

1. 分子系統学に基づく生物界の系統と分類

はじめに

生物の教科書の巻末には、必ずといっていいほど生物の系統樹が載っている。その多くは、従来の通念に従って生物界を大きく動物界と植物界とに二分して描かれており、菌類やミドリムシ類、それに細菌などのように動物とも植物ともつかないものは、とりあえず植物界の中に入れられている。

しかし近年になって、細胞の微細構造などに関するさまざまなデータが蓄積されてくるにつれ、従来の動物界・植物界の2界とする分け方では不合理が目立つようになってきた。約30年前、ホイッタカーによって生物界を5界に分けるいわゆる「5界説」が提案され、多くの学者の支持を集めた。さらに現在では、DNAの塩基配列を異種の生物間で比較することによって系統を推定できるようになり(分子系統学)、生物の系統分類は今大きく変わりつつある。(編集部)

分子系統学とは

生物系統分類学は生物の系統関係を推定し、とりあえず便利のように分類する学問である。生物は現在の知識で考える限りは、確実に、ある一つの経路をたどって現在の生物相を形成してきたはずである。たとえば、あなたの祖先を順々にたどって行けば何十億年前の単細胞生物まで遡れるのである。現在、世代時間の短い生物やコンピュータを用いたシミュレーションなどによって実験的に進化の過程を再現するための実験も行われているが、進化の道筋、すなわち系統関係というものは通常再現できない。したがって系統学においては、いかに精度よく推定するかが重要な要因となってくる。

推定の精度は情報量に比例して大きくなる。あなたは多分、今もっている情報から、あなたとあなたのご両親に血縁関係があると推定しており、その精度はそれなりに高いものであろう。これまで、生物の系統は外部形態や化石資料を用いて推定され、大きな成果をあげてきた。しかし、外部形態の情報は限られており100個の形質を探すのはちょっとたいへんだし、太古の化石の産出量はきわめて限られており、保存状態もよくない。そこで近年、タンパク質のアミノ酸配列、核酸の塩基配列などを比較することによって系統関係を推定する方法が確立され、大きな成果をあげている。このような学問分野を総称して分子系統学と呼んでいる。分子生物学の発展により、現在われわれは多少のお金と労力をかければ自由に遺伝子の塩基配列を決定できるようになった。1000や2000の塩基を比較することはそれほどたいへ

5 界説による分類

ホイッタカーは1959年、それまでの細胞構造の詳細な観察結果などから、生物界を五つのグループに分類した。動物界、植物界、菌界、前記3界に含まれない真核生物からなる原生生物界、そして原核生物のみからなるモネラ界である(図1)。

これは、現生の生物の中で、似たもの同志を集めてみるとこのようなグループに分かれるということである。特徴としては、細胞構造のまったく異なる原核生物を独立した界としていること、菌類を動物、植物と対等の界としていること、そして藻類のように、大型であっても組織分化の程度や体制が原始的なものは、原生生物界のほうに入れていることなどである。これはきわめてわかりやすい分類体系だったので、多くの分類学者によって受け入れられた。

古細菌論争と系統樹の「根」

ところが1977年になって、モネラ界の中に異質なグループがあることが注目された。「古細菌」とイリノイ大学のウースらが名付けたグループである。彼らは16Sと呼ばれるリボゾームRNAの塩基配列の類似性から系統関係を推定すると、モネラ界は古細菌とそれ以外の真性細菌の二つに分けられることを発見した(図2)。細菌は単細胞性のものが多く、彼らの研究は、形態学的な形質が少ない分類群で分子系統学が大きな力を発揮した典型的な例である。古細菌は高温、高圧、強酸性下などきわめて特殊な環境に生育しており、その環境は地球の太古の環境と類似している。そんなこともあって古細菌は最も原始的な生物ではないかと考えられた。古細菌という名前はそのような推測から名付けられたものである。

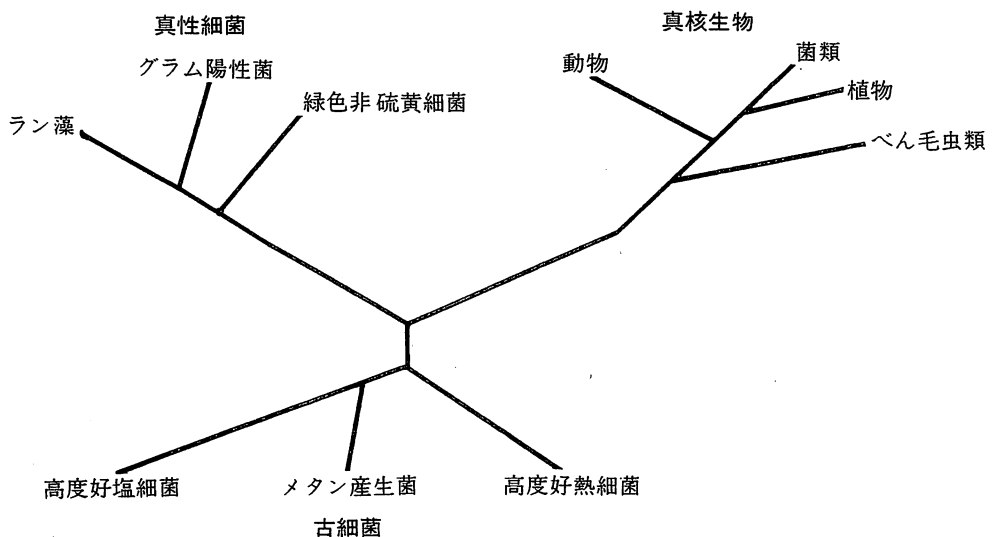


図2 ウースによる生物界の系統樹

この問題に決着をつけたのが日本の宮田隆(京大)らのグループであった。彼らは発想をまったく転換して、三つの生物群が分化する前に存在していたと考えられる、二つの酵素遺伝子の塩基配列を決定し、両者をあわせて系統樹をつくってみたのである。それぞれの酵素の塩基配列からはこれまでと同じように3分岐の系統樹しかできないが、両者をつなぎ合わせるとつなぎ目が根となる系統樹が構築できるのである(図5)。彼らの結果はウースの仮説を支持せず、古細菌は真性細菌よりも真核生物に近縁であるということがはっきりした。古細菌という名はもともとこのグループが生物界で最も原始的であろうという仮説に基づいて命名されたものであり、名前と事実が合わなくなってきた。そこで、このグループを後生細菌と呼ぼうという提案がされている。

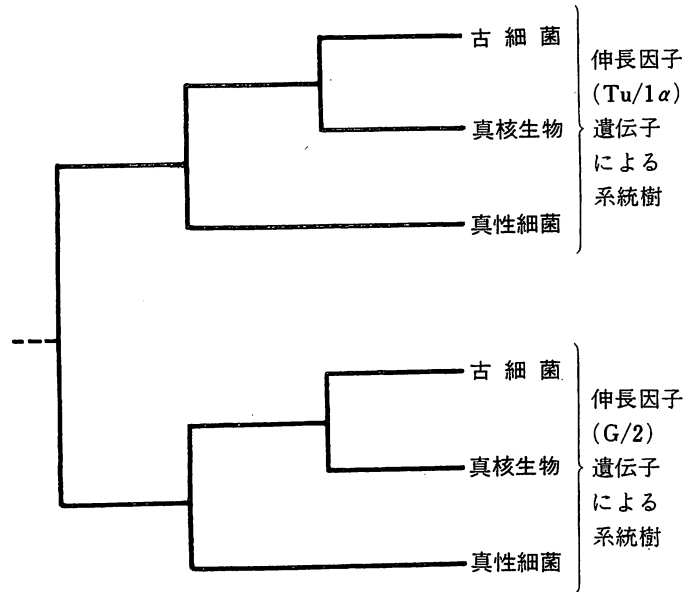


図5 二つの系統樹のつなぎあわせ

原生生物界と真核生物の系統

話を真核生物の系統へ移そう。広島大学の堀寛、統計数理研の長谷川政美らによって得られた結果をもとに解説する(図6)。真核生物の系統を推定する場合に気をつけなければならないのは共生現象である。真核細胞はいくつかの細胞が共生することによってできあがったと考えられており、少なくともミトコンドリアと葉緑体に関しては異論を唱える人は少ないであろう。以前は葉緑体をもち光合成をする真核生物をみな植物と考え、クロロフィルのタイプによって植物界の系統関係を推定した研究者もいた。しかし、葉緑体は原核生物が共生したものだと考えれば、葉緑体のもつ特徴を比較しても本体の方の系統関係はわからないのである。また、現在では葉緑体の共生は平行して何回かおきたと考えられており、葉緑体をもつからといって同じ系統のものとするのは早計である。マルグリスらはホイッタカーの5界説を共生に基づいて再検討し(図1)、コケ植物以上の陸上植物を植物界として分類している。しかし、緑藻類の一部から陸上植物が起源したことは分子系統学の結果からもほぼ確かであるから、緑藻も含めて植物界としても良いであろう(緑藻

質がないことから問題視している。しかし、現状ではまだ十分なデータが得られておらず、これらの系統関係については未解決である。そのような理由から、図6で示した系統樹では原生生物界の多くのグループについて多分岐の系統樹となっているのである。

真核生物の中にミトコンドリアをもたない生物がいる。これらは真核生物はミトコンドリアが共生する前の状態を現在まで維持している生きた化石で、真核生物の中で最も原始的なグループかもしれない。ボスブリックらは1980年代の後半にリボソームRNAの塩基配列からこのように推定した。その後、他の遺伝子の塩基配列を用いた研究からも、このことは支持されている。紅藻とこれらの生物のどちらが原核生物に近いかは、まだはっきりとした結果は得られていない。

話はそれだが、生きた化石と呼ばれる生物は何種か知られている。シーラカンスやカブトガニ、イチョウなどはよく知られた例である。生物の進化の原動力は突然変異である。DNA合成酵素は、DNAを複製する能力とともに合成したDNAを修復する能力も持っている。すなわちDNAを複製する際に、誤った塩基がとり込まれると正しい塩基に置き換える能力である。しかしたまには(10^{-6} くらいの確率)間違いも起こりうる。その間違いがたまたま生きていく上でそれまでよりも有利だったとすれば、他の個体よりたくさんの子供を作れるから、突然変異を起こした遺伝子はそれ以前にあった突然変異を起こしていない遺伝子よりも子孫にたくさん伝わることになる。このようなことを繰り返しながら進化が起こってきたというのが現在の一般的な考え方である。では生きた化石と呼ばれる生物は、どうして今日まで形を変えずに生きながらえることができたのだろうか。この点は未解決である。

動物界、植物界、菌界の系統関係についてはまだはっきりとした結論は出ていないが、菌類は植物よりも動物により近縁であろうという説が有力である。いずれにしろ、動物、菌、植物は、ある共通の祖先から進化したもので、原生生物とは系統を異にした分類群である。原生生物の中では、細胞性粘菌が最もこれら3グループに近縁であろうと推測されているが、まだよくわからない。

おわりに

現在DNAの塩基配列情報は、国際DNAデータベースとして世界中の研究者が自由に利用できるようになっている。塩基配列データは、久遠の時間をかけて生物が進化してきたことを示す直接の記録である。これらのデータを解析する上での現在の問題点はコンピュータの計算能力である。大型計算機を用いても50種類以上の生物の系統樹を推定することは多大な労力を要する。今後先端技術の発展によって、生物の系統関係は徐々に解き明かされていくことであろう。(長谷部 光泰)

んではない。この情報量の多さが生物系統学に新たな進展をもたらしたのだ。

系統の推定において遺伝子の塩基配列を直接比較することの利点は他にもある。現存するすべての生物の間で比較可能な情報を提供してくれるということだ。生物の外部形態は自然選択を受け、分類群によって大きく異なっている。たとえば、ゾウとキュウリでは外部形態で比較できるところはほとんどない。しかし、遺伝子の中にはすべての生物に共通に存在するものがある。たとえば呼吸の解糖系ではたらく酵素などは、大腸菌から人まで共通である。このような種類の酵素の遺伝子の塩基配列を比較すれば、全生物の系統関係を推定することができる。

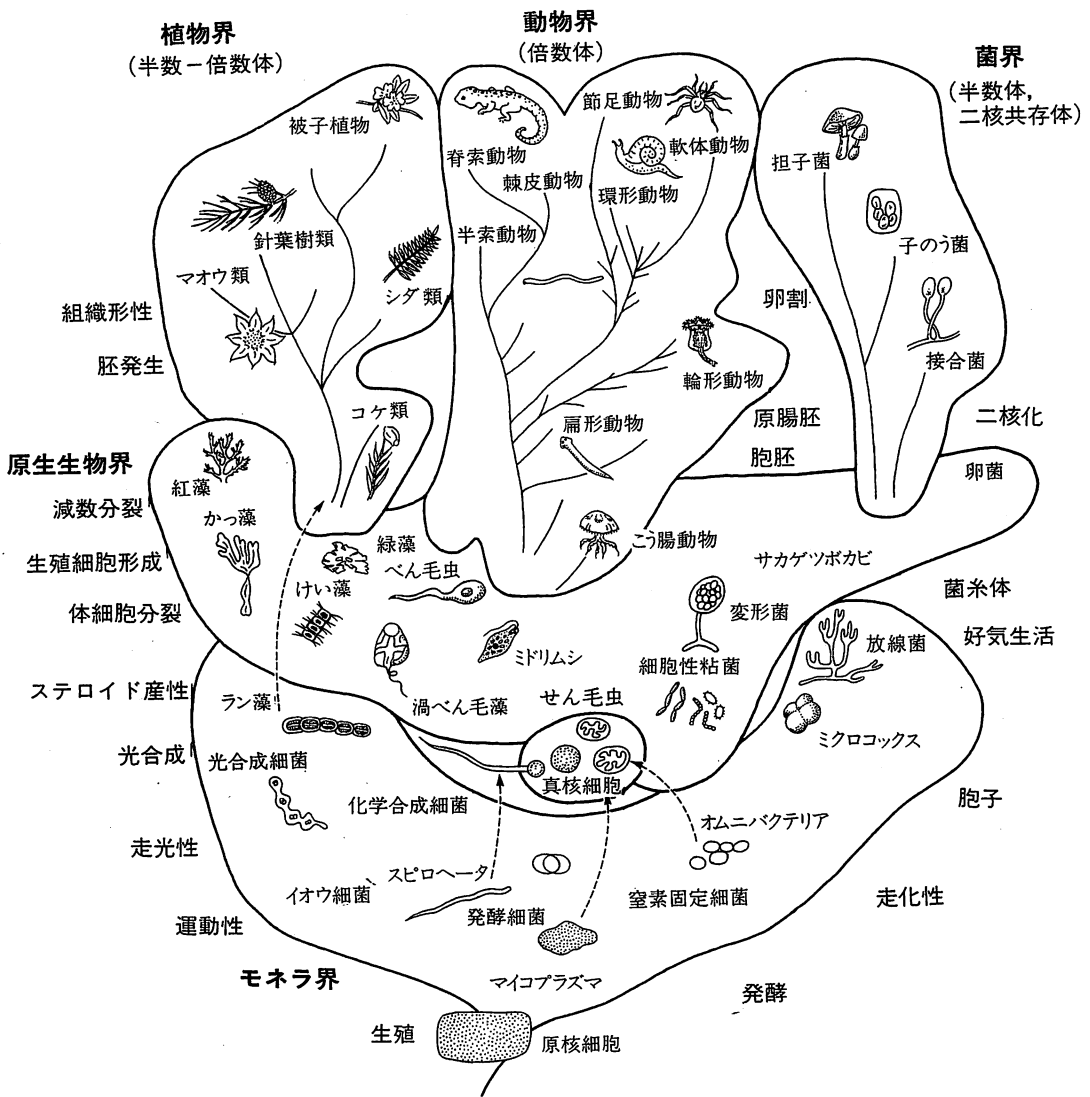
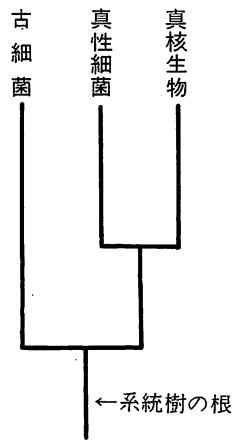


図1 ホイットカーの5界説による生物界の分類

しかし、図2をみるとわかるように、彼らの系統樹は真核生物、真性細菌、古細菌が3分岐しており、これら3分類群のうちどの2群が近縁なのかわからない。もし、ウースらの古細菌が生物の中で最も原始的だとする仮説が正しければ、図3(1)のような系統樹が書けるはずである。また、彼らの仮説がまちがっているのなら(後述するように、古細菌は原始地球を思わせる原始的な環境に生育しているが、実は原始的でなく真性細菌より真核生物に近いのであるが)、図3(2)のような系統樹になるはずである。

図2と図3の大きな違いは、図3の系統樹には「根」があるということである。通常、系統樹の「根」は、そのときとり扱っている分類群よりも明らかに系統的に離れている群(外群と呼ぶ)が、系統樹のどの枝に付くかで決定できる(図4)。しかし、現在我々が問題にしているのは地球上の全生物に関する系統関係である。したがって、外群が存在しないのである。このような本質的な問題点から、この3グループの系統関係については1989年まで結論が出ず、大きな論争となった。

(1)



(2)

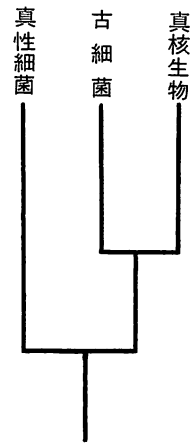
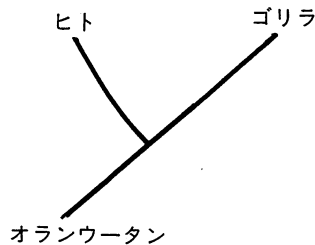


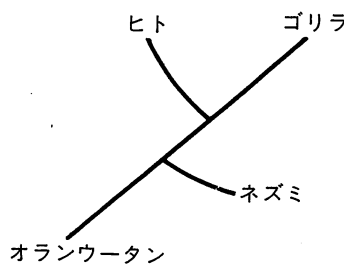
図3 古細菌の系統についての二つの仮説

(1)



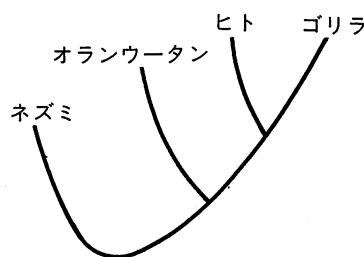
この系統樹ではヒトはゴリラとオランウータンのどちらに近縁なのかわからない。

(2)



ネズミを外群として加え、系統樹を作ってみる。

(3)



根のある系統樹が書け、ヒトとゴリラがヒトとオランウータンより近縁だとわかる。

図4 系統樹の「根」

は彼女らの分類では原生生物界に分類される)。ミドリムシはしばしば、植物か動物かわからない生物としてとり上げられることが多かったが、共生現象を考えればその存在も納得できるであろう。ミドリムシはべん毛をもつべん毛虫類に葉緑体が共生したものである。

原始紅藻類(アサクサノリの仲間)は、生活史のどの部分にも鞭毛をもつ細胞がみられないこと、細胞間連絡が通常無いことなどから、原核生物に最も近い真核生物であろうと考えられており、分子系統学の結果もこれを支持している。その他に、葉緑体をもつ生物として黄金色藻類が知られている。黄金色藻類は褐藻、珪藻、黄金色藻を含むグループである。この仲間は植物よりもワタカビなどの卵菌類に近縁であるという結果が得られている。先にも述べたように、5界説でいう原生生物界というのは、動物、植物、菌類のどの分類群にも属さないものの寄せ集めである。マルグリスらの分類では紅藻類、黄金色藻類は原生生物界に分類されている。原生生物界の分類と系統関係については、マルグリスらもそれらの特徴づける共通の形

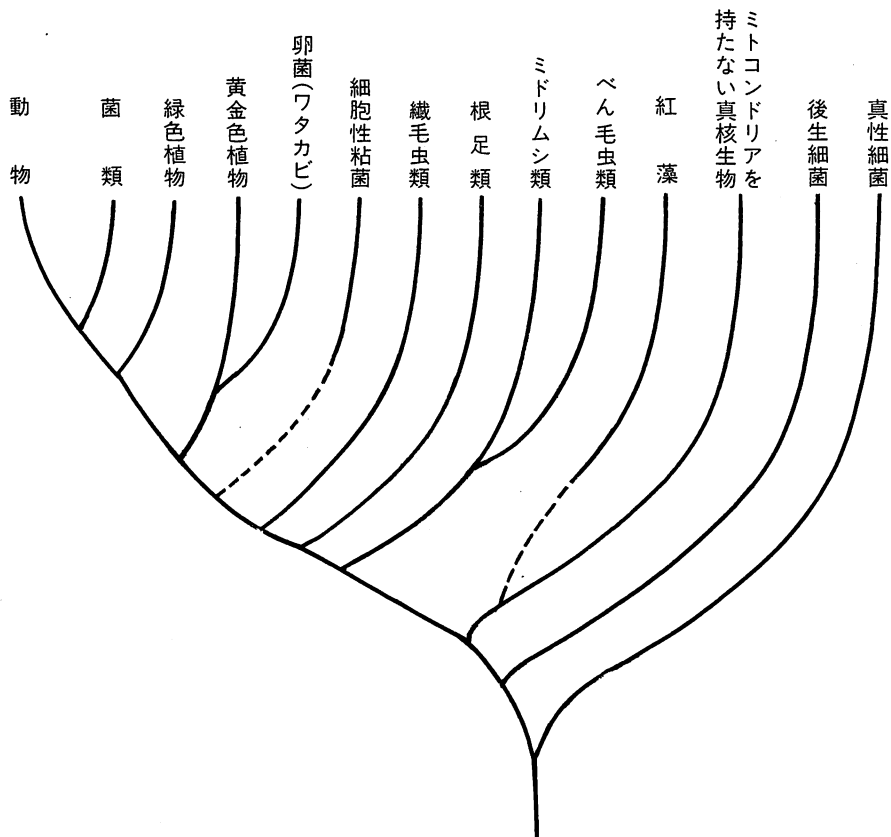


図6 真核生物の系統