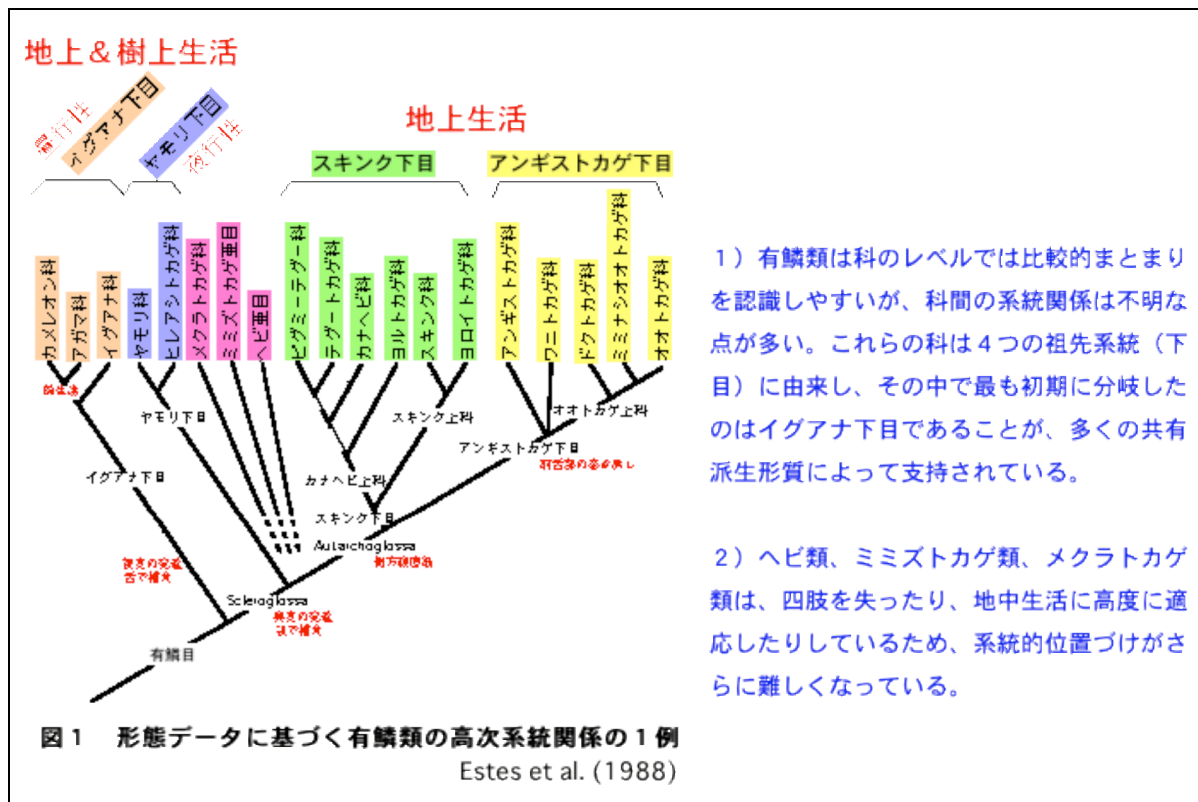


ミトゲノム解析によるトカゲ類の高次系統関係と分岐年代の解明

熊澤慶伯

私達の研究室では、ヘビ類 (Kumazawa et al. 1998) とトカゲ類 (Kumazawa and Nishida 1999) から初めてミトコンドリアゲノム (ミトゲノム) の全塩基配列を報告して以来、爬虫類のミトゲノム解析を行ってきました。ミトゲノムそのものの分子進化機構を研究するとともに、ミトゲノムにコードされる大量の遺伝子情報を用いて、爬虫類の高次系統関係や歴史生物地理 (どこに起源してどのように多様性や地理分布が変遷したかということ) の解明を行っています。その結果に基づき、爬虫類の適応放散と大陸移動・古環境変動との関係を探ろうという訳です。

爬虫類は約 8,000 種もの多様な種を含みますが、その大半は有鱗目 (Squamata) に属します。有鱗目は伝統的にトカゲ亜目、ヘビ亜目、ミミズトカゲ亜目に分けられてきましたが、これら亜目の相対的關係や各亜目内の科間の系統関係については、はっきりとした結論が得られていませんでした。Estes ら(1988) は、形態的情報を用いてトカゲ亜目を4つの主要なグループ (下目に相当) に分けてきました (図1)。彼らは、この中でイグアナ下目が最も初期に分岐し、続いてヤモリ下目が分岐したと推定しています。ただし彼らは、四肢の消失や地中生活への適応のために極めて特殊な形態を獲得したヘビ類、ミミズトカゲ類、メクラ



その方法を用いて新たに8種の有鱗類からミトゲノム全塩基配列を決定し、分子系統解析を行いました（図4）。その結果、トカゲ亜目の4下目が認識できましたが（注：スキנק下目は側系統群である可能性あり）、形態的研究とは異なり4下目の中で最も初期に分岐したのはイグアナ下目ではなくヤモリ下目でした。またミミズトカゲ亜目はトカゲ類の内部系統（カナヘビ科の姉妹群）に位置付けられました。ヘビ類の位置付けについても様々な解析を行って鋭意検討したのですが、残念ながら本研究で統計的に有意な結論を得ることはできませんでした。ヘビ類において分子進化速度が著しく上昇しているのが影響したようです。

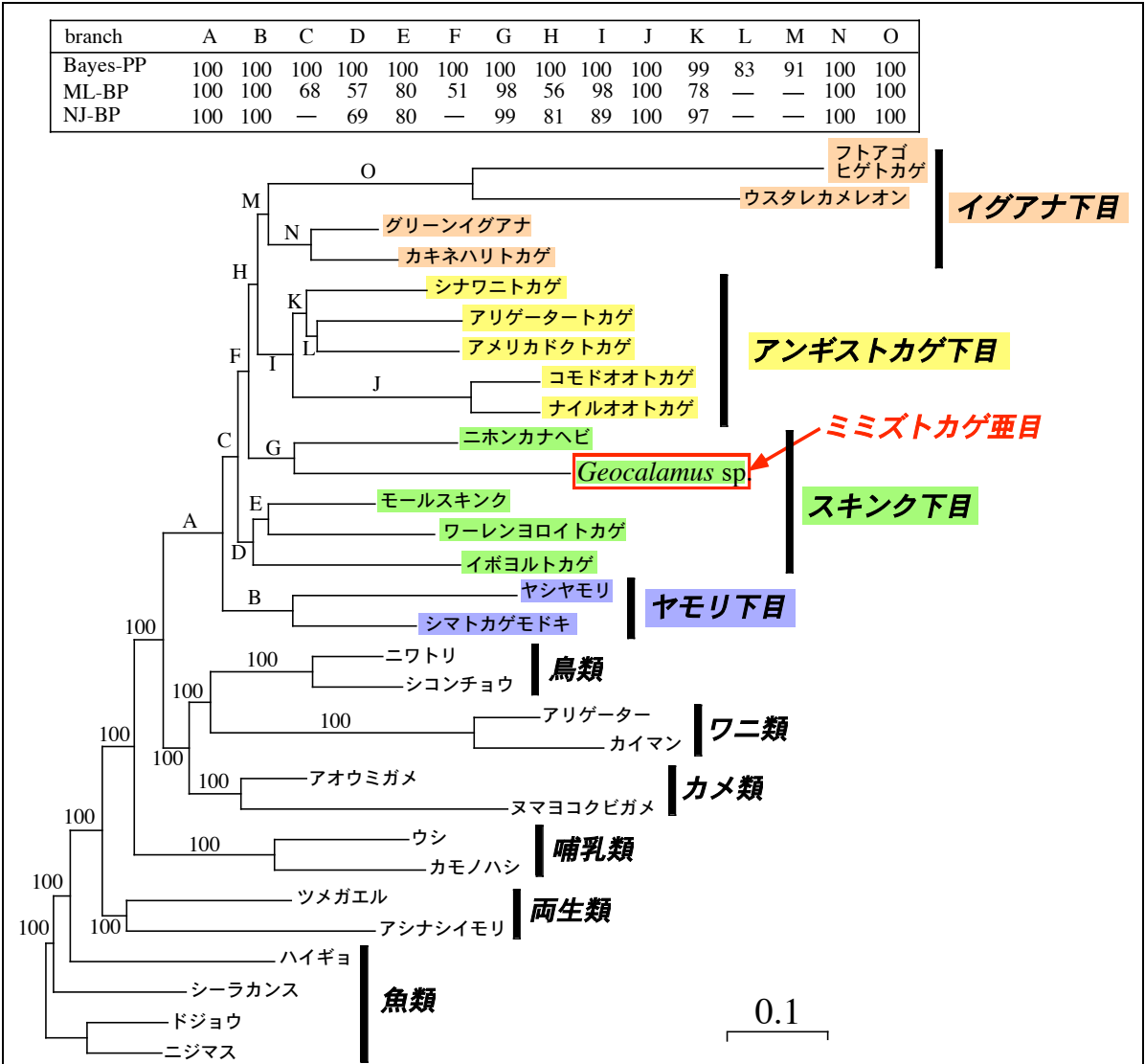
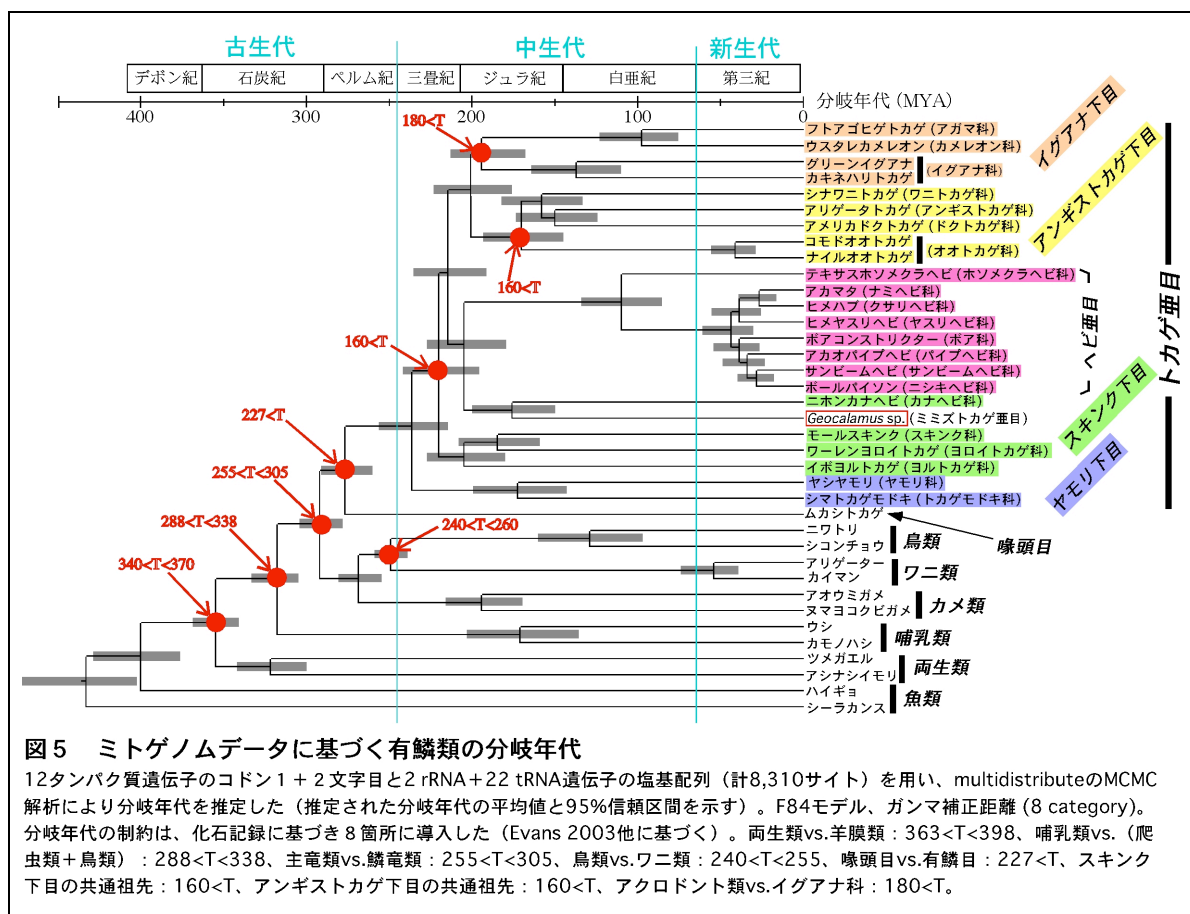


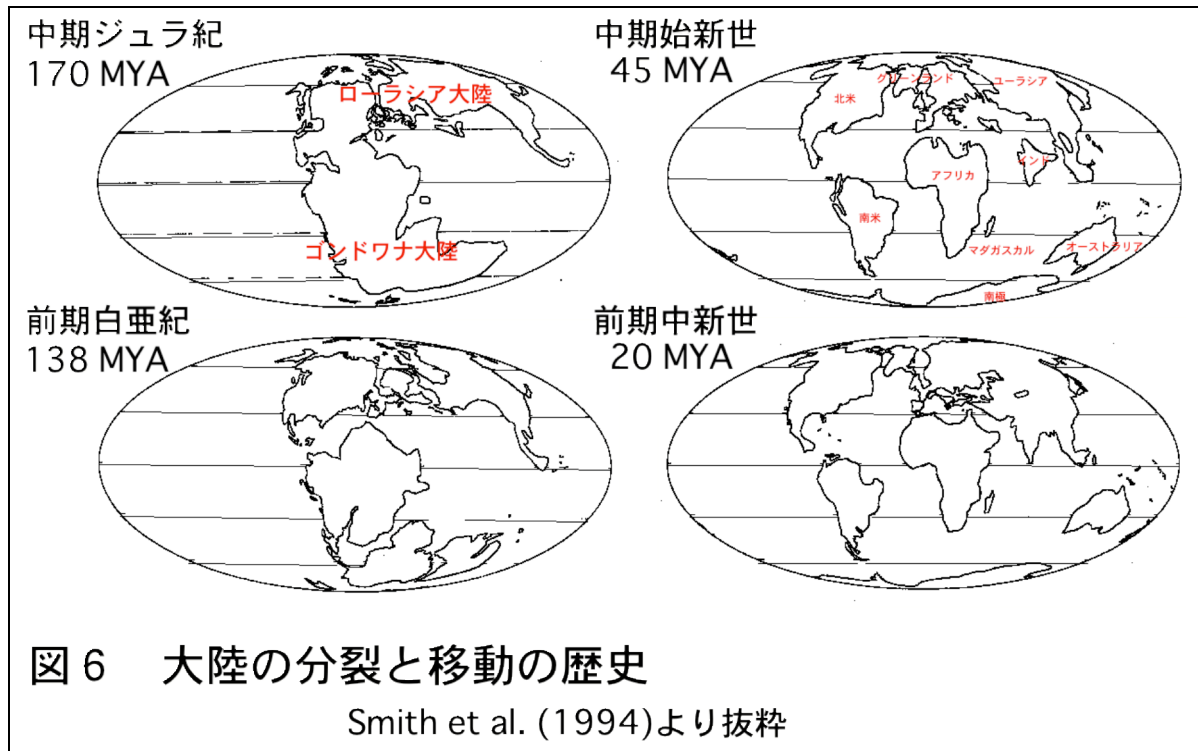
図4 ミトゲノムデータに基づくトカゲ亜目の系統関係

9,574サイトの塩基配列（H鎖コードの12タンパク質、2 rRNA、22 tRNAs）を用いた最尤系統樹（GTR+I+Gモデル）。上表は、各枝におけるベイズ事後確率と、最尤法及び近隣結合法を用いて得たブートストラップ確率を示す。

次に Thorne ら(1998)の方法を用いて、分子系統樹に分岐年代を導入しました(図5)。この方法では分子進化速度の一定性を仮定しないベイズ解析によって分岐年代の事後分布を求めることができるので、分子進化速度に系統ごとのばらつきがあるデータを用いる際には大変有用です(分岐年代の推定法についてもっと詳しく知りたい方は熊澤(印刷中、東海大学出版会)も参照して下さい)。

本研究の結果によれば(図5)、有鱗類の起源はペルム紀から三疊紀に遡ります。有鱗類の化石研究で著名な Evans 博士は、この結果は化石記録と矛盾しないと述べておられます。ジュラ紀以前の地層から確実な有鱗類の化石は見つかりませんが、中期ジュラ紀から発見される有鱗類化石が既にオオトカゲ上科やスキング上科に近い特徴を持つことから、有鱗類の起源自体は中期ジュラ紀よりもかなり古いと予想されるからです。図5で特徴的なことは、トカゲ類の科間の分岐年代が三疊紀からジュラ紀に集中していることです。つまりトカゲ類の主要なグループ間の放散は、かなり古い時代に遡ることが判明しました。一方、真蛇類(原始的なメクラヘビ類以外のヘビ類)の科間の放散は新生代に入ってから起きたようです。





地質学的証拠に基づいて、パンゲア超大陸は中期ジュラ紀頃までにローラシア大陸とゴンドワナ大陸に分裂したことが分かっています（図6）。白亜紀の激しいプレート運動によって、ローラシア大陸はさらにユーラシア、北米、グリーンランドなどの陸塊に、ゴンドワナ大陸はアフリカ、南米、南極、オーストラリア、インド、マダガスカルなどの陸塊に分裂しました。新生代に入ると、これらの陸塊がさらに移動し、ユーラシア大陸とインド亜大陸、北米大陸と南米大陸のように再結合するものも出てきました。

近年、哺乳類や鳥類の系統関係や分岐年代に関する分子的な研究が活発に行われた結果、これらの分類群の目レベルの放散は白亜紀の大陸分裂と密接な関係を持つことが分かってきました。大陸分裂に伴う放散は当然トカゲ類にもあったはずです。本研究の結果に照らせば、それはトカゲ類の科レベルでの放散ではなく、科内のグループ間での多様化に対応するであろうと予想することができます。今後そのような放散の具体例を探る研究が楽しみになってきました。