

鰭脚類の起源と進化

米澤 隆弘^{1,2} · 甲能 直樹³ · 長谷川 政美^{1,2,4}

(受付 2007年7月4日; 改訂 2007年11月5日)

要 旨

鰭脚(ききやく)類は、鰭状の四肢を持つ食肉目の中の系統群であるが、その起源と内部の系統関係に関しては統一見解が得られていないのが現状である。本稿では、その研究史を概説し、分子配列データによる系統樹推定と共に古生物学的・地史学的観点からも考察を行う。同時に、分子系統樹推定におけるモデル選択の重要性を議論する。

キーワード：鰭脚類, アシカ科, アザラシ科, セイウチ科, 分子系統樹推定, 分岐年代推定。

1. はじめに

現在、地球上には5000種以上の多種多様な哺乳類が生息している(Wilson and Reeder, 2005)。その進化の過程の中で最も劇的な形態学的変化を伴う進化は飛翔適応と水生適応であろう。そのような劇的な進化の過程で起きた生物学的イベントを理解するためには、信頼できる系統樹を推定しておくことが重要である。しかしながら、これらのタクサ(分類群)は、その形態学的な変化があまりに劇的であるために、形態学的なアプローチを用いて系統樹を推定することが極めて困難であった。

翼手目(コウモリ)は哺乳類の中で最も高度な飛翔適応を遂げたタクサであり、その起源は長らく謎に包まれていたが近年の分子系統学的研究がその系統的位置を明らかにした(Nikaido et al., 2000; Nishihara et al., 2006)。水生適応に関してはクジラ類(クジラ, イルカ), 海牛目(ジュゴン, マナティー), 鰭脚類(アシカ, アザラシ, セイウチ)が特に高度な適応を遂げたタクサであり、いずれも鰭状の四肢を持っている(クジラ類, 海牛目の後肢は退化して消失しているが、新しく尾鰭が形成されている)。クジラ類の起源に関しては, Graur and Higgins (1994), Gatesy et al. (1996), Shimamura et al. (1997), Nikaido et al. (1999)によって、偶蹄目内部から進化してきたこと、そしてその中でも特にカバと近縁であることが明らかになった。そしてクジラ類内部系統関係に関しても Nikaido et al. (2001, 2006), Sasaki et al. (2005, 2006)などによって詳細に分かってきた。海牛目に関しては、形態学的な研究から長鼻目(ゾウ)や岩狸目(ハイラックス)に近縁であることが指摘されていたが(Simpson, 1945), そのどちらに近縁であるかについては未だ明確な答えが得られていない(Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001; Murata et al., 2003; Nishihara et al., 2005)。

¹ 復旦大学 生命科学学院: 200433 中国上海市邯郸路 220

² 総合研究大学院大学 先端科学研究科生命体科学専攻: 〒 240-0193 神奈川県三浦郡葉山町湘南国際村

³ 国立科学博物館 地学研究部: 〒 169-0073 東京都新宿区百人町 3-23-1

⁴ 統計数理研究所: 〒 106-8569 東京都港区南麻布 4-6-7

鰭脚類は食肉目の中の一群であり、イタチ上科(イタチ科, アライグマ科, レッサーパンダ科, スカンク科)やクマ科とともにクマ下目と呼ばれるクレード(単系統群)を形成する(Wozencraft, 1993; Flynn et al., 2005; Fulton and Strobeck, 2006). しかしながらクマ下目内部における鰭脚類の系統的 위치づけや, 鰭脚類内部の系統関係に関しては議論が続いており統一見解が得られていないのが現状である. そこで本稿では鰭脚類の起源とその内部系統の研究を紹介し, またそこで復元された系統樹や分岐年代の推定値をもとに, 古生物学的, 地史学的議論を通して, 鰭脚類の進化史を考察していきたい.

2. 鰭脚類の系統と分類

現生鰭脚類はアシカ科(7属 14種), セイウチ科(1属 1種), アザラシ科(10属 18種)に分類される(Rice, 1998). この3つの科には50種前後の絶滅種が記載されているほか, デスマトフォカ科(2属 7種)および基幹タクサ(4属 9種)が化石によって知られている(甲能, 2005). 鰭脚類の起源に関しては, かつてはアシカ科およびセイウチ科はクマ類から, アザラシ科はイタチ類から独立に進化してきたという鰭脚類二系統仮説が支配的であった(Tedford, 1976; Wozencraft, 1989) (図1左). これは主に頭骨内の神経管や内耳の構造など解剖学的特徴から得られた知見であった. しかしながら Sarich (1969)による免疫学的研究をはじめ, Vrana et al. (1994), Lento et al. (1995), Ledje and Arnason (1996a, 1996b)などの分子系統学的研究により鰭脚類単系統仮説が強く支持されるようになり, 近年の分岐分析による形態学的研究からもこのことが支持されている(Wyss, 1987, 1988; Berta et al., 1989; Wyss and Flynn, 1993; Kohno, 1996). 現在では鰭脚類は2600~2800万年前の地層から発見されているエナリアークトス(*Enaliarctos*)類を基幹タクサとする単系統群であると考えられている(Berta et al., 1989) (図1右).

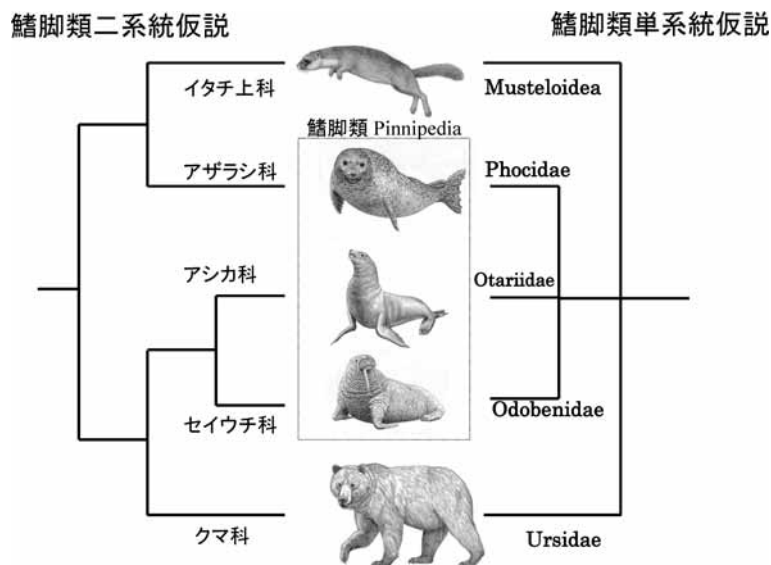


図1. 鰭脚類の二系統仮説(左)と単系統仮説(右). 1980年代までは主に頭骨の解剖学的特徴に基づく類型分類からアザラシ科はイタチ上科から, アシカ科とセイウチ科はクマ科から進化してきたとする鰭脚類二系統仮説が支配的だったが, 現在は, 鰭脚類単系統仮説が, 免疫学, 分子系統学, 形態学的研究から支持されている.

鰭脚類の系統的な位置づけについて、クマ類と単系統であるという説とイタチ類と単系統であるという説があり議論が続いている。また鰭脚類内部に関してもアシカ科、アザラシ科、セイウチ科の系統関係や、各々の科内部の系統関係について議論が続いている。続く節では各々の科内部での系統関係を各論的に概説し、次いで科間の関係、鰭脚類全体の起源について詳述する。最後に鰭脚類全体の分岐年代推定値について言及し、化石記録をもとに鰭脚類が、いつ、どのような動物から、どのように進化したのかについて考察したい。

3. アザラシ科の系統と進化

アザラシ科はゼニガタアザラシ亜科とモンクアザラシ亜科の2亜科に大きく大別される(King, 1983; Davis et al., 2004)。前者は北半球の高緯度に限定して分布しているのに対し、後者は北半球の中緯度から南半球にかけて分布している(和田・伊藤, 1999)。

ゼニガタアザラシ亜科は、さらにゼニガタアザラシ族(2~4属8種)、ズキンアザラシ族(1属1種)、アゴヒゲアザラシ族(1属1種)に分類されている(Rice, 1998; Arnason et al., 2006)。族間の系統関係については((ゼニガタアザラシ族, ズキンアザラシ族), アゴヒゲアザラシ族)となることがミトコンドリアゲノムや複数の核遺伝子の解析から支持されているが(Davis et al., 2004; Arnason et al., 2006; Yonezawa, 2007)、ゼニガタアザラシ族内部の系統関係については、曖昧のまま残されている(Davis et al., 2004; Arnason et al., 2006)。

Arnason et al. (2006)は現生鰭脚類のほぼ全ての種(アザラシ科に関しては全ての種)のミトコンドリア全蛋白質コード領域を用いて系統樹推定を行っている。この際、Arnason et al. (2006)はアミノ酸配列を最尤法の簡便法であるQP法を用いて解析している。蛋白質コード領域において、塩基置換は各々の座位で独立に起こるのではなくアミノ酸置換の制約を受けながらコドン単位で起こるため、単純に塩基置換モデル(例えばGTRモデルなど)を用いるよりはアミノ酸置換モデルを用いたほうが現実的であると考えられる(Adachi and Hasegawa, 1996a, 1996b)。しかしながらアミノ酸配列を用いた解析では、同義置換の情報が失われてしまうため短期間に起きた種分化に対しての解像度が低くなってしまいうという欠点がある。そこでYonezawa (2007)はコドン置換モデル(Goldman and Yang, 1994; Yang et al., 1998)を用いて最尤法で系統解析を行った結果、ゼニガタアザラシ亜族とクラカケアザラシ亜族の単系統性がそれぞれ強く支持された(図2)。クラカケアザラシ亜族の単系統性に関してはArnason et al. (2006)ではQP値が75%と低く曖昧であるのに対し、Yonezawa (2007)は分子レベルでその単系統性を強固に支持した最初の研究である。ゼニガタアザラシ亜族内部の系統関係に関しては、ゼニガタアザラシとゴマフアザラシが単系統であること以外は曖昧のまま残された。Yonezawa (2007)はさらに複数のミトコンドリア遺伝子(ND6, 12S_rRNA, 16S_rRNA)の塩基配列に基づいて、それぞれの遺伝子ごとに最適と思われる分子進化モデルを用いた系統推定を行い、TotalML(Adachi and Hasegawa, 1996a)による総合的な評価を行った。最尤法の利点の一つとして、様々なデータそれぞれについて最適なモデルで解析し、その結果を統合して総括的な評価ができるという点が挙げられる。結果を統合する際には、各々のデータの対数尤度を足し合わせればよく、対数尤度の合計が最も大きくなる樹形を最尤系統樹とする手法がTotalMLである。ゼニガタアザラシ族内部の系統関係についてTotalMLを行った結果、ゼニガタアザラシ亜族内においてブートストラップ確率は87.7%と曖昧さが残るものの、ワモンアザラシ(*Phoca hispida*)、バイカルアザラシ(*P. sibirica*)、カスピカイアザラシ(*P. caspica*)、ハイイロアザラシ(*Halichoerus grypus*)が単系統になった。前三者は*Pusa*属(もしくは*Pusa*亜属)として分類されることがあり、アザラシ科の中で小型化が進んだ種類でありしばしば幼形成熟(ネオテニー)的であると指摘される(Wyss, 1988, 1994)。それに対しハイイロアザラシは、形態学的に非常に特殊化が進

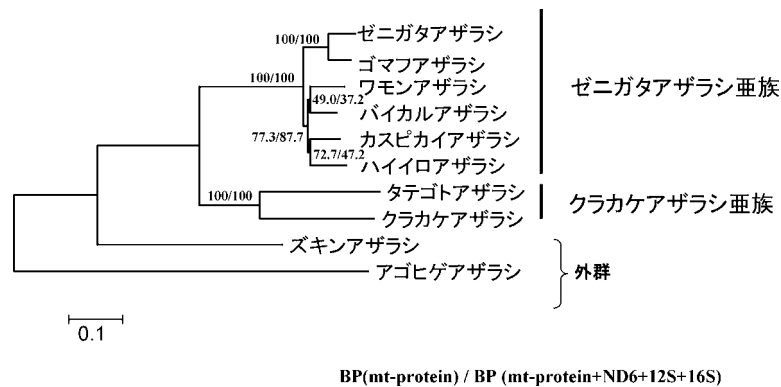


図2. ゼニガタアザラシ族内部の系統関係. ミトコンドリアの全蛋白質コード領域 (ND6 を除く) をコドン置換+ Γ モデルで推定した最尤系統樹. 枝の長さはコドン置換数の推定値に比例. ズキンアザラシ族及びアゴヒゲアザラシ族 (ともにゼニガタアザラシ亜科) を外群として用いている. ノードの数字はミトコンドリア全蛋白質のブートストラップ値/ミトコンドリア全蛋白質+ND6+12SrRNA+16SrRNA のトータルブートストラップ値. Yonezawa (2007) からの改変.

んだタイプであり過形成的である (Wyss, 1994). このような異なったタイプの異時性 (ヘテロクロニー) を持つグループが単系統群を形成するとすれば非常に興味深い. 一方, 核遺伝子に関しては Yonezawa (2007) は SRY, タイプ I STS マーカーの計 5 つの遺伝子座位を用いた系統樹推定を行っている. この解析ではタクソサンプリングが充分ではなく, 系統推定上の情報をもったサイトも少ないが, 基本的にミトコンドリアゲノムから推定された系統樹と大きな矛盾はない. ところが, Fulton and Strobeck (2006) によって報告された IRBP でのみ異なる樹形が強く支持された. 他の遺伝子が基本的にお互いに矛盾がなく, ミトコンドリアゲノムから推定された系統樹ともよく一致すること, また後述する分岐年代推定値 (図6 参照) を考慮すると祖先多型の影響とも考えにくいことから, 彼らの IRBP の塩基配列データは再検討が必要であろう. さらに今後, 多くの核遺伝子座位の塩基配列を決定することで, このゼニガタアザラシ亜族内部の系統上の問題も解決できるようになるであろう.

モンクアザラシ亜科は, モンクアザラシ族 (1 属 2 種), ゴウアザラシ族 (1 属 2 種), カニクイアザラシ族 (4 属 4 種) に分類されている (King, 1983; Rice, 1998). 族間の系統関係は ((カニクイアザラシ族, ゴウアザラシ族), モンクアザラシ族) であることがミトコンドリアゲノムや核遺伝子から支持されている (Davis et al., 2004; Arnason et al., 2006; Fulton and Strobeck, 2006; Yonezawa, 2007). カニクイアザラシ族内部の系統関係に関しては, ミトコンドリア全蛋白質や複数の核遺伝子を用いた研究でも曖昧のまま残されている (Davis et al., 2004; Fulton and Strobeck, 2006). Yonezawa (2007) は前述のような手法でミトコンドリア全蛋白質, ND6, 12SrRNA, 16SrRNA を用いて TotalML による総合的な評価を行った. その結果を図3に示すが, ヒョウアザラシとウェッデルアザラシが単系統である他は解明することができなかった. Arnason et al. (2006) はミトコンドリア全蛋白質コード領域のアミノ酸配列を用いた解析でカニクイアザラシがヒョウアザラシ+ウェッデルアザラシの姉妹群となることを強く支持している (QP 値 97% 以上) が, 実際は対数尤度に有意な違いは無い (Yonezawa, 2007). QP 値はブートストラップ値と比べ過大評価されることがしばしばあることが知られており (Cao et al., 1998), この場合もそのような過大評価であると考えられる.

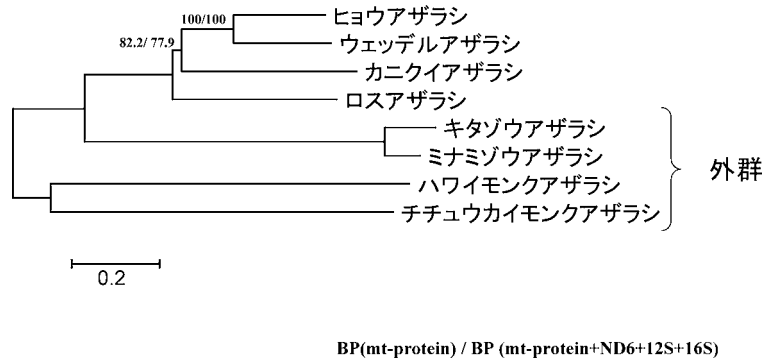


図 3. カニクイアザラシ族内部の系統関係. ミトコンドリアの全蛋白質コード領域 (ND6 を除く) をコドン置換+ Γ モデルで推定した最尤系統樹. 枝の長さはコドン置換数の推定値に比例. ゾウアザラシ族及びモンクアザラシ族 (ともにモンクアザラシ亜科) を外群として用いている. ノードの数字はミトコンドリア全蛋白質のブートストラップ値/ミトコンドリア全蛋白質+ND6+12SrRNA+16SrRNA のトータルブートストラップ値. Yonezawa (2007) からの改変.

4. アシカ科の系統と進化

アシカ科は伝統的にアシカ亜科とオットセイ亜科に分類されてきた. オットセイ亜科はその英名 fur seal の名前が示すとおり, 保温のための豊かな下毛を持っているが, アシカ亜科の下毛は貧相である. しかしながら, 近年の形態学的研究により, オットセイ亜科内部のキタオットセイ属 (*Callorhinus*) とミナミオットセイ属 (*Arctocephalus*) の形態学的な違いは極めて大きい, ミナミオットセイ属とアシカ亜科の違いは下毛の量の違いだけで本質的な違いはなく, この伝統的な分類は系統関係を反映していないことが示唆されている (Repenning et al., 1971; Repenning and Tedford, 1977; Berta and Wyss, 1994).

分子系統学的な研究からも, キタオットセイ (*Callorhinus ursinus*) が, アシカ科の中で最初に分岐したことは強く支持されている. しかしながら, その他のアシカ科の系統関係については曖昧のまま残されている (Wynen et al., 2001; Arnason et al., 2006).

そこで Yonezawa et al. (2008a) はミトコンドリアゲノムの ND6 を除いた全蛋白質コード領域を用いて最尤法による系統解析を行った. この際, モデルとしてはコドン置換モデルを用いた. その結果を図 4 に示す.

興味深いことに南半球に生息しているアシカ科が単系統群を形成した. このなかでグアダルペオットセイ (*Arctocephalus townsendi*) は北半球のカリフォルニア沿岸に生息しているが (Nowak, 1999), ごく近縁種のニュージーランドオットセイ (*A. forsteri*) やミナミアメリカオットセイ (*A. australis*) が南半球に分布していることから, グアダルペオットセイの北半球への進出はごく最近起きたことが推察される. この系統仮説は非常に強固であり, 先行研究で提唱された系統仮説と比較しても, 統計的により強く支持されている (表 1). また南半球のアシカ科が単系統になることは, タクソンサンプリングが少ないながらも核遺伝子からも強固に支持されており, この系統仮説が正しいことを裏付けていると考えられる (Yonezawa et al., 2008a).

またミナミオットセイ属内部系統関係に関しても, 既に Arnason et al. (2006) が示唆している通りニュージーランドオットセイ+ミナミアメリカオットセイ+グアダルペオットセイとミナミアフリカオットセイ (*A. pusillus*) は単系統にならず, ミナミオットセイ属は多系統であることが示唆された. 実際, 形態学的にもミナミアフリカオットセイは下毛の量の違いやその

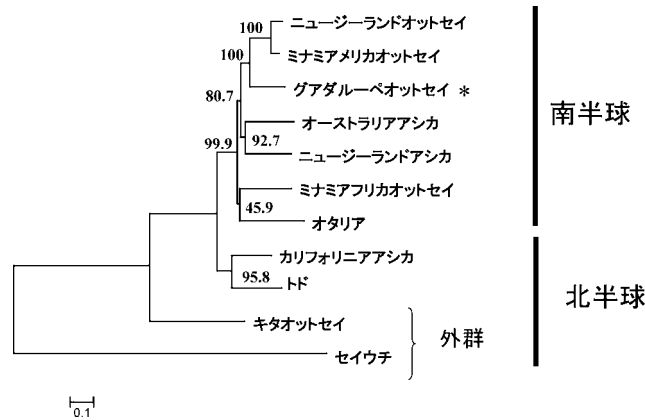


図4. アシカ科内部の系統関係。ミトコンドリアの全蛋白質コード領域(ND6を除く)をコドン置換+ Γ モデルで推定した最尤系統樹。枝の長さはコドン置換数の推定値に比例。キタオットセイおよびセイウチを外群として用いた。南半球のアシカ科は基本的に単系統群になるが、グアドループオットセイ(*で示した種)のみ北半球に分布する。Yonezawa et al. (2008a) からの改変。

表1. アシカ科の様々な系統仮説の比較 (Yonezawa et al. (2008a) より改変)。

	対数尤度	KH検定	SH検定	wSH検定	AU検定
最尤系統樹(図4)	<-36895.076>	-	-	-	0.993
ミナミオットセイ属単系統	-13.843	0.040	0.550	0.106	0.011
Arnason et al. (2006)のQP系統樹	-44.837	0.003	0.120	0.006	0.001
Wynen et al. (2001)のML系統樹	-95.314	0.000	0.002	0.000	0.000
Berta and Wyss (1994)の系統樹	-254.727	0.000	0.000	0.000	0.000
伝統的な系統樹	-349.185	0.000	0.000	0.000	0.000

アシカ科の様々な系統仮説を、ミトコンドリア全蛋白質コード領域(ND6を除く)に基づきコドン置換モデルで解析した結果を示す。対数尤度は、最尤系統樹のみ絶対値を示し、それ以外の系統樹に関しては最尤系統樹との絶対値の差のみ示した。またそれぞれの検定のP値を示した。

各樹形は以下の通り

最尤系統樹: (((((((Arcfo, Arcau), Arcto), (Neoci, Phoho)), Arcpu), Otaby), (Zalca, Eumju)), Calur, Odoro)

ミナミオットセイ属単系統: (((((((Arcfo, Arcau), Arcto), (Neoci, Phoho)), Otaby), (Zalca, Eumju)), Calur, Odoro)

Arnason et al. (2006)のQP系統樹: (((((((Arcfo, Arcau), Arcto), (Neoci, Phoho)), Arcpu), (Zalca, Eumju)), Otaby), Calur, Odoro)

Wynen et al. (2001)の最尤系統樹: (((((((Arcfo, Arcau), Arcto), Phoho), (Zalca, Eumju)), Otaby), Arcpu, Neoci), Calur, Odoro):

Berta and Wyss (1994)の系統樹: (((((Arcfo, Arcau), Arcto), Arcpu), (((Neoci, Phoho), Otaby), Eumju), Zalca)), Calur, Odoro)

伝統的な系統樹: (((((Arcfo, Arcau), Arcto), Arcpu), Calur), (((Neoci, Phoho), Otaby), Eumju), Zalca), Odoro)

Arcfo, ニューゼalandオットセイ; Arcau, ミナミアメリカオットセイ; Arcto, グアドループオットセイ; Neoci, オーストラリアアシカ;

Phoho, ニューゼalandアシカ; Arcpu, ミナミアフリカオットセイ; Otaby, オタリア; Zalca, カリフォルニアアシカ; Eumju, トド;

Calur, キタオットセイ; Odoro, セイウチ

他の形態学的な違いから、アシカ型オットセイとも呼ばれている (Repenning et al., 1971)。

南半球のアシカ科に関しては、①ニューゼalandオットセイ+ミナミアメリカオットセイ+グアドループオットセイ、②オーストラリアアシカ (*Neophoca cinerea*) +ニューゼalandアシカ (*Phocarctos hookeri*)、③オタリア (*Otaria byronia*)、④ミナミアフリカオットセイの4つの主要なクレードに分かれたが、この四者の関係は曖昧のまま残された。

ミナミオットセイ属のなかのナンキョクオットセイ (*A. gazella*) やアナンキョクオットセイ (*A. tropicalis*)、フェルナンデスオットセイ (*A. philippii*)、ガラパゴスオットセイ (*A. galapagoensis*)

については、ミトコンドリアゲノムの全蛋白質データが報告されていないが、Wynen et al. (2001) によって cytb の部分配列と D-loop の部分配列が報告されている。Yonezawa et al. (2008a) は、図 4 の樹形を固定したうえで(ブートストラップ確率 90% 未満は多分岐として扱っている)、系統樹のどの枝にこれらの種が位置づけられるかを種類ずつ推定している。その結果、フェルナンデスオットセイ、ガラパゴスオットセイ、ナンキョクオットセイはニュージーランドオットセイ+ミナミアメリカオットセイ+グアダルペオットセイのクレード①に位置づけられ、アナンキョクオットセイはミナミアフリカオットセイと単系統になった。

一方、北半球のアシカ科に関しては、トド (*Eumetopias jubatus*) とカリフォルニアアシカ (*Zalophus californianus*) が単系統になった。アシカ科の起源は生物地理学的証拠に基づいて、古くから北太平洋であると考えられてきたが (Davies, 1958; McLaren, 1960)、分子系統樹においてもアシカ科の中で最初に分岐したキタオットセイが北半球に分布していること、次いで北半球に分布するトド + カリフォルニアアシカが分岐していること、その後南半球のアシカ科が一気に放散することから、アシカ科は北半球で初期進化がおき、南半球に一度だけ移動し、そこで放散したという進化のシナリオが考えられる。化石記録の面でも、アシカ科の最古の化石は北太平洋沿岸で見つかり、南半球でアシカ科の化石が見つかるようになるのはずっと時代が下った後なので (Repenning et al., 1979; Demere et al., 2003)、このシナリオが正しいことを示唆していると考えられる。

Arnason et al. (2006) や著者等自身の研究でアシカ科内部の系統関係はかなり明らかになってきたが、ガラパゴスアシカ (*Z. californianus wollebaeki*) とニホンアシカ (*Z. c. japonicus*) の分類的地位とその系統的位置づけについて議論が続いているのでここで紹介したい。前述の通り、アシカ科の初期進化は北半球であったと考えられるので、北半球に生息するニホンアシカや赤道直下に生息するガラパゴスアシカがどのような分岐パターン上に位置するかを知ることは極めて興味深い問題である。

どちらのアシカもカリフォルニアアシカの亜種とされてきたが、近年の形態学的研究ではニホンアシカは別種であるとする説が有力である (Brunner, 2004)。ニホンアシカは、1975 年に島根県の竹島で目撃の記録があるものの、それ以降確かな生息の記録は無く (和田・伊藤, 1999)、すでに絶滅していると考えられている (環境庁自然保護局野生生物課, 1991)。そのような中、Sakahira and Niimi (2007) は北海道の礼文島および愛知県の保美貝塚から出土した縄文時代のニホンアシカからミトコンドリア DNA の塩基配列を決定した。彼らはアシカ科全体の中で系統推定を行い、ニホンアシカとカリフォルニアアシカはそれぞれ単系統群になり、しかも両者はお互いに姉妹群の関係になるという系統仮説を提唱している (彼らのデータには後述するガラパゴスアシカは含まれていない)。

一方、ガラパゴスアシカは形態学的にはカリフォルニアアシカとは大きさ以外には明瞭に区別することができないが (Brunner, 2004)、Wolf et al. (2007) によってミトコンドリア DNA、マイクロサテライト、SNPs (一塩基多型) を用いた大々的な分子系統学的、集団遺伝学的解析が行われた結果、ガラパゴスアシカとカリフォルニアアシカは、ミトコンドリアによる系統解析ではそれぞれ単系統群を形成し、核遺伝子による集団遺伝学的解析でもお互いに遺伝的交流のない独立した集団であることが示された。この研究の分岐年代推定法は問題があるが、両者の分岐を 230 ± 50 万年前としている。同時に彼らは Sakahira and Niimi (2007) によって報告されたニホンアシカの塩基配列も含んだ系統解析を行い ((カリフォルニアアシカ, ガラパゴスアシカ), ニホンアシカ) という分岐パターンの系統仮説を提唱している。

カリフォルニアアシカ、ガラパゴスアシカ、ニホンアシカのいずれもが進化的意味を持つ単位 (ESU; Evolutionary Significant Unit) であることは恐らく事実であると思われる。しかしながら、その分岐パターンや分岐年代推定値に関しては、三者の関係を比較できる塩基配列デー

タがあまりに少なく、統計的に有意なことが言えないのが現状であり、今後の更なる研究が期待される。

5. セイウチ科の系統的位置づけ

鰭脚類内部の科間の系統関係に関しては、伝統的にアシカ科とセイウチ科がアシカ上科(Otariioidea)を形成するという考え方が一般的だったが(例えば King, 1983), Wyss (1987)と Berta and Wyss (1994)は形態学的な分岐分析により、セイウチ科はアザラシ科とともにアザラシ形類(Phocomorpha)と呼ばれる単系統群を形成するという説を提唱している。これは Vrana et al. (1994)の DNA 塩基配列と形態形質に基づく total evidence による最節約系統樹でも支持されている。しかし、その後の分子系統学的な研究では、アシカ上科仮説が支持されており(Flynn and Nedbal, 1998), 現在ではミトコンドリアゲノムからも(Arnason et al., 2006), 核遺伝子からも(Yonezawa, 2007), アザラシ形類仮説は有意に棄却されている(図5)。

6. 鰭脚類の起源

鰭脚類の起源については、クマ科と単系統であるという説(Wyss and Flynn, 1993; Vrana et al., 1994; Yoder et al., 2003; Delisle and Strobeck, 2005)とイタチ上科と単系統であるという説(Kohno, 1996; Yu et al., 2004)が、形態学および分子系統学の双方から提唱されている。現在は分子系統学の立場からは、鰭脚類はイタチ上科と単系統であるとする説が優勢である(Flynn et al., 2005; Sato et al., 2006; Fulton and Strobeck, 2006)。特に核遺伝子を用いた解析では鰭脚類とイタチ上科の単系統を支持する結果がでることが多い。しかしながら統計的に有意な結論が得られていないのが現状である。またミトコンドリアに関しては、その進化速度の速さから多重置換が起こり、既に飽和に達してこの問題を解決する情報を持っていないとされている

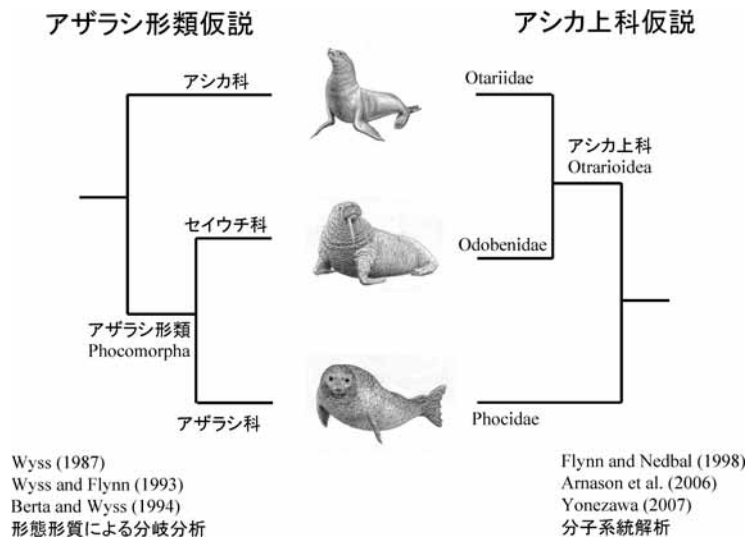


図5. セイウチ科の系統的位置づけに関するアザラシ形類仮説とアシカ上科仮説の比較。Wyss (1987)によって提唱されたアザラシ形類仮説はその後の一部の形態学的研究からも支持されているが(例えば Wyss and Flynn, 1993; Berta and Wyss, 1994), 分子系統学的研究からはアシカ上科仮説が強固に支持される。

表 2. モデル選択による対数尤度, AIC, ブートストラップ確率の変化 (Yonezawa et al. (2008b) より改変).

モデル	対数尤度	#p	AIC	BP		
塩基配列	JC	-195871.4	79	391900.9	39.6	コドンの1番目、2番目、3番目を区別しない
	HKY+Γ	-176748.1	83	353662.2	46.9	
	HKY+Γ	-151950.1	84	304068.2	50.4	
	GTR+Γ	-151670.4	88	303516.7	50.3	
	HKY+Γ	-144252.7	252	289009.4	58.9	コドンの1番目、2番目、3番目を分ける
	GTR+Γ *	-143950.1	260	288420.2	59.0	
コドン置換モデル+Γ	-143108.0	142	286500.0	81.6	コドンレベル	
アミノ酸配列	poisson	-51111.1	79	102380.2	59.3	
	poisson+Γ	-46821.4	80	93802.6	66.1	
	mt-mam-Γ+Γ	-38859.1	99	77916.3	74.2	

対数尤度はイタチ上科・鰭脚類単系統系統樹の対数尤度を示す。#pはパラメーターの数、BPはイタチ上科・鰭脚類単系統の系統樹を支持するブートストラップ確率を示す、コドン置換モデル(Yang et al., 1989)は Miyata et al. (1979)のアミノ酸距離を用いて解析した。

*コドンの3番目のみ、プログラム(PAML ver3.15; Yang (1997))が GTR+Γモデルでは上手く解析できなかったため、HKY+Γモデルで解析した。

る (Sato et al., 2006)。

そのような中、Yonezawa et al. (2008b)はミトコンドリアゲノム及び複数の核遺伝子を用いて系統推定を行った。Yonezawa et al. (2008b)はミトコンドリアゲノムの蛋白質全コード領域を様々な進化モデルで解析した。この際、イタチ上科、クマ科、鰭脚類内部の系統関係はそれぞれ固定してある。最尤法の利点の一つとして、進化モデルの選択が明示的である点が挙げられる。できるだけ少ないパラメーターのモデルで、できるだけ尤度が大きくなるようなモデルを選択すればよい。その評価規準として Yonezawa et al. (2008b)は AIC (Akaike, 1973)を用いている。AICはパラメーター数の二倍から対数尤度の二倍を引いた式で定義されており、AICが小さければ小さいほど良いモデルとされている。表2にその結果を示す。塩基置換に関しては3つのモデルを用いた。一つ目は、コドン内の位置を区別しないモデル、二つ目はコドンの1番目、2番目、3番目の進化速度の違いを考慮して、それぞれのコドン内の位置ごとに解析した上で、それぞれの結果を統合するモデル、三つ目は、コドン内の3つの塩基座位はそれぞれ相関を持って置換するはずなのでコドン置換モデルを用いる手法である。一つ目のモデルよりも二つ目のモデルの方が現実的と考えられるし、二つ目のモデルよりも三つ目のモデルの方が現実的と考えられる。実際に AIC もそれに従い改善されている。興味深いことにより現実的と思われるモデルを選択するに従い、鰭脚類とイタチ上科の単系統性を支持するブートストラップ確率が上昇していることが分かる。これは鰭脚類とイタチ上科の単系統仮説が正しい系統仮説であることを支持しているためと考えられる。鰭脚類、イタチ上科、クマ科の三者の分岐が起きたのは Yonezawa et al. (2008b)によると約 4100 万年前~3800 万年前と推定されている(後述)。このように分岐が起きた年代が古ければ、多重置換の影響が深刻になってくると考えられる。単純なモデルでは多重置換の影響を過小評価してしまう傾向がある。多重置換の影響を正しく評価するためにはできるだけ現実的なモデルを適用することが望まれる。コドン置換モデルは、通常の塩基置換モデルと比較してより現実的なモデルであると考えられるため、多重置換の影響をある程度正しく評価し、真の系統樹と思われる鰭脚類・イタチ上科単系統の樹形を強く支持しているのだと考えられる。

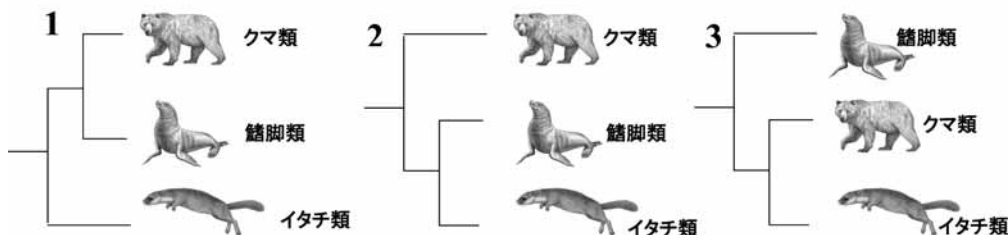
またアミノ酸配列による系統推定もコドン置換モデルによって推定された系統樹と本質的に同一の樹形を示す。しかしながらアミノ酸配列で推定された系統樹よりもコドン置換で推定された系統樹の方が、やや解像度が高いと思われる。これは、同義置換の情報が、まだわずかに残っていることを反映しているからであると思われる。このようにモデルの改善によりブート

表 3. 遺伝子ごとに分けて解析したクマ下目内部の系統関係と TotalML による包括的な評価 (Yonezawa et al. (2008b)より改変). mt 蛋白質はミトコンドリアゲノムの H 鎖にコードされている 12 個の蛋白質コード領域の塩基配列を統合したものである. ND6 は mt 蛋白質だが, その他の蛋白質が H 鎖にコードされているのに対し, ND6 のみ L 鎖にコードさ

樹形	mt蛋白質	ND6	12SrRNA	16SrRNA
1 ((イタチ上科,(クマ科,鰭脚類)),外群); lnL	-18.0±11.6	-4.8±4.8	-1.4±2.3	-0.1±0.4
2 ((クマ科,(イタチ上科,鰭脚類)),外群); lnL	<-143108.0>	<-4020.7>	<-4641.7>	<-8252.5>
3 ((鰭脚類,(クマ科,イタチ上科)),外群); lnL	-12.1±12.6	-3.8±5.4	-1.4±2.7	-0.1±0.4
サイト数	10719	516	844	1407

表 4. 様々なタクソンサンプリングでの系統推定の結果 (Yonezawa et al. (2008b)より改変). 様々なタクソンサンプリングでの 3 つの系統仮説のトータルブートストラップ値 (BP), 対数尤度, およびそれぞれの検定の P 値を示した. 対数尤度は, 最尤系統樹のみ絶対値を示し, それ以外の系統樹に関しては最尤系統樹との絶対値の差のみ示した.

	樹形	BP	対数尤度	KH検定	SH検定	wSH検定	AU検定
食肉目	1	0.3	-34.9±14.6	0.009	0.009	0.019	0.006
	2	96.0	<-183337.4>	-	-	-	0.971
	3	3.7	-26.8±15.7	0.044	0.045	0.079	0.041
食肉目 (タクソンサンプリング大)	1	0.3	-36.0±14.8	0.009	0.009	0.018	0.006
	2	96.7	<-186552.4>	-	-	-	0.977
	3	3.0	-28.2±15.9	0.038	0.039	0.068	0.033
イヌ亜目 (タクソンサンプリング大)	1	0.3	-36.3±14.9	0.009	0.009	0.018	0.007
	2	96.7	<-162667.8>	-	-	-	0.977
	3	3.0	-28.6±15.7	0.038	0.041	0.071	0.037



ストラップ確率が上昇することはこれまでそれほど観察されてこなかったが, Yonezawa et al. (2008b) はこのような現象はイタチ科内部の系統関係に関する解析でも見られることを示しており, 決して例外的な現象ではないのではないかと考察している.

また Yonezawa et al. (2008b) はミトコンドリアの他の遺伝子や複数の核遺伝子について解析を行い, その結果を TotalML により総合的に評価した. その結果を表 3 に示す. 鰭脚類とイタチ上科の単系統性を支持するトータルブートストラップ確率は 96% にも達し, 非常に強固なものとなった. KH 検定, SH 検定, wSH 検定, AU 検定など複数の統計学的な検定を行ったが wSH 検定以外全ての検定で鰭脚類とイタチ上科の単系統性は有意に支持された (表 4). これはタクソンサンプリングを変更してもほとんど結果が変わらずに, 非常に強固なものである (表 4).

7. 分岐年代と鰭脚類の進化史

Arnason et al. (2006) は食肉目全体の中で鰭脚類の分岐年代推定を行っている. 彼らは分子時計の厳密な一定性を仮定しない手法を用いており, イヌ亜目 (イヌ科, イタチ上科, クマ科,

れており、塩基組成やアミノ酸組成が異なるために、他の蛋白質と区別して解析した。mt 蛋白質、ND6, IRBP, RAG1, APOB はコドン置換モデル、その他の遺伝子は GTR + I モデルを用いて解析した。

tRNAs(H)	tRNAs(L)	IRBP	RAG1	APOB	TTR	total	BP
-2.1±2.5	-0.8±1.5	<-3229.2>	<-4257.7>	-8.1±6.4	-0.4±1.0	-34.9±14.6	0.3
<-3136.9>	-0.8±1.5	<-3229.2>	<-4257.7>	<-3056.1>	<-6306.9>	<-183337.4>	96.0
-2.1±2.5	<-4040.3>	<-3229.2>	<-4257.7>	-7.7±6.5	-0.4±1.0	-26.8±15.7	3.7
609	865	1092	1014	906	1046	19018	

鰭脚類)とネコ亜目(ネコ科, マングース科, ハイエナ科, ジャコウネコ科, マダガスカル食肉類)の分岐年代を 5200 万年前と仮定している。また Koretsky and Sanders (2002) による最古のアザラシ科の化石(2800 万年前と仮定)をアザラシ科とその他の鰭脚類との間における分岐のチェックポイントとして用いている。この Arnason et al. (2006) の化石記録の制約には問題がある。

まず、化石記録の出現は一般的に本当の分岐ポイントを示すものではない。化石記録上の最初の層序学的な出現は、堆積間隙や侵食の影響を受けているからである(甲能, 2005; Yonezawa et al., 2007)。甲能(2005)は、分岐のポイントはクラウンタクサの最古の化石記録と、基幹タクサの最古の化石記録との間で起きたと推定すべきであるとしている。Benton and Donoghue (2006)によるとネコ亜目とイヌ亜目の分岐は、食肉目全体の基幹タクサの最古の化石記録(6380 万年前)と、ネコ亜目の最古の化石記録(4300 万年前)との間で起きたとしている。

また化石記録による制約を入れる際、その化石の系統樹上における位置づけが本当に正しいか、また化石の推定年代が本当に正しいのか、を常に精査しながら行うべきである。Koretsky and Sanders (2002)によって記載された最古のアザラシ科とされる化石は、分類学的には問題は無いのだが、これは碎石場の採掘溝の中から拾い出されたもので、正確な産出層準がわからない標本である(Demere et al., 2003)。そのためこの化石は分岐年代の制約として用いるべきではないだろう。

Yonezawa et al. (2008b)はそのような知見に基づき、食肉目全体の進化スケールの中で、イヌ亜目の分岐年代推定を行っている。用いた化石記録としてはイヌ亜目とネコ亜目の分岐が 6380 万年前以降、4300 万年前以前(前述)、イタチ科とアライグマ科の分岐が 2850 万年前以前(最古のアライグマ科の化石, *Pseudobasaris*)、クマ科と鰭脚類+イタチ上科の分岐を 3960 万年前以前(最古のクマ上科の化石 *Amphicyon spp.*)、鰭脚類内部ではアザラシ科とアシカ科+セイウチ科の分岐を 2860 万年前以降(鰭脚類全体の基幹タクサ最古の化石、エナリアークトス *Enaliarctos tedfordi* : 2600~2860 万年前。図 6 の化石 1 番)、かつ 2150 万年前以前(鰭脚類のクラウンタクサ最古の化石、デスマトフォカ *Desmatophoca brachycephala* : 2150~2330 万年前。図 6 の化石 2 番)とし、アシカ科とセイウチ科の分岐を 1660 万年前以前(最古のセイウチ科の化石, *Proneotherium repenningi* : 1660~1730 万年前。図 6 の化石 3 番)、ゼニガタアザラシ亜科とモンクアザラシ亜科の分岐を 1430 万年前以前(最古のモンクアザラシ科の化石, *Monotherium wymani* : 1430~1630 万年前。図 6 の化石 4 番)としている。その結果を図 6 に示す。

鰭脚類がイタチ上科と分岐したのは約 3820 万年前、鰭脚類内部においてアザラシ科とアシカ上科が分岐したのは約 2770 万年前で、アシカ科とセイウチ科の分岐は約 1970 万年前と推定された。

いずれの値も Arnason et al. (2006)と比べて若く見積もられている。Yonezawa et al. (2008b)は鰭脚類の基幹タクサであるエナリアークトスの化石記録を制約として用いずに、代わりにイ

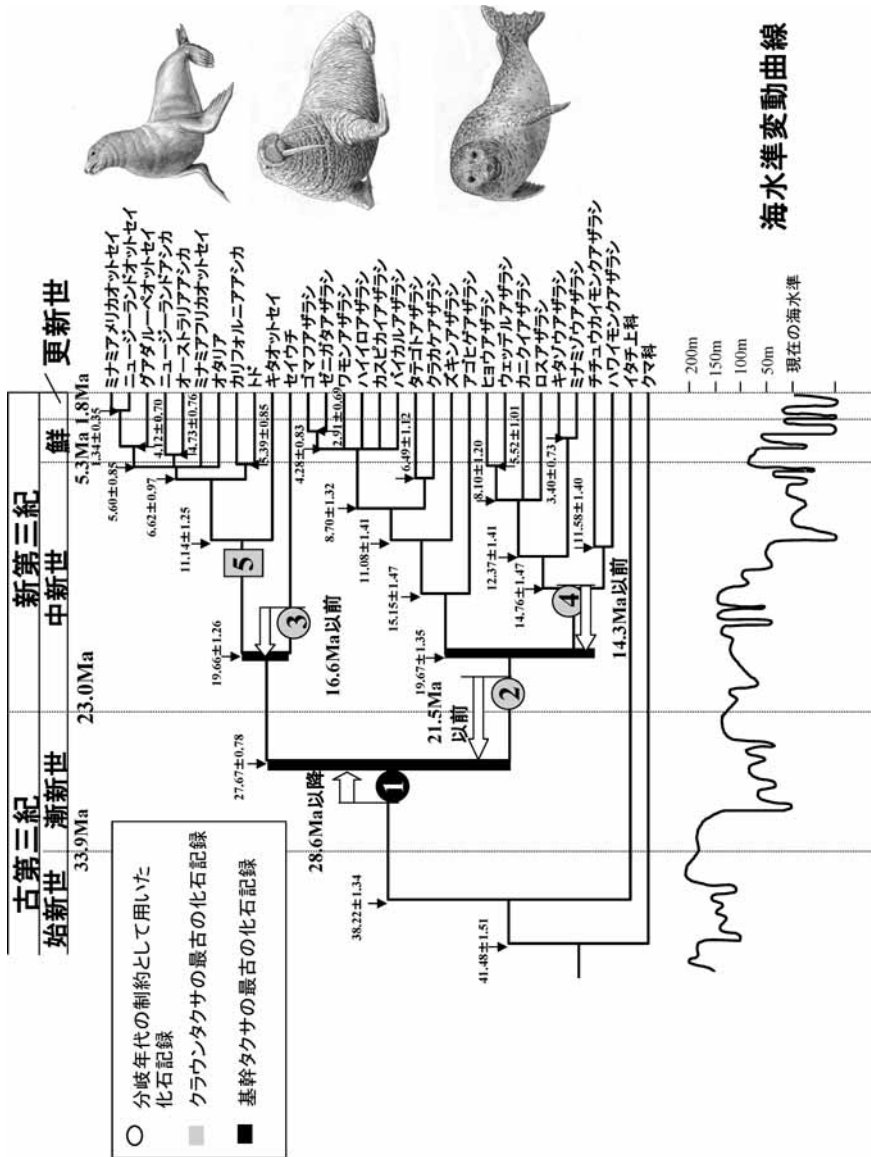


図 6. 鯨脚類内部の分岐年代推定と海水準変動. ミトコンドリア全蛋白質コード領域 (ND6 を除く) のアミノ酸配列に基づき, Thorne et al. (1998) の手法を用いて推定した分岐年代. モデルは mt-mam-F モデルを用いた. 化石記録の詳細については本文参照. イタチ上科内部およびクマ科内部の系統関係及び化石記録に関しては省略してある. 海水準変動曲線は Haq et al. (1988) からの改変.

タチ上科の基幹タクサであるムステラヴス (*Mustelavus*) をイタチ上科の分岐年代の上限の制約として用いた場合でも, Arnason et al. (2006) ほど古い分岐年代推定にはならないとしている。

鱈脚類の系統がイタチ上科と分岐したのは約 3820±130 万年前であると推定されているが, 鱈脚類の最古の化石であるエナリアークトスの出現 2850 万年前までには約 1,000 万年もの空白期間が存在する。エナリアークトスは既に鱈状の四肢を持つ完全に水生適応をした動物であるため, 鱈脚類の水生適応の過程を理解するためにはこの空白期間になにが起きたかを知る必要がある。Kohno (1996) は形態学的な分岐分析から鱈脚類-イタチ上科単系統を示した唯一の研究である。Kohno (1996) によると, 鱈脚類の姉妹群はポタモテリウム (*Potamotherium*) というカワウソに似た動物で, 鱈脚類と数多くの派生形質を共有しているという。ポタモテリウムは一般的に絶滅したイタチ上科の中の系統群であるパレオムステラ科として分類されている (Baskin, 1998)。ポタモテリウムの化石はエナリアークトスとほぼ同時期か, それよりも新しい時代から産出するので年代学的にポタモテリウムそのものが鱈脚類の祖先種ではあり得ない。しかしながらイタチ上科と鱈脚類の系統が分岐して以降エナリアークトスが出現するまで, 水生適応の途中段階にはポタモテリウム型の種が存在したと思われる。ポタモテリウム型以前の鱈脚類の祖先も, もしかしたら, 現在パレオムステラ科と認識されている種に含まれている可能性もある。今後の化石の発見と, パレオムステラ科の詳細な分類学的な整理によって, 鱈脚類がイタチ上科と分岐して, 水生適応するまでの過程が明らかにされることであろう。

アシカ上科とアザラシ科の分岐は 2770±80 万年前前後と考えられるが, (前述の Koretsky and Sanders (2002) の出所の不確かな化石を除いては), 2250 万年前前後にアザラシ科の姉妹群であるデスマトフォカ科の最古の化石が出現するまでクラウングループの化石記録は確認されていない。甲能 (2005) によれば基幹タクサは 2200~2300 万年前前後で多様化し, 1600 万年前には絶滅していることから鱈脚類は遺伝子レベルではすでに 2800 万年前前後に分岐していたが, その後長い間形態学的にはほとんど進化しなかった可能性が示唆される。

アシカ科とセイウチ科の分岐, アザラシ科内におけるゼニガタアザラシ亜科とモンクアザラシ亜科の分岐はともに ±130 万年前後の誤差を含むものの 1970 万年前前後である。この時期にヒゲクジラも急速な種分岐を起こしたことが示唆されており (Sasaki et al., 2005; Nikaido et al., 2006) 興味深い, この時期には特に目立った地質学的なイベントは知られていない (Zachos et al., 2001)。

アシカ科内において, キタオットセイとその他のアシカ科の分岐は 1110±130 万年前である。Kohno (2004) によって報告された最古のアシカ科の化石 (1200~1300 万年前, 図 6 の化石 5 番) はこれよりも古く, アシカ科の基幹タクサのひとつである可能性がある。南半球のアシカが北半球のものから分岐したのは, 約 660±100 万年前である。南半球に到達したアシカ科はそこで急速に種分岐する。これは当時北半球には多様なセイウチ科の種が生息しており, しかも現在のアシカ科とほぼ同じニッチに生息していたことから (Kohno, 2004), 北半球ではアシカ科は多様化することができず, 南半球へ移動したことで空白のニッチを埋める形で急速に種分化したと推察できる。現生種と化石種の分布から考えると, 南北アメリカ大陸の西海岸沿いで南半球に到達したと考えてよいと思われる (Wynen et al., 2001; Demere et al., 2003)。そのときパナマ地峡はまだ成立しておらず, 大西洋に抜けるルートもあったが, 大西洋には既にセイウチ科が同様なニッチを占めていたために, アシカ科は大西洋には進出できなかったと思われる (Kohno and Ray, 2008)。

海生動物の種分化は, 海進・海退サイクルの影響を大きく受けられていると考えられるが, 海進期にニッチのキャパシティが増えてバイオマスの許容量が大きくなり遺伝的な多様化に伴って種分化が起きるのか, あるいは海退期に地理的隔離によって遺伝子の交流に断絶が起き, 種分化が起きるのかは大変興味深い問題である。一方, 分子によって示されるタクサの分岐年代と

形態によって示される出現年代との間には、しばしば大きな時間的ギャップが認められる。このようなギャップは、形態に基づく系統解析においてもクラウンタクサの分岐年代とそれぞれの最古の化石記録との間に認められる時間的ギャップ(あるいはghost taxa/lineage)の問題として、これまでもさまざまな議論がなされてきた(Wagner, 2000)。前述の通り、形態に基づく系統群の分岐年代は、クラウンタクサの最古の化石記録よりも前で基幹タクサの最古の化石記録よりは後であることしか仮定できないことから、分子による分岐年代推定は集団の分岐と形態進化との関係を明らかにする上でも今後強力なツールとなることが期待される。鱗脚類においては、遺伝子集団の分断も形態学的に区別できる集団の出現も、おそらく古環境変動に伴う地史的イベントに起因しているであろうことは想像に難くない。したがって、分子・形態それぞれで精度の高い分岐年代推定および出現年代推定ができれば、分子が示す集団の分岐年代と形態が示す出現時期と地史的イベントの代表である海進海退に伴う沿岸環境の周期的変化(Haquet et al., 1988)とがどのような関係にあるかをより丁寧に議論することが可能になり、これまで議論の対象にはなにくかった分子と形態の分岐年代の時間的ギャップやghost taxaの問題にも異なった角度から光を当てることができると思われる。今後の新たな化石記録の発見、分岐年代推定手法の確立、そしてより多くの遺伝マーカーを使った解析が、やがてこの問題を解決してくれるのではないかと期待している。

謝 辞

本稿は、日本学術振興会科学研究費・基盤研究(B) (#19300099; 代表者 足立淳)の研究成果の一部をまとめたものである。本稿をまとめるにあたり、匿名の査読者の方からは適切な助言をいただいた。この場を借りて深くお礼を申し上げる。本稿の図に描かれている食肉目のイラストは菊谷詩子氏によるものであり、著者たちの一連の研究のために、このような生き生きとした動物たちのイラストを作成していただいた同氏に感謝する。

参 考 文 献

- Adachi, J. and Hasegawa, M. (1996a). MOLPHY Version 2.3. Programs for molecular phylogenetics based on maximum likelihood, *Computer Science Monographs*, No. 28, The Institute of Statistical Mathematics, Tokyo.
- Adachi, J. and Hasegawa, M. (1996b). Model of amino acid substitution in proteins encoded by mitochondrial DNA, *Journal of Molecular Evolution*, **42**, 459–468.
- Akaike, H. (1973). A new look at the statistical model identification, *IEEE Transactions on Automatic Control*, **19**, 716–723.
- Arnason, U., Gullberg, A., Janke, A., Kullberg, M., Lehman, N., Petrov, E. A. and Väinölä, R. (2006). Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 345–354.
- Baskin, J. A. (1998). Mustelidae, *Evolution of Tertiary Mammals of North America* (eds. C. M. Janis, K. M. Scott and L. L. Jacob), Vol. 1, 152–174, Cambridge University Press, Cambridge.
- Benton, M. J. and Donoghue, P. C. (2006). Paleontological evidence to date the tree of life, *Molecular Biology and Evolution*, **24**, 26–53.
- Berta, A. and Wyss, A. R. (1994). Pinniped phylogeny, *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, **29**, 33–56.
- Berta, A., Ray, C. E. and Wyss, A. R. (1989). Skeleton of the oldest known pinniped, *Enaliarctos mealsi*, *Science*, **244**, 60–62.

- Brunner, S. (2004). Fur seals and sea lions (Otariidae): Identification of species and taxonomic review, *Systematics and Biodiversity*, **1**, 339–439.
- Cao, Y., Adachi, J. and Hasegawa, M. (1998). Comment on the quartet puzzling method for finding maximum-likelihood tree topologies, *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 87–89.
- Davies, J. L. (1958). The Pinnipedia: An essay in zoogeography, *Geographical Review*, **48**, 474–493.
- Davis, C. S., Delisle, I., Stirling, I., Siniff, D. B. and Strobeck, C. (2004). A phylogeny of the extant Phocidae inferred from complete mitochondrial DNA coding regions, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**, 363–377.
- Delisle, I. and Strobeck, C. (2005). A phylogeny of the Caniformia (order Carnivora) based on 12 complete protein-coding mitochondrial genes, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **37**, 192–201.
- Demere, T. A., Berta, A. and Adam, P. J. (2003). Pinnipedimorph evolutionary biogeography, *Bulletin of the American Museum of the Natural History*, **279**, 32–76.
- Flynn, J. J. and Nedbal, M. A. (1998). Phylogeny of Carnivora (Mammalia): Convergence vs incompatibility among multiple data sets, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 414–426.
- Flynn, J. J., Finarelli, J. A., Zehr, S., Hsu, J. and Nedbal, M. A. (2005). Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships, *Systematic Biology*, **54**, 317–337.
- Fulton, T. L. and Strobeck, C. (2006). Molecular phylogeny of the Arctoidea (Carnivora): Effect of missing data on supertree and supermatrix analyses of multiple gene data sets, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 165–181.
- Gatesy, J., Hayashi, C., Cronin, M. A. and Arctander, P. (1996). Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls, *Molecular Biology and Evolution*, **13**, 954–963.
- Goldman, N. and Yang, Z. (1994). A codon-based model of nucleotide substitution for protein-coding DNA sequences, *Molecular Biology and Evolution*, **11**, 725–736.
- Graur, D. and Higgins, D. G. (1994). Molecular evidence for the inclusion of cetaceans within the order Artiodactyla, *Molecular Biology and Evolution*, **11**, 357–364.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. and Vail, P. R. (1988). Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycle of sea-level change, Sea-level-Changes: An Integrated Approach (eds. C. K. Wilgus, B. S. Hasting, G. C. St. C. Kendall, H. Posamentier, C. A. Ross and J. C. Van Wagonar), *Society of Economic Paleontologist and Mineralogist Special Publication*, **42**, 71–108.
- 環境庁自然保護局野生生物課 編(1991). 『日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック(脊椎動物編)』, 日本野生生物研究センター, 東京.
- King, J. E. (1983). *Seals of the World*, 2nd ed., Oxford University Press, Oxford.
- Kohno, N. (1996). The Oligo-Miocene aquatic arctoid carnivore *Potamotherium*, and its bearing on the relationship of pinnipeds, *Resumes, La Readaptation au Milieu Aquatique, Poitiers, Septembre 1996* (eds. J-M. Mazin, P. Vignaud and V. de Buffrenil), 22–23, Universite de Poitiers, Poitiers.
- Kohno, N. (2004). Ecological shift in the otariid pinnipeds from pelagic to inshore: Evidence from the Middle Miocene record of the North Pacific, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, p. 79A.
- 甲能直樹(2005). 鰭脚類における系統進化, 食性の多様化, 古環境変遷の連鎖, 化石, **77**, 34–40.
- Kohno, N. and Ray, C. E. (2008). Pliocene walrus from the Yorktown Formation of Virginia and North Carolina, and a systematic revision of the North Atlantic Pliocene walrus, *Geology and Paleontology of the Lee Creek Mine, North Carolina, IV* (eds. Clayton E. Ray, David J. Bohaska, Irina A. Koretsky, Lauck W. Ward and Lawrence G. Barnes), *Virginia Museum of Natural History in Association with the Smithsonian Institution Special Publication*, **14**,

39–80.

- Koretsky, I. A. and Sanders, A. E. (2002). Paleontology of the Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 1: Paleogene pinniped remains; the oldest known seal (Carnivora: Phocidae), *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **93**, 179–183.
- Ledje, C. and Arnason, U. (1996a). Phylogenetic analyses of complete cytochrome b genes of the order carnivora with particular emphasis on the caniformia, *Journal of Molecular Evolution*, **42**, 135–144.
- Ledje, C. and Arnason, U. (1996b). Phylogenetic relationships within Caniform Carnivores based on analyses of the mitochondrial 12S rRNA gene, *Journal of Molecular Evolution*, **43**, 641–649.
- Lento, G. M., Hickson, R. E., Chambers, G. K. and Penny, D. (1995). Use of spectral analysis to test hypotheses on the origin of Pinnipedia, *Molecular Biology and Evolution*, **12**, 28–52.
- Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Kao, D. J., DeBry, R. W., Adkins, R., Amrine, H. M., Stanhope, M. J., de Jong, W. W. and Springer, M. S. (2001). Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals, *Nature*, **409**, 610–614.
- McLaren, I. A. (1960). Are the Pinnipedia diphyletic?, *Systematic Biology*, **9**, 18–28.
- Miyata, T., Miyazawa, S. and Yasunaga, T. (1979). Two types of amino acid substitutions in protein evolution, *Journal of Molecular Evolution*, **12**, 219–236.
- Murata, Y., Nikaïdo, M., Sasaki, T., Cao, Y., Fukumoto, Y., Hasegawa, M. and Okada, N. (2003). Afrotherian phylogeny as inferred from complete mitochondrial genomes, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **28**, 253–260.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., O'Brien, S. J., Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E., Ryder, O. A., Stanhope, M. J., de Jong, W. W. and Springer, M. S. (2001). Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics, *Science*, **294**, 2348–2351.
- Nikaïdo, M., Rooney, A. P. and Okada, N. (1999). Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales, *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 10261–10266.
- Nikaïdo, M., Harada, M., Cao, Y., Hasegawa, M. and Okada, N. (2000). Monophyletic origin of the order Chiroptera and its phylogenetic position among Mammalia, as inferred from the complete sequence of the mitochondrial DNA of a Japanese megabat, the Ryukyu flying fox (*Pteropus dasymallus*), *Journal of Molecular Evolution*, **51**, 318–328.
- Nikaïdo, M., Matsuno, F., Hamilton, H., Brownell, R. L., Jr., Cao, Y., Ding, W., Zuoyan, Z., Shedlock, A. M., Fordyce, R. E., Hasegawa, M. and Okada, N. (2001). Retroposon analysis of major cetacean lineages: The monophyly of toothed whales and the paraphyly of river dolphins, *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 7384–7389.
- Nikaïdo, M., Hamilton, H., Makino, H., Sasaki, T., Takahashi, K., Goto, M., Kanda, N., Pastene, L. A. and Okada, N. (2006). Baleen whale phylogeny and a past extensive radiation events revealed by SINE insertion analysis, *Molecular Biology and Evolution*, **23**, 866–873.
- Nishihara, H., Satta, Y., Nikaïdo, M., Thewissen, J. G., Stanhope, M. J. and Okada, N. (2005). A retroposon analysis of Afrotherian phylogeny, *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 1823–1833.
- Nishihara, H., Hasegawa, M. and Okada, N. (2006). Pegasoferae, an unexpected mammalian clade revealed by tracking ancient retroposon insertions, *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 9929–9934.
- Nowak, R. M. (1999). *Walker's Mammals of the World*, 6th ed., Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Repenning, C. A. and Tedford, R. H. (1977). Otarioid seals of the Neogene, *U.S. Geological Survey*

- Professional Paper*, **992**, 1–93.
- Repenning, C. A., Peterson, R. S. and Hubbs, C. L. (1971). Contributions to the systematics of the southern fur seals, with particular reference to the Juan Fernandez and Guadalupe species, *Antarctic Pinnipedia* (ed. W. H. Burt), Antarctic Research Series, 18, 1–34, American Geophysical Union, Washington, D.C.
- Repenning, C. A., Ray, C. E. and Grigorescu, D. (1979). Pinniped biogeography, *Historical Biogeography, Plate tectonics, and the Changing Environment*, 357–369, Oregon State University Press, Corvallis, Oregon.
- Rice, D. W. (1998). Marine mammals of the worlds, *Society for the Marine Mammalogy, Special Publications*, **4**, 1–231.
- Sakahira, F. and Niimi, M. (2007). Ancient DNA analysis of the Japanese sea lion (*Zalophus californianus japonicus* Peters, 1866): Preliminary results using mitochondrial control-region sequences, *Zoological Science*, **24**, 81–85.
- Sarich, V. (1969). Pinniped origins and the rate of evolution of carnivore albumins, *Systematic Zoology*, **18**, 286–295.
- Sasaki, T., Nikaido, M., Hamilton, H., Goto, M., Kato, H., Kanda, N., Pastene, L. A., Cao, Y., Fordyce, R. E., Hasegawa, M. and Okada, N. (2005). Mitochondrial phylogenetics and evolution of Mysticete whales, *Systematic Biology*, **54**, 77–90.
- Sasaki, T., Nikaido, M., Wada, S., Yamada, T. K., Cao, Y., Hasegawa, M. and Okada, N. (2006). *Balaenoptera omurai* is a newly discovered baleen whale that represents an ancient evolutionary lineage, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 40–52.
- Sato, J. J., Wolsan, M., Suzuki, H., Hosoda, T., Yamaguchi, Y., Hiyama, K., Kobayashi, M. and Minami, S. (2006). Evidence from nuclear DNA sequences sheds light on the phylogenetic relationships of Pinnipedia: Single origin with affinity to Musteloidea, *Zoological Science*, **23**, 125–146.
- Shimamura, M., Yasue, H., Ohshima, K., Abe, H., Kato, H., Kishiro, T., Goto, M., Munechika, I. and Okada, N. (1997). Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within eventoid ungulates, *Nature*, **388**, 666–670.
- Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals, *Bulletin of American Museum of Natural History*, **85**, 1–350.
- Tedford, R. H. (1976). Relationships of pinnipeds to other carnivores (Mammalia), *Systematic Zoology*, **25**, 363–374.
- Thorne, J. L., Kishino, H. and Painter, I. S. (1998). Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution, *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 1647–1657.
- Vrana, P. B., Milinkovitch, M. C., Powell, J. R. and Wheeler, W. C. (1994). Higher level relationships of the arctoid Carnivora based on sequence data and “total evidence”, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **3**, 47–58.
- 和田一雄, 伊藤徹魯(1999). 『鯨脚類 [ききやくるい] アシカ・アザラシの自然史』, 東京大学出版会, 東京.
- Wagner, P. J. (2000). Phylogenetic analyses and the fossil record: Tests and inferences, hypotheses and models, Deep Time: Paleobiology’s Perspective. A Special Volume Commemorating the 25th Anniversary of the Journal of Paleobiology (eds. D. H. Erwin and S. L. Wing), *Paleobiology*, **26** (Supplement to 4), 341–371.
- Wilson, D. E. and Reeder, D. M. (eds.) (2005). *Mammal Species of the World*, 3rd ed., The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Wolf, J. B. W., Tautz, D. and Trillmich, F. (2007). Galápagos and Californian sea lions are separate species: Genetic analysis of the genus *Zalophus* and its implications for conservation

- management, *Frontiers in Zoology*, **4**, 20.
- Wozencraft, W. C. (1989). The phylogeny of the Recent Carnivora, *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* (ed. J. Gittleman), 495–535, Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Wozencraft, W. C. (1993). Order Carnivora, *Mammals Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* (eds. D. E. Wilson and D. M. Reeder), 279–344, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Wynen, L. P., Goldsworthy, S. D., Insley, S. J., Adams, M., Bickham, J. W., Francis, J., Gallo, J. P., Hoelzel, A. R., Majluf, P., White, R. W. G. and Slade, R. (2001). Phylogenetic relationships within the eared seals (Otariidae: Carnivora): Implications for the historical biogeography of the family, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **21**, 270–284.
- Wyss, A. R. (1987). The walrus auditory region and monophyly of pinnipeds, *American Museum Novitates*, **2871**, 1–31.
- Wyss, A. R. (1988). On “retrogression” in the evolution of the Phocinae and phylogenetic affinities of the monk seals, *American Museum Novitates*, **2924**, 1–38.
- Wyss, A. R. (1994). The evolution of body size in phocid: Some ontogenetic and phylogenetic observations, *Proceedings of San Diego Society of Natural History*, **29**, 69–75.
- Wyss, A. R. and Flynn, J. J. (1993). A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora, *Mammal Phylogeny: Placentals* (eds. F. S. Szalay, M. J. Novacek and M. C. McKenna), **2**, 33–52, Springer-Verlag, New York.
- Yang, Z. (1997). PAML: A program package for phylogenetic analysis by maximum likelihood, *CABIOS*, **13**, 555–556.
- Yang, Z., Nielsen, R. and Hasegawa, M. (1998). Models of amino acid substitution and applications to mitochondrial protein evolution, *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 1600–1611.
- Yoder, A. D., Burns, M. M., Zehr, S., Delefosse, T., Veron, G., Goodman, S. M. and Flynn, J. J. (2003). Single origin of Malagasy carnivore from an African ancestor, *Nature*, **421**, 734–737.
- Yonezawa, T. (2007). The phylogeny and evolution of Arctoidea, Ph.D. Dissertation, Department of Biosystems Science, The Graduate University for Advanced Studies, Hayama, Japan.
- Yonezawa, T., Nikaïdo, M., Kohno, N., Fukumoto, Y., Okada, N. and Hasegawa, M. (2007). Molecular phylogenetic study on the origin and evolution of Mustelidae, *Gene*, **396**, 1–12.
- Yonezawa, T., Kohno, N. and Hasegawa, M. (2008a). The monophyletic origin of sea lions and fur seals (Carnivora; Otariidae) in the Southern Hemisphere.
- Yonezawa, T., Nikaïdo, M., Kohno, N., Komiyama, T., Cao, Y., Okada, N., Horai, S. and Hasegawa, M. (2008b). The molecular phylogeny of Arctoidea as inferred from the mitochondrial genome and multiple nuclear genes.
- Yu, L., Li, Q. W., Ryder, O. A. and Zhang, Y.-P. (2004). Phylogenetic relationships within mammalian order Carnivora indicated by sequences of two nuclear DNA genes, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**, 694–705.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. and Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present, *Science*, **292**, 686–693.

Origin and Phylogenetic Evolution of Pinnipedia

Takahiro Yonezawa^{1,2}, Naoki Kohno³ and Masami Hasegawa^{1,2,4}

¹School of Life Sciences, Fudan University

²The Graduate University for Advanced Studies

³The Department of Geology and Paleontology, National Museum of Nature and Science

⁴The Institute of Statistical Mathematics

Pinnipedia is a clade of Carnivora (Mammalia), having paddle-like limbs via aquatic adaptation. The origin of and the phylogenetic relationships among Pinnipedia remain controversial. This article outlines the history of the phylogenetic studies of Pinnipedia and discusses phylogenetic problems from paleontological and geohistorical points of view. Additionally, we emphasize the importance of model selection in inferring phylogenetic trees.

Key words: Pinnipedia, Otariidae, Phocidae, Odobenidae, phylogenetic inference, divergence time estimation.