

一般公開シンポジウム



公開シンポジウム I

**進化哺乳類学の最前線 I～古環境・形態・ゲノムから見た有胎盤類の初期進化～
Frontiers in evolutionary mammalogy I. Initial evolution of placental mammals revealed by paleoenvironmental study, morphology, and genomicsa.**

現在の地球上には 5400 種以上の哺乳類が生息しており、形態学的にも生態学的にも著しい多様性を呈している。こうした哺乳類の多様性は、いつ、どのように獲得されたのだろうか？ 本シンポジウムでは現生哺乳類の中でも特に有胎盤類に焦点をあて、その初期進化の実像に迫りたい。まず哺乳類の進化の全体像を理解するために最新の分子系統学的研究により明らかになってきた哺乳類のゲノム系統樹と分岐年代を概観し、その初期進化の舞台となった白亜紀後期から古第三紀にかけての古環境を詳解する。そして最新の古生物学およびゲノム進化学から明らかになってきた初期の有胎盤類とその後の著しい多様化についての研究詳解を行う。

Currently, more than 5400 species of mammals are living on Earth, and showing remarkable diversity in both terms of the morphology and ecology. Then, how and when the mammals obtained such a tremendous diversity? First, for understanding the whole picture of the mammalian evolution, an overview of the phylogenomic time tree of the placental mammals revealed by the latest genomic study will be provided. Subsequently, the paleoenvironment of the Cretaceous and the Paleogene when the initial evolution occurred will be discussed. Finally, the ancestral placental mammals gradually revealed by the paleontological and genomic studies will be discussed.

企画：米澤隆弘（東京農業大学）・甲能直樹（国立科学博物館）

【スケジュール】

- 9:00- 9:15 **趣旨説明**
 米澤 隆弘（東京農業大学）
- 9:15- 9:50 **Deciphering the Phylogeny and Timing of the Placental Mammal Radiation**
 Springer, S. Mark（米国・カリフォルニア大学リバーサイド校）
- 9:50-10:25 **Terrestrial environment during the early stage of placental mammal evolution**
 堀内 順治（東京学芸大学附属国際中等教育学校）
- 10:25-10:35 休憩
- 10:35-11:10 **Mammalian phylogenetics: do fossilizable data help or hinder attempts to reconstruct the Mammalian Tree of Life?**

Asher, J. Robert (英国・ケンブリッジ大学) Skype 中継
11:10-11:45 **Bridging molecular evolution and phenotypic evolution**
岸野 洋久 (東京大学)
11:45-12:00 総合討論

Deciphering the Phylogeny and Timing of the Placental Mammal Radiation

有胎盤哺乳類の系統と放散年代の解読

Mark S. Springer (University of California, Riverside, USA)

マーク・S・スプリングー (米国・カリフォルニア大学リバーサイド校)

Higher-level relationships among placental mammals have mostly been resolved by molecular data sets, but several nodes remain problematic including the placental root, the Laurasiatheria polytomy, and the phylogenetic placement of tree shrews. Phylogenomic data sets and coalescence methods that account for incomplete lineage sorting hold promise for resolving these difficult nodes, but key assumptions of these methods (no gene tree reconstruction error, no intralocus recombination) are routinely violated in studies of the placental radiation that have employed summary coalescence methods. An additional problem with published phylogenomic data sets is paralogous and non-homologous sequences. I also discuss a novel approach for inferring the phylogeny of placental mammals with retroposon insertions in the framework of the multispecies coalescent. Beyond phylogenetic relationships, deciphering the timing of the placental mammal radiation is a longstanding problem in evolutionary biology. However, consensus on the tempo and mode of this diversification remains elusive. Nevertheless, an accurate timetree is essential for understanding the role of important events in Earth history (e.g., Cretaceous Terrestrial Revolution, KPg mass extinction) in promoting the taxonomic and ecomorphological diversification of Placentalia. Archibald and Deutschman described the Explosive, Long Fuse, and Short Fuse models for the diversification of placental mammals. More recently, the Soft Explosive and Trans-KPg models have emerged as additional hypotheses for the placental radiation. Here, I review molecular and paleontological evidence for each of these five models including the identification of general problems that can negatively impact divergence time estimates.

有胎盤類の高次分類群間の系統関係は分子データによりほぼ解明されたが、有胎盤類のルートの位置、ローラシア獣類の多分岐、ツパイの系統的位置づけといったいくつかの問題が未解明のまま残されている。ゲノム系統学的データと **incomplete lineage sorting**(祖先多型が各系統で独立に固定する状況)を考慮したコアレスセント法により、こうした難しい系統関係を解明出来ると期待される。しかしながら、これらの手法のキーとなる重要な仮定(正しい遺伝子系統樹が推定されていることや各遺伝子座内では組換えがないこと)は、有胎盤類の放散に関する要約的コアレスセント法を用いた研究では、成り立たないことが多い。報告されたゲノム系統学的データにはパラローガスや非ホモローガスなシーケンスが含まれていることも問題である。本発表では、種間コアレスセントの枠組みでレトロポ

ゾンの挿入により有胎盤類の系統樹を推定する新規の手法を詳解する。系統樹推定の問題に加えて、有胎盤類の放散の年代は、進化生物学において長年に亘り議論が続いている問題である。有胎盤類の放散的多様化がいつどのように起きたのか統一見解が得られていない。正確な分岐年代を推定することは、白亜紀の陸生革命や白亜紀-古第三紀境界大量絶滅といった地球史上の重要なイベントが有胎盤類の分類学的・生態形態学的多様化にどのような役割を果たしてきたのかを理解する上で必要不可欠である。Archibald と Deutschman は、有胎盤類の多様化を説明するために、爆発的放散モデル、長期結合モデル、短期結合モデルを示した。近年これらに加えて、ゆるやかな爆発的放散モデルや白亜紀-古第三紀境界横断モデルが、有胎盤類の放散に関する新しい仮説として提唱されている。本発表において私は分子および古生物学的証拠に基づき、分岐年代推定に悪影響を与える一般的な問題の識別とあわせて、これら5つのモデルを概説したい。

Terrestrial environment during the early stage of placental mammal evolution.

有胎盤類進化の初期段階における陸生環境

Junji Horiuchi (Tokyo Gakugei University International Secondary School)

堀内順治 (東京学芸大学附属国際中等教育学校)

The transition from the gymnosperm-dominated Mesophytic to the angiosperm-dominated Cenophytic was already completed by the Maastrichtian, the last stage of the Cretaceous era. By this stage, at least some of the angiosperms were already canopy-forming trees. There were four major and two minor palynofloristic provinces during the Late Cretaceous (partly extending to the Early Paleogene). During the early stage of placental mammal evolution, the climates in mid latitudes were mainly humid and temperate to partly subtropical. The latitudinal temperature gradient was small, which allowed the deciduous forest to spread further north compared to the present. Some plants endemic to Asia, but known as fossils in North America, dispersed not only via the Bering Land Bridge but also via the North Atlantic Land Bridge with subsequent spread across Europe and the Turgai region to reach Asia. What was the terrestrial environment during the early stage of placental mammal evolution like in Japan? Recent knowledge based on Early Paleocene flora from Japan will briefly be introduced.

裸子植物を中心とした中植代植物相から被子植物を中心とした新植代植物相への遷移は、白亜紀最後の地質年代にあたるマーストリヒト期には既に完成していた。マーストリヒト期までには、林冠を形成する木生の被子植物が出現していた。白亜紀後期（一部、古第三紀前期を含む）は、四つの主要な花粉植物区と二つの花粉植物亜区が存在していた。有胎盤類進化の初期段階においては、中緯度地域は主に湿潤であり、温帯から一部亜熱帯の気候であった。緯度による気温勾配は小さく、落葉広葉樹林帯は現在にくらべて北方にまで広がっていた。アジア固有の植物種の中には、化石種が北アメリカから産する種もあるが、これらはベーリング陸橋経由だけでなく、北大西洋陸橋を経由しヨーロッパとツルガイ地域を越えてアジアに到達したものもある。有胎盤類進化の初期段階での日本の陸上環境はどのようなものであったのだろうか？日本の前期暁新世の植物群から得られた近年の知見を紹介したい。

Mammalian phylogenetics: do fossilizable data help or hinder attempts to reconstruct the Mammalian Tree of Life?

哺乳類の系統学：化石として残り得るデータは哺乳類の生命の樹の構築に役立つのか？
妨げになるのか？

Robert J. Asher (University of Cambridge, UK)

ロバート・J・アッシャー (英国・ケンブリッジ大学)

The decay inherent in fossilization greatly reduces the amount of information available for understanding extinct species. The possibility that such decay influences phylogenetic reconstruction in a non-random way is worth serious consideration. Mammals in particular are worth consideration due to the taxonomic richness of their teeth, which are simultaneously the most common anatomical elements known from the fossil record. At least for some clades, characters phylogenetically informative for key nodes may be the first ones to decay when an animal dies. The extent to which such bias is widespread has major, potential effects on any biological investigation seeking to understand extinction, diversity, and character evolution over the course of Earth history. Here, I discuss the mammalian Tree of Life which benefits from a well-corroborated topology and a rich fossil record and use datasets that sample across partitions that are decay-resistant (e.g., the dentition) and decay-prone (e.g., DNA). I ask if taxa with well-corroborated phylogenetic affinities exhibit properties of bias (e.g., long branch attraction, stem-ward slippage) with the removal of decay-prone partitions. Results so far indicate that bias is indeed apparent in some datasets, but not others, and is not an inherent property of hard-tissue characters across vertebrate groups. I further discuss techniques of character sampling, implied weighting, and data-combination that can potentially maximize the ability of paleontologists to accurately infer the branching pattern of the Tree of Life, even for fossils which are missing most or all of the soft tissues and molecular data available for living species.

化石化に伴う損壊により、絶滅種を理解する上で必要な情報量は大きく損なわれる。そのような損壊が系統樹推定に非ランダムな影響を与える可能性は深く考慮すべき問題である。特に哺乳類に関しては熟慮するに値する。哺乳類の歯には分類学的な多様性が見られると同時に、歯は化石記録から得られる最も一般的な解剖学的な要素だからである。いくつかの系統群に関しては、キーとなるノードの系統学的情報を持つ形質は、生物の死とともに速やかに失われる。そのようなバイアスがどの程度まで広く及ぶのかは、地球史を通しての絶滅、多様性、そして形質進化に関するあらゆる生物学分野に重要かつ深刻な影響を与える。本発表では、樹形がよく確立されており化石記録も豊富な哺乳類の生命の樹について詳解し、また歯列などの失われにくい形質群と DNA などの失われやすい形質群から

得られたデータの使用について議論したい。よく確立した近縁な系統群は、失われやすい形質を取り除いていくと、ロングブランチャトラクションや基部側へ誘引など系統推定上のバイアスを示すだろうか？結果は、いくつかのデータセットに限り明確なバイアスを示したものの、多くのデータではそのようなことはなく、脊椎動物全体に見られる硬組織が本質的に持っている問題とはいえない。本発表では、さらに形質サンプリングや暗黙の重み付け、データの組合せのテクニックについて議論したい。これらは、現生種で利用可能な軟組織や分子データが全く、もしくは、ほぼ欠如している化石種も含めて、古生物学者たちが生命の樹の分岐パターンを正しく推定する能力を最大限に高めうる。

Bridging molecular evolution and phenotypic evolution

分子進化と表現形質の進化の橋渡し

Jiaqi Wu¹, Takahiro Yonezawa², Hirohisa Kishino³

(1 Tokyo Institute of Technology; 2 Tokyo University of Agriculture; 3 University of Tokyo)

呉 佳齋¹, 米澤 隆弘², 岸野 洋久³

(1 東京工業大学, 2 東京農業大学, 3 東京大学)

Some phenotypic traits, such as sociality, feeding behavior, breeding behavior, are less polymorphic within species compared with inter-species diversity. The neutral theory of molecular evolution asserts that among mutations fixed to the population, advantageous mutations are rare. In other words, while natural selection drives evolution of traits directly, it has much less effect on evolution at the molecular level. Therefore, the molecular evolutionary rate is expressed as the product of the mutation rate and the proportion of the mutations which are neutral. By extending this theory to genome evolution, the branch lengths of the multi-loci phylogenetic trees can be decomposed into gene effect, branch effect, and gene-branch interaction. The gene effect represents the among-genes variation of molecular evolutionary rates. The branch effect expresses the among-branch variation of the product of mutation rates and evolutionary times, enabling robust estimation of the divergence times and the variation of genomic mutation rates. The gene-branch interaction, which expresses the among-branch variation of functional constraints, is a predictor for the association study and the ancestral states reconstruction. Based on the genomes from 89 placental mammals, our model suggested that the placental mammalian ancestors did not make groups, had seasonality in breeding, fed insects and were nocturnal. Genes involved in the brain and nervous system were detected for the trait of sociality, and the genes associated with seasonality in reproductive behaviors include those involved in meiosis, embryonic stem cell plasticity and sex hormone synthesis.

社会性、採餌行動、繁殖行動といった表現形質は、種間の違いと比べて種内では多型性が低い。分子進化の中立説によると、集団に固定した突然変異のうち、有利なものはごくわずである。言い換えると、自然選択は、直接的に形質進化を引き起こす一方で、分子レベルの進化にはほとんど影響を与えない。それゆえ分子進化速度は、突然変異率と中立な変異の割合の積として表現することが出来る。この理論をゲノム進化に拡張することで、複数座位の系統樹の枝の長さを、遺伝子効果、枝効果、遺伝子-枝相互作用の要素に分解することが出来る。遺伝子効果は、分子進化速度の遺伝子間でのバラツキを表す。枝効果は、突然変異率と進化的時間の積の枝間でのバラツキを表し、分岐年代推定やゲノム変異速度の変動のロバストな推定を可能にする。遺伝子-枝相互作用は、機能的制約の枝間での差異

を表し，関連解析や祖先形質推定の予測因子となる．89 種類の有胎盤類ゲノムに基づいた解析の結果，我々のモデルにより，有胎盤類の祖先は独居性で，季節繁殖を行う昆虫食の夜行性動物であることが示唆された．また脳や神経系に関する遺伝子群が社会性と関連していること，減数分裂や胚性幹細胞の可塑性，性ホルモン合成に関する遺伝子群が季節的繁殖行動と関連していることが明らかになった．

公開シンポジウムⅡ

進化哺乳類学の最前線Ⅱ～新生代哺乳類の進化における多様性の段階的激化：鯨偶蹄類を例に～

Frontiers in evolutionary mammalogy II. Escalation of diversification during the evolution of Cenozoic mammals: cases in cetartiodactyls.

新生代において、哺乳類はありとあらゆる環境に適応し、著しく多様化した。哺乳類の進化的刷新と多様化は徐々に拡大し、新生代のある時期に激化して現在に至っているように見える。そのような観点から、地球史レベルの環境変動を背景として、山河や平原のみならず海中にまで多様化の域を広げて世界中で繁栄している鯨偶蹄類に焦点を当てて、それぞれの分野で精力的な研究活動を行っている演者らに問題提起をお願いした。多様化の実体について地史的な視野で活発な討論を期待する。

Mammals have adapted to life in all environments of Earth during the Cenozoic. Although the morphological, taxonomical and ecological diversifications seem to be gradual in total, it seems dramatically escalated and intensified at certain times. This symposium will focus on the pattern and process of diversifications in the cetartiodactyls as examples of escalation of diversification in the Cenozoic mammals in the context of evolutionary and environmental changes through deep time. Three intensive researchers will give talks on those attractive topics in their respective fields to raise issues from each point of view.

企画：甲能直樹（国立科学博物館）・米澤隆弘（東京農業大学）

【スケジュール】

- | | |
|-------------|---|
| 13:00-13:20 | 趣旨説明
甲能 直樹（国立科学博物館） |
| 13:20-13:55 | 偶蹄類の生態的分化と形態的刷新
久保 麦野（東京大学） |
| 13:55-14:30 | 形態形質から読み解くハクジラ類の劇的な多様化と適応進化
木村 敏之（群馬県立自然誌博物館） |
| 14:30-14:45 | 休憩 |
| 14:45-15:20 | 新鯨類の進化史における多様性と懸隔性
Fordyce, R. Ewan（ニュージーランド・オタゴ大学） |
| 15:20-15:40 | コメント
長谷川 政美（統計数理研究所） |
| 15:40-16:00 | 総合討論 |

Ecological niche separation and morphological innovation of terrestrial artiodactyls
偶蹄類の生態的分化と形態的刷新

Mugino O. Kubo (The University of Tokyo)
久保 麦野 (東京大学)

Terrestrial artiodactyls are most diverse and abundant herbivorous ungulates in the world, which inhabit various environments ranging from arctic tundra to desert or from mountains to lowlands. They are also the most important mammals to humans, both economically and culturally, due to their role as husbandry animals. The initial evolution of artiodactyls occurred at the very beginning of Eocene and seems to be diversified after Miocene when global climate shifted toward cool and dry condition, which resulted in spread of grasslands. In this presentation, I will summarize their morphological innovation behind the diversification, such as unguligrade foot posture, rumination system, cranial appendices (horns, antlers, ossicorns) and skull morphology effective to herbivory, with a special emphasis placing on evolution of high-crowned molars (hypsodonty). I will also introduce our recent project elucidating relationship between ecology and morphology in artiodactyls using phylogenetic comparative methods, as well as paleoecological reconstruction of extinct artiodactyls from dental characteristics.

偶蹄類は陸生の草食有蹄類の中で、最も種数および個体数が多く、ツンドラなどの寒冷地から砂漠のような高温地、山岳地帯から平原まであらゆる陸域環境に生息し、繁栄しているグループである。またウシ、ヒツジ、ブタ、ラクダなどは家畜として、またレイヨウやシカは狩猟獣として、経済的にも文化的にも人との繋がりが極めて大きい。その進化は、始新世のごく初期に進行し、その後、中新世以降に地球環境の寒冷・乾燥化に伴う草原の拡大と同調的に、一気に多様化を果たしていく。本発表では、その多様化の背景にある形態的な刷新、すなわち蹄行性の獲得、反芻システムの確立、角の獲得、草食に特化した頭蓋形態の洗練などを概説する。特に草食偶蹄類の大臼歯の大型化（高歯冠化）進化について、近年の議論を整理し、イネ科植物に含まれる珪酸体がその進化に果たした役割について解説する。偶蹄類にみられる生態と形態の関連性について、発表者たちが取り組んでいる種間比較法を用いた解析や形態から化石種の古生態を復元する方法についても紹介したい。

Morphological perspective on the significant diversity and disparity in the evolution of
the Odontoceti

形態形質から読み解くハクジラ類の劇的な多様化と適応進化

Toshiyuki Kimura (Gunma Museum of Natural History)

木村 敏之 (群馬県立自然史博物館)

The Odontoceti is well known as one of the most diverse taxa of marine mammals. The oldest odontocetes are Early Oligocene. Major lineages of the modern Odontoceti were established by the end of the Oligocene. There was significant diversity and disparity of odontocetes in the Miocene. Emergence and diversification of the crown Delphinoidea roughly coincide with decline/extinction of the kentriodontids, the platanistoids, and the raptorial-feeding physeterids. Morphological features of fossil odontocetes suggest that some of them had adapted to completely different ecological niches in comparison with those of their modern relatives.

ハクジラ類は、海生哺乳類の中でも非常に多様な系統を含むことで知られている。ハクジラ類の最古の化石は下部漸新統より知られ、少なくとも漸新世末までには現在と同じ系統的な枠組みが成立していた。また中新世においては現生マイルカ上科の出現・繁栄と入れ替わるようにケントリオドン類やガンジスカワイルカ類の衰退・絶滅、噛み付き摂餌を行うマッコウクジラ類の衰退などが見られる。形態形質を手がかりとしてハクジラ類における劇的な多様化と適応進化を概観すると、それぞれの系統で現生グループとは全く異なる生態的な地位を獲得したグループが存在していたことが示唆される。

Diversity and disparity in the history of the Neoceti

新鯨類の進化史における多様性と懸隔性

R. Ewan Fordyce (University of Otago, New Zealand)

R. ユワン・フォルダイス (ニュージーランド・オタゴ大学)

Many recent advances elucidate the history of Neoceti: new specimens and new localities; improved phylogenetic analyses; studies of functional complexes; shape analyses; CT scanning; and changes in ocean gateways, paleoclimate, and productivity. Notable gaps (“dark ages”) are the Priabonian, Rupelian, Aquitanian, and Pleistocene. The oldest crown Cetacea are late Eocene (Priabonian) toothed archaic mysticetes from the east Equatorial Pacific and the Southern Ocean. One of these, the gigantic *Llanocetus*, was probably a suction feeder. Odontocetes, forming the sister clade to mysticetes, would have occurred in the Priabonian, but fossils have not been described. New research should elucidate the diversification of Neoceti at this time of cooling and changing oceanic circulation. Rare Rupelian Cetacea include small dolphins and toothed mysticetes. Highly disparate and widespread Chattian assemblages include species in the stem of “modern” groups, but no firm crown representatives. Aquitanian Cetacea are uncommon; whether this reflects dating problems, collecting effort, or cetacean habitat preferences is uncertain. From the Burdigalian onwards, global assemblages are widely distributed, speciose, and represent many Crown lineages; archaic groups went extinct. Pleistocene Cetacea could reveal speciation of neospecies linked to cooling cycles.

新鯨類の進化史については、新たな標本と新たな化石産地、系統解析の向上、形態機能的な研究、CT スキャンを用いた研究、海洋変動や古気候、海洋生産など、様々な観点からの研究の進展がめざましい。ただし、始新世-漸新世境界（3800-2800 万年前）、中新世前期（2300-2000 万年前）、および更新世（250-1 万年前）に、化石記録の顕著な空白がある。最古の新鯨類の記録は、始新世後期の東赤道太平洋域と南半球から知られる有歯髭鯨類で、そのうちの 1 つであるヤノケトウスは巨大で、おそらく吸引索餌であった。歯鯨類も同時期に出現したはずであるが、化石はまだ知られていない。新鯨類の多様化は、始新世末に起こった海洋循環の変化や寒冷化により説明されよう。漸新世前期（3400 万年前）には、希ながら小型のイルカ類と有歯髭鯨類が知られる。漸新世後期（2800-2400 万年前）になると、鯨類は多種多様となって現生種の仲間も出現するが、直接の祖先は明確ではない。中新世前期の化石は極めて少なく、これが年代推定の不確かさや標本蒐集の偏りによるのか、鯨類の生息地選択を反映しているのかは不明である。中新世中期以降、原始的種群は現生種群に代われ、各系統群の特徴も明瞭となって汎世界的に分布するようになった。更新世の鯨類の種分化は、周期的な寒冷化に関連しているかもしれない。