

研究の背景

20 世紀半ばに活躍した著名な遺伝学・進化学者ドブジャンスキーが、「進化を考慮しない生物学は何の意味もなさない」と述べているように、全動物種の 75% を占める巨大生物群である六脚類^{注1)} (広義の昆虫類) を知るためには、進化に基づく六脚類の系統関係の理解が極めて重要です。100 年以上の間、多くの研究者たちが色々な方面からの検討により六脚類の系統進化を議論してきました。

しかしながら、形態などのさまざまな形質比較から得られた結論はいずれも決め手を欠き、六脚類の初期分岐に由来する系統群、すなわち、「カマアシムシ類^{注2)}」(図 1 A)、「トビムシ類^{注3)}」(図 1 B)、「コムシ類^{注4)}」(図 1 C)、そしてこれら 3 群以外のすべてを含む「昆虫類 (狭義)」の 4 群の系統関係さえコンセンサスが得られない状況が続きました。このような中、膨大なデータセットを用いた遺伝子の塩基配列などに基づく客観的な分子系統解析が進められることになりました。そして、「1000 種昆虫トランスクリプトーム進化プロジェクト^{注5)}」などの巨大プロジェクトが立ち上がり、2014 年に、信頼性の高い六脚類の系統進化が提出され、六脚類の初期分岐は「欠尾類^{注6)} (= カマアシムシ類 + トビムシ類) + 有尾類^{注6)} (= コムシ類 + 昆虫類)」(「欠尾類 - 有尾類仮説」) と理解されるようになりました。

しかし、ごく最近、Du ら (Du et al., PNAS 121, e2408775121, 2024) は、データセットを追加し種々の統計学的手法を導入した分子系統解析を行い、現在のコンセンサスとは異なる、「カマアシムシ類 + [(トビムシ類 + コムシ類) + 昆虫類]」(カマアシムシ類が他のグループの姉妹群となるので、「カマアシムシ類 - 姉妹群仮説」と名付けられる) との六脚類の初期分岐を導きだしました。この新たな六脚類の系統学的理解はインパクトをもって受け取られ、その発表の一ヵ月後、他の研究者 (Azar, PNAS 121, e2418732121, 2024) による支持表明が行われたほどです。そこで本研究グループは、一旦、定まっていた六脚類の初期分岐をどのように理解すべきなのか、厳密に検討を行いました。

研究内容と成果

系統進化の検討において、膨大な遺伝子の塩基配列のデータセットを用いて、対象となる種群の類縁の遠近を推定する分子系統解析は最強のツールです。解析の結果からは、複数の妥当性の高い系統仮説が得られますが、その中でより高い確率で支持される系統仮説を選び出し、進化の道筋として結論づけることになります。しかし、進化は歴史的事実であり、確率論だけで理解できるものではありません。なぜなら、確率的には最も高くはなくても、それが起こったのであれば、それが正しい進化の道筋であるからです。このため、得られた (複数の) 系統仮説の妥当性を、非「遺伝子の塩基配列」情報、例えば形態学などの他のアプローチから得られた情報で検証することが重要です。

「欠尾類 - 有尾類仮説」が非「遺伝子の塩基配列」情報で検証され提出されたのと同様に、「カマアシムシ類 - 姉妹群仮説」も比較発生学、比較形態学^{注7)}などの情報により検証されています。しかしながら本研究グループが、その妥当性をさらに検討したところ、これらの検証は、系統学的にまったく意味をなさないことが明らかになりました。例えば、Du らはカマアシムシ類の特殊性を強調する目的で、比較発生学からの情報 (Machida, 2006、Fukui and Machida, 2006) を引用し、カマアシムシ類のみが「胚膜の体形成参加能^{注8)}」を保持すると述べましたが、これらの発生学的情報が発表された後に、Tomizuka and Machida (2015) によりトビムシ類もこの特徴を保有していること、カマアシムシ類とトビムシ類の両群による本特徴の保有は祖先形質共有^{注9)}と理解すべきであることも明らかになりました。また、Ikeda and Machida (1998) を引用して、トビムシ類とコムシ類の胚運動様式が共通しているとして両群の類縁を主張しましたが、この特徴はカマアシムシ類も共有していることが後の研究 (Machida, 2006、Fukui and Machida, 2006) で明らかになっています。さらに Du らは「カマアシムシ類 - 姉妹群仮説」のサポートとして比較形態学などからの情報を引用しており、例えば、トビムシ類とコムシ類の触角が節状触角^{注10)}

という形態学的特徴を共有していることを、両群の姉妹群関係を主張する論拠の一つとしました。しかし、これは祖先形質共有であるので系統学的議論の論拠にはなりません。

このように、Du らは六脚類の基部分岐の検証で、比較発生学からの情報を最も援用していますが、的外な議論がなされていたことが分かりました。系統を議論する上で重要なのは、「欠尾類－有尾類仮説」での検証で行われてきたように (Machida, 2006、Masumoto and Machida, 2006)、共有派生形質^{注11)}を探し出し姉妹群関係を見極めることなのです。例えば、Du らが注目した「胚膜の体形成参加能」についていえば、その保持ではなく、コムシ類と昆虫類の両群で、1) 胚膜が体形成参加能を放棄したこと、また、2) 第二の胚膜として羊膜が獲得されたことに注目すべきです (Ikeda and Machida, 1998、Sekiya and Machida, 2009)。この二つの特徴は両群の共有派生形質と理解されることから、結論として、コムシ類と昆虫類の姉妹群関係が導かれます。また、「内顎類」と総称されるカマアシムシ類、トビムシ類、コムシ類は、大顎、小顎が頬で被われる「内顎口」をもちますが、比較発生学においてはカマアシムシ類とトビムシ類の内顎口が共有派生形質と理解される欠尾類型内顎口、コムシ類のそれは本群の固有派生形質^{注12)}である双尾類型内顎口であることが知られており、このことから、カマアシムシ類とトビムシ類が姉妹群であるとの結論も導かれます (Tomizuka and Machida, 2015、図 2 A)。

さらに「カマアシムシ類－姉妹群仮説」は、上記の比較発生学に関わる特徴に関して、複数回の平行的な獲得を仮定しなければならず、節約的ではありません (図 2 B)。Du らへの支持を表明した Azar も彼らと同様の誤りを犯しています。以上のことから、六脚類の初期分岐に関しては、従来の定説通り、「欠尾類－有尾類仮説」が最も妥当であることが明らかになりました。

今後の展開

六脚類の初期分岐は長い間議論されてきましたが、現在、「欠尾類－有尾類仮説」が最も妥当な理解であることが再確認されました。今回の議論で明らかなように、比較発生学は系統進化を議論する上で非常に強力なツールです。本研究グループは、さらに多くの発生形質を詳細に検討することで、初期分岐にとどまらず六脚類の系統進化を議論し明らかにしていきます。

参考図

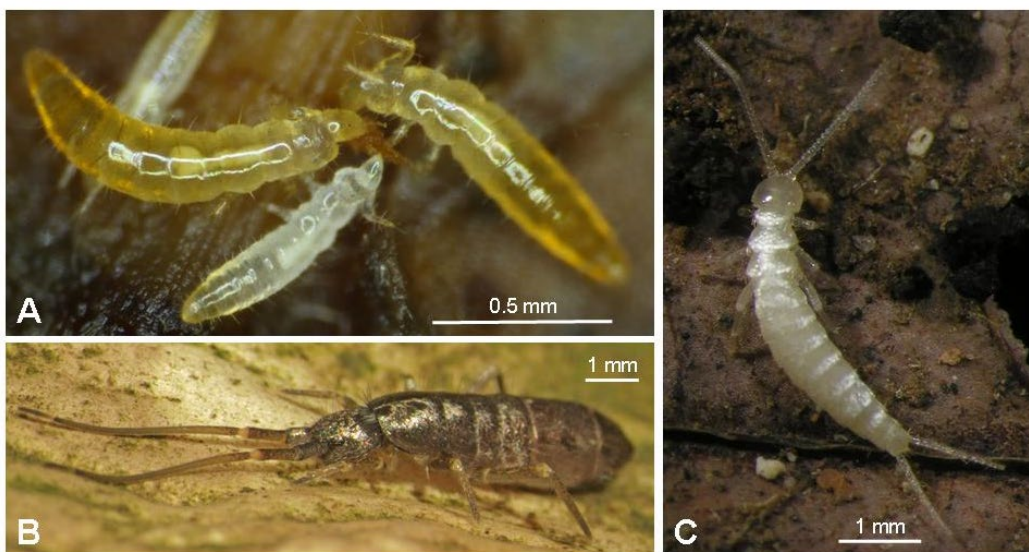


図1 (A) カマアシムシ類 (サイコクカマアシムシ 撮影：福井眞生子)、(B) トビムシ類 (デカトゲトビムシ 撮影：富塚茂和) と (C) コムシ類 (ウロコナガコムシ 撮影：関谷薫)。

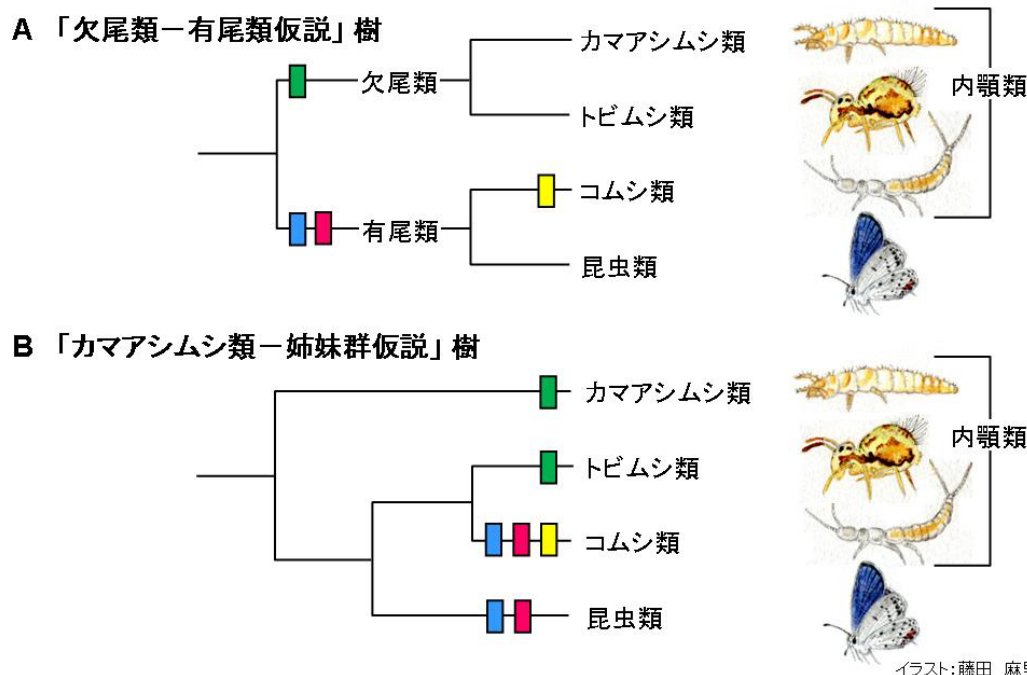


図2 発生形質の (A)「欠尾類－有尾類仮説」に基づく系統樹と (B)「カマアシムシ類－姉妹群仮説」に基づく系統樹へのマッピング。「欠尾類－有尾類仮説」樹では、発生形質はそれぞれの系統を特徴づける派生形質として最節約的にプロットされるが、「カマアシムシ類－姉妹群仮説」樹では、それぞれの発生形質で複数回の獲得を仮定しなければならない。青：胚膜の体形成参加能の放棄、桃：羊膜の獲得、緑：欠尾類型内顎口形成、黄：双尾類型内顎口形成。

用語解説

注1) 六脚類

広義の昆虫類。六脚類はカマアシムシ類、トビムシ類、コムシ類、そしてそれ以外のほとんど (99%) の六脚類を含む狭義の昆虫類からなる。カマアシムシ類、トビムシ類、コムシ類は非常に原始的で、翅の獲得には至っていない「無翅昆虫類」と総称されるグループに含まれる。昆虫類には、同じく翅をまだ獲得していないイシノミ類、シミ類、そして、膨大な多様性を誇る、翅を獲得した有翅昆虫類が含まれる。

注2) カマアシムシ類 (図1A)

体長1~2mmの土壌性昆虫で、前肢を鎌状に掲げているのでこの名前がある。より原始的な節足動物で知られている増節変態や節状尾節などの原始的な特徴を唯一もつ六脚類。

注3) トビムシ類 (図1B)

体長1~数mmの、個体数が多い土壌性昆虫で、腹部に特殊な跳躍器という器官をもち、飛び跳ねる。

注4) コムシ類 (図1C)

体長数mmの土壌性昆虫で、一对の尾 (尾毛) が特徴的。

注5) 1000種昆虫トランスクリプトーム進化プロジェクト

細胞内の全DNAの塩基配列情報を指す「ゲノム」に対して、細胞内の全転写産物 (すべてのRNA) を「トランスクリプトーム」と呼ぶ。「1000種昆虫トランスクリプトーム進化プロジェクト」(1K Insect Transcriptome Evolution (1KITE)) は、このトランスクリプトームを昆虫類1000種 (1K) について解析・比較することで、昆虫全体の系統進化を明らかにしようとする、13カ国・地域、43研究機関の研究者101名 (日本の研究者は10名) による国際研究プロジェクトである。1KITEの代表的な最初の成

果は、昆虫類全体の系統進化の大筋を論じた論文で、サイエンス誌に発表された (Misof et al. 2014)。

注 6) 欠尾類と有尾類

コムシ類と昆虫類は尾端に一对の尾 (尾毛) をもつ有尾類で、カマアシムシ類とトビムシ類はこの尾毛を欠く欠尾類。

注 7) 比較発生学、比較形態学

比較発生学とは、対象となる種群の発生現象を比較することで、各種群、それらの種群を含む全体の本質的特徴 (グラウンドプラン) を把握するとともに、これに基づいて系統学的議論を進展させる生物学の 1 分野。比較形態学はさまざまな形態学的情報を比較する。

注 8) 胚膜の体形成参加能

卵の胚以外の領域は胚膜 (漿膜と羊膜の 2 種類がある) という細胞層で被われる。胚膜は昆虫類では最終的に退化するが、より原始的な節足動物 (多足類や甲殻類) では退化せずに体壁に分化する。このように、退化せずに体の形成に関与する胚膜の能力のこと。

注 9) 祖先形質共有

祖先的な特徴を複数群が共有すること。ただし、祖先形質が群間で共有されたとしても、それらの群が近縁で単系統であるとはいえない。例えば、両生類、カメ目以外の爬虫類、鳥類、哺乳類は甲羅をもたないという祖先形質共有であるが、これらの群は単系統ではない。

注 10) 節状触角

六脚類の触角には節状触角と鞭状触角の 2 種類がある。節状触角は節状の環節が連なった触角で、筋肉が各環節にある。鞭状触角は長い糸状の鞭節、その基方にある短い 2 環節で構成される触角で、最基部の 1 節のみに筋肉がある。節状触角はトビムシ類とコムシ類 (カマアシムシ類は触角自体が退化) がもつもので、より原始的な節足動物 (多足類や甲殻類) の触角もこのタイプである。

注 11) 共有派生形質

二つの系統群がその共通祖先で派生的 (新たな) 形質を獲得した時、これらの 2 群での同形質を共有派生形質という。共有派生形質は両群の共通祖先で獲得されたと考えられるので、派生形質共有があれば、その両群は姉妹群であると判定できる。

注 12) 固有派生形質

ある派生形質を単一の系統群のみが保有する場合、その形質はその群の固有派生形質である。共有派生形質がある場合、それを保有する 2 群と両群の共通祖先を含む系統群にとっては、その形質は固有派生形質である。

研究資金

本論文は、科研費 [町田龍一郎: 基盤研究 C(19K06821)] のサポートで執筆されました。

掲載論文

【題 名】 Embryology cannot establish the “Protura-sister”.

(発生学は「カマアシムシ類-姉妹群仮説」を認めない)

【著者名】 R. Machida, M. Fukui, S. Tomizuka, Y. Ikeda, K. Sekiya, and M. Masumoto

【掲載誌】 *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*

【掲載日】 2025 年 1 月 29 日

【DOI】 10.1073/pnas.2423813122