

特集：アブラムシ生物学の新しい流れ

アブラムシの全ゲノム解説：その概要と今後の研究展望

基礎生物学研究所生物機能解析センター ^{しげ}重 ^{のぶ}信 ^{しゅう}秀 ^じ治

はじめに

アブラムシ（アリマキ）は、植物の師管液を吸って生きる半翅目に属する小型昆虫である。胎生単為生殖による凄まじい増殖力により集団で植物の栄養を奪うだけでなく、植物ウイルスを媒介し、世界中の農作物に深刻な被害を与え続けている。

害虫として悪名高い昆虫ではあるが、環境と生物のかかわりや生物間相互作用を研究することの重要性の認識が世界中で高まっている現在、アブラムシは特にこの分野の基礎研究のための新しいモデル生物として脚光を浴びている。季節の変化を感じて単為生殖と有性生殖を切換えたり栄養条件によって有翅・無翅を切替えたりする表現型可塑性、寄主植物の特異性、アリ類との共生や天敵テントウムシや寄生蜂との生態学的相互作用、共生微生物との絶対的栄養共生等、アブラムシをとりまく興味深い生命現象には枚挙に暇がない。

地球上に4,000種以上現存しているといわれるアブラムシの中で、実験室での継代維持が容易で基礎研究に供されることが多いエンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* のゲノムが2010年に解説された（表-1）。このゲノム情報がアブラムシの基礎生物学と農学研究の両面に大きなインパクトを与えたことは疑いない。本総説では、アブラムシゲノムの概要とポストゲノム研究の現状を述べ、今後のアブラムシ研究の展望について議論する。また、ゲノムプロジェクトがきっかけとなって、世界中のアブラムシ研究者が協力して様々な研究リソースの整備を進めている。有用な研究リソースをいくつか紹介する。

I エンドウヒゲナガアブラムシゲノムの概要

エンドウヒゲナガアブラムシのゲノムは、三つの常染色体と一つの性染色体Xからなり、ゲノムサイズは約500 Mbである。国際アブラムシゲノム解析コンソーシアム（IAGC）は、北米で採集した系統を、サンガー法による全ゲノムショットガンシーケンスによりその配列

を決定した。その成果であるドラフトシーケンスはPLoS Biology 誌に発表された（IAGC, 2010）（表-1）。その後、次世代DNAシーケンサーを利用してより精度の高いシーケンスデータが得られそれに基づいたゲノムアセンブリと遺伝子アノテーションがAcyrt_2.0というバージョンコードで公開されている。これらのデータはIAGCが運営しているデータベース AphidBase (<http://www.aphidbase.com/>)から自由に取得可能である。

1 昆虫最多の遺伝子数

32,737個の遺伝子が予測された。これは、これまでゲノムが読まれている昆虫として最多であり、ヒトよりも多い。遺伝子の総数が多い理由のひとつは遺伝子の重複が多いことである。2,000以上の遺伝子ファミリーがアブラムシ特異的に増幅している。また、アブラムシにしか見られない種特異的遺伝子も多い。

増幅していた遺伝子には、シグナル伝達や転写制御にかかわる遺伝子、ウイルス媒介に重要な働きをする膜輸送関連の遺伝子等が含まれている。遺伝子重複の生物進化における重要性は繰り返し指摘されるところである。これらの重複遺伝子がアブラムシのユニークな特性の分子基盤を解明するための糸口となるだろう。

一方で、進化的に広く保存されている遺伝子であるにもかかわらず、アブラムシでは失われている遺伝子群も明らかになった。免疫にかかわる遺伝子（後述）や尿素サイクルの酵素遺伝子等である。

このように進化の過程で遺伝子の重複と喪失の両方が頻繁に起きていることがアブラムシの遺伝子レパートリーの特徴である。

2 共生細菌ブフネラとの相利的な栄養共生

アブラムシは、餌である師管液に欠けている栄養分を合成してくれる共生細菌ブフネラ *Buchnera aphidicola* を「バクテリオサイト」と呼ばれる特別な細胞に収納して、1億年以上にわたり親から子へと受継いできた。アブラムシとブフネラはお互い相手なしでは生存が不可能なほど絶対的な相互依存関係にある。ブフネラの全ゲノムシーケンスは筆者らによりすでに発表済みであったが（SHIGENOBU et al., 2000）、宿主のゲノムと共生菌のゲノムがそろったうえで遺伝子レパートリーを比較すると、アブラムシと共生細菌という複数の異種生物が、ま

Genome Sequence of the Pea Aphid : the Overview and the Future Direction of Aphid Biology. By Shuji SHIGENOBU

（キーワード：アブラムシ、ゲノム、共生、免疫）

表-1 エンドウヒゲナガアブラムシゲノム解読結果の概要

ゲノムアセンブリ総長	541.7 Mb
予測遺伝子数	32,737 個
アブラムシ特有の遺伝子	37%
アブラムシ特異的に遺伝子重複した遺伝子ファミリー	2,549

るで一つの生物のように協調的な代謝を行い両者不可分な関係を築いたそのゲノム基盤が明らかになった。(SHIGENOBU and WILSON, 2011)。

代謝関連、特にアミノ酸合成の遺伝子セットがアブラムシとブフネラとで相補的であることは特筆に値しよう。アブラムシは他の多細胞生物と同様、20 種類のアミノ酸のうち半分を合成できない。それらは必須アミノ酸と呼ばれ、合成酵素は宿主ゲノム上に存在しない。これらのアミノ酸の合成酵素はブフネラゲノムにコードされる。一方、宿主が自前で合成可能な可欠アミノ酸についてはその合成酵素遺伝子を宿主ゲノムに持つが、ブフネラゲノムには存在しない。このように、宿主昆虫＝共生細菌間のアミノ酸のギブ・アンド・テイクの関係は合成酵素遺伝子レパートリーの相補性という形で反映されている。

ブフネラのゲノムサイズは近縁な自由生活性細菌と比べて著しく小さく (0.64 Mb)、生存に必須と考えられる遺伝子さえ失われていることがわかっていた。そのため、同じく原核生物の細胞内共生を進化的起源とするミトコンドリアや葉緑体等のオルガネラと同様に遺伝子の宿主ゲノムへの核移行が起こったのではないかという説があった。しかし、アブラムシゲノムを精査したところ、そのような核移行を示す証拠は得られなかった (NIKOH et al., 2010)。

その一方で、アブラムシのゲノムに、ブフネラとは異なる細菌由来の遺伝子が 10 種類以上発見された。興味深いことに、その多くがバクテリオサイトで高発現しており、ブフネラとの共生に重要な役割を果たしていることが示唆された (NIKOH et al., 2010)。これは、アブラムシがブフネラだけでなく多様な共生細菌から遺伝子を取り込みながら、複雑な進化を遂げてきたことを示すものである。

3 免疫関連遺伝子の大幅な喪失

一般的に昆虫は、外部から侵入する微生物へ対抗するために自然免疫による防御機構を持っており、この経路にかかわる遺伝子は種間で高度に保存されている。しかし、アブラムシは免疫関連の遺伝子を大幅に失っていることがわかった。自然免疫を構成する二つの柱のうち

Toll パスウェイにかかわる遺伝子はそろっているが、IMD パスウェイ関連遺伝子のほとんどがアブラムシゲノムには存在しない。さらに、異物認識の機能を持つ PGRP (ペプチドグリカン認識タンパク質) 遺伝子群も欠き、抗菌ペプチドもほとんどない。実際、実験的に免疫応答を促す操作をアブラムシに施しても免疫反応はほとんど誘起されないことが報告されている (GERARDO et al., 2010)。

免疫システムの減退は外部から侵入する微生物からの攻撃のリスクを増す一方で、無害もしくは弱有害な微生物の受入れと維持の機会を増すとも考えられる。免疫遺伝子群の喪失が、アブラムシがブフネラをはじめとする様々な微生物との共生を成功させてきたことの一つの要因かもしれない。

4 植物との相互作用にかかわる遺伝子

植物師管液は糖分に極めて富み、アブラムシは生存に必要な炭素源の多くをそれらに依存している。一方、師管液の糖濃度は恒常的に高く、吸収した師管液とアブラムシ体液の間には大きな浸透圧の差が生じる。これら栄養摂取と浸透圧調節の二つの理由から、師管液を餌とするアブラムシにとって糖トランスポーターは重要である。アブラムシゲノム解析の結果、54 の糖トランスポーター遺伝子が同定された (PRICE et al., 2010)。この数は、ゲノム既知の昆虫の中ではコクヌストモドキに次いで多い値である。そのうちいくつかはゲノム上に隣接して存在し、最近の遺伝子重複の結果であることが予想された。

多くのアブラムシは寄主植物の特異性が高い。植物が発する揮発性物質は寄主植物の認識に重要であると考えられている。その過程にかかわる OBP (odorant-binding protein), CSP (chemosensory protein), 嗅覚受容体, 味覚受容体の遺伝子ファミリーを探索したところ、それぞれ 15, 13, 79, 77 個同定できた。これらの遺伝子の数は他の昆虫と大差なく、アブラムシの寄主植物特異性を遺伝子レベルで明らかにするためにはより詳細な解析が必要である。

II アブラムシのポストゲノム研究

エンドウヒゲナガアブラムシのゲノムが解読されたおかげで、アブラムシの研究手法には多くの選択肢が増えることになった。アブラムシの「ポストゲノム」研究の現状を述べる。

1 トランスクリプトーム解析

IAGC によって、ゲノム情報に基づいてオリゴマイクロアレイが設計され、研究者コミュニティに公開されて

いる。このアレイは Nimblegen (Roche 社) のプラットフォームで、約 24,000 の遺伝子のプローブが搭載されている。また、次世代シーケンサーを利用したトランスクリプトーム解析手法 RNA-seq も急速に普及し、筆者を含めた複数のグループで実施例がある。

IAGC はトランスクリプトーム以外のオーミックスデータ、つまり、プロテオーム、メタボローム、エピゲノム (DNA メチル化やヒストンコード等網羅的エピジェネティックデータ) の収集を計画しており、これらを AphidAtlas と呼ばれるデータベースに統合することを目指している。

2 他のアブラムシのゲノム解説

害虫として知られるモモアカアブラムシ *Myzus persicae* のゲノム解説が米国のグループを中心に進行中である。5,000 種の昆虫のゲノムシーケンスを明らかにする国際プロジェクト i5k (<http://arthropodgenomes.org/wiki/i5K>) では、37 のアブラムシおよびその近縁種がシーケンズすべき種の候補として挙げられているが、あくまでもノミネートとしての位置付けであり、すぐにシーケンシングに供せられるわけではない。この中で、ブドウの害虫として知られる Phylloxera 科 *Daktulosphaira vitifoliae* のゲノム解説は仏国のグループを中心に計画が本格化している。トランスクリプトームについては、*Aphis gossypii*, *Myzus persicae*, *Toxoptera citricida* でまとまった数の EST データが公開されている。

3 機能操作法

アブラムシのポストゲノム研究において最大の問題点は、遺伝子機能操作技術が不十分で、今のところよい機能解析の手段がないことである。他の新興モデル生物では RNA interference (RNAi) が機能阻害法として広く利用されているが、アブラムシには、理由はよくわからないが、RNAi が効きにくいとされている。新たな機能解析手法の開発が喫緊の課題である。

III 研究のためのリソース

1 ゲノムインフォマティクス・データベース

本総説で触れたゲノム情報はすべて、AphidBase で閲覧したりダウンロードしたりすることができる。Aphid-

Base が提供しているツールの中で、ゲノムマップ、BLAST サーチ、遺伝子アノテーションデータベースが特に有用であろう。代謝関連の遺伝子については、京都大学の KEGG (<http://www.genome.jp/kegg/>) のデータベースとツールが秀逸である。例えば、アブラムシとブフネラの代謝マップを同時に描画したりすることもできる。NCBI にはアブラムシゲノム用の特設ページが設けられており、特に他の公共データベースとの連携がよく使いやすい (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/projects/mapview/map_search.cgi?taxid=7029)。

2 アブラムシ

日本産エンドウヒゲナガアブラムシは、日本アブラムシ研究会 (下記参照) を通じて入手可能である。ゲノムが読まれた系統のもとになった米国産 LSR1 系統は国内では筆者が基礎生物学研究所で維持している。ただし、植物防疫上の理由から生きた虫の頒布は行っていない。DNA, RNA やタンパク質抽出液は提供が可能である。

おわりに

エンドウヒゲナガアブラムシのゲノム解説をきっかけに、世界のアブラムシ研究者が情報を共有し共通のプラットフォームでアブラムシの持つ様々な生物学的・農学的な問題に取り組もうという機運が高まっている。IAGC はその中心である。それと並行して筆者らは、日本国内のアブラムシ研究者のネットワーク形成や他分野研究者との交流を目的として「日本アブラムシ研究会」を 2011 年に発足した (<https://sites.google.com/site/jsabweb/>)。アブラムシをモデル生物として確立するためには研究者コミュニティの醸成が必須であり、多くの研究者の参加を期待している。

引用文献

- 1) GERARDO, N. M. et al. (2010): *Genome Biology* 11 (2): R21.
- 2) IAGC (2010): *PLoS Biology* 8: e1000313.
- 3) NIKOH, N. et al. (2010): *PLoS Genet.* 6: e1000827.
- 4) PRICE, D. R. et al. (2010): *Insect Mol. Biol.* 19: Suppl 2, 97 ~ 112.
- 5) SHIGENOBU, S. et al. (2000): *Nature* 407: 81 ~ 86.
- 6) ——— and WILSON, A. C. (2011): *Cell Mol. Life Sci.* 68: 1297 ~ 1309.