

クジラの起源と進化

- 分子系統学、形態学、古生物学の統合的視点から

仲田崇志 (植物4年)

1. クジラについて

Cetacea クジラ類 (通常はクジラ目として扱われることが多いが、ここではクジラ類はクジラ偶蹄目の1亜目と見なし、クジラ亜目として扱う)

クジラ (whales)、イルカ (dolphins)、ネズミイルカ (porpoises) を含む

・現生種

ハクジラ類 (Odontoceti; 通常ハクジラ亜目として扱われるが、クジラ類を亜目として扱う場合、ハクジラ下目になる)

9科33属70種

ヒゲクジラ類 (Mysticeti; 通常ヒゲクジラ亜目、ここではヒゲクジラ下目)

3科6属13種

・全世界の海と一部の河川に分布する

河川に棲息するイルカ類はカワイルカ (4種) と総称される

・クジラの形態 (プリント を参照)

前肢・尾 鰭状に

後肢 退化

体型 遊泳に適した流線型

歯 ハクジラでは分化しない歯 (プリント)

通常哺乳類は異歯性 (門歯、犬歯、前臼歯、臼歯の分化)

ヒゲクジラでは歯がなく、クジラヒゲが発達。これでオキアミなどを濾し取る

2. クジラの起源

胎生、哺乳行動 クジラが陸生の哺乳類 (特に有胎盤類) から

進化したのは確実

では、クジラの祖先や姉妹群はどの哺乳類か?

有蹄類らしい?

古生物学と分子系統学の両面からのアプローチ

2-1. 伝統的説明 (メソニクス仮説) (プリント)

メソニクス類がクジラの祖先 (もしくは姉妹群)?

・原始的な有蹄獣の一群

・顎および歯 (プリント) の形態、内耳の形態が原始クジラ類と類似

・海岸棲の魚食性動物か?

2-2. 分子系統学的アプローチ (カバ仮説)

DNAの塩基配列に基づいて系統樹を描く方法

当初、ミトコンドリアDNA (mtDNA) 上の遺伝子やカゼイン遺伝子など少数の遺伝子解析 (現在ではmtゲノムや約20遺伝子の解析で同様の結果)

クジラは偶蹄類、特にカバ科に近縁 (プリント)

クジラ偶蹄目 (Cetartiodactyla) の提唱

古生物学との対立

メソニクスは偶蹄類ではない

距骨 (足首の骨の1つ) の構造に決定的な違い

分子系統樹では塩基頻度、進化速度の問題があった可能性が否定できない

クジラとメソニクスで収斂進化が起こったため、古生物学が間違えた?

SINE (Short INterpersed Elements; レトロポゾンの一種) 法

レトロポゾン: 遺伝子中に散らばる配列の1種で、ここから読まれたRNAをもとに合成 (逆転写) されたDNAのコピーが、ごくまれに染色体上の別の箇所へ挿入される

- ・レトロポゾンの特定の箇所への挿入の有無を見る方法
PCR法とサザン法を使って調べる（プリント ）
- ・レトロポゾンが抜け出すことはないため、挿入があるグループは単系統と見なせる（祖先はSINEを持っていないことが前提にできる）
単系統：特定の祖先を排他的に共有する分類群
- ・収斂（この場合、同じ場所にレトロポゾンが入ること）がまずあり得ない（念のため、2個以上のSINEを用いて確認もされている）
クジラとカバが、ほぼ間違いなく近縁（姉妹群）（プリント ）
メソニクスとクジラは姉妹群とは考えにくいことを意味する

2 - 3 . 新たな化石の発見

距骨の問題（プリント ）

- ・偶蹄類 二重滑車状の距骨（距骨の上下に滑車があり、足首を横に曲げられない。代わりに、真っ直ぐ走るのに適している）
- ・メソニクス類 祖先型の距骨（距骨の上側にのみ滑車がある）
- ・初期クジラ 足首の化石が未発見だった（現在のクジラには後肢なし）
テチス海周辺域での化石発見（プリント ）
テチス海：アフリカ大陸やインド亜大陸がユーラシア大陸にぶつかる前に、両者の間に存在した浅海域。現在の地中海ともつながっていて、古地中海と呼ばれることもある
初期のクジラ（陸上を歩いていた！）は二重滑車状の距骨を持っていた（プリント 、 ）
= クジラは偶蹄類の内群または姉妹群
クジラの祖先は、テチス海のほとりから水辺、海中へと進出した偶蹄類の一群だった（プリント ）

2 - 4 . 分子系統と形態系統の統合に向けて

SINE法と形態系統の調和的解釈が必要

系統樹の比較（プリント ）

- ・古いメソニクス仮説：従来の形態学では、クジラとメソニクスが近縁で偶蹄類とは別系統とする仮説 新発見の距骨ともSINE法とも矛盾
- ・偶蹄類仮説：クジラを偶蹄類の姉妹群と考える（化石クジラの距骨が根拠）
ただし、クジラは最初に分岐した偶蹄類で、さらに祖先のメソニクスの特徴を一部受け継いだとする仮説 収斂を仮定せずに形態的特徴を説明できるが、SINE法と矛盾
- ・カバ仮説：クジラとカバが近縁で、クジラは偶蹄類（クジラ偶蹄類）の一部とする考え。メソニクスは偶蹄類ではなく、クジラとも関係ない
SINE法の結果を尊重。メソニクスとクジラの類似点は収斂で説明
- ・新たなメソニクス仮説：カバ仮説同様、クジラとカバが近縁で、クジラは偶蹄類（クジラ偶蹄類）の一部と考える。ただし、メソニクスはやはりクジラと近縁だとする SINE法の結果を尊重。メソニクスにおける距骨の先祖返りを仮定

これらの仮説の中では、カバ仮説が一番もっともらしい

- ・SINE法の結果はほとんど疑う余地がない
- ・顎や内耳の特徴は、魚食性や水辺での生活によって収斂したとすれば説明しやすい
- ・対立仮説の「新たなメソニクス仮説」では距骨の先祖返りを仮定するが、これは原因が説明できていない

なお、現生のカバと現生のクジラはあまりにかけ離れているが、カバ類の祖先に近いAnthracotherium類（例；ポトゥリオドン。プリント ）と化石クジラのPakicetusなどは、共に水辺（おそらく陸水）に棲息したと思われ、互いにやや似た体制を

している（プリント、 ）
ここから考えられるストーリーとしては、

Pakicetusは水辺に住んでいて、魚なども食べるようになった。魚を追いかけたクジラの祖先のうちAmburocetusなどは海にも進出し、やがて海に定住するRodhocetusなどを経て、外洋棲のクジラへと進化した

Anthracotheerium類は草食獣として水辺に留まり、やがてカバ類へと進化した

3. クジラの進化

古クジラ類（Archaeoceti；通常は亜目ランクの扱いたが、側系統なのは確実である。原始クジラ、原クジラとも訳される）

古クジラ類の一部から、ハクジラ類やヒゲクジラ類が進化した

- ・ハクジラ類
 - ・歯のあるクジラ
 - ・左右非対称の頭骨をしている（プリント ）
 - ・噴気孔（＝鼻の穴）が1個だけ
 - ・子房に富んだ構造（メロン）を額に持つ（イルカなどでおでこが出っ張っているのは中にメロンがあるため）
 - ・エコロケーション（音響定位：超音波を出して、その反射パターンからエサの位置を特定するやり方）を行う
 - ・主に魚食やイカ食
- ・ヒゲクジラ類
 - ・クジラヒゲのあるクジラ
 - ・歯は退化
 - ・頭骨は左右対称
 - ・外鼻孔は2個のまま
 - ・小魚やオキアミなどのプランクトンをヒゲで濾して食べる

主に矢印で示した特徴から、どちらのグループも単系統と考えられてきた遺伝子配列（3遺伝子を利用）から、ハクジラ類の中のマッコウクジラ類とヒゲクジラ類が近縁で、その結果ハクジラ類は側系統になる（＝ヒゲクジラ類がハクジラ類の中から進化した）可能性が提唱された（プリント ）

形態から考えると信じがたい

ヒゲクジラではエコロケーションが退化した？

頭骨が左右対称に戻った？ 鼻孔の数が回復した！？

SINE法で、クジラ類の内部の関係が調べられた

ハクジラ類もヒゲクジラ類も単系統だった（プリント ）

遺伝子配列の系統樹ではクジラ類の根元が間違っていた

また、SINE法の結果から、カワイルカ類が他系統であることが分かった

クジラは何度も川（淡水）に戻った

ヨウスコウカワイルカ（中国）とアマゾンカワイルカやラプラタカワイルカ（いずれも南米）が互いに近縁で、隔離分布していた

ヨウスコウカワイルカは分布が不思議で重要な種だが、絶滅危惧種

以上のように、クジラ内部の科より上の関係はSINE法が威力を発揮

クジラの科の内部の関係は？

例えば、mtDNAの系統樹でアカボウクジラ類が調べられている

（プリント ）

- ・旧来、北半球産のニュージーランドオウギハクジラ（*Mesoplodon hectori*）とされた標本が、別系統（＝別種）であることが分かった（後に*M. perrini*として新種記載）
- ・韓国の市場で売られていたクジラ肉が、アカボウクジラ（*Ziphius*

cavirostris) のものと判明

プリント以外にもバハマオウギハクジラ (*M. bahamondii*; ただし、さらに以前に記載された *M. traversii* と同一種で、後者の学名の方が正しいと指摘されている) が標本のDNA配列を根拠にして新種記載された

最近では、鹿児島に漂着したクジラがDNA鑑定でロングマンオウギハクジラ

(*M. pacificus*; プリントではタイハイヨウオウギハクジラ: *Indopacetus pacificus* となっているが、おそらく *Mesoplodon* 属) と断定された

旧来、漂着した数個の頭骨しか知られておらず、初めて全身像が明らかになった(プリント)

4. まとめ(系統解析方の階層性)

形態系統樹

- ・共有派生形質(その系統の祖先でのみ獲得された、その系統を特徴づける特徴)に基づいて分岐解析を行う(分岐分類)
- ・簡便(知識があれば)で化石にも適用できる(利点)
- ・系統の進化と形態の進化の解釈が直結する(利点)
- ・主観的との指摘が避けられない場合がある(難点)
- ・収斂進化が起こると、解析が間違えることがある(難点)

分子系統樹 - 配列データ(量的データ)

- ・RNA、たんぱく質(塩基配列、アミノ酸配列)を用いる
- ・保存的なもの(大系統の解析に利用)から非保存的なもの(細かい、種レベルの系統解析に利用)まで使い分ける
- ・精度を上げるために多遺伝子を同時解析するのが流行
- ・普遍的かつ客観的な解析が出来る(利点)
- ・情報量が大きく増やせるので、信頼性も高い(利点)
- ・古い化石には適用できない(難点)
- ・塩基配列の進化に偏りがあると結果が混乱する(難点)

分子系統樹 - 質的データ

- ・塩基配列の挿入・欠失などを利用(例えばSINE法)
- ・客観的な解析が出来る
- ・通常の突然変異に比べても、まれにしか起こらない変異を利用するので、確実性が高い(利点)
- ・利用できる挿入・欠失に限られ、これを見つけるのに手間が掛かる(難点)
- ・挿入・欠失が起きないほど短い期間に分岐した系統は解析できない(難点)

このように、各種の系統解析法には利点も難点もあり、目的に応じて適切な系統解析法を選ぶ必要がある

特に、要求される精度や対象の階層に応じて用いるべき系統解析法は異なってくる(プリント)

哺乳類の目以上の分類の解析には多遺伝子解析などが、目から科にかけての解析にはクジラの場合SINE法が、科の内部の解析にはミトコンドリアDNAの塩基配列が用いられている

系統解析を進化と結びつけて考えるためには、系統進化と形態進化の重ね合わせが必要である。クジラ類を中心に哺乳類の形態進化について作った仮説がプリントに示してある

参考文献(プリント図の引用もと)

Jefferson, T. A., Leatherwood, J. S. & Webber, M. A. *FAO Species Identification Guide: Marine*

Mammals of the World (FAO., Rome, 1993) (ジェファソン, T. A. ・レザウッド, J. S. ・ウェバー, M. A. 海の哺乳類: FAO種同定ガイド. 山田格 訳. NTT出版, 東京, 1998)

Zimmer, C. *At the Water's Edge: Macroevolution and the Transformation of Life* (Simon & Schuster, Inc., 1998) (ジンマー, C. 水辺で起きた大進化. 渡辺政隆 訳. 早川書房, 東京, 2000)

甲能直樹 新しい系統仮説からみるクジラの形態: 系統研究における形態の意義. *科学* **70**, 128-132 (2000)

Gatesy, J., Hayashi, C., Cronin, M. A. & Arctander, P. Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls. *Mol. Biol. Evol.* **13**, 954-963 (1996)

Nikaido, M., Rooney, A. P. & Okada, N. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**, 10261-10266 (1999)

岡田典弘 クジラが陸にいたころは: サイン法による系統決定が明らかにしたカバとの関係. *科学* **70**, 119-125 (2000)

Wong, K. The mammals that conquered the seas. *Sci. Am.* **286** (5), 52-61 (2002) (ウォン, K. クジラが歩いていたころ. *日経サイエンス* **32** (8), 100-111 甲能直樹 訳. 2002)

Thewissen, J. G. M., Williams, E. M., Roe, L. J. & Hussain, S. T. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* **413**, 277-281 (2001)

Gingerich, P. D. *et al.* Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* **293**, 2239-2242 (2001)

富田幸光・伊藤丙雄・岡本泰子 *絶滅哺乳類図鑑* (丸善, 東京, 2002)

Milinkovitch, M. C., Meyer, A. & Powell, J. R. Phylogeny of all major groups of cetaceans based on DNA sequences from three mitochondrial genes. *Mol. Biol. Evol.* **11**, 939-948 (1994)

Nikaido, M. *et al.* Retroposon analysis of major cetacean lineages: The monophyly of toothed whales and the paraphyly of river dolphins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**, 7384-7389 (2001)

Dalebout, M. L., van Helden, A., van Waerebeek, K. & Baker, C. S. Molecular genetic identification of southern hemisphere beaked whales (Cetacea: Ziphiidae). *Mol. Ecol.* **7**, 687-694 (1998)

国立科学博物館・かごしま水族館・オークランド大学 2002年7月26日鹿児島県川内市に漂着したクジラについて. <http://svrsh1.kahaku.go.jp/sendai/index.html> (2002)

この他、発表に際して参考にした文献

Carwardine, M. *Whales, Dolphins and Porpoises* (Dorling Kindersley Limited, London, 1995) (カーワードーン, M. クジラとイルカの図鑑 前畑政善 監修. 日本ヴォーグ社, 東京, 1996)

遠藤秀紀 *哺乳類の進化* (東京大学出版会, 東京, 2002)

Getes, J. & O'Leary, M. A. Deciphering whale origins with molecules and fossils. *Trends. Ecol. Evol.* **16**, 562-570 (2001)

de Muizon, C. Walking with whales. *Nature* **413**, 259-260 (2001)

Heyning, J. E. New whale from old bones. *Nature* **417**, 801 (2002)

今泉吉典 *世界哺乳類和名辞典* (平凡社, 東京, 1988)

加藤秀弘 協力 クジラ - そのなぞに満ちた生態. *Newton* **22** (11), 24-55 (2002)

Lin, Y.-H. *et al.* Four new mitochondrial genomes and the increased stability of evolutionary trees of mammals from improved taxon sampling. *Mol. Biol. Evol.* **19**, 2060-2070 (2002)

Luo, Z. In search of the whales' sisters. *Nature* **404**, 235-238 (2000)

McKenna, M. C. & Bell, S. K. *Classification of Mammals: Above the Species Level* (Columbia University Press, New York, 1997)

Montgelard, C., Catzeflis, F. M. & Douzery, E. Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome *b* and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Mol. Biol. Evol.* **14**, 550-559 (1997)

村山司・中原史生・森恭一 編著 *イルカ・クジラ学* (東海大学出版会, 東京, 2002)

Nikaido, M. *et al.* Evolution of CHR-2 SINEs in cetartiodactyl genomes: possible evidence for the monophyletic origin of toothed whales. *Mammalian Genome* **12**, 909-915 (2001)

Rose, K. D. The ancestry of whales. *Science* **293**, 2216-2217 (2001)

Springer, M. S., Murphy, W. J., Eizirik, E. & O'Brien, S. J. Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **100**, 1056-1061 (2003)

IWC Classification of the Order Cetacea (Whales, dolphins and porpoises).
<http://www.iwcoffice.org/Cetacea.htm> (2002)