

令和 4 年 6 月 1 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02510

研究課題名(和文)「生物の動き」を支配する遺伝子が個体の適応度と集団に及ぼす生態学的影響の解析

研究課題名(英文) Ecological effect of genome controlling animal movement which affects to individual fitness and population

研究代表者

宮竹 貴久 (Miyatake, Takahisa)

岡山大学・環境生命科学学域・教授

研究者番号：80332790

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,170,000円

研究成果の概要(和文)：生物の動きが制御する行動形質が適応度にどのように影響するのかについて、昆虫類を材料として3年間調査した。対象とした行動は、おもに対捕食者戦略、捕食戦略、移動分散戦略および繁殖・交尾戦略である。対象とした生物は主にコウチュウ目の昆虫である。とくにコクヌストモドキ類については、生物の動きに関する形質のうち、歩行移動および不動行動に対して人為的な選抜実験を行い、確立した育種系統間で、相関反応を精査するとともに、トランスクリプトーム解析を実施し、死んだふり行動を制御する遺伝子群を網羅的に解析した。その結果、ドーパミンを介したチロシン代謝系の遺伝子群が生物の動きに関与していることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物の対捕食者戦略である死んだふりの適応と進化の仕組みについては、ダーウィン以降、科学的に証明されてこなかった。この研究では、甲虫類の死んだふり行動について、古典的な育種実験と行動観察に加えて、トランスクリプトーム解析によって形質に関わる遺伝子群を明らかにできた。その結果、死んだふりにはチロシン代謝系に含まれるドーパミン関連遺伝子が大きく関与していることが世界に先駆けて明らかとなった。一連の研究は、生物の対捕食者戦略の教科書にも掲載され、死んだふりという行動を対捕食者戦略の科学として位置付ける役割を果たした。

研究成果の概要(英文)：The study of how behavioral traits controlled by organismal movement affect fitness was conducted using insects as material. Behaviors targeted were mainly predator-prey strategies, predation strategies, movement-dispersal strategies, and reproductive and mating strategies. The target organisms were mainly insects of the order Coleoptera. In particular, we conducted artificial selection experiments for walking and immobility among the movement traits of Tribolium beetles, and examined correlation responses among established breeding lines. The results revealed that a group of genes in the tyrosine metabolism system mediated by dopamine is involved in the movement of the organism.

研究分野：進化生態学

キーワード：生物の動き 適応度 ドーパミン 死にまね 交尾行動 歩行軌跡 活動モード トレッドミル

## 1. 研究開始当初の背景

20年以上も前に、研究代表者は前任地の沖縄県研究機関でゾウムシなど甲虫の死にまね行動(対捕食者戦略)を研究していた。どんなときに死にまねが生じるのか観察を続けたところ、虫には「活動モード」と「非活動モード」の状態があり、後者のときに死んだふりをするにハタと気付いた。調べてみると死んだふりの適応的意義については、最初にこれを観察したファーブルも含めて、世界で誰も明らかにしていなかった。

そこで2000年に大学に異動して以来、コクヌストモドキを用いて長い間死んだふりをする系統と、どんなに刺激を与えても死にまねをしない系統を30世代以上の育種によって確立した。すると死にまねをできない系統の虫は普段から動き回り、研究分担者の佐々木謙の解析により脳内で発現するドーパミンレベルが有意に高いことがわかった。その後、研究分担者である内山博允の次世代シーケンサーを用いたRNAseq法によって、期待通りドーパミン代謝系の複数の遺伝子でRNA発現が系統間(繰り返し系統1のみの解析)で2倍以上の発現差があることを確認した。一連の研究は甲虫の動きが対捕食者回避行動の表現型を決定することを明確に示していた。

我々は全国に配置されているコイン精米機から本虫を採集することで、本モデル甲虫を日本各地から容易に採集できることを見つけた。また予備的に15か所に絞って、全国から採集した野外集団の死にまね持続時間や歩行活動距離を計測したところ、地域集団でこれらの「動き」に関する行動形質が集団ごとに著しく異なることがわかった。

この興味深い現象について捕食者相を解明する生態学レベルと、それをつかさどるゲノムレベルの双方から解析することで、繁殖と生存に大きく寄与する「生物の動き」を至近・究極の両方の観点から、包括的に研究でき、生態系のなかで個々の生物の「動き」がどのように生物の集団形成と群集に関与するかという本研究の着想に至った。

生物の行動形質について生態・生理・ゲノムまでを結びつけて解析を進めている研究は、線虫の行動解析を除けば国内外でも他に例を見ない。とくに人為選抜実験で作成した系統の行動アッセイとゲノム解析と野外個体群の行動アッセイを平行して比較する研究は他にない。生物の動きに支配される「死にまね」は、研究代表者が2004年にその適応的意義を世界で初めて定量的に解明した(Miyatake et al. 2004, Proc R Soc B)のちは、世界各国から次々と研究成果が公表され(e.g., Ruxton 2006 Nature 440, 880; Edelaar et al. 2012 Behav Ecol 23, 619-626)。最近では大型のトンボであるヤンマのオスがメスに執拗に交尾をせまる際に、メスがハラズメント回避行動として死んだふりを行うという報告が「Ecology 誌」に掲載された(Khelifa 2017 Ecology 98, 1724-1726)。

このように本研究グループは、関連する国内外の当該研究分野においてトップを走り続けている。本研究は、この行動生態学的な発見の群集・個体群における役割とゲノム情報とゲノム編集のアプローチへとさらに解析の幅を広げて、生理学・ゲノム・生態環境を繋ぐモデル系生態学としての発展に繋がるモデル研究としての波及効果がある。

## 2. 研究の目的

野外に棲息するモデル生物を用いて生存や繁殖に直結する鍵形質である「動き」について、生態から機能・ゲノムまでを総合的に解明する。材料として全ゲノムが解読済みの貯穀害虫コクヌストモドキ(甲虫)を用いる。先行研究において私たちは脳内ドーパミン発現の高い集団はよく動き求愛成功は高いが、対捕食者戦略では不利なことを明らかにした。さらに個体の「動き」は集団の性質と直結し、移動分散を介し群集構造に影響すると予測された。

そこで本研究では、次の3つの研究課題を遂行する。全国から採集した本種集団の生態要因と捕食圧を推定する。さらに歩行活動量、死にまね頻度と時間、交尾形質を計測し、本研究で推定する系統樹上に形質としてプロットする。ドーパミン発現の異なる死にまね育種系統(確立済)間でRNAseqによる遺伝子発現を比較し、RNA干渉による原因遺伝子の検証を行う。リシーケンシングによる系統間のF2交雑による連鎖バルク解析も行い、DNA上の変異部位を探索し変異部位のゲノム編集への目途をつける。捕食者を同居あるいは非同居させて累代飼育した系統を作成し、系統間で異なって進化する対捕食者回避行動を調べる。被食者の「動き」が世代を超えどのように変化するのかに着目し、行動及び生理生態実験にゲノム情報を組み込む手法を探索し、生物の「動き」の適応性について包括的な理解を目指す。

個体内の生理活性物質と遺伝メカニズムをブラックボックスとして扱うことで行動生態学は発展した。しかし、行動を司る分子基盤を容易に解明できる現代では、行動生態学が明らかにしてきた適応形質の生理生態的な意義の解明と、形質を支配するゲノム機能の双方を定量することが可能となった。その解明には、ゲノム情報がわかるモデル生物で、しかも野外環境でそ

の適応と生態への影響を推察するという二点を兼ね備えた研究が必要である。我々は昆虫でそのモデルを発見した。それが野外個体群を簡単に採集でき、野外での生態要因の情報を収集でき、容易に世代を飼育繋げて、かつゲノム情報の既知なコクヌストモドキである。野外生物をモデルとして、生態・群集・個体群・個体の行動生態・生理的機能、そしてゲノム情報変異の包括的な理解とゲノム編集による進化生態学の検証に目途を付けることは可能だろうか？ 本研究課題の核心をなす学術的「問い」はこの点にある。

本研究の目的は、遺伝子と生理活性物質の個体変異を明らかにし、それが個体レベルの繁殖や対捕食者行動に及ぼす生態的影響まで解析することである。動植物を問わず生物の基本的なほとんどの行動は「動き」に集約される。対捕食者戦略、繁殖戦略、分散移動能力など基礎的な行動形質は、すべて「生物の動き」によって決まる。「動き」をつかさどる遺伝生理・ゲノム基盤が、生物個体の適応と、個体間相互作用(食う・食われる、交尾行動、繁殖コミュニケーション)とどのように関わるのか明らかにしようとした研究は世界的に見ても他に例がなく、学術的独自性がある。国内外の他のどの研究者も包括的には取り組んでいない「不動行動=死んだふりという対捕食者戦略」を基軸として、その生態・適応・生理・遺伝・ゲノム情報を総合的に解析することは、生態環境科学と行動生態学・生理生態学・ゲノム科学を機能的に融合させるという意味で創造性に優れている。

### 3. 研究の方法

本研究では、平成30年度から32年度の3年間で、次の から について明らかにする。

#### 生態学的調査：

全国からコクヌストモドキの野外集団を採集する。本種はコイン精米機の米糠で容易に採集できる。すでに北海道・近畿・九州南部・南西諸島を除く地域(約40地点：地図の丸参照)から本種を採集し維持管理している。本研究では残る地域からも追加採集し、地域集団の系統関係を推定する。系統樹の作成はミトコンドリア遺伝子C01(Folmer et al. 1994)および核領域のマイクロサテライト座(Demuth et al. 2007)を用い研究分担者の三浦一芸(西日本農研)と研究代表者(岡山大)が担当する。系統樹作成は他昆虫等での実績がある。系統推定にRADシーケンシングを行う必要が生じた場合には研究協力者として曾田貞滋(京都大)と協力する。さらに採集した個体群を継代飼育し、歩行活動量、死にまね頻度・時間、交尾行動の行動形質を測定する(予備的に任意に選んだ15集団について測定した結果では地域ごとに活動量や死にまね持続時間に著しい違いがあった)。行動の測定は研究代表者の宮竹貴久(岡山大)が行う。推定した系統樹上に計測した行動形質をプロットし、各地域集団の個性としての「動き」の違いが、採集した地域史の履歴を反映するのか、採集場所に特有な捕食圧に依存するのか推察する。原因が前者と推察された場合にはコクヌストモドキの分散移動能力[本種は少なくとも1km、分散することが野外で明らかにされている(Ridley et al. 2011)]と江戸時代頃における人による米の移動がその違いを生んでいるのか追跡する方法を考案する。後者の場合には活動量等の行動形質が著しく異なる個体群について、採集地点に再び出向いて採集場所の捕食者相を調査する。研究代表者は捕食者として捕食性サシガメ、ハエトリグモの他に、エンムムシ類をすでに確認している。

#### 機能の解析：

研究代表者は死にまね持続時間の著しく異なる系統を育種によって確立し、研究分担者の佐々木謙(玉川大)とともにこれらの系統間で脳内のドーパミン発現が異なることを明らかにした。この育種実験は独立に二度、実施された(繰り返し系統1と2)。これまでに繰り返し系統1でRNAseqとリシーケンシング解析を行い、発現遺伝子の系統間比較と変異部位の探索を行っている。

-1 比較ゲノム解析：繰り返し系統2でも比較ゲノム解析を行い、標的遺伝子をスクリーニングするとともに、系統を交雑させ表現型を分離させたF2集団についてDNAをバルク化して全ゲノムシーケンシングを行う。作成したバルクDNAでSNPの発現インデックスを解析するQTL-seq法を行い、死にまね・歩行活動量など行動形質を制御する遺伝子領域を特定する。次世代シーケンサーを用いた解析ではゲノム情報の解析が必要不可欠であるが、これはバイオインフォマティクスを専門とする研究分担者の内山博允(東京農大)が担当する。

#### -2 RNA干渉実験：

これまでのRNAseq解析より、ドーパミン合成や前駆物質分解に関わる酵素遺伝子の発現に違いが見られ、Hpd(4-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase)とTat(tryosin aminotransferase)が候補遺伝子であった(Uchiyama et al. 2019)。本研究では、RNA干渉実験を行いこれら候補遺伝子が「動き」に関わる標的遺伝子であることを確認する。昆虫で多くのRNA干渉実験の実績を持つ富岡憲治(岡山大)と佐々木謙(玉川大)を研究分担者とする。さらにRNA干渉を行い候補遺伝子をノックダウンさせた個体の活動性、対捕食者行動、交尾行動をアッセイすることで標的遺伝子を持つことの適応的意義を明らかにする。

### - 3 ゲノム編集：

DNA 変異部位や標的遺伝領域が特定されると、ゲノム領域の編集を行うことが可能となる。ゲノム編集処理を施したコクヌストモドキの行動バイオアッセイを行うことで個体としての適応的意義の解析が可能になる。ゲノム編集については研究協力者の宮崎智史（玉川大）と協力して進める。- 2 及び - 3 で作成した個体のバイオアッセイは研究代表者が担当する。さらに研究代表者はコクヌストモドキの近縁種であるヒラタコクヌストモドキとカシミールコクヌストモドキでも活動性に対する人為選抜実験を開始しており、これらの育種にも成功している。本研究では近縁種でも、活動性 ドーパミン発現量 ドーパミン代謝系酵素のリンクが見られるのか、生理活性物質の脳内発現量等の比較解析を進める。解析は専門家である研究分担者の佐々木謙（玉川大）が担当する。

### 行動進化生態学的解析：

捕食者を同居させて容器内で累代飼育した系統と、同居させず継代した系統を作成し、コクヌストモドキが進化させる対捕食者行動を解析する。その際に被食者の動きが世代を超えどのように変化するかに着目し、「動き」の適応性を検証する。進化実験は研究代表者の宮竹貴久（岡山大）が担当する。予備実験より捕食者に対して被食者は逃げる「動き」が世代を経て進化するというデータが取得されつつある。これら系統の育種が完了したら、研究（生態学的調査）と（機能の解析）で探索した標的遺伝子の配列を再び RNAseq 法による次世代シーケンサーで比較し、と で得られた結果とのすり合わせを行う。さらに RNA 干渉実験で死にまね行動を操作した個体の半野外（エンクロージャー）での生存率について行動生態学的手法でチェックする。

以上、3 つの研究成果を総合的に考察し、生態系のなかで個々の生物の「動き」がどのように生物の集団形成と群集との関わりに関与するかについて包括的な理解を目指す。ゲノム・生理・生態を繋ぐモデル系として、生態学および環境学に及ぼす波及効果は非常に高い。

## 4 . 研究成果

対捕食者戦略でもある動きを支配する行動形質である死にまね行動について分子レベルでの解析を行った。我々は、コクヌストモドキの死にまね持続時間の長さに対して 20 世代以上の分断選択を施した。本研究では、死にまね時間の異なる系統間で RNA-seq 解析を行い、網羅的に発現遺伝子に関する比較を行った。その結果、ドーパミンの前駆体であるチロシンの代謝パスウェイに関連する複数の遺伝子において系統間で有意に発現量が異なった(Uchiyama et al. 2019)。そのため本報告では、系統間で発現の異なるチロシン代謝系の酵素遺伝子の相対発現量についても qPCR 解析を行った。その結果、死にまね持続時間にはドーパミンの供給に関する酵素の関与が示唆された (Uchiyama et al. 2019 Scientific Reports)。リアルタイム PCR で発現量の差が 2 倍以上であったドーパミン代謝系遺伝子について RNAi を行い、死にまね時間の長い系統の成虫より RNA を摘出し、逆転写により cDNA を合成し、LinearDNA を作成した。それによって合成した dsRNA を死にまね時間の長い系統の終齢幼虫にインジェクションした。Vermilion 遺伝子も同量インジェクションし、コントロールとした。リアルタイム PCR の結果、dsHPD のインジェクションによって、HPD の発現量が半分以下に抑制されていたが、成虫の死にまね持続時間に変化は見られず、ノックダウンによる効果は認められなかった。

また日本全国に設置されているコイン精米機（30 か所以上）より、野生のコクヌストモドキ成虫をサンプリングして飼育し、死にまね持続時間および活動量を計測したところ、これらの形質には大きな行動の表現型変異が見られることがわかった。そこで、これら行動形質に地域集団間変異の見られるコクヌストモドキの、ミトコンドリア遺伝子による系統関係を推定した。遺伝的構造 (SSR、Fst) を調べたところ系統間に著しい差は認められず遺伝的分化は大きくないことが予測された。

コクヌストモドキの動きを支配する行動形質である死にまね行動については、ロング系統とショート系統間で、DNA リシークエンス解析を実施したところ、ロングでは 2666 個、ショートでは 357 個の遺伝子に変異があり、718 個の遺伝子が両系統で重複して発現していた。カフェイン代謝系、チロシン代謝系、トリプトファン代謝系、チトクローム代謝系、寿命パスウェイ、ハエ目概日リズム関連遺伝子に注目して KEGG パスウェイ解析を行った。これらの系に関与する多くの遺伝子でロング系統での変異が有意に大きかった。チロシン代謝系のドーパミン関連遺伝子のなかから、qtPCR においても系統間の発現差の大きかった TcHpd 遺伝子について RNAi を施したところ、成虫における TcHpd KD による不動時間に系統間で差の認められる傾向があった (Uchiyama et al. 2019 Scientific Reports)。

さらにこれらの遺伝子のなかから、カフェイン代謝系、チロシン代謝系、トリプトファン代謝系、チトクローム代謝系、寿命パスウェイ、ハエ目概日リズム関連遺伝子に注目して KEGG パスウェイ解析を行った。これらの系に関与する多くの遺伝子でロング系統での発現が有意に大きな傾向があった (Tanaka et al. 2021 Scientific Reports)。

チロシン代謝系のドーパミン関連遺伝子のなかから、2018 年度 qtPCR においても系統間の発現差の大きかった TcHpd 遺伝子について RNAi を施したところ、成虫における TcHpd KD による

不動時間に系統間で差の認められる傾向があった(Tanaka et al. 2021 Scientific Reports)。

さらにドーパミン不足のロング系統とドーパミン過多のショート系統では、歩行パターンが有意に異なることを深層学習の手法を使って明らかにした(Maekawa et al. 2020, 2021)。

また2019年度は日本全国に設置されているコイン精米機(37か所)より野生のコクヌストモドキ成虫をサンプリングして飼育し、DNA リシーケンス解析で差の見られた概日リズムに注目して、ロコモーター・アクトグラフ装置を用いて、ショート系統とロング系統を全暗条件に置いて、赤外線センサーを用いて活動量を14日間計測した。計測した個体は1585匹に上る。計測した活動量より体内時計の周期(概日周期)活動量、活動量の振幅を求めたところ、概日周期の長さは20時間から28時間と大きく変動したものの、緯度や経度と概日周期には関係がなかった。ところが、活動量は高緯度地域のほうが高い個体が多い傾向があり、北の集団ほど活動量の振幅の小さい個体の割合が多いことが明らかとなった。この結果は、寒暖の差の激しい厳しい環境で育った北国の昆虫では行動が厳格に制御される体内時計の支配を強く受けない個体のほうが生き延びやすいことを示唆している(Abe et al. 2021 PLOS ONE)。

さらにリシーケンス解析で差の見られたカフェイン代謝系に着目しカフェインがコクヌストモドキの求愛行動と射精量に及ぼす影響を調べたところカフェインを経口摂取した成虫は摂取させなかった成虫に比べ求愛、マウントに至る時間が短くなった。これは生物の動きに關与するカフェインが、昆虫のオスの求愛行動に変化を引き起こすことを世界で初めて明らかにした結果となり、メディア等でも広く紹介された(Yuhao et al. 2020)。

また死んだふりの持続時間が、コクヌストモドキ類の甲虫が生息する野外条件でも生存のために役だっていることを、天敵と同居するコクヌストモドキと、天敵と同居しないコクヌストモドキを捕食者相の異なる野外集団を探して、それぞれ採集し比較したところ、天敵と同居するコクヌストモドキ集団において死んだふりの持続時間が有意に短く、この結果はコクヌストモドキ類の近縁種の死んだふり持続時間の選抜実験の結果とあわせて公表することができた(Konishi et al. 2020 Journal of Evolutionary Biology)。この研究成果は、Journal of Evolutionary Biologyの年間でもっとも引用された論文となった。さらに生物の動きに左右される昆虫の死んだふりに関しての総説を公表した(Miyatake 2021 Environmental, physiological and genetic effects on tonic immobility in beetles (Chapter 4). In Death-Feigning in Insects - Mechanisms and Functions of Tonic Immobility (Ed. M Sakai), Springer, pp. 39-54.)

またある地域ではコクヌストモドキの有力な捕食者であると認められたコメグラサシガメについて、その活動性と動きの関係についても調査し、歩行軌跡が齡の影響を受けることを明らかにした(Matsumura et al. 2021 Behaviour)。

以上のように、本研究は、この行動生態学的な発見の群集・個体群における役割とゲノム情報とゲノム編集のアプローチへとさらに解析の幅を広げて、生理学・ゲノム・生態環境を繋ぐモデル系生態学としての発展に繋がるモデル研究としての波及効果をもたらす成果が得られたと判断できる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 8件）

1. 著者名 Matsumura Kentarou, Abe Masato S, Sharma Manmohan D, Hosken David J, Yoshii Taishi, Miyatake Takahisa	4. 巻 130
2. 論文標題 Genetic variation and phenotypic plasticity in circadian rhythms in an armed beetle, <i>Gnatocerus cornutus</i> (Tenebrionidae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 34 ~ 40
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/biolinnean/blaa016	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 Konishi Kana, Matsumura Kentarou, Sakuno Wataru, Miyatake Takahisa	4. 巻 33
2. 論文標題 Death feigning as an adaptive anti predator behaviour: Further evidence for its evolution from artificial selection and natural populations	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 1120 ~ 1128
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13641	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 -
1. 著者名 Yuhao Ji, Ryuji Yuki, Matsumura Kentarou, Miyatake Takahisa	4. 巻 127
2. 論文標題 Effects of caffeine on mating behavior and sperm precedence in <i>Tribolium castaneum</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ethology	6. 最初と最後の頁 45 ~ 49
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/eth.13094	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 Matsumura Kentarou, Yumise Kota, Fujii Yui, Hayashi Toma, Miyatake Takahisa	4. 巻 16
2. 論文標題 Anti-predator behaviour depends on male weapon size	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biology Letters	6. 最初と最後の頁 33353520
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsbl.2020.0601	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 -

1. 著者名 Ishihara Ryo, Matsumura Kentarou, Jones Jordan Elouise, Yuhao Ji, Fujisawa Ryusuke, Nagaya Naohisa, Miyatake Takahisa	4. 巻 39
2. 論文標題 Arousal from death feigning by vibrational stimuli: comparison of <i>Tribolium</i> species	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Ethology	6. 最初と最後の頁 107 ~ 113
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10164-020-00680-0	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 Matsumura Kentarou, Ito Ryohei, Miyatake Takahisa	4. 巻 125
2. 論文標題 Pace-of-life: Relationships among locomotor activity, life history, and circadian rhythm in the assassin bug, <i>Amphibolus venator</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ethology	6. 最初と最後の頁 127 ~ 132
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/eth.12831	査読の有無 有
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 Matsumura Kentarou, Miyatake Takahisa	4. 巻 36
2. 論文標題 Responses to relaxed and reverse selection in strains artificially selected for duration of death-feigning behavior in the red flour beetle, <i>Tribolium castaneum</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Ethology	6. 最初と最後の頁 161 ~ 168
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10164-018-0548-x	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 -

1. 著者名 Matsumura Kentarou, Miyatake Takahisa	4. 巻 31
2. 論文標題 Costs of walking: differences in egg size and starvation resistance of females between strains of the red flour beetle ( <i>Tribolium castaneum</i> ) artificially selected for walking ability	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 1632 ~ 1637
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13356	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 -

1. 著者名 Matsumura Kentarou, Miyatake Takahisa	4. 巻 36
2. 論文標題 Responses to relaxed and reverse selection in strains artificially selected for duration of death-feigning behavior in the red flour beetle, <i>Tribolium castaneum</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Ethology	6. 最初と最後の頁 161 ~ 168
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10164-018-0548-x	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 -

[学会発表] 計5件(うち招待講演 1件/うち国際学会 0件)

1. 発表者名 宮竹 貴久・内山 博允・佐々木 謙・日ノ澤 祥悟・田中 啓介・松村 健太郎・矢嶋 俊介
2. 発表標題 死にまね行動を制御する遺伝子群の探索
3. 学会等名 日本応用動物昆虫学会 第63回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三浦 一芸・松村 健太郎・宮竹 貴久
2. 発表標題 行動形質に地域集団間変異の見られるコクヌストモドキの系統関係
3. 学会等名 日本応用動物昆虫学会 第63回大会 つくば
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宮竹 貴久
2. 発表標題 昆虫の動く・動かないを決めるゲノム行動生態学
3. 学会等名 京大大学生態学研究センター研究集会_異なるマクロ生物学分野のインタープレイ(招待講演)
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 宮竹 貴久・松村健太郎・北山凌大・昱皓・藤澤隆介・大槻圭一・永谷直久
2. 発表標題 振動刺激によって擬死から覚醒する感受性にも遺伝変異がある
3. 学会等名 西日本応用動物昆虫研究会 ・ 中国地方昆虫学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 宮竹 貴久
2. 発表標題 擬死からの覚醒
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 宮竹 貴久	4. 発行年 2018年
2. 出版社 集英社	5. 総ページ数 240
3. 書名 したがるオスと嫌がるメスの生物学	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>教員：宮竹貴久のページ  <a href="http://www.agr.okayama-u.ac.jp/LAPE/miyatake.html">http://www.agr.okayama-u.ac.jp/LAPE/miyatake.html</a></p>
---

## 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
研究分担者	佐々木 謙  (Sasaki Ken)  (40387353)	玉川大学・農学部・教授    (32639)	
研究分担者	天竺桂 弘子  (Tabunoki Hiroko)  (80434190)	東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授    (12605)	
研究分担者	三浦 一芸  (Miura Kazuki)  (10355133)	国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・西日本 農業研究センター・再雇用職員    (82111)	
研究分担者	富岡 憲治  (Tomioka Kenji)  (30136163)	岡山大学・自然科学研究科・教授    (15301)	
研究分担者	内山 博允  (Uchiyama Hiromitsu)  (70747295)	東京農業大学・その他部局等・研究員    (32658)	削除：2018年7月4日

## 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