

食虫目の真獣類における系統学的位置 —ミトコンドリア遺伝子を用いた分子系統学的考察—

小沼 美智子

広島大学大学院生物圏科学研究科 生物機能科学専攻

*Graduate School of Biosphere Sciences, Hiroshima University,
Higashi-Hiroshima 739-8521, Japan*

要 旨

新生代に入ってからおよそ33目におよぶ有胎盤類、つまり真獣類が進化し、現在そのうち18目が生存している。このなかには小型の食虫類型祖先の形態や機能をそのまま保持してきたものがあり、これが現在の食虫目であるとされている。

食虫目は現在6つの特徴的の形質をもとに大きくハリネズミ科、トガリネズミ科、キンモグラ科、モグラ科、ソレノドン科、テンレックス科から成る。トガリネズミ科が最も多く、続いてテンレックス科、モグラ科となっており、キンモグラ科、ソレノドン科とハリネズミ科はごく少数から構成されている。また食虫目全体としてはきわめて広範な分布をしているが、実際に広く分布しているのはハリネズミ科、モグラ科、トガリネズミ科の3つの科だけである。食虫目における形態的形質は、大部分が原始的であり、いくつかの子孫の形質で目内の関係を矛盾無く支持するものはほとんどない。このように子孫の形質の少なさが、食虫目と他の真獣類を結びつけることを困難にしているのである。しかも食虫目は分子レベルの研究が遅れている目であり、他の目との関係を明らかにした研究はほとんどない。真獣類における食虫目の系統的位置がどこにあるかということは、真獣類全体の進化に関わってくる重要な問題である。そこで形態学的研究では成功せず、分子レベルでもいまだ明らかにされていない食虫目の真獣類における系統的位置を、特に原始的有胎盤類の類縁関係を示すグループ（食虫目、ハジネズミ目、ツパイ目、翼手目、霊長目）に注目し、ミトコンドリアDNAを用いた分子系統学的手法で明らかにすることを試みた。

ミトコンドリアDNAのタンパク質をコードしているCOII、cyt-b遺伝子とタンパク質をコードしていない12S rRNA、16S rRNA遺伝子の4つの遺伝子をそれぞれ近隣結合法と最尤法で解析し、最後に総合的に最尤法で解析した。COII遺伝子では、近隣結合法と最尤法の解析で、同じトポロジーを示した。食虫目と翼手目が混じった単系統の関係は、ブーツストラップ確率が大変低く、また今までの形態学的データからも明らかに間違いであると判断できる。しかし言い換えればこの2つの目がそれだけ近縁であるため、1つの遺伝子の情報量だけではこの2つの目の関係を明らかにすることが出来なかったと考えられる。そしてどの解析を通じても、食虫目・翼手目の近くに（奇蹄目、翼手目、偶蹄目、鯨目、食肉目）のグループが存在していることは共通している。

cyt-b遺伝子の近隣結合法解析の全ての系統樹は、ハリネズミを除く食虫目のメンバーが単系統

を示し、同じ科に属するモグラとヒミズが最も近いクレードを作り、その外側にジャコウネズミが位置するという同じ様なトポロジーを示した。これらの系統樹でも、食虫目に対して翼手目が常に他の目より近い存在になっている。食虫目/翼手目の2つの目に対しては、齧歯目が近縁に位置しているが、これは齧歯目が他の全ての真獣類のアウトグループであるという、いままでの分子系統学の研究の結果と一致しない。しかし、その局所的ブーツストラップ確率は大変低いので、齧歯目のこの関係はこの遺伝子のみで見られる分子レベルの収斂進化を反映しているのかもしれない。両方の解析で、食虫目のハリネズミがまた他の食虫目のメンバーから離れ、真獣類のなかで最も最初に分岐したという、今までの形態と分子の研究から推測されている系統樹とは違った関係になっている。

12S rRNA遺伝子の近隣結合系統樹において、食虫目に近縁な目は使用するOTUの数、トランスバージョンかトランスバージョン・トランジションの両方で解析するかによって全く違う結果を示した。食虫目に近縁な目は、系統樹ごとに奇蹄目/食肉目、食肉目、鯨目/偶蹄目と異なっている。しかし、それぞれの関係に対するブーツストラップ確率は非常に低い。12S rRNA遺伝子の最尤系統樹には、食虫目と((ゾウ、ジュゴン)、キンモグラ)が近縁関係を示すものがあつた。しかしゾウ、ジュゴンの長鼻目と海牛目は有蹄類と近縁であるという伝統的考えに加え、低いブーツストラップ確率からも、この関係は正当ではないと判断できる。両方の系統樹でも食虫目のメンバーのうち、キンモグラとハリネズミは食虫目として単系統にはならなかつた。12S rRNA遺伝子の系統樹はいくつか明らかに間違いと思われる関係を示しており、最尤法による解析でも、この遺伝子だけでは食虫目と特定の目の関係を推測することは困難であると考えた。

近隣結合法解析の16S rRNA遺伝子の系統樹は、食虫目の近縁関係を大きく2つに分けることが出来た。1つは食虫目に翼手目が最も近くなっているもので、もう1つは食虫目が2つに分かれ、それぞれが翼手目と霊長目に近い関係を示すものである。食虫目/翼手目近縁の関係を示した系統樹は、2種類のモデルのトランジションとトランスバージョン両方のデータで解析を行ったものであり、最尤法の解析結果も同じ関係を示している。これらの系統樹では食肉目・偶蹄目・奇蹄目・鯨目が1つの系統的グループを形成し、齧歯目が真獣類のなかで最初に分岐し、次に霊長目が続いている関係を示した。今までの分子を用いた解析も齧歯目が最初に分かれたという関係を支持しており、本研究のトランジション・トランスバージョンの解析結果と一致している。これに対し、トランスバージョンのみで解析を行った系統樹は、2つのモデルで食虫目/霊長目の近縁関係を示していた。しかしこれらの系統樹では食虫目のジャコウネズミが翼手目のアブラコウモリと共に最初に分かれてしまい、その後他の真獣類の目がそれぞれ分岐したという受け入れがたい関係を示している。しかし両方の解析で、他の遺伝子の解析と同様に、ハリネズミは食虫目として単系統にはならなかつた。

そしてこれらの個々の遺伝子の解析で、およそどの遺伝子にも共通してみられる特徴がある。まず食虫目内の関係において、ヒミズとモグラが最も近縁でありその外側にジャコウネズミが位置する。これは今までおこなわれてきた形態や化石による研究の結論を支持する結果になった。同じ食虫目のハリネズミとキンモグラは食虫目の他のメンバーと単系統になることはなかつた。次に食虫目と他の真獣類との関係であるが、12S rRNA遺伝子を除いた3つの遺伝子(COII、cyt-b、16S rRNA)では食虫目と翼手目が最も近縁な関係を示し、この2目には姉妹群として偶蹄目・鯨目・奇蹄目・食肉目のグループが位置することが多かった。

1つの遺伝子だけから得られた系統樹は不安定なことが多いため、たくさんの遺伝子の解析結果を総合的に判断することが大切であると考えた。そこで、より信頼できる解析を行うために、分子

のデータが多数の種と遺伝子から得られている真獣類内の5つの目を選び、これと食虫目との間で4つの遺伝子をそれぞれ最尤法で解析した後、対数尤度を足し合わせ、総合的な結果から食虫目の真獣類における系統関係を推測した。

総合解析では(霊長目,(((食肉目,奇蹄目),偶蹄目),(食虫目,翼手目))) が最尤系統樹になる。食虫目は翼手目と最も近縁になり、その姉妹群としての食肉目・偶蹄目・奇蹄目・鯨目のグループの関係が与えられている。しかし統計学の通常の基準ではこれ以外のほとんど全ての系統樹を棄却することはできなかった。これは真獣類内の放散が極めて短時間に起こったため、真獣類内の関係を全て特定するには、これらの遺伝子の情報量だけでは不十分であるためと考えられる。

そこで食虫目と最も近縁な目は何かということのみに重点を置き、全ての系統樹のうちで、霊長目、食肉目、奇蹄目、偶蹄目（鯨目も含む）と翼手目のそれぞれが食虫目と最も近縁になっている系統樹のブーツストラップ確率を足し合わせ、食虫目とどの目が最も近縁になる確率が高いかを調べた。霊長目、偶蹄目、奇蹄目が食虫目に最も近縁になるブーツストラップ確率は0%であった。食肉目／食虫目近縁の可能性もわずか0.8%に過ぎない。しかし翼手目と食虫目が近縁である確率は70%以上に達する。そして食肉目、偶蹄目、鯨目、奇蹄目が一つの系統的グループ（*Ferungulata*）をなすという説を基にすると、このグループが翼手目／食虫目の姉妹群になる確率は、霊長目が姉妹群になる確率よりも300倍高いことが示された。

食虫目内の関係において、トガリネズミ科のジャコウネズミとモグラ科のモグラとヒミズは、形態の比較や化石証拠から予想された通り、大変近い関係にあった。しかしキンモグラ科のキンモグラとハリネズミ科のハリネズミはジャコウネズミやヒミズ・モグラと、解析方法やモデルに限らず食虫目として単系統になることはなかった。このキンモグラとハリネズミは、遺伝子や解析方法ごとに近縁な目が代わってしまう非常に系統的に不安定な関係を示したため、解析から除外した。

食虫目に近縁な目においても、いままで系統的に関係があると言われてきたグループの関係に関しても、本研究はいままでの仮説、伝統的意見とまるで異なる結果を示した。食虫目に最も近縁なのは翼手目であり、その食虫目／翼手目の姉妹群として食肉目、奇蹄目、偶蹄目、鯨目のグループ（*Ferungulata*）が位置するという可能性は、はじめて本研究から出たものである。