

●両生類と爬虫類と哺乳類

近年は、自然分類として単系統群(ある祖先とその祖先から派生したすべての子孫を含む群)のみを分類群として認めるべきとする分岐分類学が台頭しているため、先に掲げた爬虫類の古典分類には色々と問題点が指摘されています。というのも、古典分類では、分類群として、単系統でない群(側系統群)であっても良いという立場を取っているからです。まあ、分類哲学の違いなので、「知ったことか」と開き直れば別に構わないのですが……。

(補足的説明・読み飛ばしてもらっても可)~~~~~

ここで、系統学や分類学に詳しくないという方もいるかと思うので、単系統群と非単系統群について、簡単に説明しておきます。

単系統群とは、「共通祖先とそこから派生したすべての子孫からなる群」とされ、「共通祖先が持ち、子孫に受け継がれている形質(派生形質)を共有していることで、一つのグループにまとめることができます。例えば、ヒト・ワニ・ウニ・タコを考えると、ヒト・ワニは、背骨という共通の形質でまとめることができ、背骨を持つ共通祖先から由来していると考えられます。

一方、非単系統群は、概念としては、「側系統群」と「多系統群」に分けられます。

側系統群は「共通祖先とそこから派生した子孫の一部からなる群」で、「原始的な形質を共有する群」を指します。**多系統群は「共通祖先が属していない群」**で、一般的には「収斂による形質を共有している群」とされます。うん、わかりづらい！

例えば、共通祖先を持っていないのに、収斂進化によって同じような形質を持った動物がいた場合、その形質を使ってグルーピングしてしまうと、単系統ではないグルーピングしてしまうことになります。ヒト・ワニ・ウニ・タコの例で言えば、「眼を持つ」という形質でグルーピングすると、「ヒト・ワニ・タコ」というグループができますが、これは多系統群です。脊椎動物の眼と軟体動物の眼は、収斂進化によるもので、同じ共通祖先から受け継いだものではないからです。有胎盤類のオオカミと有袋類のタスマニアタイガーを同じグループにしても、やはり多系統群となります。

一方、共通祖先に由来するグループの中で、多くのメンバーが共有している原始的な形質を元にグルーピングを行った時に、その原始的形質を進化によって失っているメンバーが外されてしまう場合があり、こうした本来含まれるべきメンバーがハブられているものを側系統群と言います。例えば、ムカシトカゲ・トカゲ・カメ・ヘビを

分ける場合、「四肢を持つ」という原始的形質を元にグルーピングすると、「ムカシトカゲ・トカゲ・カメ」がグループになり、トカゲと近縁なはずのヘビが外されてしまいます(いうまでもなくヘビは二次的に四肢を失っているだけ)。

個々の形質ごとに見れば、多系統群と側系統群は容易に区別できそうですが、実際の系統樹や樹形で見ると、この両者の区別が厳密には難しいので、単系統群・非単系統群というシンプルな2分法を使う人もいます。いずれにしても、ここで挙げた例のように、「非単系統群は分類群として正しくない」感じが否めませんね。ヒトとタコを一緒にするものかどうかと思うし、トカゲとヘビを引き離すのも可哀想です。なので、分岐分類学者は「単系統群至上主義」を採ります。一方、伝統的な分類学が側系統群を認める背景としては、従来は、分類上重要と考えられる形質の有無、形質の組み合わせや全体の類似性に基づいて分類が行われてきた、という点があります。何が分類上重要な形質なのかは、分類学者の考え方如何・さじ加減なのですが、こうした**古典分類の利点は、直感的に分かりやすい、使いやすい分類ができる**という点にあります。

例えば、ヒト、シーラカンス、サメを分類するとしたら、分岐分類では、分岐図(系統樹に似た、分岐順序を示した図)を書いた上で、共有している形質が多いとして、ヒト・シーラカンスのグループを作るでしょう。でも、古典分類では、「シーラカンス・サメ」を魚類として一括します、だって、どう見たって魚だから¹。

そういう意味では、古典分類は人間の分類的直感とは整合性が高く、安定した(保守的な?)分類体系なので、使い勝手はいいのです。**ま、どこまでサイエンティフィックなのか、という問題はあるとしても。**

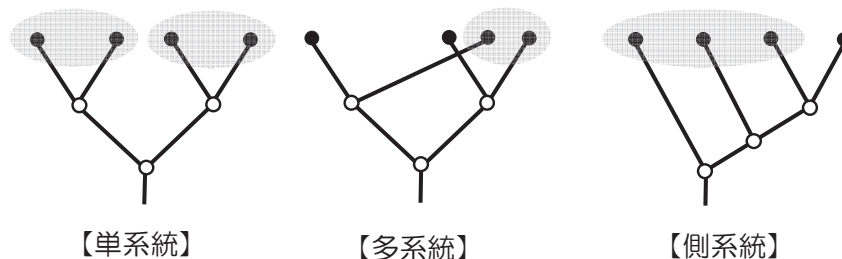


図4 単系統・多系統・側系統の概念図

¹ もう少し真面目に書くと、魚に代表される水中生活者としてのライフスタイルやニッチの開拓・維持を可能にしている「鍵となる形質」や「形質の組み合わせ」を分類上重要な形質とみなしており、進化の段階とか適応帯を念頭に置いていると言えます。後述のように、従来の分類学が、進化した恐竜に過ぎない鳥類を独立の綱にしているのは、飛行を可能にした羽毛・翼を重要な形質として重視し、それを以て新たなライフスタイル・適応帯・進化段階に進出した、と考えているからです。

~~~~~(本編戻りますよ~)

まず、無弓亜綱ですが、かつて無弓亜綱とされたカメ類は、解剖学的特徴や DNA から、二次的に側頭窓を失った双弓類であると判明しました。合わせて、分岐分析などから、無弓亜綱自体が人為的な分類群であることが明らかになり、近年の分類では、無弓亜綱を解体しているものもあります。

そもそも、爬虫類はれっきとした自然分類群(単系統群)なのか？と問われれば、実際、爬虫綱の設定以来、爬虫類の単系統性は議論的になってきました。爬虫類のいくつかの大きな系統は、それぞれ両生類の別々の株から進化してきたとする意見は古くからあり、爬虫類全体を真爬虫類と擬爬虫類、あるいは竜態類と獣態類の2大系統に初期において大きく分岐したとする見方もありました。今日では、爬虫類が側系統群であることは広く認められています。すごく怒られることを承知でいえば、四足動物から、両生類・鳥類・哺乳類を差し引いた残りものが十把一絡げに「爬虫類」と呼ばれている、といった感じでしょうか(すいません、どの方面から一番怒られるのか分かりませんが、ごめんなさい)。

ここで、有羊膜類(羊膜<sup>2</sup>をもつグループ；爬虫類・鳥類・哺乳類が含まれる)の系統関係を見てみましょう。いわゆる「爬虫類」の中では、単弓類(哺乳類を含む)は単系統であるとされ、双弓類<sup>3</sup>もそれ自体単系統群とされます。現生爬虫類をはじめ、爬虫類のほとんど(ワニ、トカゲ、ヘビ、カメ、恐竜、魚竜、翼竜、首長竜 etc)は双弓類(とそこから派生したグループ)に含まれますから、爬虫類=双弓類とみなしてもいいくらいです。側系統群であるかつての「爬虫類」を解体して、双弓類を爬虫類と呼べば、単系統群になって都合がいいじゃないか、という意見が出てくるのも、無理からぬ話です(まあ、その場合、鳥類は爬虫類(双弓類)に含まれてしまうので、文句が出そうですが、鳥類を除外すると、爬虫類がまた側系統群になってしまいます。とりあえず、鳥・恐竜問題は、今回は脇に置いておきます)。

で、爬虫類さんはそれでいいのですが、そうなると、単弓類(とその子孫である哺乳類)の立場が微妙になります(理屈から言えば、哺乳類も単弓類の子孫ですので、哺乳類までをまとめて「単弓類」と呼んじやたって、別にいいわけですが)。ここで、単弓類・哺乳類が単系統群である以上、爬虫類(ここでいう双弓類とその子孫)とは別

<sup>2</sup> 胎児と羊水を包む胚膜のひとつ。(編注)

<sup>3</sup> 首長竜や魚竜のように下側側頭窓が退化したものを「広弓類」と呼んでいましたが、現在は双弓類に含まれます。

の系統ということになります。

というわけで、ここまでの話をまとめると、両生類から爬虫類(双弓類)が進化したのと同様に、両生類から単弓類(哺乳類含む)が別個に進化したという図式になります。かつては、両生類→爬虫類→(哺乳類型爬虫類)→哺乳類という図式でしたが、いまではこのあたりの図式が様変わりしているのです。とはいえ、昔と比べて系統樹自体が大きく変わったというよりも、かつて「爬虫類」に含まれていた単弓類(哺乳類を除く、いわゆる「哺乳類型爬虫類」)が爬虫類からハブられた結果、両生類→爬虫類、両生類→(単弓類)・哺乳類、という形になった、というべきでしょう。

だもんで、synapsid を「哺乳類型爬虫類」を訳すのは問題だということになります。実際に、論文中では、非哺乳類型単弓類(non-mammalian synapsid)という表現があり、synapsid を「哺乳類型爬虫類」と訳した場合、「非哺乳類型-哺乳類型爬虫類」となり、なんのこっちゃわからん事態に陥ります。ここまでの説明を振り返ってもらえれば、非哺乳類型単弓類とは、「単弓類(哺乳類を含む)のうち、哺乳類を除いた連中」という程度の意味になります。

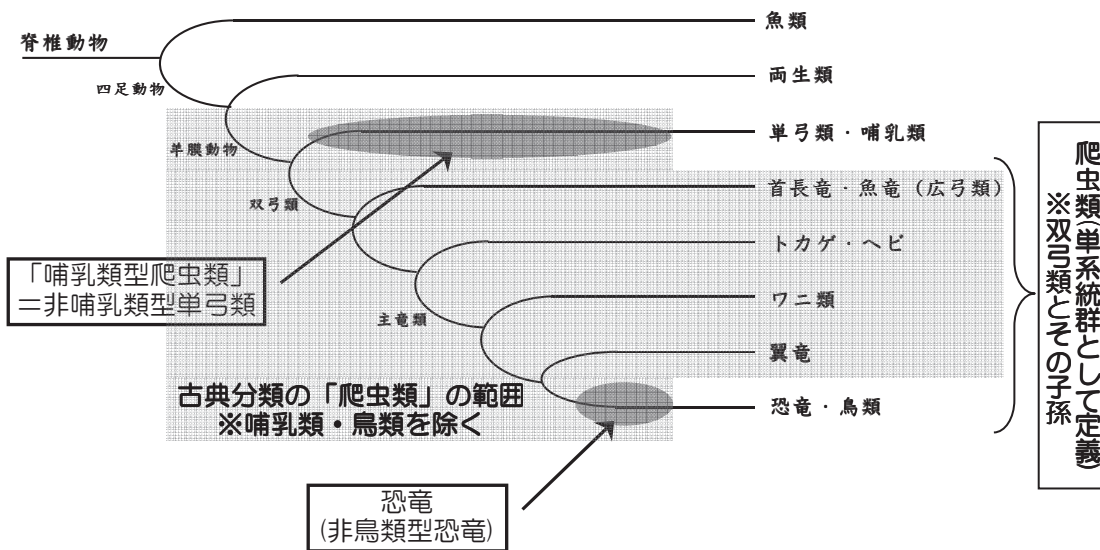


図5 有羊膜類のすごく大雑把な系統関係

## ●哺乳類の起源と夜行性

で、ようやく本論ですが、単弓類(非哺乳類型単弓類)における夜行性という習性が推定できたよ、っていうのが論文のテーマです。

哺乳類には広範囲に夜行性の習性が見られること(陸生哺乳類の約半数)から、伝統的に、夜行性は哺乳類における祖先的な形質とみなされてきました。また、哺乳類の起源にも夜行性の習性が関わっているような漠然とした印象が持たれてきました。例えば、夜間の相対的に低い気温に対して、内温性や毛皮、急速な成長率などの形質が、また、暗闇での活動に対して、非視覚的センサーの発達に関係した脳の増大・複雑化などの形質がそれにあたります。古典的なイメージでは、恐竜に支配された中生代において、小型哺乳類は、捕食者たる恐竜を避けて闇夜にうごめく<sup>4</sup>、っていう感じです。

ですが、実際のところ、哺乳類を捕食するような小型肉食恐竜は夜行性だったとの研究<sup>5</sup>があり、この古典的イメージは正しくないようです。初期哺乳類は、夜行性というより、薄闇(夕方や明け方)を好んで活動していたようです。

となると、夜行性という習性はどこで獲得された形質なのでしょう？ 哺乳類になってから？ 哺乳類になる前から？ ということで、哺乳類以前の非哺乳類型単弓類における「夜行性」の分布を調べてみた、というのがこの論文です。

ちなみに、日周期活動パターンは大きく4つに分けられます(日本語訳は便宜上付けたものなのであしからず)。

- ・ 昼行性 (diurnal)
- ・ 夜行性 (nocturnal)
- ・ 全日性 (cathemeral) : 昼夜ともに活動
- ・ 薄闇性 (crepuscular) : 日没・夜明け頃に活動

## ●夜行性の判定

石炭紀からジュラ紀にかけての24種の単弓類を対象として、<sup>がんか</sup>眼窩と強膜輪のサイズを測定し、その比率から「夜行性」である確率を求めてみました。

---

<sup>4</sup> 鳥や爬虫類は4色型色覚(赤・緑・青・紫外線)を持つのにに対し、多くの哺乳類では2色型色覚しかない。人間をはじめとする霊長類では3色型色覚を持つ。俗説によれば、哺乳類は中生代を通じた長い夜行性の生活により色覚を2色まで減らしたためとされる。霊長類では二次的に3色型が復活し、高い色度識別が果実等の発見に有利だったとされる。

<sup>5</sup> Schmitz, L., Motani, R., 2011, Nocturnality in Dinosaurs inferred from scleral ring and orbit morphology, *Science*, 332, 705-708p. 同様の手法で恐竜の夜行性を研究。ジュラペナトルは夜行性、始祖鳥は昼行性とのこと。