

## Chapt.5 *The Tree of Life: Classification and Phylogeny*

### *The Linnaean Classification System*

[pp.87-]

記載された種の数は大まかな推定で 140-180 万とされる(Fig5.1)

これらは未記載の生物のうちのごく一部に過ぎず、少なくとも 3-500 万、多ければ 3000 万の種が存在すると試算されている。

**分類学**(記載/命名/分類)は、進化生物学のもっとも重要で活発な分野の一つであり、進化生物学のさまざまな研究の基礎となる。ダーウィン以来、分類学は種の分類だけでなく種間の進化的な関係についても扱うようになりつつある。

#### 1700 年代初頭の分類学

全ての生物は神の秩序ある計画によって創られたという信仰に基づいて、造物主の御業の記載と"natural"で正しい分類によって"the plan of creation"を発見することだった。

#### リンネ(1707-78、スウェーデンの植物学者)による分類法

1. それまでの多項命名法の代わりに属(genus)と種(species)からなる**二名法(binominal nomenclature)**を導入した。

例： ミツバチの命名

(適用前) *Apis pubescens, thorace subgriseo, ...*(以下略)

(適用後) *Apis mellifera*

2. これまでの分類に代えて**階層分類(hierarchical classification)**を導入した。

Kingdom, ..., species という階層は suborder などが付加されて現在でも利用されている。

各段階は**分類学的階級(taxonomic category)**と呼ばれ、特定の生物群がある階級に配置されたものを**分類群(taxon)**と呼ぶ。

例： サルの分類は、[genus]*Macaca* [family]*Cercopithecidae* [order]*Primates* となる。

#### リンネによる分類の問題点

高次の taxa への種の割り振りをリンネの主観で行っている。

進化的な関係ではなく神の造物スキームによる近親性を重要視した。

例：

霊長類の定義：「4 つの平行な門歯と胸に 2 つの乳頭を持つ」

問題点： コウモリまで含まれてしまう

こうした問題点は現在ではほとんどが改善されている。

ダーウィン「The Origin of Species」による系統樹仮説(Fig5.2)

種は時間とともに共通の祖先種から無限に分化する。

- 同属内の種は共通の祖先から分化して間もないのでよく似ている。
- 同科内の属では共通の祖先が寄り遠いのでいくつかの共有形質を持つ。
- 同目内の科ではわずかに共通の形質が残っている。

階層分類は神学的秩序ではなく現実の生物による歴史的過程(=系統関係)を反映している。

例： 四足類

異なる動物で「同じ」構造を持っているのは、同じ設計図に由来するからではなく共通の祖先から受け継いだためである(これを homologous という)。

ダーウィンの仮説：進化は二つの大きな特徴を持っている

1. ある系列は二つ以上の子孫系列に分枝する(=cladogenesis,分岐進化)。
2. それぞれの子孫は様々な形質へ進化的に変化する(=anagenesis,改善進化)

例： 脊椎動物の系統発生(Fig.5.3)

**単一系統群(monophyletic group)**

哺乳類はサメやエイに較べて、より近い共通祖先からの形質を共有している。

単一の共通祖先から分かれたと考えられる哺乳類のようなグループを単一系統群(monophyletic group)という。

**側系統群(paraphyletic group)**

現在の分類 オランウータン・チンパンジー・ヒト(Hominoidea)

過去の分類 オランウータン・チンパンジー(Pongidae)と、ヒト(Hominidae)の二群

Hominid に対して Pongidae は側系統群 (paraphyletic group) と呼ばれる。

こうした分類は不十分。

(例：ヒトとチンパンジーの方がチンパンジーとオランウータンより近いことを示せない)

**多系統(polyphyletic)**

クジラとサメは形が似ており水中生活をするが、同じ系統群ではなく独立に進化したもの。

系統発生の推定と生物の分類を行うのは同義ではない

系統樹 進化の歴史の一部を仮説の真偽により推測するためのもの。

分類学 生物の情報整理のためのもの。分類基準は利用目的(利便性)により異なり、その真偽は問題にならない。

系統関係による生物分類基準が最も簡便であるという観点が受け入れられつつある。

一般的に、ある分類群のメンバの形質は系統関係を用いて情報伝達するのが最適であるため

多くの分類学者が分類学における分類群は単一系統群であるべきだとしている。

そのためにはそれらの系統発生について正確な推定が必要になる。

さらに、正確な推定が得られてもなお恣意的な部分が残る。

例： 類人猿の分類(fig.5.3)

単一系統群のメンバを複数の分類群に分けるのか、ひとつの分類群とみなすのかが問題となる。

### 系統発生の推定

1950 代以前：共通祖先性と適応的分化

- 適応的な形質が重要：進化的な関係の指標となる
- 非適応的な形質が重要：収斂進化による間違いが少ない

1950 年代から系統関係の評価のための明確な原則が作られた。

## Phenetics and Cladistics 表形学と分岐学 (系統学) [pp.92-]

表形図 (phenogram) と分岐図 (cladogram) による系統推定

### Phenetics 表形学 [pp.92-]

分類は分類学者の主観により「重要」とされる数個の形質ではなく、種の全体的類似度によって厳密化されるべきである。(Michener and Sokal 1957)

#### 表現学による系統樹作成(fig.5.4A-C)

タクソン間の形質(character)について形質状態(character state)を二値化して全体的類似度を評価し、**表形的樹状図(phenogram)**を作製する。特定の DNA 配列による四値(A,T,C,G)評価と同じ

表形的樹状図(phenogram)は進化的な関係を表したのではなく全体的類似度を表すものである。

類似度と系統関係は別の概念である。

- |      |                    |
|------|--------------------|
| 類似度  | 2 種間で共通する形質状態の数    |
| 系統関係 | 多種と較べて共通祖先にどれだけ近いか |

類似度は真の系統発生を表しているわけではない。

1. 共通の祖先から進化した派生形質状態を共有している。

例：ヒト,ウマには胎盤があり、トカゲにはない

2. 祖先(原始的)形質状態を他種よりも共有している(進化速度が違う)。

例：五本指の祖先から進化したヒト,ウマ,イグアナのうちウマだけが一本指

3. 共有している形質は相同(homologous)ではなく独立に進化した。

例：クジラとサメのひれのような複数の系統での独立な進化 (= 収斂進化を含めて **homoplasy**(成因的相同 / 同形非相同)と呼ばれる)

進化速度が同じで homoplasy がなければ 2 種間の違いの数は共通祖先から分化した距離を反映する。(fig.5.5)

## Cladistics 分岐学(系統学) [pp.94-]

分類は適応的分化や全体的類似度ではなく、系統関係のみを反映することで厳密化されるべきである。

(Hennig 1950)

分岐学により推定された系統発生が反映された分類には、単一系統群のみで構成される。(fig.5.6)

### 単一系統群(monophyletic group)

単一系統群(monophyletic group)は単一生起派生形質状態 (**uniquely derived character states**) によって定義される。

\* \* 単一生起派生形質とは一つのクレード内で唯一回生じた特異的な派生形質のこと

単一系統群は進化の枝分かれパターンにより、入れ子状になっている。

例：

胎盤を持つ	Amniota(爬虫類、鳥類、哺乳類)
下顎が歯骨からのみ構成される	哺乳類
翼を持つ	Chiroptera (コウモリ)
門歯が伸びつづける	Rodentia (げっ歯類)

## A hypothetical example [pp.95-]

### 分岐学による系統樹作成(fig.5.4D,E)

A,B,C のうち、最も近い共通祖先(Common Ancestor)を持つ姉妹群(sister group)は A-B 組。

形質 1-9 について、祖先的(Plesiomorphic; 0)と派生的(Apomorphic; 1)の状態を比較する。

A-C 組での類似度が最大であるのは B が 3 つの固有派生形質(autapomorphy)を持つため。

## Parsimony and phylogenetic inference 最節約性と系統発生的推定 [pp.96-]

分岐学による単一系統群の推定には二つの問題がある。

1. どの形質状態が派生的なものか分からない

2. ある分化が複数回の進化ではなく単一であるかどうか分からない

これらの問題を扱うために分岐学では再節約性を用いる。

「必要条件とすべき進化的変化(= homoplasy)が最小となる系統樹が最も支持される系統樹である」

例：クジラの系統

- 背鰭のみでサメとクジラを単一系統群と仮定すると、哺乳類とクジラとの間に膨大な変化を仮定する必要がある
- 哺乳類とクジラを単一系統群と仮定すると、サメとクジラの間は背鰭と水中生活の2つの変化ですむ。最節約原理に従うと、後者が採用される。

### 方法論的最節約原理 [principle of methodological parsimony] (岩波四版改変)

複数の対立仮説について、仮説とデータの矛盾を説明するための仮定が最小のものを最良とするという規準。仮説はその時点での最良の説明として受け入れられ、新たな証拠により棄却されうる。

再節約原理によって進化の方向性が分かる。

どの形質が祖先的でどの形質が派生的であるかが分かる

例：ウマにおける五本指から一本指への指数の進化

ウマに見られる一本指が祖先的な形質状態であるとする...

- (1) 両生類・爬虫類での五本指が哺乳類の祖先で一本指になり、ウマ以外のもので五本に再進化した。
- (2) 四足類の祖先が一本指で、ウマ以外の生物で五本指が独立に進化した。

五本指から一本指への方向の分化は、変化が一回だったことに加えて、祖先的な形質状態(五本指)が多くの哺乳類と系統的に遠いグループの両方で見られることを意味する。

ある分類群のメンバに見られる形質状態のうち、祖先的なものはその分類群の外側(=outgroup)にも広く分布しているはずである。

ingroup と outgroup の比較によって、どれが祖先的な形質状態かという推定ができる。

### Creating phylogenetic trees 系統樹の作成 [pp.97]

再節約原理による系統樹作成(fig.5.4F-I)

形質状態 1-9 に 10,11 が加わることで 3 種類の対立仮説(=F,G,H)が候補となるが、homoplasy が最小(=13)となるネットワークが採用される(fig.5.4I)。

タクソンの数が増えると候補となるネットワークは天文学的に増加していく。

計算機と効率の良いアルゴリズムで解決する。

## Some limitation of cladistic analysis 分岐学的分析の制限 [pp.97-]

実際の系統解析には様々な問題がある

### 1. 形質の数え方

(1) 独立な形質がいくつあるのか分からない

ある哺乳類の歯の例： 歯の有無(1) 歯の機能的種類(4) 歯の本数(10)

(2) 解剖学的な形質状態は信頼性に問題がある

連続的な違いがある形質状態など

### 2. homoplasy が広く見られる場合

再節約的な系統樹が複数得られる。 より多くのデータ(別の形質など)を使って推定すべき。

### 3. 進化プロセスによって系統関係の決定が困難になる(Fig.5.7)

1. タクソンの分化が大昔に起きたため、相同な形質の識別が難しい

2. 進化的放散(適応放散)によって短期間に多くの分化が起きたため、分化後の系統関係がわかりにくい

## Examples of Phylogenetic Analysis

[pp.100-]

ここでは系統解析の実例として、(1)高次の taxa 間の形態学的な系統発生と、(2)系統的に近い種の分子的な系統発生、を例として取り上げる。

## Phylogeny of Orders of Insects [pp.100-]

例： hexapods の形態的共有派生形質を用いた系統樹

- hexapods では各目(order)と形態的形質状態が良く対応している(Fig.5.8、5.9)
- 祖先的な形質と派生的な形質の間に中間的な形質が見られる(Fig.5.10)
- いくつもの昆虫で羽がなくなる収斂進化が見られる。

## Relationships of Apes and Humans [pp.103-]

例： Hominoidea[ヒト類]の系統関係 (Fig.5.11)

- 解剖学的な証拠による系統関係(A)  
単一系統群の Hominidae(ヒト)と Pongidae(類人猿)、系統的に遠い Hylobatidae(テナガザル)、の3科に分類されていた。
- 血清タンパクの免疫学的形質による系統関係(B)  
オランウータン(Po)はアジアサル(G,P)やヒト(H)よりも前に分化していた。

- DNA の相同領域の配列から決定された系統関係(C,D)

テナガザルを outgroup として用いて、2 種類の系統樹の候補のうち種間で塩基置換回数が最節約的となるネットワーク(D)が採用される。

例： 類人猿の DNA 配列による系統関係の推定 (Fig.5.12)

- (A) ほとんどの塩基対は一致していたが、いくつかは異なっていた。
- (B) チンパンジーとヒトが姉妹群となった。( Fig.5.11D)

分子的なデータによる示唆

1. チンパンジーはゴリラよりもヒトに近い
2. チンパンジーとゴリラの形態の類似性は、チンパンジーではほとんど進化せずヒトで大きく進化した祖先形質を共有していることによる。
3. Gorilla, Pan, Homo の分子的な違いはほとんどないので、この3系列はごく短時間で分化した可能性がある。
4. 分岐学による系統分類ではヒトを独立した科とするのは不適切。

## Evaluating Phylogenetic Hypotheses

[pp.105-]

系統的仮説を追認する最良の方法は、独立なデータを一致させてみることである。

あるデータから得られた「最良の」系統樹はあくまで暫定的に受け入れられる「仮説」である。  
新たなデータによっては修正や棄却されるかもしれないし、より強固に支持するかもしれない。

いくつかの例外を除いて、分子データによる分岐学的解析は形態によるものとよく一致する。

胎盤のタンパクのアミノ酸配列によるクラドグラムは形態を用いた系統関係と一致していた。(Fig.5.13)  
形態による系統樹(Fig.5.14A)と rRNA 塩基配列による系統樹(Fig.5.14AB)がよく一致している。

系統学的手法の妥当性を検証する別の方法は、完全に分かっている系統発生に適用してみることである。

例： 計算機やバクテリアなどを用いて完全に分かっている系統樹を作る(Fig.5.15)  
推定された系統樹はファージの「真の」系統樹と正確に一致した。

## Phylogenetic Analysis and Extinct Organisms

[pp.105-]

現存の生物と系統関係のある化石が得られることがあり、系統関係の更なる証拠となる。( Chapt.6 or 7)

多くの場合、それらの証拠は現存の生物に基づいた推定を支持する。

化石から得られた DNA 断片が重要な情報となることもある。

例： シロアリの系統樹(Fig.5.16)

シロアリ - ゴキブリが姉妹群と考えられていた(A)が、シロアリ化石から得られた DNA 配列によって、

シロアリ - (ゴキブリ,カマキリ)が姉妹群だった(B)ことがわかった。

共通祖先からの分化が起きてから長い時間が経過している場合、化石によって中間的な形質状態が得られる。

鳥類はワニ類より哺乳類に近いという主張があったが、化石によって哺乳類よりワニ類に近いことが確かめられた。(Fig.5.6)

## **Estimating the History of Character Evolution** **[pp.107-]**

### 系統解析を利用した進化研究

推定された系統樹が十分信頼できるものなら、それをタクソンの形質変化の歴史を推定するのに利用できる。

形質進化の歴史推定する最良の方法は、系統樹上にそれぞれの形質状態を"mapping"して共通祖先の形質状態を最節約原理により推定していくことである。

例： ヒト類の二足歩行 / 体毛の進化 (Fig.5.17)

チンパンジーとヒトの共通祖先(A3)の形質状態は2通りの候補がある。

最節約原理に従うと(B)が採用され、A1,A2についても同じように推定できる。

- 二足歩行の進化についての推定は化石記録からも支持されている。
- 体毛の進化については化石による証拠はないので、完全に系統解析のみに基づく。

例： 社会性昆虫の進化 (Fig.5.8)

Isoptera(シロアリ)と Hymenoptera(社会性アリ,社会性ハチ)で見られる社会性は、系統樹から少なくとも二回進化したと考えられる。

ある特徴が何回進化したかという疑問は、形質の適応度を調べるときにはきわめて重要である。( Chapt.12)

昆虫種は無数にあるのに、なぜ社会性は Hymenoptera だけで何回も進化したのか?( Chapt.20)

Hymenoptera には社会性と非社会性のハチの両方があり、系統的に遠いグループで少なくとも 12 回以上独立に進化したことを示している。

## **Some Principles of Evolutionary Change, Inferred from Systematics** **[pp.108-]**

### **Principle 1: Homologous Features Are Derived from Common Ancestors** **[pp.108-]**

相同な形質は共通の祖先から分化する。

#### ダーウィンによる定義：

ある2生物が共通祖先から同等の組織を継承しているとき、それらの2生物の組織は**相同(homologous)**であるという。

ある形質が相同であっても、その形質状態が相同であるとは限らない。

例： 指を持っていることと指の数が同じであること

いくつかの形質は記述のレベルによって相同であるとも相同でないとも考えられる。

例： 鳥とコウモリの「翼」は相同でないが、前足とみるなら相同、前肢とみるなら魚の胸鰭とも相同である。

ある形質が相同かどうかの最も共通な共通基準は、体での相対的な「位置」と「構造」の比較を行うことである。

例：ワニと鳥類の後肢の比較(Fig5.18)

成体よりも胚の方が明確に比較できる。(C, D)

発生学的に明確に判別できない形質は相同とはいえない。

例：

爬虫類の上顎の歯は数が多く、ほぼ全て同じ形だが種内でも数に違いがある。

哺乳類の歯は数が少なく、それぞれが明確に区別できる形をしている。

相同性の証明は難しいことがある。

(1) 2生物間での類似の形質が、独立に進化した結果なのか共通の祖先から分化した結果なのかわからない。

- 形質があまり複雑でない場合

例： 鳥類の長い飾り羽

- 「特徴がなくなる」という形質の場合

例： 昆虫の羽の欠失は複数回のもものだが、ないという事実だけからではそのことはわからない

(2) 系統関係が遠いために、実際には相同な形質がそうは見えないほど変化していることがある。

例：

化石と発生学的な研究から、哺乳類の耳小骨と爬虫類の顎の一部は相同である。

例：

単子葉植物の花被は、双子葉植物のどの組織と相同になるかわからない。(Fig.5.19)

双子葉植物の萼片と花弁が明確に区別できるが(A)、単子葉植物は単一である。

大抵の場合、生物の特徴は祖先に既にあった特徴から進化し、何も無いところから新しく現れることはない。

翼は前肢が変化したもので肩から生えるということはない。

## **Principle 2: Homoplasy Is Common in Evolution [pp.110-]**

2生物間で類似の形質(形質状態)が共通の祖先の同じ形質から分化したものでない場合、**成因的相同/同形非相同(homoplasy)**という。

例：

脊椎動物と頭足類のレンズ眼は、構造はよく似ているが盲点がない等の点で同形的形質である。(Fig.5.20)

例：

系統的に遠いグループの長剣状の犬歯は、収斂進化による同形的な形質状態である。(Fig.5.21)

### 成因的相同/同形非相同(homoplasy)の種類

#### **収斂進化(convergent evolution, convergence)**

独立に進化した形質が表面的には類似しているが、異なった発生経路により現れているもの。

例： 脊椎動物と頭足類のレンズ眼

#### **平行進化(parallel evolution, parallelism)**

類似の発生的変化が独立に進化して現れているもの。

例： 多くのガやチョウは翅の部分ごとで作られる色素の発生パターンのセットを共有しているため類似のパターンをもつ。(Fig.5.22)

#### **進化的逆転(evolutionary reversals)**

祖先的な形質に「先祖返り」したもの。

例： 歯を持った祖先種からの進化によってほとんどのカエルが下顎に歯を持たないが、*Amphignathodon* は下顎に歯を持つ祖先形質に再進化した。

### 2 生物間の類似形質が相同か同形であるかを決定するのが困難な場合がある。

多くの場合、系統樹上の分布から形質状態が同形であると推測する。

例： 昆虫の社会性 (Fig.5.8)

### 同形はしばしば異なる系列が類似の環境条件に適応した結果として現れる。

例： 鳥媒花の管状形(Fig.5.23)と蜜食鳥の管状嘴(Fig.5.24)

## **Principle 3: Rates of Character Evolution Differ [pp.111-]**

### 異なる形質は異なる系統で異なる割合で進化する。

それぞれのタクソンは祖先形質と派生形質の混ざった状態になっている(=モザイク進化)

例： 4種の分類群の形質の進化 (Fig.5.25)

いくつかの系統では特定の形質が他に比べて早く進化している。

例： カエルの歯や尾椎、ヘビの肺の数

いくつかの系統では特定の形質が他に比べて祖先形質からほとんど変化しないままである。

例： カエル・ヘビの大静脈弓は2つ(=祖先的)だが、哺乳類では左側のみ。

生物(種)の進化は全体的ではなく断片的に起き、その多くの特徴はほぼ独立に進化する

\*\*例外として、例えば共同で機能するような形質は除く。

この独立性は遠くの系統のタクソンだけでなく見られるだけでなく、種内でさえ大抵の地理的に離れた群集では形質が異なる。

モザイク進化のメカニズムは、生物全体ではなく個別の形質やその根底にある個別の遺伝子を見ることで進化を調べるための拠所となっている。

モザイク進化を考慮すると、ある種が「原始的(primitive)」・「先進的(advance)」であるという表現は不適切もしくは誤りである。

とはいえ、他に較べて系統樹のより根元側から分枝しているタクソンを「より原始的」と書くのは便利である。

#### **Principle 4: Evolution Is Often Gradual [pp.114-]**

進化プロセスは、小さく連続的な変化によると考える(gradualism, 漸進主義)のか、大きく跳躍的な変化によると考える(saltationism, 跳躍進化論)のか？

進化生物学におけるこの問題は、高次分類群の多くが非常に異なっており、かつ、橋渡しとなる中間種がないことに起因する。(この論争については Chapt.24 で扱う)

ここでは、ダーウィンの観念(=gradualism)を支持する材料として現存の生物の観察のみを紹介する。

現存生物の高次分類群を対比すると、しばしば多くの形質が不連続に異なっている。

例： 現存の鳥類と爬虫類は様々な形質が大きく異なるが、中間的な形質を持つ生物は現存しない。  
ある跳躍進化論者の極論に曰く、「最初の鳥は爬虫類の卵から孵化した。」

現存生物と化石についての無数の観察結果から、漸進進化は一般的で、多くの証拠がない場合においてもパターンがありそうだと考えられる。

ただし、中間種に分らないどのような例についても、かつては中間種が存在したと断言はできない。

例： イソシギ(Scolopacidae)の嘴 (Fig.5.26)  
中間的な嘴をもつ種が系統的な中間種であるという証拠はない。

例： Zygothrica の頭の形態と系統関係(Fig.5.27)

異なる高次分類群の間に中間的な種が見つかったも、分類学者はしばしばそれを認めようとしない。

そうした種を別の高次分類群に位置付けたり、ひとつ分類群に纏めたりする。

少なくとも現存の種の多くの高次分類群では、ギャップが存在していることでしか定義できないため。

近接した分類レベルの比較をする全ての段階(種内 vs. 種間, ..., 科 vs. 目, etc.)で、多くの漸次的変化(gradation)の例とモザイク的な変化が知られており、このことは漸進進化を支持する証拠となる。

高次分類群の特徴として重要な共有派生形質が、別の高次分類群内の近接する種や属では同じ形質に変異がみられることがある。(table5.1)

例： 被子植物の子葉の数

普通は単子葉で1、双子葉植物で2だが、双子葉植物に属する種には1のもの(Claytonia)や、5のもの(Pittosprum)がある。

こうしたパターンは進化的な変化の連続性を示唆している。

### **Principle 5: Characteristics Often Owe Their Change in Form to Change in Function [pp.115]**

形質の形態的变化はしばしば形質の機能変化に由来する。

例： 多くの植物でよじ登るための蔓が独立に進化した (Fig.5.28)

### **Principle 6: Phylogenetic Analysis Documents Evolutionary Trends [pp.116-]**

系統解析は進化的な傾向の証拠となる。

系統内では種の特徴の進化は祖先的な状態から離れる傾向がよくある。

例： Scrophulariaceae に属する植物は、オシベの数が祖先形質(五本)から減少していく傾向がある。

多くの傾向は可逆的だが不可逆のこともある。

不可逆性は組織が少数になるか無くなる時によく見られ、そうした子孫はその方が有利な生活様式に進化しており、別の組織が機能を代替するよう変化している。

例： poinsettia は花弁がないかわりに花を取り囲む最上部の葉が赤くなり機能を代替している。

組織の数の減少、組織の融合や消失といった、ある種の漸進的単純化は動植物の主要な進化において広く見られる。(= parallel trend)

単純化にはしばしば個性化が伴い、より少ない繰り返し構造を持つ子孫は、それぞれが異なった形と機能を持つことがある。

例： 哺乳類は爬虫類に較べて少数の高度に分化した歯を持つ。

### **Principle 7: Most Clades Display Evolutionary Radiation [pp.117-]**

ほとんどの分岐群で進化的放散が見られる。

進化的放散(Evolutionary radiation)は比較的短時間に多くの近縁系統が分化することをいう。

ほとんどは適応放散(adaptive radiation)と呼ばれる、環境に適応したものであることが多い。

系統的な枝分かれが短時間でおきるので、これらの系統関係を決定するのは困難であることが多い。  
(Fig.5.7)

進化的放散は長期間の進化パターンのなかでは最も一般的なものかもしれない。

進化の「爆発」という書き方をされることがある。

例：

ガラパゴス島のダーウィンフィンチは種ごとに食べる餌に併せて嘴が適応している。(fig.5.29)

アフリカ、グレートレイクのシクリッドは餌とその食べ方の違いによって口の形態が異なる。(fig.5.30)

ハワイの銀剣草(silversword)は生息地に併せて形態が異なる。(fig.5.31)

**Molecular Data in Phylogenetic Analysis**

**[pp.118-]**

近年系統樹の推定では分子的なデータが非常に重要になってきている。

- 分子的なデータは形態学的なデータと較べて遥かに多量の形質(=情報)が得られる
- 分子的な形質は形態的な形質に較べてあいまいさが少ない(A,T,C,Gの四値)
- 進化が早いDNA配列は近接した種の系統解析に便利である
- 進化の遅いDNA配列は古いグループの間の系統関係を調べるのに便利である
- 分子レベルの分化がタクソンの絶対的な年齢の証拠となることがある(分子時計)

**Kinds of Molecular Data Used in Phylogenetic Analysis [pp.119-]**

1. 抗体距離

抗体距離法などから得られたデータを系統解析に用いる。現在はほとんど使われていない。

実験生物を使って得た、特定の種のタンパク(e.g.ヒト血清アルブミン)への抗体を他種と同じタンパクに用いて、交差反応がより強いものをより似た種であると推定する。

2. DNA-DNA hybridization (chapt.3 box D)

2つの種からの相補的なヘテロ二本鎖を作り、熱への安定性をDNA同士の全体的類似度とみなす。

分岐学者の批判：

sinapomorphy と symplesiomorphy がどういう割合で含まれるかわからないため全体類似度の決定はできない

擁護派の主張：

数百万以上の塩基を平均すると、進化率の違いはキャンセルされる可能性が高く、得られた全体類似度は共通祖先の近さを正確に反映するはずである。

例： この手法によるヒトとサルの系統関係推定によってDNA配列のデータと同じ系統樹が得られた。

### 3. タンパク電気泳動法

酵素などのタンパクを遺伝的な形の違い(allozyme)で分離し、主に種間の違いの研究で利用される。

( Chapt.9)

### 4. 制限サイト (chapt.3 box A)

制限酵素で切断できる DNA 配列上の部位の有無は 2 値の形質状態として扱うことができる。

### 5. アミノ酸配列

アミノ酸配列自体かそれをコードする遺伝子のどちらかが形質として利用される。

### 6. DNA 配列 (chapt.3 box D)

DNA 配列の比較は分類学において最も使われている手法になりつつある。

## **Molecular Clocks 分子時計 [pp.120-]**

異種交配がない系統では、DNA やタンパクの配列の分子は自然選択に中立なら平均すると一定の率で分化するはずである。( Chapt.11)

### 系統樹は分化からの絶対時間ではなく相対時間を表している。

すべての分化率が一定であるという分子時計の概念が正しいとすると...

- (1) 系統樹から直接的に種の全体的類似度を推定できることになる。
- (2) 分子時計を測定することで異なる分類群が分化してからの時間を絶対値で推定できることになる。

### 推定した系統樹上に違いがどこで起きたかをプロットすることで、共通祖先から分化した種間の違いの数を計算できる。

例： ヒト・チンパンジー・ゴリラ間の違いの数(Fig.5.2B)

- ヒトとチンパンジーとの間でヒトの固有派生形質が 76。
- ヒトとチンパンジーの共有派生形質が 14 で、ゴリラの固有派生形質が 94。

3 種の共通祖先からの違いの数は、ゴリラ(94)、チンパンジー(92+14=106)、ヒト(76+14=90)となる。

### 分化してからの絶対時間が推定できれば全ての系列で塩基対の平均置換率を計算できる。

例：

化石記録による最小分化時間の推定から、Macaca と霊長類は少なくとも 2500 万年前には分化していた。

(新たな化石証拠によって推定年代は変わるかもしれない)

Macaca の系列での平均塩基置換率は(457bps/10000bps)/25My=1.83\*10<sup>-9</sup>/y となる。

### **Relative rates (fig.5.32) [pp.121]**

ある系列で分化が一定率で起きているなら、同じ共通祖先から分化すれば現存の子孫では同じ長さのいかなる経路を通っても変化の数は同じはずである。

例： 霊長類の違いの数(Fig.5.12B)

オランウータン(806)からヒト(767)まで数にほとんど違いがない。

テストによく当てはまる場合には分化が一定率で起きている、つまり分子時計が使えるといえる。

このテストは系統の近い生物間での比較ではかなりよく当てはまるが、系統の遠い生物間では当てはまらないことがある。これは世代時間やミトコンドリア DNA は核 DNA のような進化速度(置換速度)の違いで説明できる。

### Calibrated rates [pp.121]

化石記録のデータによる分子時計仮説の検討

分子的な時間と分岐時間はきわめて強い相関を示す。(Langley & Fitch, 1974; fig.5.33)

しかし、計算された分子の分化率は平均率を一定と仮定したランダムなプロセスから予測される 2 倍も変動があり、推定は不正確なもので「時計」が杜撰な推定によるものであることを示唆している。

分子時計の妥当性はあまり同意されていない。

分子的な進化率は、距離の離れた taxa 間の遺伝子だけでなく近い taxa 間でさえ異なる。進化率の絶対値への世代時間による影響の違いもよくわかっていない。

### Evidence for Evolution

[pp.122-]

生物分類のために比較する形質の情報として、形態学的・発生学的な伝統的領域だけでなく、現在では細胞生物学・生化学・分子生物学も使われる。

これらの全ての情報は、(神学的な説明ではなく)ダーウィンの仮説に合致している。

多くの証拠が生物は全て共通祖先の子孫であることを示唆している。

#### 1. 生命の階層性

生物の階層的な並びは、分枝と分化の歴史的なプロセス(=進化)によってのみ生み出される。

#### 2. 同祖性(Homology)

生物の構造の類似性は、ある構造が神のデザインによるものでなく、既存の構造から変化したものであることを示している。

任意の遺伝子の普遍性はそれが共通の起源に由来していることを意味している。

例： タンパク質のアミノ酸の光学異性体(L/D)

L 型でも D 型でもいずれかのみであれば機能できるが混在できないので、祖先が L 型なら子孫も全て L となる。

### 3. 発生学的類似性(embryological similarities)

同祖的な形質には発生時に現れるものもある。

例： 発生初期段階でヒトの胚は魚類の胚と区別できず、鰓孔が現れる。

### 4. 残留形質(Vestigial characters)

祖先では機能していたが現在は機能を失った形質はほぼ全ての生物で見ることができる。

創造説では説明できない。

分子レベルでも全ての真核生物はゲノム内に偽遺伝子(pseudogenes)と呼ばれる機能のない遺伝子を持っている。

### 5. 収斂(Convergence)

機能的に類似しているが構造的に大きく異なる形質が見られることは、異なる祖先の異なる形質から変化したという仮説でよく説明できる。

創造説では説明できない。

### 6. 次善のデザイン(Suboptimal design)

生物の形質が必ずしも完全に最適なデザインでないのは、それが進化史的な「アクシデント」に由来するためである。

例： ヒトの目には盲点がある (Fig.5.20A)

### 7. 地理的分布(Geographic distributions)

多くの taxa に見られる地理的分布は共通祖先から起因したとしか説明できない。

### 8. 中間形態(Intermediate forms)

種間と高次の taxa で形質が異なる度合いが異なるのは、小さな変化の連続によって進化が起きるという仮説によって説明できる。

化石記録がなかったとしても、現存の生物だけでも進化の歴史的な現実性を示すのに十分な証拠がある。