

完全変態昆虫内部の系統関係：NIP 法

塩基配列の置換を基にした分子系統解析によって、古くに分岐した系統間の分岐順序を推定するのは困難である。短期間に分岐していればなおさらである。時代が古くなるほど多重置換や復帰変異の可能性が高くなるし、それらを確率的に補正するにしても否応無く誤差が発生する。そのような場合には、滅多に起こらない変異を指標とする解析が有用となる。その一つは LINE や SINE の挿入を利用するものだが、これら転移因子はどちらかというと有害な変異なので長い時間を経ると取り除かれる傾向があり、古い時代の分岐の解析に用いるのは難しい。イントロンの有無を利用する方法もあるが、やはり長い時間が経つと失われたり、似た位置に独立に挿入されたりする可能性を排除できない。このため、新しい解析指標の開発が望まれていた。

古くに分岐した解析困難な系統関係の 1 つは、完全変態昆虫内部の系統関係である。完全変態昆虫 (Holometabolous insects) とは幼虫と成虫の間に蛹の時期を持つ昆虫で、単系統であることは多くの研究から確かである。完全変態昆虫には、大きなグループとして、鞘翅類 (Coleoptera: カブトムシ、カミキリムシ、ゲンゴロウ等)、膜翅類 (Hymenoptera: ハチ、アリ)、鱗翅類 (Lepidoptera: チョウ、ガ)、双翅類 (Diptera: ハエ、アブ、カ) の 4 グループがあり、他に小さいグループとして、脈翅類 (Neuroptera: 更に細分化して Megaloptera: ヘビトンボ、Neuroptera: アミメカゲロウ、Raphidioptera: ラクダムシに分けることもある)、隠翅類 (Siphonaptera: ノミ)、撚翅類 (Strepsiptera: ネジレバネ)、毛翅類 (Trichoptera: トビケラ)、長翅類 (Mecoptera: シリアゲムシ) が含まれる。隠翅類は長翅類から枝分かれしたグループで、毛翅類は鱗翅類の姉妹群であるとされる。これら 4 グループと双翅類は互いに近縁とされている。撚翅類は鞘翅類に近縁という説と双翅類に近縁という説があり解決を見ていない。グループ間の分岐年代は 3 億年前前後 (石炭紀) であると考えられている。

ゲノム解読の進展に伴って 4 大グループについてはそれぞれ代表的な種のゲノム配列が決定されている。すなわち、鞘翅類のコクヌストモドキ (*Tribolium castaneum*)、膜翅類のセイウミツバチ (*Apis mellifera*)、鱗翅類のカイコ (*Bombyx mori*)、双翅類のショウジョウバエ類 (キイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster*、ウスグロショウジョウバエ *Drosophila pseudoobscura* 等)、ガンビエハマダラカ (*Anopheles gambiae*)、ネッタイシマカ (*Aedes aegypti*) である。Savard らはゲノムから 185 個の遺伝子を取り出し、つなぎ合わせて系統解析することで、膜翅類が 4 大グループの内最も初期に分岐したという結果を得ている (Savard et al. 2006)。手法も最尤法、ベイズ法、最節約法を用い、遺伝子をブートストラップ法で取り出して解析したり、外群を変えたりして信頼性を検討している。しかしこの結果はそれまでの同様の解析と全く異なる結果であ

り、伝統的には鞘翅類が最初に分岐したと考えられていたため、検証が必要であった。

Krauss らは全く新しいアイデアでこの問題を検討した(Krauss et al. 2008)。彼らはイントロンが失われた後すぐそばに別のイントロンが挿入される場合があることを発見し、これを系統解析に応用することを考えついた。ここではこの手法を Near Intron Pairs (NIP) 法と呼ぶことにする。逆にイントロンが2つそばに挿入された後に片方が失われる場合があってもよさそうだが、実際にはその頻度は低い。これはイントロンがすぐそばに2つあると、スプライシングで間違えてエクソンを失う場合があるため進化的に不利であるからと考えられる。

彼らはまず、セイヨウミツバチとコクヌストモドキのゲノムから相同な遺伝子を抽出しそれぞれのイントロンの位置をセイヨウミツバチの遺伝子上にマップした。どちらのゲノムでも50nt未満の長さのエクソンは非常に少なく、ミツバチでは39/4798、コクヌストモドキでは8/1863であった。従って2つのイントロンが50nt未満の距離であることは滅多に無いと言える。続いてセイヨウミツバチとコクヌストモドキのイントロンの位置の間隔が50nt未満であるイントロンの組み合わせ189組を抜き出し、他の14種の生物でのイントロンの位置を調べた。内群としてキイロショウジョウバエ、ウスグロショウジョウバエ、ガンビエハマダラカ、ネッタイシマカ及びカイコ、外群としてエンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* (半翅類)、ヒトジラミ *Pediculus humanus* (虱類)、ミジンコ *Daphnia pulex* (甲殻類)、ゼブラフィッシュ *Danio rerio*、ニワトリ *Gallus gallus*、カタユウレイボヤ *Ciona intestinalis* (以上3種脊索動物)、ムラサキウニ *Strongylocentrotus purpuratus* (棘皮動物)、マンソン住血吸虫 *Schistosoma mansoni* (扁形動物)、イソギンチャク *Nematostella vectensis* (刺胞動物) を使用している。189組の内135組では外群と内群の両方で少なくとも1つずつは相同な配列が取れた。最終的に102組でどちらのイントロンの位置が祖先的か派生的かがわかった。内群と共通する派生的な位置のイントロンは、コクヌストモドキでは22個見つかったが、ミツバチでは1つも見つからなかった。これは鞘翅類が鱗翅類や双翅類と近縁で、膜翅類がそれよりも前に分岐したことを強く支持している。

しかし、独立に同じ位置にイントロンが挿入する可能性も残っている。例えば12組では外群に両方の位置のイントロンが観察された。1例では両方のイントロンがイソギンチャクで観察されたことから2つのイントロンが両方あるのが祖先型でそれぞれの系統でどちらかが失われた可能性がある。しかしイソギンチャクとミツバチで独立に挿入された可能性もある。他の3例も同様に両方のイントロンがあるのが祖先型かもしれない分布であった。残る8組の内、8組では独立に同じ位置にイントロンの挿入が起こっていることが示唆された。このように間違った系統を支持するようなイントロン組もあるが、その割合は低く詳しく調べることで区別できそうである。ちなみにミツバチ

の系統でのみイントロンの位置が変わっているのが 36 カ所、コクヌストモドキの系統でのみ変わっているのが 44 カ所見つかっている。

以上のことから大量の配列データを用いた場合でも、NIP 法を用いた場合でも膜翅類が最初に分岐したことが支持された。今後は形態からもこの系統関係が支持される形質が見つかることが期待される。一方で系統関係を反映しない挿入パターンがあることも事実であり、NIP 法も他の系統解析の手法と組み合わせて使用される必要がある。古い分岐の順序を知るためには単独の方法では十分ではない。異なる方法から同じ結果が導きだされることが重要である。新しい手法が開発されたことは歓迎すべきである。

Savard J, Tautz D, Richards S, Weinstock GM, Gibbs RA, Werren JH, Tettelin H, Lercher MJ.

Phylogenomic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of Holometabolous insects.

Genome Res. 2006 Nov;16(11):1334-8.

Krauss V, Thümmel C, Georgi F, Lehmann J, Stadler PF, Eisenhardt C.

Near intron positions are reliable phylogenetic markers: an application to holometabolous insects.

Mol Biol Evol. 2008 May;25(5):821-30.

2008/10/21

小島 健司 著

禁 無断複写転載