

令和 3 年 4 月 15 日現在

機関番号：22604

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H05015

研究課題名(和文) ショウジョウバエNeo性染色体を用いた性的拮抗の遺伝子基盤と進化過程の解明

研究課題名(英文) Genetic bases and evolutionary processes of sexual antagonism in *Drosophila* species with neo-sex chromosomes

研究代表者

野澤 昌文 (Masafumi, Nozawa)

東京都立大学・理学研究科・准教授

研究者番号：50623534

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 19,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、性染色体は性的拮抗を軽減するうえで有利である、という仮説の検証を目指した。目的達成のため、独立にネオ性染色体を獲得した3種のショウジョウバエとそれぞれの近縁種の遺伝子発現を網羅的に調べ、性バイアス発現遺伝子の違いからこの仮説を検証した。その結果、ネオ性染色体を持たない近縁種では雌雄の発現量に違いがなく、ネオ性染色体を持つ種においてのみ性バイアス発現を示す遺伝子がネオ性染色体に数多くみつかった。またこの傾向は幼虫において特に顕著であった。このことから、ネオ性染色体の獲得によって、生殖に直接かかわる部分というよりはむしろ生存や発生に関わる性的拮抗が軽減している可能性が明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

性染色体は主要な性決定機構のひとつであり、多様な生物に存在する。しかし、常染色体が性決定遺伝子を獲得して性染色体になると、通常Y染色体は退化する。また申請者の先行研究によりY染色体のみならずX染色体も退化することが示唆されている。このような潜在的不利の中でどのようにして性染色体が主要な性決定機構として進化し得たのか、いまだに不明な点が多かった。そんな中で、申請者は「性染色体は性的拮抗を軽減するうえで有利である」という仮説を検証すべくネオ性染色体というユニークな材料を用いて研究を行った。本研究の結果は、上記仮説をおおよそ支持しており、性染色体の存在意義の一端を明らかにしたものと考えている。

研究成果の概要(英文)：In this study, we have evaluated our hypothesis that sex chromosomes are advantageous in diminishing sexual conflict by acquiring sex-biased genes. To this goal, we have exhaustively examined the expression level of genes in the three species who independently acquired the neo-sex chromosomes and their closely-related species. We found many orthologous genes that show sex-biased expression in the species with neo-sex chromosomes but show unbiased expression in the closely-related species without neo-sex chromosomes. Such genes are often located on the neo-sex chromosomes. We also found that this pattern is particularly conspicuous in larva. From these results, we speculate that acquisition of neo-sex chromosomes may have contributed to reduce the sexual conflict for survival and development rather than reproduction.

研究分野：分子進化学、ゲノム進化学

キーワード：性染色体 進化 ショウジョウバエ 性的拮抗 適応度 性バイアス発現

### 1. 研究開始当初の背景

性染色体は代表的な性決定機構のひとつである (Bachtrog et al. 2014)。しかし、一对の常染色体が性染色体になると XY (または ZW) 染色体間で組換えが生じなくなるため、Y 染色体上の多くの遺伝子は有害な変異を除去できなくなり退化する (Charlesworth et al. 2005)。したがって、性染色体の獲得は生物にとってかえって不利になる可能性がある (Ohno 1967)。この不利を補うため、多くの生物には遺伝子量補償とよばれるメカニズムが存在し、オスの X 染色体上の遺伝子の発現量が約 2 倍に上昇することなどで雌雄間、染色体間の遺伝子発現量の均衡を保っていることが報告されている (Disteche 2012)。

申請者は遺伝子量補償の進化過程に興味を持ち、ショウジョウバエを用いて研究を行ってきた。すべてのショウジョウバエ種は共通の性染色体を持つが、いくつかの種はそれ以外に起源の新しい別の性染色体 (ネオ性染色体) を持つ。これらネオ性染色体は常染色体がもともとの性染色体と融合することで生じ、融合後は性染色体と同様にふるまう。したがって、ネオ性染色体は性染色体の初期進化過程を理解する格好の研究材料である。申請者は、ネオ性染色体を独立に獲得したショウジョウバエ 3 種とネオ性染色体を持たない近縁種を比較し (図 1) 特にネオ-Y 上の遺伝子の退化 (偽遺伝子化) とネオ-X 上の遺伝子の発現上昇の関係に着目して研究してきた。そして、発生段階や組織によって遺伝子量補償の程度が異なることを発見した (Nozawa et al. 2014)。また、ネオ-Y のみならずネオ-X においても常染色体と比べて約 2 倍の速度で偽遺伝子が生じていることも明らかにした (Nozawa et al. 2016)。ネオ-X 上の遺伝子が偽遺伝子になると、偽遺伝子化したネオ-Y 上の相同遺伝子の発現や機能を補うことはできない。つまり、遺伝子量補償機構だけでは性染色体化による不利を完全には解消できない。したがって、性染色体の存続と多様化には何か別の要因も存在するはずである。

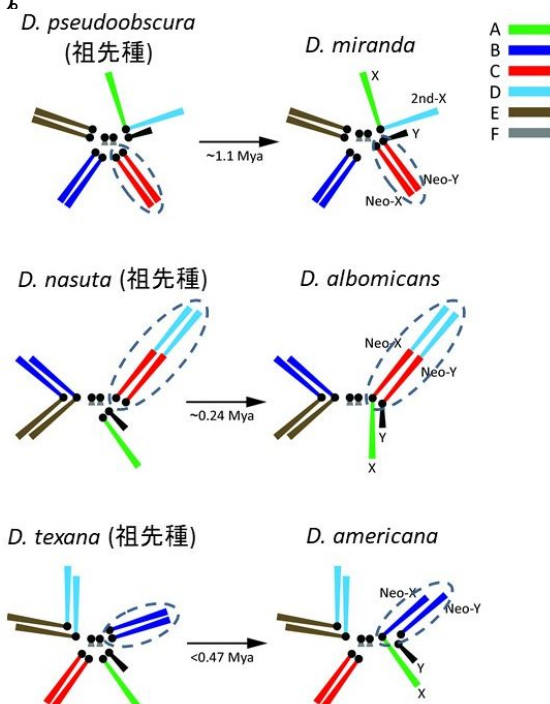


図 1. ショウジョウバエにおけるネオ性染色体の進化. 染色体の色は染色体の種類 (マラーエレメント) を表す. Mya: 百万年前.

### 2. 研究の目的

そこで本研究では、「性染色体は性的拮抗を軽減するうえで有利である」という仮説を立て、この仮説をショウジョウバエのネオ性染色体を用いて検証することを目的とした。

ネオ性染色体は、常染色体が性染色体と融合することで生じた起源の新しい性染色体である。したがって、もし上記仮説が正しければ、ネオ性染色体を持つショウジョウバエはネオ性染色体を持たない近縁種と比べて、ゲノムに占める性染色体の割合が大きいので、性的拮抗が小さくなるものと予想される。

### 3. 研究の方法

#### (1) 適応度測定とゲノム編集

約 24 万年前にネオ性染色体を獲得した *Drosophila albomicans* (以降 alb) と、近縁種でネオ性染色体を持たない *D. nasuta* (以降 nas) の性的拮抗の強さを測定・比較を試みた。性的拮抗の測定には Innocenti と Morrow (2010) 同様、雌雄適応度の相関を用いることにした。性染色体が性的拮抗を軽減するならば、ネオ性染色体を持つ alb の性的拮抗はネオ性染色体を持たない nas よりも小さくなると予想される。したがって、alb は nas に比べて雌雄適応度の負の相関が小さくなるはずである。

まず、alb 20 系統、nas 20 系統それぞれの雌雄の適応度を決定するため、alb は昆明 8 系統を、nas は NH02 をそれぞれコントロール系統とし、残り各 19 系統と正逆交配を行い、得られた次世代の羽化個体数から各系統の適応度を雌雄別々に測定することを試みた。各交配には雌雄 10 匹ずつを用いた。親個体は餌ビン (1st) に入れてから 5 日後に別の餌ビン (2nd) に移し、さらに 5 日後に廃棄した。交配は 20、12L12D (12 時間明条件、12 時間暗条件) で行った。羽化個体が両ビンから完全にいなくなるまで毎日羽化個体数をカウントした。

また、複眼に GFP を発現する変異個体を作成することを目的としてこれらの種の胚へのインジェクションを行った。ベクターには pBac{3xP3-EGFPafm} と phspBac を用いた。

## (2) 集団オミックス解析

もしネオ性染色体の獲得により種の性的拮抗が軽減するならば、性染色体獲得前は種内系統間での雌雄の発現量に負の相関がみられた遺伝子が、性染色体獲得後は遺伝子発現を雌雄それぞれで制御できるようになり、負の相関を解消するものと予想される。申請者の所属機関である東京都立大学ではネオ性染色体を持つ alb と近縁種でネオ性染色体を持たない nas をそれぞれ数百系統維持している。そこで、性的拮抗がもっとも強く表れると予想された精巣と卵巣の RNA-seq を各種 20 系統について行い、上記の仮説を検証した。また、alb についてはこれら 20 系統の雌雄それぞれの DNA を用いて DNA-seq を行い、ネオ X、ネオ Y 染色体も含めた各系統のゲノム配列を決定した。nas については 20 系統のオス DNA を用いて DNA-seq を行い、各系統のゲノム配列を決定した。

## (3) 種間オミックス解析

上記の検証は、種内系統間の発現量多型を用いたアプローチであるが、種間比較によっても性染色体化と性的拮抗の関係を以下のように検証した。性染色体の獲得によって性的拮抗が解消するとき、ネオ性染色体を持たない種では性的拮抗により雌雄の発現量に有意差が生じないが、ネオ性染色体を持つ種では発現量の性的二型を獲得して雌雄の発現量に有意差が生じると予想される。また、このとき特にネオ性染色体において性バイアス発現を示す遺伝子(性バイアス遺伝子)が多数見つかるはずである。そこで alb、nas、さらに外群種である *D. kohkoa* (以降 koh) の幼虫、蛹、成虫、精巣/卵巣における性バイアス発現遺伝子を網羅的に同定し、alb においてのみ性バイアス発現を示す遺伝子を網羅的に同定した。同様の実験を約 110 万年前にネオ性染色体を獲得した *D. miranda* (以降 mir) とその近縁種でネオ性染色体を持たない *D. pseudoobscura* (以降 pse)、*D. obscura* (以降 obs) においても行った。さらに alb や mir とは独立にネオ性染色体を獲得した *D. americana* (以降 ame) と近縁種でネオ性染色体を持たない *D. texana* (以降 tex)、*D. novamexicana* (以降 nov) においても同様の実験を行った。なお、alb と ame のオス DNA を用いたゲノム配列決定においては、先進ゲノム支援にご支援いただいた。

## 4. 研究成果

### (1) 性的拮抗を測定する実験系の確立には至らなかった

まず、alb と nas の各系統のコントロール系統に対する適応度であるが、エサの状態や親個体の状態などにより、同じ組み合わせの交配であっても、得られる次世代の成虫数に非常に大きなばらつきがみられた。

そこで、測定系統の個体とコントロール系統の個体を競合させて交配実験を行い、次世代の成虫がどちらの系統の遺伝子を持っているかを調べ、絶対個体数ではなくコントロール系統との個体比で各系統の適応度を測定することを目指した。次世代の個体を可視マーカーで判定するため、GFP を発現する変異系統の樹立を目指した。しかし、変異系統を確立することはできなかった。したがって、性染色体化が性的拮抗に及ぼす影響を直接的に検証することはできなかった。

### (2) 精巣と卵巣において性染色体化は性的拮抗の軽減にあまり関与していない

そこで、alb と nas 各 20 系統の精巣と卵巣の遺伝子発現解析から仮説の検証を試みた。もし性染色体化によって性的拮抗が減少するならば、nas では負の相関を示しかつ alb では負の相関を示さないような遺伝子の数はその逆よりも多くなっていると期待される。また、ネオ性染色体では常染色体に比べて上記のような遺伝子が多いと予想される。実際、全染色体の合計でみると、前者 (alb  $R \geq 0$ ; nas  $R < 0$ ) の遺伝子数は後者 (alb  $R < 0$ ; nas  $R \geq 0$ ) の遺伝子数よりも有意に多かった ( $P < 0.01$ , フィッシャーの正確確率検定、表 1)。しかし、ネオ性染色体 (nas では第 3 染色体) だけでみると有意差はなかった ( $P > 0.05$ , 表 1)。また、alb のネオ性染色体において alb  $R \geq 0$  かつ nas  $R < 0$  を示す遺伝子数は常染色体に比べて有意に少なかった ( $P < 0.01$ , 表 1)。以上の結果は、少なくとも精巣と卵巣においては、性染色体化によって性的拮抗が減少する、という仮説を支持しないことを示唆している。

表 1. 多数系統を用いた精巣と卵巣の遺伝子発現の相関

染色体	遺伝子数 (全遺伝子に対する割合)	
	alb $R \geq 0$ , nas $R < 0$	alb $R < 0$ , nas $R \geq 0$
常染色体	435 (11.9%)	310 (8.5%)
X 染色体	163 (11.0%)	149 (10.0%)
ネオ性染色体/第 3 染色体	310 (9.8%)	324 (10.2%)
合計	908 (10.9%)	783 (9.4%)

### (3) 幼虫において性染色体化は性的拮抗の軽減に寄与している可能性がある

しかし、精巣と卵巣ではもともと性的拮抗状態にあった遺伝子がすでに性的二型発現を獲得しており、これ以上性的拮抗を減少させる余地がなかった可能性もある。そこで、上記 9 種の 3 齢幼虫、蛹、成虫、精巣/卵巣における性バイアス遺伝子の割合を調べた (表 2)。その結果、多くの先行研究でも報告されている通り、発生が進むにつれて性バイアス遺伝子の割合が大きくなる

なっていくことが明らかになった。特に精巣 / 卵巣においては精巣もしくは卵巣に偏った発現を示す遺伝子の割合が非常に大きくなっていった。

表 2.9 種の各組織における性バイアス遺伝子の割合 (%)

種	3 齢幼虫		蛹		成虫		精巣 / 卵巣	
	F-bias	M-bias	F-bias	M-bias	F-bias	M-bias	F-bias	M-bias
mir	6.8	9.7	15.4	32.9	20.0	34.2	34.2	41.6
pse	2.9	13.8	0.6	20.8	35.4	44.3	35.7	44.2
obs	0.0	0.1	0.5	11.0	14.9	40.5	32.1	42.0
alb	2.2	19.6	11.1	37.1	26.4	25.7	24.0	37.5
nas	0.1	11.8	2.6	18.1	26.6	19.0	28.3	38.7
koh	2.2	12.9	1.7	26.3	31.0	36.5	35.4	41.1
ame	1.0	16.0	12.4	24.2	28.5	34.2	33.0	41.3
tex	0.9	5.1	1.2	21.3	33.9	33.2	23.9	39.3
nov	0.1	13.5	0.3	16.5	18.1	32.2	37.4	42.6

F-bias : メスバイアス遺伝子、M-bias : オスバイアス遺伝子

染色体ごとに性バイアス遺伝子の数を調べてみたところ、ネオ性染色体をもつ mir、alb、ame の 3 種では、特に幼虫においてネオ性染色体の性バイアス遺伝子の数が近縁種の相同常染色体に存在する性バイアス遺伝子の数と比べて多くなっている傾向がみられた (表 2)。そこで、祖先種においては非バイアス遺伝子だったものが、ネオ性染色体の獲得にともない性バイアス遺伝子に変化したかどうかを検証した。その結果、ネオ性染色体を持つ mir では、特に幼虫においてネオ性染色体上で非バイアス遺伝子がメスバイアス遺伝子とオスバイアス遺伝子に有意に多く変化してきたことが明らかになった (図 2)。一方、ネオ性染色体を持たない近縁種 pse では、そのような傾向はみられなかった。mir とは独立にネオ性染色体を獲得した alb と ame においても同様の傾向がみられた (図 2)。近縁種 nas と tex においては、pse と同様にそのような傾向はみられなかった。したがって、特にネオ性染色体を獲得した 3 種の幼虫において、ネオ性染色体上の非バイアス遺伝子が性バイアス遺伝子に進化する傾向があることが明らかになった。

表 2.9 種の 3 齢幼虫における性バイアス遺伝子の数

種	ネオ性染色体 / 相同常染色体			X 染色体			常染色体		
	F-bias	M-bias	Unbias	F-bias	M-bias	Unbias	F-bias	M-bias	Unbias
mir	247	287	1,345	78	121	1,191	178	360	3,631
pse	58	239	1,582	49	180	1,161	102	685	3,382
obs	0	0	1,879	1	2	1,387	0	3	4,166
alb	148	822	2,929	28	274	1,301	38	772	3,205
nas	3	450	3,446	2	192	1,409	2	482	3,531
koh	68	496	3,335	36	207	1,360	102	529	3,384
ame	37	416	1,305	17	254	1,290	34	732	4,691
tex	19	133	1,606	17	97	1,447	40	216	5,201
nov	0	314	1,444	4	234	1,323	8	634	4,815

F-bias : メスバイアス遺伝子、M-bias : オスバイアス遺伝子、Unbias : 非バイアス遺伝子

非バイアス ⇒ メスバイアス

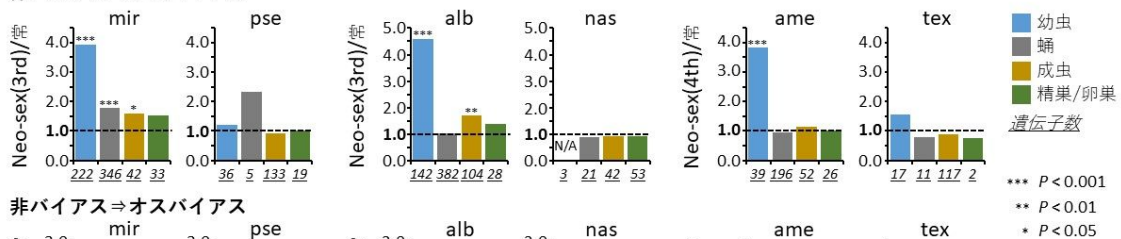


図 2. 各組織における非バイアス遺伝子から性バイアス遺伝子への変化。

そこで、幼虫のどの組織において性バイアス発現が進化しやすいのかを検討するため、mir と pse について幼虫を成虫原基とそれ以外の組織に分けて RNA-seq を行った。その結果、成虫原基において性バイアス遺伝子がより進化しやすい傾向にあることが明らかになった (図 3)。この

結果は、幼虫組織のうち、将来成虫になる組織において特にネオ性染色体上に性バイアス遺伝子が進化しやすいことを示唆している。

#### (4) まとめ

性的拮抗に関するこれまでの研究は、そのほとんどが表現型レベルで顕著な性的二型を示す生物を対象に行われてきた (Wright et al. 2017 など)。また、その研究対象は性的二型が最も顕著になる成体 (成虫) であることがほとんどであった。これに対し、本研究で用いたショウジョウバエ9種はいずれも形態レベルでは顕著な性的二型を示さず、近縁種間で形態形質に大きな違いがあるわけではない。しかし、性バイアス遺伝子という視点から見ると、近縁種間でもかなり違いがあることが明らかになった。また、生殖に直接関与する精巣・卵巣ではなく、特に幼虫において性染色体化にともなう性バイアス遺伝子の進化が顕著であることも明らかになった。したがって、ネオ性染色体の獲得が性バイアス遺伝子の進化を介して性的拮抗を軽減しているとすれば、その効果は生殖に直接関与する組織・器官にではなく、生存、発生、行動に関わる組織・器官に作用するものと考えられる。

残念ながら性的拮抗を測定する実験手法を確立できなかったため、本研究で得られた結果だけでは、ネオ性染色体上に生じた性バイアス遺伝子が実際に性的拮抗に寄与したかを検証することはできない。しかしながら、キロショウジョウバエにおいては全ゲノムの約8% (約1,200個) にあたる遺伝子が性的拮抗状態にあると推定されている (Innocenti and Morrow 2010)。これら遺伝子のうち実際にどのくらいの遺伝子が性的拮抗に関与しているのかはさらなる実験的検証が必要であるが、潜在的にかなり多くの遺伝子が性的拮抗に関与していることが示唆される。したがって、今後は形態レベルでの性的拮抗や性的二型だけでなく、本研究において行ったような遺伝子発現の性差を研究することで、体の大きさや体色といった形質だけでなく、生存、発生、行動、代謝などに関わる性的拮抗にアプローチできるのではないかと考えている。

#### (5) 今後の課題

今後、キロショウジョウバエ以外のショウジョウバエを用いて性的拮抗を測定できるような実験系を確立したいと考えている。また、性バイアス発現を示す遺伝子をより詳細に組織レベルで明らかにするため、空間トランスクリプトーム技術を用いた解析を行う。同定した性バイアス遺伝子が真に性的拮抗に関与するかを明らかにするため、キロショウジョウバエを用いたゲノム編集を行う必要がある。しかしながら、性的拮抗に関わる遺伝子は種によって異なる可能性も十分にあるため、最終的には本研究で用いたショウジョウバエでのゲノム編集技術を確立し、同様の実験を行う必要があると考えている。

#### < 引用文献 >

- Bachtrog et al. (2014) Sex Determination: Why So Many Ways of Doing It? *PLoS Biol.* 12, 1-13.
- Charlesworth et al. (2005) Steps in the evolution of heteromorphic sex chromosomes. *Heredity* 95, 118-28.
- Ohno (1967) Sex Chromosomes and Sex-linked Genes. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Disteche (2012) Dosage compensation of the sex chromosomes. *Annu. Rev. Genet.* 46, 537-60.
- Nozawa et al. (2014) Tissue- and stage-dependent dosage compensation on the Neo-X chromosome in *Drosophila pseudoobscura*. *Mol. Biol. Evol.* 31, 614-624.
- Nozawa et al. (2016) Accelerated pseudogenization on the neo-X chromosome in *Drosophila miranda*. *Nat. Commun.* 7, 13659.
- Innocenti and Morrow (2010) The sexually antagonistic genes of *Drosophila melanogaster*. *PLoS Biol.* 8, e1000335.
- Wright et al. (2017) Convergent recombination suppression suggests role of sexual selection in guppy sex chromosome formation. *Nat. Commun.* 8, 14251.

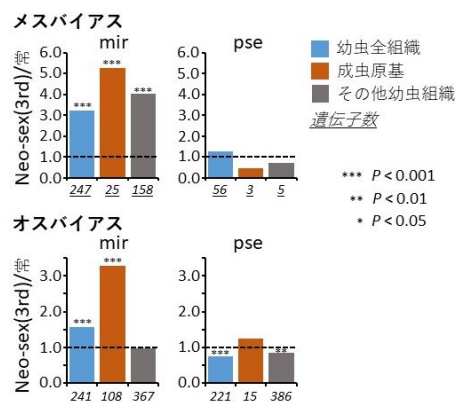


図3 ネオ性染色体と常染色体における幼虫組織の性バイアス遺伝子の比

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Nozawa M*, Ikeo K, Gojobori T	4. 巻 10
2. 論文標題 Gene-by-gene or localized dosage compensation on the neo-X chromosome in <i>Drosophila miranda</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 1875-1881
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/gbe/evy148	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Nozawa M*, Minakuchi Y, Satomura K, Kondo S, Toyoda A, Tamura K	4. 巻 -
2. 論文標題 Evolutionary trajectories of three independent neo-sex chromosomes in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1101/2021.03.11.435033	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 野澤昌文	4. 巻 37
2. 論文標題 性染色体進化の謎を解く救世主となるか？1分子シーケンシング，オプティカルマッピング，Hi-C法の併用による超高精度Y染色体塩基配列の決定	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 実験医学	6. 最初と最後の頁 546-547
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 野澤昌文	4. 巻 38
2. 論文標題 位置情報をもつトランスクリプトーム解析を用いた研究の新展開	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 実験医学	6. 最初と最後の頁 1334-1335
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 野澤昌文	4. 巻 55
2. 論文標題 性染色体獲得のジレンマ - 性染色体は進化の袋小路か？	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 日本の科学者	6. 最初と最後の頁 46-50
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計20件 (うち招待講演 11件 / うち国際学会 6件)

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエにおける性染色体の進化
3. 学会等名 総合研究大学院大学先導科学考究 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 性染色体進化の謎を解く：ショウジョウバエのネオ性染色体を用いたアプローチ
3. 学会等名 首都大学東京生物学教室セミナー (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 青木花織, 田村浩一郎, 野澤昌文
2. 発表標題 アカショウジョウバエのNeo性染色体におけるクロマチン修飾の進化
3. 学会等名 第91回日本遺伝学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 ミノヴィッチあに香, 田村浩一郎, 野澤昌文
2. 発表標題 性染色体化が遺伝子発現に及ぼす影響 - アカショウジョウバエのNeo性染色体を例に -
3. 学会等名 第91回日本遺伝学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 青木花織, 田村浩一郎, 野澤昌文
2. 発表標題 アカショウジョウバエのNeo性染色体におけるエピジェネティック・ランドスケープと遺伝子発現への影響
3. 学会等名 第21回日本進化学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 ミノヴィッチあに香, 田村浩一郎, 野澤昌文
2. 発表標題 アカショウジョウバエのNeo性染色体は性的拮抗を軽減するか
3. 学会等名 第21回日本進化学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエを用いて性染色体進化の謎に迫る
3. 学会等名 東京都健康安全研究センター技術懇話会（招待講演）
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエにおける性染色体化が遺伝子発現におよぼす影響
3. 学会等名 第90回日本遺伝学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 性染色体の進化 ショウジョウバエを例に
3. 学会等名 東京大学水産実験所セミナー（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエNeo性染色体を用いた大野（1967）の遺伝子量補償仮説の再検証
3. 学会等名 第20回日本進化学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nozawa M
2. 発表標題 Evolution of three independent neo-sex chromosome systems in Drosophila
3. 学会等名 Symposium on Evolutionary Genetics and Omics（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nozawa M
2. 発表標題 Revisiting Ohno ' s hypothesis of dosage compensation by using the neo-sex chromosomes in Drosophila
3. 学会等名 The 2018 SMBE conference ( 国際学会 )
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nozawa M
2. 発表標題 Divergence and convergence in the evolution of Drosophila neo-sex chromosomes
3. 学会等名 Special Symposium To Celebrate Over 50,000 Citations Of Saitou & Nei ' s (1987) Neighbor-Joining Method Paper ( 招待講演 ) ( 国際学会 )
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nozawa M
2. 発表標題 Not only the neo-Y chromosome but also the neo-X chromosome is under accelerated pseudogenization in Drosophila miranda
3. 学会等名 The 2017 SMBE conference ( 国際学会 )
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ミランダショウジョウバエにおけるNeo-X染色体の退化
3. 学会等名 第19回日本進化学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Nozawa M
2. 発表標題 Accelerated pseudogenization on the neo-X chromosome in <i>Drosophila miranda</i>
3. 学会等名 Molecular Evolution and Medicine (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエゲノムと遺伝学で性染色体の進化をどこまで理解できるか？
3. 学会等名 遺伝研研究集会・進化遺伝学における実験的研究と理論的研究の融合 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエにおけるNeo性染色体の進化：性染色体化は有害か？
3. 学会等名 ConBio2017・多細胞動物における性決定システムの多様性と進化 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Nozawa M
2. 発表標題 How have sex chromosomes become a major sex-determination system in spite of their potential disadvantage?
3. 学会等名 2017 UOS-TMU Joint Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエにおける性染色体の進化：性染色体の誕生から消失まで
3. 学会等名 新学術領域「性スペクトラム」第4回領域会議（招待講演）
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関