬ (p. 331))]

(1) Character-type 1だけが存在する時 (p.331)

Watrous and Wheeler's methodは逐次的な(つまり高次→低次系統)方法であるから、A-Oに対してcharacter-type 2,3,4がなければその方法は使えない。しかしparsimonyはこの場合でも使用可能である。

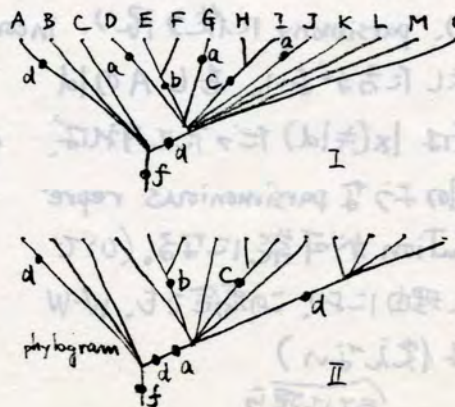


ingroup D-Oに対して、形質状態 1a, 1b, 1c, 1d が最もprimitiveであると見た場合の parsimonious representation が上の I~IV である。この中で最も parsimonious であるのは II ということになる。つまり parsimony を直接使えば character 2,3,4 はなくてもよい。

Watrous and Wheeler's procedure requires that easily interpretable characters will be available to provide the resolution needed for finer-level analyses. Direct use of parsimony overcomes this restriction by allowing analyses at different levels to be evaluated simultaneously, rather than requiring that they be performed sequentially. (p.331)

(2) Aが1fではなく1dを持つ時 (p.331)

W-W method では、1d はこの時 primitive (D-O 以外) と判定される (I)。けれど character-reversal (d→a→d) を仮定すればより parsimonious な表現 (II) が可能である。このときは advanced であり W-W method と相反する。つまり、W-W method を機械的に適用すると



このようにもってほしい (specious) が実は parsimonious ではない結果が生じる。

ここで incongruence が生じている。ではこの incongruence をどうするか? 1983. 2. 25.

[上の場合, Watrous and Wheeler の方法は、実は、適用できない。何故なら observation 4 (p.7) の条件があてはおからである。Farris の反論はむしろ W-W 法があまりに外群比較の適用範囲を限定しすぎているという点にある。parsimony を直接使えば (つまり outgroup comparison は parsimony であると認めるならば) 外群比較は極めて広範囲の問題に使える。] 1983. 2. 26.

普通は nonhomology を認めれば parsimony は満たされない
はずだが、(2) は parsimony が nonhomology を重く特異
な例である。1983. 3. 3.

(3) Incongruence の問題 (p.331)

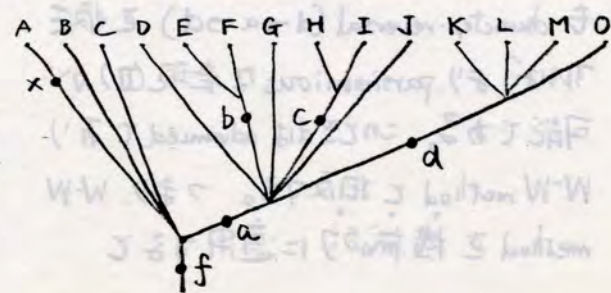
Watrous and Wheeler did consider the problem of incongruence, but their discussion of it is less than satisfactory. (p.331)
W-W 法に従うならば、incongruence の解決として character weighting, parsimony, reinterpretation の途があるが、そのどれも有効ではない。何故ならその方法は polarity が既に決定されている場合に限定されているからである。つまり W-W 法により polarity が決まった二組 (これ以上) の形質状態が incongruent である場合のみを考えているのである、つまり ingroup に限られている。ところが (2) で考察した状態 1d のように in- 及び outgroup にまたがる状態の incongruence に関して W-W 法は何の解決も与えていない (p.8 の flow-chart を見る限り) そうなる。そのような場合

Watrous and Wheeler's method would offer no possibility of a resolution, as the needed comparisons would never be made. (p.332)
ここでもまた W-W 法の適用範囲の狭さがあらわれてくる。

parsimony analysis を用いれば、上のような場合どのような解決法があるか?
(2) でみたように、

Parsimony analysis of incongruent data, that is, is one way of arriving at a reinterpretation. (p.332)

つまり、parsimony に従う限り、incongruent 1d は nonhomology であると再解釈した方がよい。もし A の 1d が実は 1x (x=1d) だったとすれば、左図のような parsimonious representation が可能になる。(1) で示した理由により、この場合でも、W-W 法は使えない)
含みは限ら



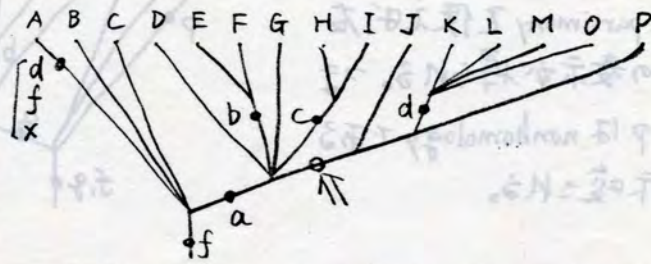
While parsimony does not determine a unique interpretation of character 1 in the example as given, it does provide a means of doing so if additional data are available. (p.332)

つまり、parsimony だけでは、1の nonhomology の根拠として弱いけれども、少なくとも「別のデータ」があれば nonhomology を与えることができる。ではこの「別のデータ」とは何が？ 次の二つが考えられる。(他の場合もある(p.332))

1) Ingroup 内の構造の付加 (p.332)

新しい P は J と同じ形質分布を有す。更に、J-P の naturalness が他の形質により検証されている。

このときの parsimonious representation は左図である。これは A が |d, f, |x のこれを持つ場合でも通用し、特に |d の場合、形態 |d の nonhomology を更に (P が不在の場合に比べ) 強く示唆する。

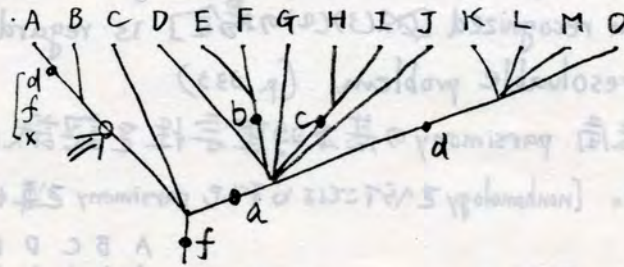


[P の出現よりはむしろ J-P の naturalness の検証の方がより重要である。]

2) Outgroup 内の構造の付加 (p.332-3)

outgroup 内で ((A; B), C) という構造 (つまり A-B の naturalness) が検証されたとする。このときの

parsimonious representation は左図であり、J と同様 A の |d は nonhomology と判定されやすくなる。よって A の |x (≠|d) は |f より less general といえる。



W-W 法はこの outgroup に於ける構造を全く考慮していない (p.333)

つまり、ingroup 或は outgroup 内で新しい naturalness が発見されれば、[W-W 法が考察しなかった] nonhomology を示すことにより incongruence を解決し得る。その時 parsimony が決定的な役割を果たす。(in 及び outgroup に於ける)

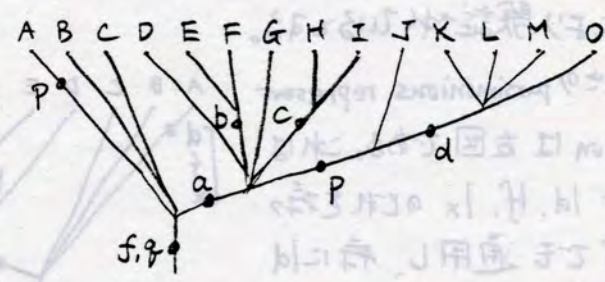
最後に、

(4) 形質本態が in- and outgroup に混在する時 (p.333)

W-W法では、冒頭の Operational Rule が示す通り、"advanced state" は ingroup に混在する文字がある。そしてそれ以外の場合は observation 4 が言うように Rule は適用できない。けれども parsimony analysis ならば、この場合でも使える。

ほ新しい character 5 が右表の分布をしている。この場合、明らかに W-W法は使えない。けれども、parsimony を使えば、右図の表示が得られる。つまり、p は nonhomology であることが示唆される。

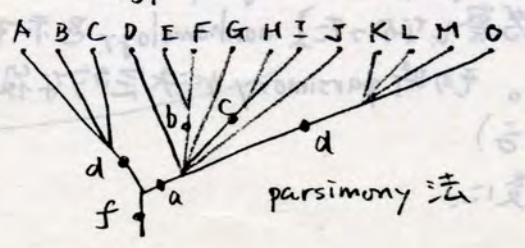
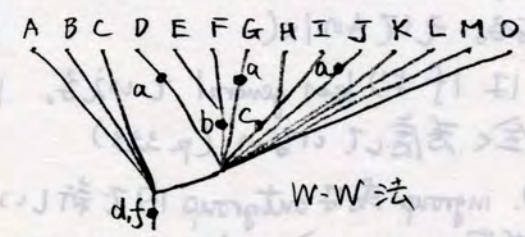
| | A | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M | O |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 5 | p | q | q | q | q | q | q | q | q | p | p | p | p | p |



In these examples, Watrous and Meeleer's procedural rules sometimes yield conclusions unsupported by evidence [(2)の場合], but sometimes fail to offer conclusions when evidence is available [(1), (3), (4)の場合]. The reasons for these defects lie in the treatment — or lack of it — of incongruence, which sometimes goes unrecognized [(2)の場合], but when recognized [(3)(4)の場合] is regarded, inexplicably, as an unresolvable problem. (p. 333)

結局 parsimony の基本的な重要性を認識しないからこんなことになるのである。[nonhomology を与えては必ずしも parsimony を導かない。御用心]

[(2)の場合、たとえ observation (4) の条件を満足させたとしても、W-W法よりも parsimony の方がより単純な表示を与える。このとき W-W法の「d は primitive である」という結論は支持されない。]



1983. 3. 3.

If the concept of character transformation is derived in any particular case from the study of ontogeny, it can be considered a direct technique of classification; if the concept is derived from outgroup comparison, it can be considered an indirect technique of classification, since it depends not only on the observation of character distributions or changes, but also on a hypothesized higher-level classification. (p. 36-37)

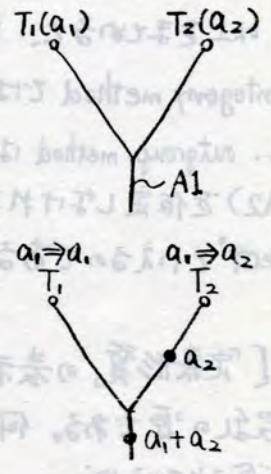
今まで述べてきた ontogeny method と outgroup method とを比較してみよう。
2 taxa T_1 と T_2 がそれぞれ a_1 と a_2 という形質状態
を持つとする。



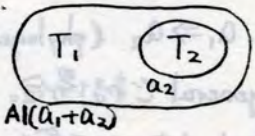
(1) Ontogeny Method :
次の仮定 A1 が必要である。

A1: $T_1 + T_2$ の naturalness の 検証

A1 は 何らかの形質でもって満たされている(はず)。ここでは $a_1 + a_2$ が $T_1 + T_2$ の 定義形質 であるとしておく。($a_1 + a_2$ が $T_1 + T_2$ を含むある higher group の 定義形質 であつたとしてもかまわない。その場合は他の形質を用いて $T_1 + T_2$ の naturalness を 検証 すればよい) そして、 T_1 、 T_2 の ontogeny を 観察して



$T_1: a_1 \Rightarrow a_1$ (ontogenetic transformation)
 $T_2: a_1 \Rightarrow a_2$

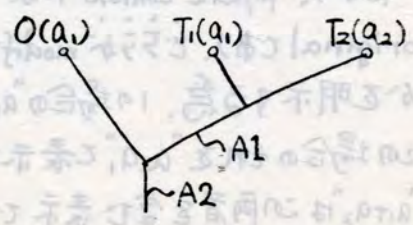


であつてとする。 Parsimony に従えば(既述)、 a_2 は $a_1 + a_2$ に比べて低い generality をもつ (T_2 の) 定義形質 である、という結論が得られる。[A1 は 強すぎる仮定かもしれない。むしろ ' $a_1 + a_2$ が $T_1 + T_2$ の (或は $T_1 + T_2$ を含む higher group の 定義形質 である、つまり ' $a_1 + a_2$ は 形質₂ である、' という仮定に換えた方が良いたうか? けれども $a_1 + a_2$ が 形質₂ であることは言わすもがなる 最低条件 にもいる。やはり上の A1 は 必要なのだ。]

(2) Outgroup Method :
Ontogeny Method と同じ A1 が 必要 である。

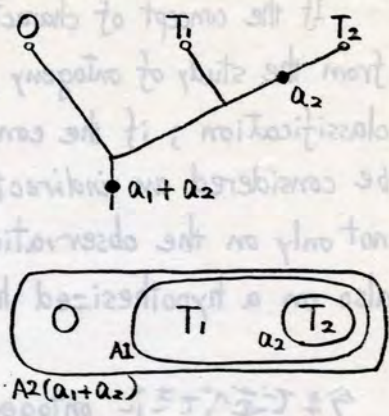
A1: $T_1 + T_2$ の naturalness の 検証

outgroup method の場合、更に 次の 仮定 が 必要 である。



A2: $T_1 + T_2 + 0$ の naturalness の 検証
 つまり, outgroup (0) を含む higher-level の
 naturalness を 検証しなければならない。こ
 こは $a_1 + a_2$ が $T_1 + T_2 + 0$ を 定義 する と 考
 えておく。(必ずしも そうである 必要はない (既述))

0 が 状態 a_1 を 示している ならば, parsimony
 に 従って, a_2 は $a_1 + a_2$ より も 低い generali
 ty を 持つ (T_2 の) 定義 形質 である, という 結論
 が 得られる。

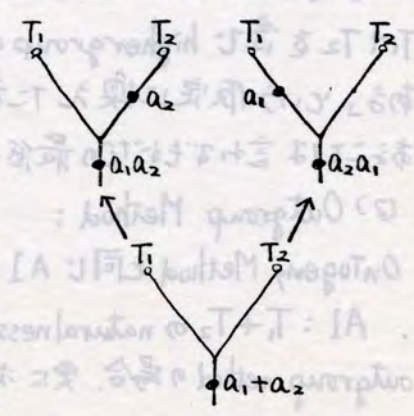


以上をまとめると、同じ $T_1 + T_2$ レベルでの形質の generali
 ty を 調べる 場合、
 ontogeny method では $T_1 + T_2$ の naturalness ($A1$) だけ を 仮定 すれば よい の に 対
 し、outgroup method は、 $A1$ に 加えて、outgroup (0) を 含む 高次 の naturalness ($A2$) を 仮定 しなければ ならない。それ故 前者 は "direct" であり、後者は "indi
 rect" といえるのである。

【定義形質】の表示法について: $T_1 + T_2$ の 定義 形質 を " $a_1 + a_2$ " と 表示 する の は、
 混乱 の 源 である。何故 なら、 Σ に は 二つの 場合
 が 含まれている から:

- 1. $a_1 \Rightarrow a_2$ (phylogeny): つまり a_2 が less general である 場合。この とき、" a_2 を a_1 の modified state と して 含む" という 意味 を " $a_1 + a_2$ " は 持つ。
 - 2. $a_2 \Rightarrow a_1$ (phylogeny): a_1 が less general である 時。この 場合 " a_1 は a_2 の modified state である" という 意味 を " $a_1 + a_2$ " は 持つ。
- だから、phyletic context に 於て、どちら が original であり、どちら が modified state なの か を 明示 する 為、1 の 場合 の " $a_1 + a_2$ " を " $a_1 a_2$ "、2 の 場合 の 之れ を " $a_2 a_1$ " と 表示 する の が 望ましい。
 " $a_1 + a_2$ " は この 両者 を 含む 表示 である] 1983. 3. 7.

- " $a_1 + a_2$ ": " $a_1 a_2$ " or " $a_2 a_1$ "
- " $a_1 a_2$ ": $a_1 \Rightarrow a_2$ (phylogeny)
 a_2 は less general
- " $a_2 a_1$ ": $a_2 \Rightarrow a_1$ (phylogeny)
 a_1 は less general



< Parsimony and Historical Truth >

ある一組の「完全な」character-set に対して、その情報を最も効率的に要約する Most Efficient Cladogram (MEC) が定まる。同時に parsimony に基づいて、形質の出現を最も単純に示す Generally Most Parsimonious Tree (GMPT) も決められ、MEC と GMPT とは正確に一致する。^{位相的に} [character-set がどの程度完全であるかに対応して、MPT が定まるが (Table 3-15, 3-19)。充分に調べれば全ての type の形質が ^{見つか} 見つかるとは、complete character-set に対応する MPT を「被解」つまり GMPT と考えてよい。] 3-taxon の場合、D-type の形質により、3種の「完全」な character-set ができるが、それに対応する GMPT は右の3つである。そしてそれは MEC に一致する。つまり、どの D-type 形質が存在するかが MEC と GMPT を決定するのである。 GMPT (= MEC)



Hence cladograms and generally most parsimonious trees turn out, at least in cases of three taxa, to be determined by the same factors [D-type characters]. Cladograms and generally most parsimonious trees, therefore, seem merely to imply alternative strategies for arriving at the same result — namely a generalization about the distribution of character-types among species in the real world. (p. 213-215)

このように「完全な」character-set 及び parsimony criterion の二条件の下では、最良の (phyletic) tree は cladogram と位相同形である。[同じではない、何故なら、cladogram は「集合」であり、(phyletic) tree はその「要素」であるから] けれども、その tree が歴史的な真実 (historical truth) であるとは限らない。

character-set の「完全性」をまずはじめに考える。現時点である character-type が sample の中にない場合、その type の形質は実際に存在していないと断言できるか？

To conclude that character of type A do not exist simply because none appears in a sample would seem unwarranted. (p. 205)

何故なら、より広範囲に sampling を行えば、その type の形質が発見されるかもしれないからである。したがって、ある sample がある時、

A most parsimonious tree seems to offer no basis for inference beyond that of the corresponding cladogram for the reasons mentioned

above. (p. 205-206)

つまり、trivialな場合(2-taxon なら C-type が存在しない時; 3-taxon なら E-type が存在しない時)を除けば、ある sample (完全であろうがなかろうが)に対する MPT は、少なくともその時点においては、それを含む set である cladogram を乗り越えられないのである。不完全な character-set から導ける結論は、その character-set に対する MPT を要素とする集合 (cladogram) が指定されるということだけである。いつ何時、その「不完全性」が改善されるかわからないからである。

結局 ontological parsimony つまり「進化は parsimonious である」という仮説がテストされない限り、[GMPT が historical truth でない場合が存在する。

With these different possibilities, there seems no reason to equate the notions of most parsimonious tree and historical truth. Indeed, it may be best to divorce these two concepts and to inquire whether historical truth may be estimated by means other than the search for the most parsimonious tree. (p. 206)

例えば形質の Loss 或は Transformation がおこれば、MPT は歴史的に正しくなることになり。(p. 206 頁) MPT ですら historical truth でない場合がある。ましてや GMPT が MPT よりも真であることはない。

Chapter 3, "Systematic Pattern" を読んでわかることは、Parsimony が働くかぎり、phylogram 及び phyletic tree の選択はそれぞれ cladogram 及び tree の選択に帰着される。更に、tree の選択は cladogram の選択に等しく、既に見たとおり、GMPT と MEC は位相同形である。Parsimony が導くのは [trees の集合としての] most efficient cladogram なのであり、要素としての trees のうちどれが historical truth であるかに関しては何も言わない。

If parsimony and historical truth are best divorced, what is the significance of parsimony? One significance is its role as a criterion of representing characters in a branching diagram. (p. 219)

parsimony の意味はまさに「方法論的」である。つまり、自然界の non-random pattern の存在及びその原因を探る時の「手段」として parsimony が用いられる。

If our knowledge of the world ultimately stems from comparison of results that need not agree except by chance, but in fact do agree for some reason other than chance, we are well advised to understand, as clearly as possible, the nature of the comparisons that we make. How, then, are different samples of characters to be compared, if each sample, as is the case, may be represented by many different branching diagrams? (p. 219)

つまり、samples を比較して何らかの結論を得ようとする時、それぞれの sample (△ character-set) が複数の branching diagram で表示されているならば、比較そのものができないではないか!

One procedure is simply to limit comparisons to those few diagrams, one for each sample, that are most parsimonious representations of the samples. The limitation itself can neither cause nor imply agreement among the diagrams for reasons other than chance alone. (p. 219-220)

sample の表示を「制限」することにより、異なる samples 間の比較が可能になる。そしてこの「制限」それ自身は samples 間に何らかの non-random agreement を引き起こしはしない。この「制限」の爲の基準が parsimony criterion なのである。ここでは sample を最も単純に表示することだけが要求されているのだから、その基準はまさに methodological parsimony といえるのである。

If we liken parsimonious representation to a magnifying lense through which we look in order to see what otherwise would be invisible to our naked eye, we may better understand parsimony as a procedure, not a discovery. (p. 220)

つまり、ここでいう parsimony は methodological (であり) ontological — 進化或いは他の causal factor が parsimonious である — ではない。

If we observe non-random agreement, and that agreement is between diagrams most parsimonious for different samples, we conclude that a causal factor is at work. But what do we know of the causal factor? Only that it is the cause of agreement among the diagrams, not that it is the cause either of parsimony or of the

diagrams. < cited above > No one who observes, say, a dividing amoeba would assert that mitosis magnifies rather than multiplies amoebas. (p. 220)

それでは何故 methodological parsimony と ontological parsimony とは混同されやしないのか?

If we perceive nonrandom agreement (order) through comparison only of most parsimonious diagrams, our perception might be said to depend upon, or presuppose, parsimony. That parsimony is presupposed may be misconstrued to imply that evolution is, or is presupposed to be, parsimonious. (p. 220)

人為である methodology と存在としての ontology を混同してはいけない。前者は規約であるが、後者は仮説である。 1983. 3. 10.

Does parsimony have a greater significance? (p. 220)

parsimony criterion の下で character-set を一般的に最も効率的に説明する cladogram が存在する。つまり、sample の parsimonious representation を通して規定されるのは cladogram (MEC Δ GMPT) であって、tree ではない。

If it [parsimony] does the significance lies in the relation between perceived order (as represented, for example, in a cladogram) and some set of historical explanations (as represented, for example, in a set of trees), restricted in their number by the use of parsimony criterion (as represented, for example, by a set of trees denoted by one cladogram). (p. 220)

cladogram は character-set の parsimony analysis により得られた natural order であり、その cladogram は いくつかの trees を要素とする集合である。tree とは phyletic context に於て ancestor-descendent の関係 (Δ historical explanation) を示すものである。とすると parsimony を通してある一つの cladogram を最良のものとして選ぶことは、とりもなおさず、その cladogram の要素である trees を規定することに他ならない。

Thus, the parsimony criterion may be used to specify a restricted set of historical explanations (trees). (p. 220)

ここで言いたいことは、parsimony は単に character-set を最も単純に表現する為の基準として用いられるだけではなく、cladogram を規定することにより、その要素である trees を制限する為にも使えるということである。[実際の場面では、その方向は逆である。つまり、ある character-set に対し MPT が定まれば、それを要素として含む MEC (= GMPT) が定まるのである。] Cladogram の持つ general components は要素であるすべての trees により共有されている。そしてその general components は parsimony により決定されたのである (3-taxon の場合選択の決定因子となる D-type は primary general component を導く)。

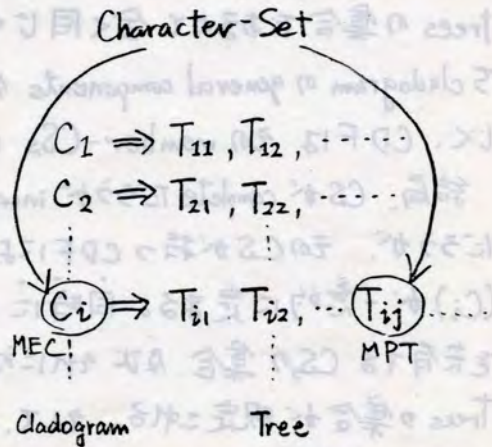
1983. 3. 12.

(CS)

ある特定の character-set の parsimonious representation を考えると、cladograms (C) から、一つの most efficient cladogram (MEC) が選べる。同様に trees (T) から一つの most parsimonious tree (MPT) が選べる。この時、次の帰属関係が成り立つ。

MEC ⊃ MPT

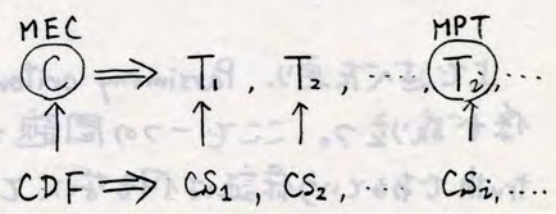
Proof: 任意の tree に対して、その tree が MPT となる character set を一意的に定めることができる。与えられた



(CDF)

character-set に対する MPT を決めると、この時、その character-set の持つ cladogram-determining factor (ex. 3-taxon の場合、D-type character) に従って、MEC が定まる。cladogram の general components は、その要素である trees により共有されている。general component とは cladogram-determining factor に対応するものであるから、特定の MPT を与える character-set の cladogram-determining factor に対応する MEC は、その MPT を要素として含んでいる。

右図に示すように、ある cladogram (C) が要素として含む trees (T₁, T₂, ..., T_i, ...) を考える。そして、それぞれ tree を MPT とする様な character-set (CS₁, CS₂, ..., CS_i, ...) を対応させる。このとき、CS₁, CS₂, ..., CS_i, ... という系列全てに共通するものが

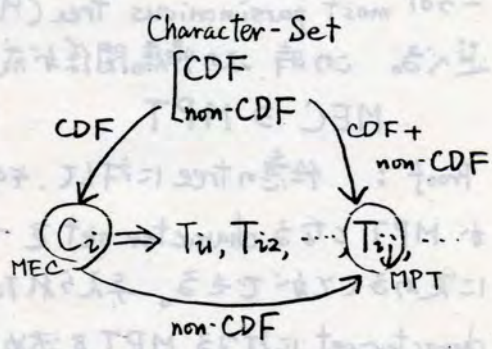


CDF なるのである (例えば、Table 3-19 参照)。この場合一つの系列に共通するのは CDF である D-type 以外に E-type もあるが、この E-type は 3-taxon cladogram の選択に関係しないから考えなくてよい。それ故、ある CS_i が実現した時 (MPT は T_i となる)、その CS_i が持つ CDF はある cladogram を MEC と判定する。そして、この MEC (C_i) は MPT (T_i) を要素として含んでいるのである。[CDF は general component と対応する。また CS は (個々の tree に固有の) unique component 及び general component の和にあたる]

Q. E. D.

つまり、cladogram に対しては、それを MEC とする CDF が一意的に定まり、tree に対しては、それを MPT とする CS が一意的に定まる。更に、cladogram がある trees の集合であるのと全く同じく、CDF はある CS の集合である。即ち cladogram の general components がその member-trees に共有されているのと同じく、CDF はその member- CS s に共有されているのである。

結局、 CS が complete だろうか incomplete だろうか、その CS が持つ CDF により、MEC (C_i) が一意的に定まる。同時にその CDF を共有する CS の集合及びそれに対応する trees の集合が規定される。そして、non-CDF を考慮することにより、その trees の集合の中から一つが MPT (T_{ij}) として



選ばれるのである。つまり、ある CDF が C_i を MEC と判定した時、 C_i が規定する trees の集合 $\{T_{i1}, T_{i2}, \dots, T_{ij}, \dots\}$ を MPT とする CS は全て、その CDF を共有しているのである。言い換えると、 $T_{i1}, T_{i2}, \dots, T_{ij}, \dots$ 間の差は non-CDF の差に他ならないということである。このように考えると、MEC \supset MPT という関係は自明のことといえる。

上で述べた通り、Parsimony criterion の元では、MEC \supset MPT という関係が成り立つ。ここで一つの問題が生じる。それは、MPT が historical truth であるという保証は何もない、ということである。つまり、MEC が歴史的に真実である tree を含んでいるかどうかは問題になっていないのである。従ってもしも何らかの方法で歴史的に真実である tree が決定された時、その

その tree が MEC に含まれるかどうかは保証されていない。

ここで methodological parsimony と ontological parsimony の差を強調しておかねばならない。 methodological parsimony のもとである CS に対する MEC が定まる。そして MEC に属する MPT も決まる。ここで次の二つの ontological parsimony (= "Evolution is parsimonious.") が考えられる。

- 1) ontological parsimony : その MPT が historical truth である。
- 2) ontological parsimony : その MEC は historical truth である tree を含んでいる。(その MPT が historical truth かどうかはわからない)

1) に比べて 2) の方がより弱いことは明らかである。しかし同時に、2) が成り立たない限り、1) も成り立たないこともまた真実である。それに、missing character type がいつ発見されるかわからない (CS の完全性に関する記述を参照)。このうわけで、まずはじめに 2) から考えよう。

Thus, the notion that evolution is or is not parsimonious, in a given case, always implies comparison between a (true) cladogram and a (true) tree : if the (true) tree is a member of the set denoted by the (true) cladogram, evolution is (truly) parsimonious ; if the (true) tree is not a member of the set denoted by the (true) cladogram, evolution is (truly) not parsimonious. (p. 221)

[④ : 1) は MPT レベルだから CDF と non-CDF の両方に関する ontological parsimony の「仮説」である。他方 2) は MEC レベルだから、CDF のみに関する ontological parsimony の「仮説」である。]

従って ontological parsimony 仮説をテストする為には、真である cladogram と真である tree の両方を得る必要がある。(できれば、比較できない)。

Yet the truth is not available to us in any particular case or in general. (p. 221)

つまり、version 1 ならば true MPT と historically true tree が必要であるし、version 2 ならば true MEC と historically true tree が必要である。けれども「真実」は手に入らない。

Without a notion of truth, what else is possible? (p. 221)

truth 特には historical truth が手に入れないものがあるならば、ontological parsimony は如何にしてテストされるのか？ もはや "Form" だけを見ている仕方か

ない。つまり、cladogram はより多くの character を調べることにより、いくらでも裏
証できるが、historically true tree だけはどうにもならない] ここで救世主のせく現
われてくるのが "Space" の観点である。

If there is geographical agreement among cladograms for different
groups of organisms, then there is a reason to infer a common causal
factor (historical explanation). In such a case there would be reason
to infer that evolution was indeed parsimonious (that the true
historical explanations lie within the restricted sets of trees). (p.221)

1983. 3. 14.

["Historical Explanation": cladogram は natural order (synapomorphy pattern) に
関する仮説である。同様に cladogram の要素である tree もまた — cladogram
よりは「特殊」であるが — natural order の表示である。

従って cladogram や tree は それ自体としては何ら Cladogram = { Trees }
「歴史性」をもたない。これを進化的に解釈した ↓ phyletic context ↓
phylogram や phyletic tree だけが歴史的な意味を Phylogram = { Phyletic Trees }
持つのである。とすると、例えば上の引用文にあるよ

うに、tree を historical explanation と見做すのは誤りで、実は phyletic treeこそその
位置を占めているとしなければならぬ。つまり、parsimony によってある cladogram
を指定すると、その要素である trees の集合が限定され、更にその trees を進化
的に解釈した phyletic trees — つまり historical explanations — の集合も同時
に限定される、というのが正しい理解である。natural order (cladogram) の原因
— causal factor — に対し、tree は (それ自体 natural order のより特殊な表示
であるから) historical explanation ではないが、phyletic tree は (実際の進化の歴
史を記述するから) historical explanation である。とにかく、どちらにしろ、parsimony
が historical truth (つまり真の historical explanation) を与えるという保証は何も
ないのである。そして ontological parsimony をテストするのに必要な historical explanation
(phyletic tree) が parsimony から paleontology から得られない以上、別の方法を
採らねばならない。この「別の方法」がまさに Biogeography なのである。]

ある地域に分布するある natural group の character-set を調べて、一つの
MEC が決まったとする。けれども、決ただけでは (上述の理由に ↓ parsimony により)
その cladogram が 真の (phyletic) tree を要素として含んでいるかどうか

はわからない。(methodological parsimony と historical truth とは何の関係もないのだから) ここでもし 同じ分布を持つ複数の natural group が 同一の MEC を与えてくると、話は別である。この時、これらの複数の taxa に共通の原因 (a common causal factor) があると推定できる。つまりその cladogram の指定する集合の中に historical truth (phyletic tree) が含まれていると考えることができる。一つだけでは物足りないが、たくさんあれば強か、ということである。

ontological parsimony は 真の (phyletic) tree が MEC 属している状態という定義を思い出すと、次の三つの場合が考えられる。

- 1. Evolution is parsimonious: 複数の cladogram が一致する。
- 2. Evolution is possibly not parsimonious: 複数の cladogram が一致しない。
- 3. Evolution is nonparsimonious: 大半の cladogram が一致して、少数のものだけが一致しない。

以上より、methodological parsimony と ontological parsimony の差が明らかになる。

Thus, the use of a [methodological] parsimony criterion does not presuppose anything in particular about the nature of evolution. Rather, a [methodological] parsimony criterion makes possible certain comparisons, according to which evolution may be judged [ontological] parsimonious, or possibly [ontological] not parsimonious, or [ontological] nonparsimonious, as the case may be. (p. 222)

結局、^{検証的に} cladogram 又は tree が真であるかどうかの判断は "agreement" にかかっている。

We consider that a cladogram may be judged true on the basis of agreement among samples of character (that agree for reasons other than chance alone or methodological artifact); and that a tree (or set of trees) may be judged historically true on the basis of agreement among cladograms of different groups as considered in the geographical dimension. (p. 222)

characters の一致により cladogram は検証され、cladograms の地理的な一致により (phyletic) tree が検証される、という図式になっている。これから

わかることは、cladogramの有効性のテストは character だけで充分であるが、tree が歴史的に真であるかどうかは biogeography を見なければならぬ。そして、どちらの場合も methodological parsimony は不可欠である、ということである。ontological parsimony のテストは上で求めた cladogram と tree を比較するだけの話である。

従って cladograms が地理的に一致したならば、

Such agreement is direct evidence not of evolution, but rather of historical process that is parsimonious, i.e., of historical process that binds cladogram and tree as one. (p. 222)

地理的一致は parsimony criterion によつて導かれた cladogram が historical truth (a phyletic tree) を含んでいる — 即ち ontological parsimony の成立 — を示している。だから、その時、[MEC が歴史的に真である tree を要素として含むという意味に於て] cladogram と tree とは「一体となる」のである。

To the extent that cladograms for different groups agree in the geographical dimension, what is perceived as order (a cladogram) and what is inferred as its historical cause (a tree) are bound together as one and the same notion. (p. 222)

cladogramsの地理的一致が "evolution" の証拠でないとする、それは同一の概念としての cladogram-tree に由来するものと考えられる。地理的一致に導かれる

Evolution thus seems to depend upon the notion that cladogram and tree are in fact bound as one, as revealed by actual evidence in hand. Our considerations suggest that relevant evidence consists only of agreement of cladograms in the geographical dimension. (p. 223)

つまり、"evolution" とは無関係である parsimony criterion に導かれる複数の cladograms が地理的に一致することは、それ自体 "evolution" の証拠とはならない。むしろその地理的一致が何らかの common causal factor (true phyletic tree) の存在を示し(それによつてその cladogram がその tree を含んでいる)ていることが、「進化的な解釈」を可能にしているのである。それ故 Bio-geography の意義について、

We conclude, therefore, that biogeography (or geographical distribution of organisms) has not been shown to be evidence for

or against evolution in any sense. The significance of biogeography has been merely that biogeography has raised the possibility of agreement between cladograms as considered in the geographical dimension.

(p. 223)

歴史を見れば、進化思想が生じる以前から生物地理学は存在していたのであり、そこでは、地理的一致という証拠は当然の事実として受けいられていた。だから生物の分布パターン自体は進化主義を支持することもなければ反対することもない。一言で言えば生物地理学と進化主義とは無関係である。 1983. 3. 15.
