

Title	最尤法による生物の系統関係推定について(数学者のための分子生物学入門,研究会報告)
Author(s)	加藤, 和貴; 桑田, 和正
Citation	物性研究 (2003), 81(1): 69-80
Issue Date	2003-10-20
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2433/97613">http://hdl.handle.net/2433/97613</a>
Right	
Type	Departmental Bulletin Paper
Textversion	publisher

# 最尤法による生物の系統関係推定について

加藤 和貴 (京都大学理学研究科)

レクチャーノート作成: 桑田和正 (京都大学情報学研究科)

## 1 導入

ここでは生物の系統関係 (系統樹) の推定を扱う。「どのようなデータを用いて、どのように推定を行うのか」および「結果どのようなことが分かるのか」を焦点に、以下の4つのトピックについて話を展開する。

- 真正細菌の系統関係について
- 古細菌は単系統か？
- 動物門の間の系統関係について
- 脊椎動物の間の系統関係について

また、推定の結果はその方法により違ってくる。今回用いる系統樹推定の方法 (最尤法及び近隣結合法) を紹介し、それらの特徴を述べる。

### 系統樹推定に関する幾つかの用語

**単系統・側系統** ある分類群の系統が単系統であるとは、その分類群の共通祖先の全ての子孫がその分類群に属する場合を言う。図1では、ほ乳類及び鳥類は単系統である。一方、は虫類のように、共通祖先をたどってゆくと鳥類も含んでしまう場合、これを側系統という。

**オーソログス/パラログス** ヘモグロビン/ミオグロビン遺伝子で種を比較する場合を考えよう。図2において、 $Hb\alpha$  と  $Hb\beta$  の分岐はヒト・ニワトリ・サメの分岐の前に発生している。ここで、 $Hb\alpha$  同士のグループでは種の間での分岐と遺伝子の変化が対応している。このような関係をオーソログスという。一方、ヒトの  $Hb\alpha$  とサメの  $Hb\beta$  の分岐はヒトとサメの種の間での分岐に対応していない。このような関係をパラログスという。

**アウトグループ** 通常、分子からは生物間の相対的な近さしか推定できず、系統樹のルート (最も古い場所) は特定できない。その為、比較を行いたいグループに対して、相対的に遠い種をグループに加え、その種が他の種と早い段階で分岐するようにルートを定める。この種をアウトグループという。図1では、フナがアウトグループにあたる。

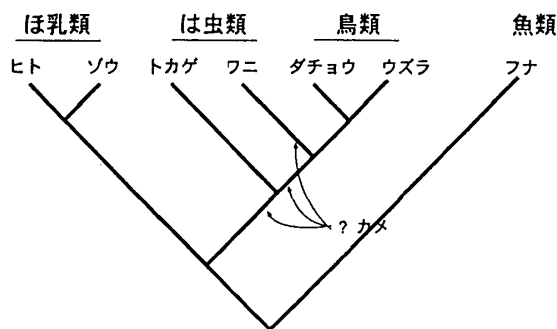


図1: 脊椎動物の進化系統図

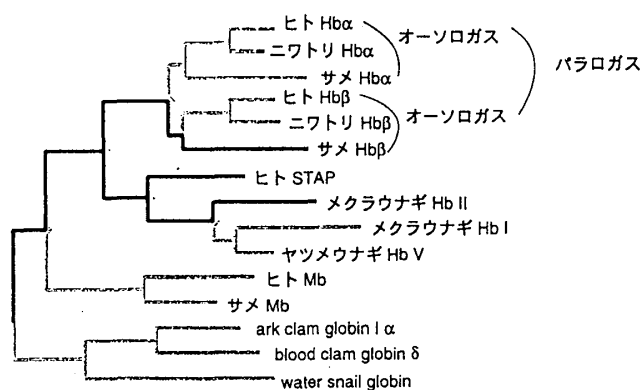


図2: ヘモグロビン/ミオグロビンの系統樹

### 最も古い種分岐は？

さて、系統関係の分類の話に移ろう。まず、最も古い段階での種分岐、最も大きな分類を与えようとする、「原核生物(核を持たない生物)」と「真核生物(核を持つ生物)」の2種への分類がまず考えられる。この分類の適切性について考察しよう。ここでは、1970年代に Woose らによって行われた、SSU rRNA(ribosomal RNA の small sub-unit) を使った結果を紹介する。rRNA には遺伝子重複がほとんどなく、生物の系統関係を推定する上で非常に都合のよい分子と言える(現在は約 60000 の配列がデータベースに登録されている)。

この結果によると、原核生物は2つのグループに早い段階で分岐していることが分かった。これらのグループは、各々真正細菌および古細菌<sup>1</sup>と呼ばれる。従って、原核生物/真核生物の2分類ではなく、真正細菌/古細菌/真核生物の3分類が妥当と考えられる。そうすると、これらの分岐の順序が問題になる。この場合アウトグループの設定が困難なため、系統樹のルートが推定できない。

この問題を解決するために、3超生物界の分岐以前に発生した重複遺伝子の系統樹の推定結果を用いて(つまり、パラロガスな遺伝子を利用して)全生物のルートの位置が推定された<sup>2</sup>。この結果によると(図3)、ルートは真正細菌と残りの2種の間にあると想定される。特に、古細菌は真核生物に近いと言える。

しかしながら、この推定には問題もある。SSU rRNA を用いた系統推定の問題点として、「進化速度が他種に比べ早い種」「GC 含量<sup>3</sup>の高い種」の系統的位置の推定を間違えやすいことが挙げられる。

先の例において、SSU rRNA を用いた系統樹では真核生物に至る枝は、真正細菌/古細菌に比べて明らかに長くなる。このことは、SSU rRNA を用いた推定が誤った結論を導いている可能性を示唆する。

<sup>1</sup> 「古細菌」の命名はそれらの生物の生存環境が原始地球の環境に近いと思われることにより、実際の古さを意味するわけではない

<sup>2</sup> Iwabe et al. 1989, Gogarten et al. 1989

<sup>3</sup> A-T 結合に対する G-C 結合の量

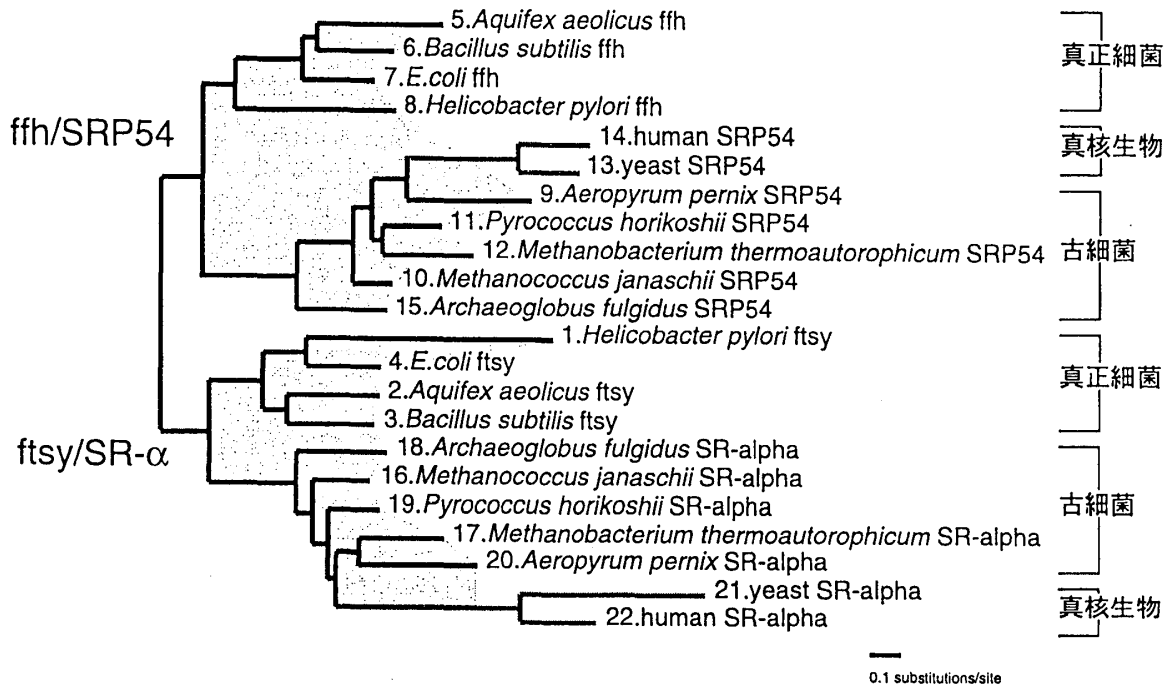


図 3: パラログスな遺伝子を用いたルートの特定

例を挙げよう。Microsporidia という、ミトコンドリアを持たない真核生物が知られている。これの系統関係を考えよう。SSU rRNA による推定では、動物／菌類／植物の分岐より遥かに古い時期に分岐する。その結果から、ミトコンドリアを獲得する前の「古い」真核生物だと考えられてきた。しかし、Microsporidia に至る枝が長く、結果に疑問が残る。一方、RNA polymerase II largest subunit を用いて推定すると、菌類と近縁になる。これは全く違う結果と言ってよい。形態的な証拠と合致することもあり、最近では後者の結果が正しいと考えられている。

こういった状況を踏まえて、まずは真正細菌の系統関係についてどのような推定がなされているのか見てみよう。

## 2 真正細菌の系統関係について

ここでは真正細菌の系統関係について、「全生物の共通祖先は超好熱的であったか？」という問題を扱う。ここ超好熱的とは、温泉や海底火山のそばなど、80 度から 120 度くらいの温度環境で生活するものを指す。

SSU rRNA による系統樹では、超好熱菌は非常に古い時期に分岐したものが多い。そこから最節約的に（つまり、変化の回数が最小であるように）推定すると、真正細菌の祖先は超好熱的で、ある時点から常温菌に分岐したと考えられる。

しかし、この推定には不安材料が残る。その理由として、超好熱菌は GC 含量が高いこ

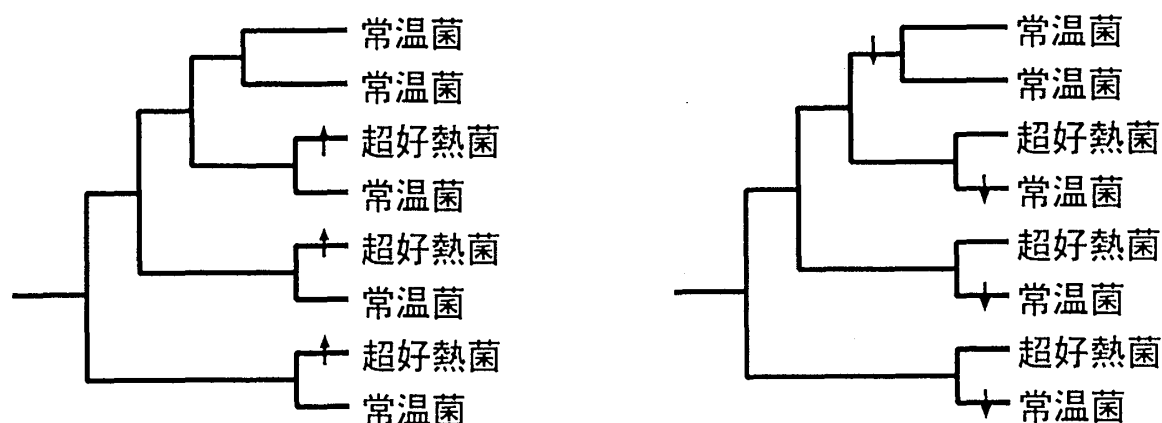


図 4: 祖先は常温菌か超好熱菌か？

とが挙げられる。これは、G-C 結合のほうが水素結合が多く、熱に対して安定なためとされている。そのため、目的に合致した (遺伝子重複のない) 39 種類の蛋白質を用いて系統関係を推定し、SSU rRNA による系統樹との比較を行った。結果、各々から推定された系統関係はよく一致し、特に超好熱菌が早い時期に分岐したことも同様に見て取ることができた。

また、この推定には、rRNA による系統関係推定に対する根元的な妥当性を量る別の目的もある。原核生物の間で遺伝子の水平移動<sup>4</sup>が頻繁に起こっていることが最近明らかになってきている。このことから、rRNA の系統樹は色々な原核生物を渡り歩いてきたひとつの遺伝子の系統関係に過ぎず、生物の系統関係を反映してはいない可能性がある。rRNA とは独立に複数の蛋白質から推定された結果がほぼ一致したことから、これらの遺伝子については、常に同じ生物に存在していたと結論できる。

前述のように、2つの推定はどちらも真正細菌の中で最初に分かれたのは超好熱性であることを支持している。しかし、なお問題が残る。系統樹を良く分析すると、幾つかの超好熱菌の近縁で常温菌が存在することが分かる。このことから、祖先が常温菌であれ超好熱菌であれ、系統樹の複数箇所で生育温度の変化が発生しなければならない (図 4)。

この新たな問題を解決するため、G-C 結合が A-T 結合に比して高温で安定なことを念頭に置き、SSU rRNA の系統樹を用い、置換の方向から過去の生育温度の変化を推定した。祖先が常温菌であれば超好熱菌に分岐するところで A/T から G/C への塩基置換が多く発生すると予想される。また祖先が超好熱菌であれば逆の結果になるであろう。推定の結果、祖先から常温菌に至る枝で G/C から A/T への塩基置換が多く、逆に A/T から G/C への塩基置換はほとんど見られなかった。これは祖先が超好熱的であったことを示唆している。

しかし、現時点ではこの結論に対し多くの異論がある。

例えば、最尤法によって祖先型を推定すると共通祖先の SSU rRNA の GC 含量は低い

<sup>4</sup>異なる種の間での遺伝子のやりとり

と結論される<sup>5</sup>。また、その論への反論として最節約法によると祖先型の rRNA の GC 含量は高いと推定されるとの主張<sup>6</sup>もあり、未だ解決には至っていない。そもそも、この節では前提としていた真正細菌の系統関係についても他の説がある。特に、最古の生物が何であるかは今なお議論の最中である。

このような結果の違いが生じる1つの要因として、得られる結果が系統樹を求める方法に強く依存していることが挙げられる。例えば、先に示した蛋白質を用いた推定では最尤法を用いているが、近隣結合法で均一モデルを用いて推定を行うと全く別の系統樹が現れる。従って、各々の方法の特徴を理解し、そのときに使用したサンプルの特質に対しどの方法がより信頼できるか考察する必要がある。次節において、手法による結果の違いについてもう少し詳しく見てみよう。

### 3 近隣結合 (NJ) 法と最尤 (ML) 法

ここでは、系統樹推定法として近隣結合法と最尤法の2つの方法を比較する。

#### 最尤法

始めに最尤法を説明する。これは統計推定における最尤法を系統樹推定に適用したものである。まず、20種類のアミノ酸の単位時間での置換パターンを定める遷移確率行列を1つ仮定する。具体的には、JTTモデル、mtREVモデルなどが使われている。単位時間で置換の発生する確率は一般に低いので確率行列としては対角成分に大きな値が現れる。

遷移確率行列と系藤樹が与えられたとき、現実の配列が実現する確率(尤度)が求まる。複数の候補の中でもっとも尤度の高い系統樹を選択するのが最尤法である。配列の数が10程度までのとき、可能な全ての樹形について尤度を求めることができるが、配列の数が多いたまは再尤系統樹を発見的に探索する必要がある。ここで紹介する解析は、我々の研究室で利用している、遺伝的アルゴリズムによる樹形の探索を用いた結果である<sup>7</sup>。

#### 近隣結合法

次に近隣結合 (neighbor joining, NJ) 法を説明する。まず、扱う配列全てのペアの間の置換数を推定し、距離行列を作る。ここでの距離の推定には幾つかの方法がある (ML法を用いる ML distance、あるいは Poisson distance など)。このとき、最小進化の仮定の下で、系統樹全体の枝の長さの総和が最小になるような樹形が効率的に選択できる。

但し、この方法を用いるためには、距離行列が相加的であることが要求される。相加的とは、任意の4つの配列が与えられたとき適当に  $A, B, C, D$  とラベリングすると、 $d$  を二端点間の距離としたとき

$$d(AC) + d(BD) = d(AD) + d(BC) \geq d(AB) + d(CD) \quad (3.1)$$

なる関係を満たすようにできることを意味する (図5の左側の系統樹)。これは距離行列が

<sup>5</sup>Galtier et al. *A nonhyperthermophilic common ancestor to extant life forms.* (1999)

<sup>6</sup>Di Giulio *The universal ancestor lived in a thermophilic or hyperthermophilic environment.* (2000)

<sup>7</sup>Katoh et al. (2001)

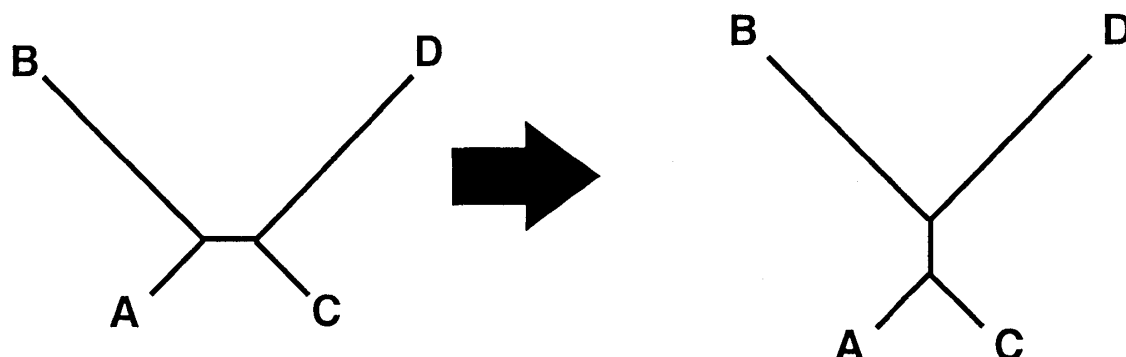


図 5: Long Branch Attraction の例

系統樹から定まるための必要条件であることがすぐに分かる。

この方法の問題点として、長い枝(種が分岐してからの置換が沢山発生している枝)に対応する種同士が近隣の関係にあると推定されやすいことが挙げられる。置換が全て異なる箇所が発生している場合は、配列の異なる箇所が即ち総置換数であるが、同じ箇所が幾度か置換している場合は、配列の異なる箇所は総置換数より小さくなる。後者の現象は置換している箇所が何らかの理由で偏っている場合や、総置換数が多い場合に発生する。このとき、距離は配列の「近さ」で定めるため、実際の置換数より距離を小さく見積もることがある。図5において、正しくは左の系統樹であったものが誤って右の系統樹のように推定されてしまうのである。これを long branch attraction(LBA) と呼ぶ。

この問題に対し、配列の相違から総置換数を適切に推定するため、修正を加えた方法が必要になる。一案として、配列の各箇所の置換の発生頻度(相対進化速度)が $\Gamma$ 分布に従うと仮定して総置換数を割り出す方法が提案されている。これはML法とNJ法のどちらでも利用できる。

$\Gamma$ 分布のパラメータ $\alpha$ が大きいとき置換が均一であり、逆に $\alpha$ が小さいときは置換が偏っている場合に対応する。 $\alpha$ の値は推定に用いる配列に応じて決定する必要がある。

#### 4 通りの系統樹推定法の比較

以下、近隣結合(NJ)法および最尤(ML)法<sup>8</sup>の各々について配列の不均一性を考慮した場合(gamma;  $\Gamma$ 分布を使用)および考慮しない場合(uni;  $\Gamma$ 分布不使用)の4通りの方法で計算機シミュレーションを行い、結果を比較する。

図6の上部にあるa-cの3種類の系統樹を与え、それぞれの系統樹に沿って配列を生成<sup>9</sup>する。その上で、配列から系統樹がどの程度正しく推定できるか $\Gamma$ 分布のパラメータ $\alpha = 1.0$ 、配列のサイト数を500としてシミュレートした結果が図6である。精度が良いことは勿論必要だが、それ以上に誤りを発生する割合が全て同程度であることが重要で

<sup>8</sup>ここではアミノ酸置換パターンを記述する推移確率行列としてJTTモデルを用いる

<sup>9</sup>JTT- $\Gamma$ モデル( $\alpha = 1.0$ )で置換パターンを定める

500 sites				偏り
	a	b	c	
NJuni	40	→ 48 →	85	45
NJgamma	64	← 49 →	65	16
MLuni	76	← 48 →	81	33
MLgamma	80	← 68 →	61	12

図 6: 計算機シミュレーションでの NJ 法と ML 法の比較

500 sites	推定された樹形				2000 sites	推定された樹形					
	方法			その他		方法			その他		
NJuni	0	→ 48 →	43	9	LBA	NJuni	0	→ 61 →	37	2	LBA
NJ2.0	6	→ 49 →	33	12		NJ2.0	0	→ 76 →	22	2	
NJ1.0	10	49	22	19		NJ1.0	2	85	9	4	
NJ0.5	33	← 22 →	4	41	"逆LBA"	NJ0.5	33	← 27 →	0	40	"逆LBA"
MLuni	3	→ 48 →	36	13	LBA	MLuni	0	→ 77 →	21	2	LBA
ML2.0	4	66	18	12		ML2.0	0	94	6	0	
ML1.0	6	68	12	14		ML1.0	0	98	2	0	
ML0.5	7	77	2	14		ML0.5	0	100	0	0	

図 7: どのように間違えるのか？

ある。図 6 を見ると、NJ 法と ML 法のどちらも配列の不均一性を考慮しない方が結果に偏りが大きくなる。一方で NJ 法と ML 法を比較すると、ML 法の方が偏りが小さくなり、正答率も上がる。

より詳しく、誤答のときどのように推定しているのかを、設定したパラメータ  $\alpha$  および サイト数を変化させた場合に考察しよう。図 7 は、先の b が正答の場合に、各手法で他のタイプに間違える比率を表にしたものである。これを見ると uni では LBA が観察される。 $\Gamma$  分布を仮定した場合、NJ 法ではパラメータ  $\alpha$  に応じて結果が歪み、時に LBA と逆の推定が現れる ( $\alpha = 0.5$  の場合)。一方 ML 法では配列の生成モデルと別のモデルを用いた場合 ( $\alpha \neq 1.0$ ) でも結果の違いが小さい (ロバストである)。これらの現象は扱うサイト数を増やしても変わらない。

また、配列のサンプル数を増やした場合 (系統樹の端点を増やした場合) を調べる。具体的には、a-c の各系統樹の端点を全て同様に 2 つに分岐させた系統樹を考え、これらに対する推定を各方法で行った。結果、NJ 法ではあまり変化はないが、ML 法だと全体的



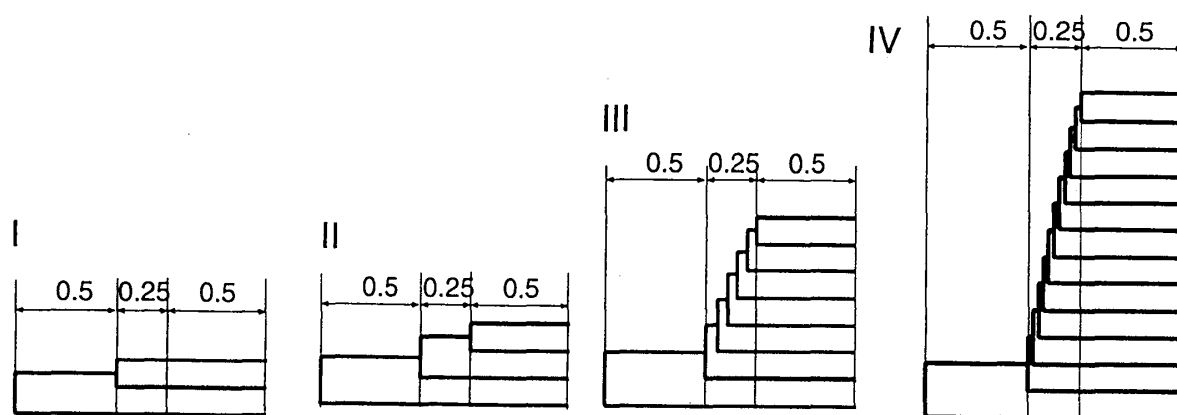


図 8: 枝の長さ推定のモデル

に精度が向上することが分かる。

ここまでの結果をまとめると、「1) 最尤法による、2) サイト毎の進化速度のばらつき (配列の不均一性) を考慮した方法で、3) なるべく沢山の配列を利用した」推定が最良と結論づけられる。

### 最尤法による枝の長さの推定 -最尤法の弱点-

最尤法で得られた系統樹の精度について、系統関係の正しさより、もう少し詳しい情報について調べてみよう。図 8 の I-IV の 4 つのモデルに沿って、 $\alpha = 1.0$  の JTT- $\Gamma$  モデルに従うような配列を生成する (長さ 200 サイトの配列を 1000 セット用意)。この配列に対し、最尤法 (JTT-均一モデル) を用いて系統樹を推定する。そこで得られた系統樹に対し、枝の密集した部分 (最上段) とまばらな部分 (下から二段目) で、再現される枝の長さを正しい系統樹と比較しよう。その結果、分岐数が増えるに従い (I  $\rightarrow$  IV) まばらな部分が実際より過小に評価される。

これは配列を生成するときのモデルと系統樹を推定するとき仮定するモデルが違うことに起因すると考えられる。今の場合には配列の生成に  $\Gamma$  モデル ( $\alpha=1.0$ )、系統樹の推定に均一モデルを使用している。実際、同じモデルで生成と推定を行った場合にはこのような現象は観察されない。実際の現象がどのようなモデルに従っているかは特定できないため、最尤法で枝の長さを正しく推定することは難しいと言えよう。

## 4 古細菌は単系統か側系統か？

系統関係推定の問題に戻る。

まず、古細菌が単系統か側系統かという問題を扱う。§ 2 の結果を認めるならば、古細菌は真核生物に近縁である。従って、古細菌の系統関係を調べることで真核生物の起源に関する情報が得られると期待できる。

真核生物の起源には、古くは 2 つの説がある。従来説は Archezoa hypothesis といわれ

る。これは古細菌の中から核を持つ真核生物の祖先が現れ、ミトコンドリアを獲得して現在の大部分の真核生物を生み出したとする説である。ところが、近年真核生物の膜やミトコンドリアを持たない真核生物の遺伝子に真正細菌起源と思しき特徴が観察され、従来説では不十分との見方がある。これを合理化する説として Fusion hypothesis がある。これは、ミトコンドリア発生以前に真正細菌と古細菌との融合が起こって真核生物が生まれたのではないかとする説である。

ここでは、水素仮説<sup>10</sup> と呼ばれるより新しい説を紹介し、古細菌の系統との関わりについて述べる。

真正細菌のうち嫌氣的 ATP 生産に伴って  $H_2$  と  $CO_2$  を排出するものがある。これらが  $H_2$  と  $CO_2$  から  $CH_4$  を生産するような古細菌 (以後メタン産生細菌と呼ぶ) と共生していたとするのが水素仮説である。

この仮説が正しいとすると、古細菌の中でも特にメタン産生細菌が真核生物と近縁と予想される。現在、古細菌と真核生物の系統関係には以下の 3 説がある。

- (i) 真核生物はメタン産生細菌と近縁 (古細菌中、メタン産生細菌とその他にまず分岐し、古細菌は側系統)
- (ii) 真核生物はメタン産生細菌でない別の古細菌<sup>11</sup>に近縁。特に古細菌は側系統<sup>12</sup>
- (iii) 古細菌は単系統<sup>13</sup>

以下、これらの説を最尤法を用いた系統樹推定で検証する。

最尤法で配列の不均一性を考慮しなかった場合には、古細菌は単系統と結論づけられる。しかし検定では高い信頼度が得られず、結論づけるには充分でない。一方で、配列の不均一性を考慮した場合は (ii) 説を強く支持する結果が得られる。また、検定においても高い信頼度を示している。このことから、前記の結果は LBA による推定の誤りである可能性が高い。

従って、前の 3 説のうち水素仮説から演繹された (i) 説とは矛盾する結果が得られたことになる。しかし、これは必ずしも水素仮説の否定を意味しない。その理由として、推定された古細菌の系統樹のなかで、メタン産生細菌は広く散らばって分布していることが挙げられる。即ち、古くにはメタン産生細菌の能力を保持して真正細菌と共生していた、そして進化の過程でその能力を失った、という可能性が残る。

まとめると、最尤法による推定結果から

- 1) 古細菌は側系統である。
- 2) 上記の (ii) 説が支持される。
- 3) 水素仮説から期待される結果 (メタン産生細菌を近縁とする (i) 説) と矛盾するが、水素仮説そのものは否定できない。

<sup>10</sup>Martin and Muller (1998)

<sup>11</sup>Crenarchaeota と呼ばれる古細菌の一系統

<sup>12</sup>Rivera and Lake (1992); リボソームの形状比較による

<sup>13</sup>e.g. Hedges (2002); rRNA tree による

という予測が得られる。

## 5 動物門の間の系統関係について

次に動物の初期の進化の系統関係について分子系統樹による議論を展開する。

伝統的には、単純な動物が順に分岐して徐々に複雑な動物が現れてきたとされている。より具体的には、例えば無体腔動物(体腔を持たない動物; 扁形動物、顎口動物など)が分岐したのち、偽体腔動物(体腔を持つが上皮性の細胞で裏打ちされていない動物; 線形動物、輪形動物など)と真体腔動物(裏打ちされた強固な体腔を持つ動物; 脊椎動物、節足動物など)に分岐していったとされている。しかし、分子系統樹による推定ではこれと異なる結果が得られることがある。

一例として、SSU rRNA を使って推定した結果<sup>14</sup> を紹介しよう。この系統樹ではまず始めに新口動物(真体腔動物の一部; ヒトを含む)が分岐し、旧口動物から無体腔動物や偽体腔動物が分岐していく。即ち、無体腔動物や偽体腔動物は真体腔動物から「退化的」に発生したと考えられる。これは伝統的な見方と明らかに一致しない。

しかし、前述のように SSU rRNA を用いた推定には幾つかの問題点があるため、我々の研究室では RNA polymerase II largest subunit なる蛋白質のアミノ酸配列を用いて系統樹を推定した。現時点での結果は SSU rRNA と大筋で一致しており、同じく伝統的な系統樹とは一致しない。しかしながら、いずれの結果も統計的に有意ではない。

推定の信頼性を高めるひとつの手段として、使用可能な配列の数を増やすことが考えられる。そのために問題を限定し、ヒト(脊椎、真体腔)・ハエ(節足、真体腔)・線虫(線形、偽体腔)の3種での系統関係を考察する。これらの種の遺伝子配列は詳しく知られており、多くのデータがある。従って推定に使用可能な配列を増やすことが可能になる。

ここでは、線虫の分岐がヒトとハエの分岐以前か、ヒトとハエの分岐後、ハエの枝からの分岐かを問題にする。後者であれば最節約的に推測して祖先は真体腔動物と考えられる。

この問題に対し Ribosomal proteins を用いて最尤法による系統樹推定を行った結果、ヒトとハエが先に分岐する結果を与えることが分かった。特に配列の不均一性を考慮した場合には上の分岐は高い信頼性の下で成り立つ。

しかしながら、これとは逆の結論を導いた最尤法による系統樹推定の結果<sup>15</sup> が知られている。彼らの結果では偽体腔動物が先に分岐してしまう。

彼らの結果と我々の結果の最大の違いは、アウトグループとしてカイメンを使用しているか否か<sup>16</sup>、である。カイメンは動物の中では比較的早くに分岐したとされている。表1に各々の手法においてカイメンを使用した場合と使用しない場合の結果をまとめた。表中「わからない」としたものは得られた結果の信頼度が低いことを表す。この表によると、NJ 法の場合は基本的に伝統的な見方を支持する結果が得られる。ML 法の場合は、カイ

<sup>14</sup>Aguinald et al. (1997)

<sup>15</sup>Blair et al. (2002)

<sup>16</sup>計算機シミュレーションにおいて、アウトグループを増やすことで信頼性が高くなることが知られている

メンを使用した場合は脊椎動物が先に分岐したとする説を支持することが分かる。一方、カイメンを使用しない場合には実は伝統的な関係を支持する系統樹が得られるが、これは信頼性が低く結果として不明確である。従って、信頼性の高さをも考慮して推定を行った場合には、新しい説を支持する結果が得られることが分かる。

## 6 脊椎動物の間の系統関係について

最後に脊椎動物の系統関係を扱う。

まず、従来説を確認しよう。脊椎動物のなかで、まず軟骨魚類と硬骨魚類に分岐する。更に硬骨魚類が肉鰭類と条鰭類に分岐する。条鰭類はさらに軟質類、全骨類、真骨類に分岐する。これらが現在の魚の祖先とされる。一方で肉鰭類は肺魚、シーラカンス、そして現在の陸上動物の祖先とされる四足動物に分岐する。これが、脊椎動物の進化に対する伝統的な見方である。

ところがミトコンドリアを用いた推定を行うと、全く違った結果<sup>17</sup> が現れる。この系統樹では、四足動物が脊椎動物で最初に分岐する。特に肺魚やシーラカンスは四足動物に近縁ではない。しかし、これは四足動物に至る枝が長いことによるLBAの可能性が残る。

この結果と従来説とどちらが正しいのかを検討するため、我々の研究室では核にコードされた蛋白質を用いて推定を行った。結果、そこで得られた系統樹は明確に従来説を支持することが分かった。特に、最初に分岐するのは四足動物ではなく軟骨魚類となる。

ここでもうひとつ別の問題を考えよう。それは、ポリプテルスという魚の系統樹での位置づけ、である。この魚は肺と肉鰭類に近い鰭を持っているのであるが、系統樹での位置づけがはっきりしていない。肉鰭類に属する説、軟質類に近縁とする説、条鰭類の初期で分岐したとする説など、諸説ある。

上記の、核にコードされた情報を用いた結果では、条鰭類の初期で分岐したとする結果が得られている。これは、形態から予測されている結果とも一致する。

この結果からは、肉鰭類と条鰭類の共通祖先が肺や肉鰭を持っていたことが推察される。そこから、もともと硬質魚類は水辺で生活しており、そこからあるものは四足動物と

	カイメン使用前	カイメン使用后
NJ uni	伝統的な関係を支持	伝統的な関係を支持
NJ $\Gamma$	伝統的な関係を支持	わからない
ML uni	わからない	新しい説を支持
ML $\Gamma$	わからない	新しい説を支持

表 1: 系統樹推定法による結果の違い

<sup>17</sup>Rasmussen & Arnason(2001)

して陸に上がり、あるものは水の生活に特化して現在の魚へと進化していったと考えられる。

## 7 まとめ

ここでは4つのテーマについて話を展開した。

始めに、真正細菌の系統関係について「全生物の共通祖先が超好熱的であったか否か」という問題を扱った。結果、超好熱的であったという意見がやや有力と言える。

次に、古細菌の系統関係について「真核生物成立のメカニズム」の問題を扱った。結果、Crenarchaeota というメタン産生細菌でない古細菌が真核生物に近縁だと結論された。

その次には、動物門の間の系統関係を扱った。具体的には、無体腔動物、偽体腔動物、真体腔動物の分岐の順序について議論した。ここでは、始めに真体腔動物が現れ、そこから偽体腔動物と無体腔動物が退化的に出現した、という結論が得られた。これは伝統的な見方と一致しない。

最後に脊椎動物の間の系統関係を扱った。特に四足動物の分岐について考察した。結果、系統樹の形は伝統的な見方を支持した。

これらは全て我々の研究室で現在扱っている問題であるから、確定的な答えを与えることは難しい。上記の結果には全て、現在も多くの異論があることを最後に注意しておく。