

## 亜熱帯に生息する昆虫・クモ類に見出される転移因子 マリナー様配列の水平伝播機構の解析

奥間政一郎<sup>1)</sup>・川西祐一<sup>2)</sup>・佐々木健志<sup>3)</sup>・日高道雄<sup>1)</sup>・  
前川秀彰<sup>2)</sup>・中島裕美子<sup>2)</sup>.\*

<sup>1)</sup> 琉球大学理学部, <sup>2)</sup> 琉球大学熱帯生物圏研究センター, <sup>3)</sup> 琉球大学風樹館

(2009年2月22日受付; 2010年2月28日受理)

### Analysis for horizontal transmittance mechanism of *mariner*-like elements of insects and spiders inhabiting sub-tropical area

SEIICHIRO OKUMA, YUICHI KAWANISHI, KENJI SASAKI, MICHIO HIDAKA, HIDEAKI MAEKAWA and YUMIKO NAKAJIMA

*Mariner*-like elements (MLE) isolated from insects and spiders inhabiting Okinawa were compared among them and determined which organism was inserted into by which class of MLE. Consequently, mechanism of the horizontal transmittance would be demonstrated from differences and diversities of MLEs as an useful indicator for evolutionary events. *Mellifera* type MLE originally isolated from western honey bee, *Apis mellifera*, was observed in big joro-spider, *Nephila pilipes*, inhabiting south from Amami island with over 90% homology. Joro-spider, *N. clavata*, inhabiting Japan main land and South-West islands, spider species, *Heteropoda venatoria* (Iriomote island) and *Leucauge blanda* (Okinawa island), also contained the same type of MLE isolated by using inverted terminal repeat (ITR) of *mellifera* type MLE as a primer. And a complete ORF for the transposase was obtained in MLEs of *N. pilipes* and *H. venatoria*. Differences depending on inhabiting four different areas were not detected in Joro-spiders. Spiders and western honey bee constructed one big clade except bee sp., *Amegilla senahai senahai* and ant, *Diacamma sp.* inhabiting Okinawa island. This means that the same *mellifera* type MLE might be transmitted into spiders and honey bee.

**Key words** : Mobile element, *Mariner*-like element, Spider, South-West islands, Phylogeny, *Mellifera*

### 結 言

マリナーは、モーリシャスショウジョウバエ *Drosophila mauritiana* から実際に動く因子 *Mos1* として発見された (MEDHORA et al., 1991; JACOBSON et al., 1986), classII に属する DNA 型の転移因子である。マリナーは全長が約 1.3 kbp で、約 340 アミノ酸長の open reading frame (ORF) をもつトランスポゼースをコードしている。また、その両端にトランスポゼースの認識部位と考えられている逆位末端繰返し配列 (ITR) をもっており、その長さは約 30 bp である (HARTL, 1989)。*Mos1* の発見後、セクロピアサン *Hyahophora cecropia* のゲノム中からマリナーに相同性の高い配列、すなわちマリナー様配列 (*mariner*-like element: MLE), *Hcmar1* が発見された (LIDHOLM et al., 1991)。*Mos1* と *Hcmar1* との配列比較から ORF 中のコンセンサス領域が明らかになり、保存性の高い 2 つのアミノ酸配列 (WVPHL および YSPDLAP) を基に、MLE のコンセンサス領域を単離するための degenerated プライマーが設計された (ROBERTSON, 1993)。このプライマーを用いることにより、さまざまな生物から MLE のコンセンサス領域が単離されている。また、MLE の全長を単離する手法も開発されてきた。NAKAJIMA et al. (1998) は *Hcmar1* の ITR に着目し、ITR の配列を基に *Cecropia*-ITR MLE (CIM) プラ

イマーを設計した。そして、CIM プライマーを用いた PCR 増幅により、ヨナグニサン *Attacus atlas* のゲノム中から完全な ORF をもつ MLE 全長の単離に成功した。さらに同手法により、日本列島に生息する鱗翅目昆虫等から MLE 全領域を単離した (NAKAJIMA et al., 2002)。しかし、これまでに単離された MLE は多くの場合 ORF が壊れており、完全な ORF をもつ配列は少ない。

*Mariner* および MLE は *mariner* family として分類されている。また、配列の類似性から、*Tc1* family のトランスポゾンと *Tc1/mariner* superfamily を形成している。系統解析により *mariner* family はさらに *mauritanica*, *cecropia*, *mellifera/capitata*, *irritans*, *elegans/briggsae*, および *plant* の少なくとも 6 つの subfamily に分類できる (SINIZELLE et al., 2006)。昆虫や哺乳類、植物等系統的に広範な生物種のゲノムに複数の subfamily が挿入されている。

これらの MLEs は、水平伝播によって広がったと考えられている。しかし、水平伝播の機構は未だに明らかにされていない。MLE が生物種間で水平伝播するためには、共通に媒介できる「運び屋」の存在や、生物種間での何らかの接触が必要だと推測される。従って、同じ地域に生息する生物種間で水平伝播が起きる可能性が高いと考えられる。著者らは、地理的に隔離された南西諸島に生息する亜熱帯固有種の昆虫・クモ類を対象に MLE を単

\* 〒903-0213 沖縄県中頭郡西原町千原 1

Tel: 098-895-8942, Fax: 098-895-8944

E-mail: yumiko28@comb.u-ryukyuu.ac.jp

離し、分子系統解析を行うことで、これらの種間での MLE の水平伝播の可能性を検証した。また、日本全土に生息する生物種から単離した MLE との比較により、MLE の地理的な特異性についても検証した。

## 材料と方法

供試虫：ジョロウグモ *Nephila clavata* (東京都 2 個体, 京都府 2 個体, 福岡県 2 個体, および沖縄県 3 個体の計 9 個体), オオジョロウグモ *Nephila pilipes* (沖縄県 4 個体), アシダカグモ *Heteropoda venatoria* (沖縄県 2 個体), チュウガタシロガネグモ *Leucauge blanda* (沖縄県 1 個体), セイヨウミツバチ *Apis mellifera* (沖縄県 1 個体), アオスジコシブトハナバチ *Amegilla senhai senhai* (沖縄県 1 個体), およびトゲオオハリアリ *Diacamma* sp. (沖縄県 3 個体) を供試した。

DNA 抽出：クモ類, ハチおよびアリの脚を 1~3 脚切り取り, DNeasy Tissue Kit (QIAGEN) を使用して DNA の抽出を行った。抽出した DNA を 4 °C で保存した。

PCR 増幅：PCR 増幅にはサーマルサイクラー (ASTECC) および *Ex Taq™* (TaKaRa) を用いた。実験には degenerated プライマー (forward: 5'-TGGG TNCNCAYGARYT-3', reverse: 5'-GGNGCNARRT CNGGNSWRTA-3'), *mellifera* MLE ITR プライマー (5'-TAAGGTTGGCAACTAAGTAATTGCGGATTT-3') を用いた。PCR は ① 94 °C 2 分, ② denaturing 94 °C 30 秒, annealing 50 °C 30 秒, extension 72 °C 2 分 (32 サイクル), ③ final extension 72 °C 3 分, ④ 4 °C 保存の温度条件で行った。

クローニング・インサートチェック：クローニングには TA クローニングキット (Invitrogen) を用いた。インサートチェックには Go Taq Green キットを用いた。LB 寒天培地に形成されたコロニーから, ブルーホワイト選別により白色コロニーを 10 コロニー選択し, インサートチェック後, プラスミド抽出をするクローンを選択した。プラスミド抽出にはアルカリミニプレップ法を用いた。DNA 溶液は 1 分間乾燥させ, TE パッファーを 70 µl 加えて冷蔵保存した。

シークエンス：サイクルシークエンスは, ① 96 °C 1 分, ② 96 °C 10 秒, 50 °C 5 秒, 60 °C 4 分 (25 サイクル), ③ 4 °C 保存の温度条件で行った。Hidi 10 µl を加え, 95 °C で 2 分間置いた後, 氷上に 5 分以上静置した。シークエンス PRISM 3130-Avant Genetic Analyzer (Applied Biosystems and Hitachi) を使用してクローンの塩基配列を決定した。

アラインメントおよび系統解析：本実験では, 得られたクローンのコンセンサス領域配列および全長配列をそのまま用いた。得られたクローンの塩基配列の相同性検索には NCBI の BLAST を用い

た。これらの配列と現在までに報告されている昆虫類の MLE 配列と比較し, アラインメントを行った。

配列解析には MEGA4 (TAMURA et al., 2007) を使用した。自動アラインメントには MEGA4 に内蔵された ClustalW (THOMPSON et al., 1994) を用い, MEGA4 のアラインメントエディタを使用して手動でギャップを調整した。系統樹推定は MEGA4 に内蔵された近隣結合法 (SAITOU and NEI, 1987) により実施し, 推定した系統樹の検定は 1,000 回のブートストラップ検定により行った。

## 結果

### コンセンサス領域の PCR 増幅

ジョロウグモ (福岡 2 個体および京都 2 個体) に対する degenerated プライマーを用いたコンセンサス領域の PCR 増幅により, すべての個体から予測された約 0.5 kb の断片が得られた。これらをクローニングし, 国際塩基配列データベース中の他の生物の MLE のコンセンサス領域と比較して系統樹を構築した (Fig. 1)。いくつかの MLE のグループに分かれたが, その中でもセイヨウミツバチ *A. mellifera* の MLE と相同性の高い配列が得られた。

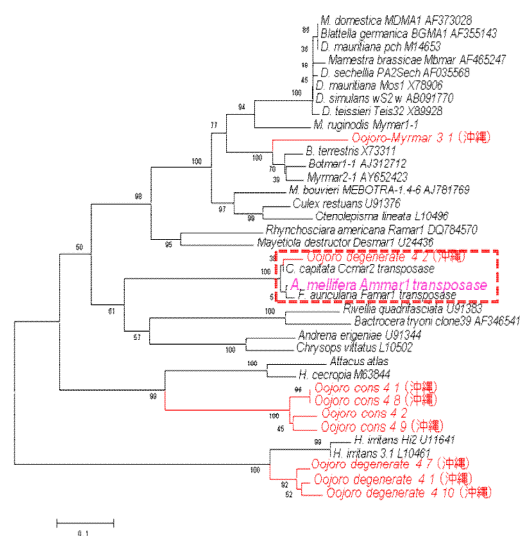


Fig. 1. Phylogenetic analysis of PCR amplified clones using a consensus sequence as degenerated primers for genomic DNA of spider, *Nephila pilipes* MLE sequence of *Apis mellifera* is compared with isolated clones.

### セイヨウミツバチ *mellifera*-ITR をプライマーとして用いたクモ類・昆虫ゲノム DNA に対する PCR クローンの塩基配列の比較

東京都, 京都府, 福岡県, および沖縄県で採集されたジョロウグモ, 沖縄県で採集されたオオジョロウグモ, アシダカグモ, チュウガタシロガ

ネグモ、セイヨウミツバチ、アオスジコシブトハナバチ、およびトゲオオハリアリから抽出された DNA に対して、セイヨウミツバチで見出されている *mellifera* タイプの ITR をプライマーとして用いた PCR 増幅を行ったところ、予想された 1.3 kb のバンドが確認された。次に、それぞれの種から単離した *mellifera* タイプの MLE 全領域のクローンの配列を決定した。その中で、ジョロウグモ 4 クローンおよびアシダカグモ 1 クローンから完全な ORF が確認された。国際塩基配列データベース中のセイヨウミツバチ *A. mellifera* の *mellifera* タイプの MLE と比較し、系統樹を構築したものを Fig. 2 に示した。アウトグループには、アモエナハリシショウジョウバエの *mellifera* タイプの MLE を用いた (国際塩基配列データベースより取得)。クモ類はチュウガタシロガネグモを除き、ほとんど

が 1 つのクレードに入ることが明らかとなった。セイヨウミツバチは沖縄のものと同じ小さいクレードを構成し、全体としてはクモ類の中に含まれていた。相同性は 90% 以上であった。アオスジコシブトハナバチとトゲオオハリアリが異なるクレードに分かれ、セイヨウミツバチとは明確に区別できた。

## 考 察

水平伝播のメカニズムは未だに明らかにされていないが、水平伝播が起きたと考えられる証拠はいくつか挙げることができる。遠い種間における転移因子が高い配列の一致度を示すということも、水平伝播が起きたことを示す証拠の 1 つだと考えられている。例えば、少なくとも 2 億年前に分岐したと考えられているノサシバエ *Haematobia irritans* とガンビアハマダラカ *Anopheles gambiae* の両者から単離された MLE 配列間で、90% 以上の塩基配列の一致度を示した。さらに、2 億 6500 万年以上前に分岐したヨーロッパクヌギムシ *Forficula auricularia* とセイヨウミツバチ *Apis mellifera* の両者から単離された MLE のクローンの配列間で、90% 以上の配列の一致度を示した (ROBERTSON, 1993)。その他にも、マリナー因子・P 因子・*copia* 因子等の転移因子の比較系統解析による高い配列の一致度を見出し、種の分岐が起きた後の現代に比較的近い時期に水平伝播が起きたことを示す報告がいくつかなされている (MARUYAMA and HARTL, 1991; CLARK et al., 1994, 1995; ROBERTSON and LAMPE, 1995; CLARK and KIDWELL, 1997; JORDAN et al., 1999; LAMPE et al., 2003)。さらに、MLE 配列の高い一致度から、マリナーの水平伝播が同所的生息域における異種生物種間で比較的最近起こる、あるいは宿主-寄生関係の生物種間で起る可能性を示唆する報告もなされている (NAKAJIMA et al., 2002; CASSE et al., 2006; YOSHIYAMA et al., 2001; LAHA, et al., 2007)。このように、MLE の塩基配列間の比較系統解析は、水平伝播の機構を間接的に解明するための有効な手段と考えられる。

宿主-寄生関係を含み、種から別の種へ転移因子の転移が起こる機構の可能性として、ウイルスやバクテリオファージ、ダニ、バクテリア (HOUCK et al., 1991; JEHLLE et al., 1998; LORETO et al., 2008) の単独媒介や、それらの相互媒介による「運び屋」の存在が考えられている。琉球列島は生物多様性に富み、固有種も数多く存在する。そこで、その媒介者の中には地理的に隔離された琉球列島において独自の進化を遂げ、転移を引き起こしたものが存在する可能性がある。もしその「運び屋」が水平伝播に関わっているとすると、同じ種においてその地域に棲息する個体の転移因子の配列と他の地域に棲息する個体の転移因子の配列を比較することにより、何らかの違いを見出すことができる



Fig. 2. Full-length phylogenetic tree of *mellifera*-ITR MLEs. PCR amplification to genomic DNAs from spiders (*Nephila clavata*, *Nephila pilipes*, *Heteropoda venatoria* and *Leucauge blanda*), bees (*Apis mellifera* and *Amegilla senahai senahai*) and ant (*Diacamma sp.*) was carried out by using *mellifera*-ITR as a primer. Phylogenetic tree was constructed with Neighbor Joining analysis.

のではないかと考えた。

そこで著者らは、青森県以南から南西諸島にかけて生息するジョロウグモを対象にして、特に *mellifera* タイプの MLE の ITR をプライマーとして用い、異なる 4 地域（東京都、京都府、福岡県、および沖縄県）のジョロウグモにおける MLE 配列間の比較系統解析を行うことにより、MLE 配列間の地理的な特異性を見出し、同種において同所的な MLE の転移が起こったかどうかの可能性を検証した。さらに、琉球列島で採集したクモ・アリ・ハチ類の MLE 配列と合わせて比較することで、琉球列島における異種間での同所的な水平伝播の可能性を探った。

### 同所的な水平伝播の可能性

ジョロウグモの 4 地域（東京都、京都府、福岡県、および沖縄県）間における *mellifera* タイプの MLE の系統解析において、すべて 1 つのクレードに含まれることから地域差が見られなかった (Fig. 2)。したがって、地理的に異なる地域に生息するジョロウグモ間における同所的な水平伝播の可能性に関しては言及することができなかった。

水平伝播が起きた証拠の 1 つとして、種間において転移因子が不連続に出現する、すなわち転移因子がパッチ状に分布するということが報告されている (DANIELS et al., 1990; AREA and SAVAKIS, 2000; LORETO et al., 2001)。実験に用いた全てのジョロウグモで *mellifera* タイプの MLE が見いだされたことから、仮に日本以外の諸外国に生息するジョロウグモにおいて *mellifera* タイプの MLE が検出できない個体がいるとすれば、少なくとも日本で同種間における水平伝播が起きた可能性を示すことができるかもしれない。ただし、その場合プライマーとなる ITR の配列に変化が生じているため、MLE が検出できないなどの可能性も考慮しなければならない。

### 離れた種間における転移因子の高い一致度

水平伝播の起きた証拠の 1 つとして、転移因子が進化的に遠い種間において高い配列の一致度を示すことが挙げられている (DANIELS et al., 1990; LOHE et al., 1995; ROBERTSON and LAMPE, 1995; BRUNET et al., 1999)。

例えば、ショウジョウバエ科の *Zaprionus tuberculatus* 亜群で見つかった転移因子は、モーリシャスショウジョウバエで発見された *Mos1* と 97% の配列の一致度があったのに対し、モーリシャスショウジョウバエと同じ subgenus に属する *D. tsacasi* で発見された転移因子は、*Mos1* と 92% の配列の一致度しか示さなかった (MARUYAMA and HARTL, 1991)。このように、より進化的に遠い種間における転移因子の配列間において高い一致度を示したということは、過去に水平伝播が起きたという痕跡の 1 つであると考えられる。

クモ類から単離した *mellifera* タイプの MLE は、セイヨウミツバチと 92~97% というかなり高い相関性を持っていることがわかった。このことから、クモ類とセイヨウミツバチに比較的最近 *mellifera* タイプの MLE が水平伝播によって転移したということが示唆された。

### 近縁種間の MLE の比較系統解析

近縁種であるジョロウグモとオオジョロウグモの 2 種において全長が得られた *mellifera* タイプの MLE に着目し、近縁種間における MLE の比較系統解析を行った。ジョロウグモ、オオジョロウグモ、チュウガタシロガネグモ、およびアシダカグモのクモ間において、1 つのクレードにすべての MLE が含まれた。細かくブートストラップ値を見てもみると、アシダカグモおよびオオジョロウグモから単離された MLE はジョロウグモから単離された MLE から派生したグループに入り、ジョロウグモとオオジョロウグモの MLE 配列間の一致度よりもむしろオオジョロウグモとアシダカグモの一致度のほうが高いということが確認された (Fig. 2)。すなわち、オオジョロウグモの MLE 配列は、近縁種であるジョロウグモよりもアシダカグモの MLE 配列の方が系統的に近いということを示しており、種の進化的な系統樹とは一致しない。このように、宿主の進化上の系統樹と転移因子の系統樹が一致しないということは、水平伝播が起こったことを示す痕跡の 1 つと考えられる (ROBERTSON and LAMPE, 1995; TERZIAN et al., 2000; ALMEIDA and CARARETO, 2006)。また、前述した転移因子が、進化的に遠い種間において高い配列の一致度を示すという状況にも当てはまるといえる。以上のことより、ジョロウグモ・オオジョロウグモ・アシダカグモのゲノムに *mellifera* タイプの MLE が水平伝播により転移したということが示唆された。これらの伝播の動きを推測するには、より広範な種における *mellifera* タイプの MLE を含む MLE の解析が必要である。

### 摘 要

沖縄に棲息する昆虫、クモ類の転移因子様配列の 1 つであるマリナー様配列 (*mariner-like element*: MLE) を単離し、塩基配列を比較解析することによりそれらの水平伝播機構の解明の端緒とした。比較解析から虫類の分布に基づく地理的差異を明らかにし、MLE が進化解析の指標として利用できるかどうかを判定した。奄美以南の南西諸島に棲息するオオジョロウグモ *N. pilipes* から、セイヨウミツバチ *A. mellifera* から取り出された *mellifera* タイプの MLE に 90% 以上相関性ある配列が見出された。この *mellifera* タイプの逆位繰返し配列 (ITR) をプライマーとして、日本本土（東京都、京都府、および福岡県）と南西諸島に棲息する近縁種のジ

ヨロウグモ *N. clavata*, 西表島のアシダカグモ *H. venatoria* および沖縄本島のチュウガタシロガネグモ *L. blanda* から単離された配列を調べたところ、オオジョロウグモに見出されたものと同じ *mellifera* タイプと相同性の高い MLE が認められた。さらに、ジョロウグモとアシダカグモからは完全な ORF が読み取れるものが確認できた。

## 謝 辞

本研究の一部は、琉球大学 21 世紀 COE プログラム「サンゴ礁島嶼系の生物多様性の総合解析」、また、「運び屋」による「動く遺伝子」ゲノム侵入機構の解明と汎用型遺伝子導入ベクターの開発並びに日本学術振興会科学研究費(挑戦的萌芽研究:平成 19 - 21 年度)「昆虫における、転移因子マリナーの水平伝播機構およびゲノム進化に及ぼす影響」の一環で行った。

## 文 献

- ALMEIDA, L. M. and CARARETO, C. M. A. (2006) Sequence heterogeneity and phylogenetic relationships between the copia retrotransposon in *Drosophila* species of the repleta and melanogaster groups. *Genet. Sel. Evol.*, **38**, 535-550.
- AREA, B. and SAVAKIS, C. (2000) Distribution of the transposable element Minos in the genus *Drosophila*. *Genetica*, **108**, 263-267.
- BRUNET, F., GORDIN, F., BAZIN, C. and CAPY, P. (1999) Phylogenetic analysis of *Mos1*-like transposable elements in the Drosophilidae. *J. Mol. Evol.*, **49**, 760-768.
- CASSE, N., BUI, Q. T., NICOLAS, V., RENAULT, S., BIGOT, Y. and LAULIER, M. (2006) Species sympatry and horizontal transfers of Mariner transposons in marine crustacean genomes. *Mol. Phylogenetics Evol.*, **40**, 609-619.
- CLARK, J. B., MADDISON, W. P. and KIDWELL, M. G. (1994) Phylogenetic analysis supports horizontal transfer of P transposable elements. *Mol. Biol. Evol.*, **11**, 40-50.
- CLARK, J. B., ALTHEIDE, T. K., SCHLOSSER, M. J. and KIDWELL, M. G. (1995) Molecular evolution of P transposable elements in genus *Drosophila*. I. The *saltans* and *willistoni* species groups. *Mol. Biol. Evol.*, **12**, 902-913.
- CLARK, J. B. and KIDWELL, M. G. (1997) A phylogenetic perspective on P transposable element evolution in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **94**, 11428-11433.
- DANIELS, S. B., PETERSON, K. R., STRAUSBAUGH, L. D., KIDWELL, M. G. and CHOVIK, A. C. (1990) Evidence for horizontal transmission of the P transposable elements between *Drosophila* species. *Genetics*, **124**, 339-355.
- HARTL, D. L. (1989) In *Mobile DNA* (BERG, D. E. and HOWE, M. M., eds.), pp. 531-536, *Amer. Soc. Microbiol.*, Washington DC.
- HOUCK, M. A., CLARK, J. B., PETERSON, K. R. and KIDWELL, M. G. (1991) Possible horizontal transfer of *Drosophila* genes by the mite *Proctolaelaps regalis*. *Science*, **253**, 1125-1129.
- JACOBSON, J. W., MEDHORA, M. M. and HARTL, D. L. (1986) Molecular structure of somatically unstable transposable element in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83**, 8684-8688.
- JEHLE, J. A., NICKEL, A., VLAK, J. M., BACKHAUS, H. (1998). Horizontal Escape of the Novel Tc1-Like Lepidopteran Transposon TCp3.2 into *Cydia pomonella* Granulovirus. *J. Mol. Evol.*, **46**:215-224.
- JORDAN, I. K., MATYUNINA, L. V. and MCDONALD, J. F. (1999) Evidence for the recent horizontal transfer of long terminal repeat retrotransposon. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 12621-12625.
- LAHA T., LOUKAS, A., WATTANASATITARPA, S., SOMPRAKHON, J., KEWGRAI, N., SITHITHAWORN, P., KAEWKES, S., MITREVA, M., BRINDLEY, P. J. (2007) The bandit, a new DNA transposon from a hookworm—possible horizontal genetic transfer between host and parasite. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, **1**, 1-11.
- LAMPE, D. J., WITHERSPOON, D. J., SOTO-ADAMES, F. N. and ROBERTSON, H. M. (2003) Recent horizontal transfer of *mellifera* subfamily *mariner* transposons into insect lineages representing four different orders shows that selection acts only during horizontal transfer. *Mol. Biol. Evol.*, **20**, 554-562.
- LIDHOLM, D. A., GUDMUNDSSON, G. H. and BOMAN, H. G. (1991) A highly repetitive, *mariner*-like element in the genome of *Hyalophora cecropia*. *J. Biol. Chem.*, **266**, 11518-11521.
- LOHE, A. R., MORIYAMA, E. N., LIDHOLM, D. A. and HARTL D. L. (1995) Horizontal transmission, vertical inactivation, and stochastic loss of *mariner*-like transposable elements. *Mol. Biol. Evol.*, **12**, 62.
- LORETO, E. L. S., VALENTE, V. L. S., ZAHA, A., SILVA, J. C. and KIDWELL, M. G. (2001). *Drosophila mediopunctata* P elements: a new example of horizontal transfer. *J. Hered.*, **92**, 375-381.
- LORETO, E. L. S., CARARETO, C. M. A., CAPY, P. (2008). Revisiting horizontal transfer of transposable elements in *Drosophila*. *Heredity*, **100**, 545-554.
- MARUYAMA, K. AND HARTL, D. L. (1991). Evidence for interspecific transfer of the transposable element *mariner* between *Drosophila* and *Zaprionus*. *J. Mol. Evol.*, **33**, 514-524.
- MEDHORA, M., MURAYAMA, K. and HARTL, D. L. (1991) Molecular and functional analysis of the *mariner*

- mutator element Mos1 in *Drosophila*. *Genetics*, **128**, 311-318.
- NAKAJIMA, Y., HASHIDO, K., SHIINO, T., HAYASHI, T., TSUCHIDA, K., NAGAMINE, M. and MAEKAWA, H. (1998) Isolation of *mariner*-like sequence containing a complete open reading frame for transposase from *Attacus atlas* and its phylogenetic relationships within the Ditrysia of Lepidoptera. *J. Seric. Sci. Jpn.*, **67**, 271-278.
- NAKAJIMA, Y., FUJIMOTO, H., NEGISHI, T., HASHIDO, K., SHIINO, T., TSUCHIDA, K., HIDAKA, M., TAKADA, N. and MAEKAWA, H. (2002) Possible horizontal transfer of *mariner*-like sequences into some invertebrates, including lepidopteran insects, a grasshopper and a coral. *J. Ins. Bio. Ser.*, **71**, 109-121
- ROBERTSON, H. M. (1993) The *mariner* transposable element is widespread in insects. *Nature*, **362**: 241-245.
- ROBERTSON, H. M. and LAMPE, D. J. (1995) Recent horizontal transfer of a *mariner* transposable element among and between *Diptera* and *Neuroptera*. *Mol. Biol. Evol.*, **12**, 850-862.
- SAITOU, N. and NEI, M. (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, **4**, 406-425.
- SINZELLE, L., CHESNEAU, A., BIGOT Y., MAZABRAUD, A. and POLLET, N. (2006) The *mariner* Transposons Belonging to the *irritans* Subfamily Were Maintained in Chordate Genomes by Vertical Transmission. *J. Mol. Evol.*, **62**: 53-65.
- TAMURA, K., DUDLEY, J., NEI, M. and KUMAR, S. (2007) MEGA4: Molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Biol. Evol.*, **24**, 1596-1599.
- TERZIAN C., FERRAZ C., DEMAILLE J. and BUCHETON, A. (2000) Evolution of the gypsy endogenous retrovirus in the *Drosophila melanogaster* subgroup. *Mol. Biol. Evol.*, **17**, 908-914.
- THOMPSON, J. D., HIGGINS, D. G. and GIBSON, T. J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.*, **22**, 4673-4680.
- YOSHIYAMA M., TU Z., KKAINIOH Y., HONDA H., SHONO T. and KIMURA K. (2001) Possible horizontal transfer of a transposable element from host to parasitoid. *Mol. Biol. Evol.*, **18**, 1952-1958.