

平成23年5月16日現在

研究種目：特定領域研究
 研究期間：2008～2009
 課題番号：20017007
 研究課題名（和文） 鱗翅目昆虫の擬態紋様形成の分子基盤
 研究課題名（英文） Molecular basis for camouflage pattern formation in insects

研究代表者
 藤原 晴彦 (FUJIWARA HARUHIKO)
 東京大学・大学院新領域創成科学研究科・教授
 研究者番号：40183933

研究成果の概要（和文）：

アゲハやカイコの鱗翅目昆虫幼虫の擬態紋様の形成機構を調べるために、幼虫皮膚で発現している遺伝子を複数の分子生物学的な手法で網羅的に比較解析し、紋様や着色に関わる多数の遺伝子を同定した。また、カイコの斑紋・体色突然変異体を数系統解析し、斑紋や体色の原因遺伝子がメラニン合成系や Wnt シグナルに関わることを見出した。これらの成果は、これまでほとんどわかっていなかった紋様形成の分子的基盤を明らかにするものである。

研究成果の概要（英文）：

To understand the pattern formation mechanism of the larval camouflage markings in Lepidoptera such as swallowtails and the silkworm, we analyzed gene expression in larval epidermis exhaustively by several molecular biological methods, and identified many specific genes involved in the pattern formation. We also analyzed several marking and pigmentation mutants of the silkworm, and found that the responsible genes of mutants are involved in melanin synthesis pathway or Wnt1 signaling pathway. These results reveal novel molecular basis for the marking pattern formation that has not been clarified so far.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	8,000,000	0	8,000,000
2009年度	8,000,000	0	8,000,000
年度			
年度			
年度			
総計	16,000,000	0	16,000,000

研究分野：比較ゲノム

科研費の分科・細目：ゲノム科学・ゲノム生物学

キーワード：Camouflage, mimicry, pattern formation, pigmentation, insects

1. 研究開始当初の背景

欧米では100年以上前からミューラーなどが *Heliconius* を擬態モデルとして着目してきたが、2006年にアメリカでゲノムが解読される予定である。オランダの Brakefield 博士や米国の Carroll 博士らが、蝶の翅の紋様と pattern formation 関連遺伝子との関連を精力的に解析しつつ

あるが、擬態と明瞭に結びついた紋様の研究はほとんどない。紋様形成を体系的に調べる今回のようなプロジェクトはこれまでになく、日本独自のカイコとアゲハが擬態・紋様形成の主役の“モデル昆虫”として位置づけられることを期待する。本研究の申請は、適応的な生物形態の多様性を探る世界的な学問潮流と流れを一にするが、

独創的で、かつインパクトの強い成果を日本から発信しうる研究企画である。

2. 研究の目的

本研究の目的は、情報発信者が受信者を攪乱する戦略として広く使われる「擬態」のモデルとして、昆虫の紋様・体色形成の分子基盤を明らかにすることである。具体的には、アゲハとカイコの幼虫擬態紋様、シロオビアゲハ翅のベイツ型擬態紋様を対象に、個々の完全長 cDNA (EST) ゲノムデータベースを構築して制御遺伝子を枚挙し、紋様形成プログラムの進行過程をプロファイルする。さらに紋様形成モデルとしてカイコの主要紋様遺伝子座 p などの原因遺伝子を同定する。アメリカでは毒チョウ (*Heliconius*) 成虫のミューラー型擬態のメカニズムの理解が進んでいる。本研究の進展は、カイコのデータベースを有効に拡張させるだけでなく、アゲハ、カイコ、*Heliconius* という 3 種の鱗翅目昆虫データベースの比較から、擬態の分子基盤を明確にすると期待できる。極めて多様な紋様が近縁種で比較でき、トランスジェネシスなどの分子遺伝学的手法が完備されつつある鱗翅目昆虫で「擬態」のメカニズムは最も効率的に解析できる。本研究は、適応的な生物形態の多様性を探る世界的な学問潮流と流れを一にするが、独創的な成果を日本から発信しうる研究と考える。

3. 研究の方法

(1) カイコ皮膚由来完全長 cDNA データベースの構築とアノテーション作業：

カイコの 4 齢幼虫脱皮期の皮膚 mRNA の完全長 cDNA ライブラリーから決定した 1 万クロウンの配列を、カイコゲノム配列データベースと照合し、アノテーション作業を進める。皮膚形成時に誘導されるすべてのクチクラタンパク質、紋様形成に関わる制御タンパク質などを枚挙する。

(2) アゲハ皮膚由来完全長 cDNA ライブラリーの構築とその配列のデータベース化：アゲハの 4 齢幼虫脱皮期及び脱皮直後の 5 齢幼虫皮膚から mRNA を単離し、完全長 cDNA ライブラリーを構築する。1 万以上の cDNA クロウンの配列を決定し、データベース化する。カイコの皮膚遺伝子データベースと比較解析を行い、鱗翅目昆虫における皮膚遺伝子を枚挙するとともに、カイコ特異的、アゲハ特異的な遺伝子を同定する。

(3) シロオビアゲハ翅由来完全長 cDNA ライブラリーの構築とその配列のデータベー

ス化：

擬態型雌および雄の 5 齢幼虫から蛹期にかけてステージ混合型の完全長 cDNA ライブラリーを構築する。1 万以上の cDNA クロウンの配列を決定し、データベース化する。他の昆虫の多数の翅 EST データベースと比較解析を行い、アゲハ特異的な遺伝子や紋様形成制御遺伝子候補を検索する。

(4) アゲハの 3 齢脱皮期、4 齢脱皮期特異的サブトラクションライブラリーの構築とデータベース化：

ナミアゲハの 4 齢幼虫の体表紋様と 5 齢幼虫の体表紋様は大幅に異なるが、個々の紋様は 3 齢脱皮期と 4 齢脱皮期にそれぞれ形成される。この擬態紋様の変動は幼若ホルモン

(JH) に応答して切り替えられるが、どのような遺伝子が関与しているかは不明である。そこで、4 齢脱皮期から 3 齢脱皮期の皮膚由来 cDNA をサブトラクションしたライブラリー、3 齢脱皮期から 4 齢脱皮期の cDNA をサブトラクションしたライブラリーを構築し、それぞれ 2000 クローン以上 (現時点で約 1000 クローン) のユニーク遺伝子を枚挙し、擬態紋様関連遺伝子、JH 応答性遺伝子の同定を試みる。

(5) シロオビアゲハの擬態型雌翅、非擬態型雌翅特異的サブトラクションライブラリーの構築とデータベース化：

シロオビアゲハの擬態型雌は毒蝶のベニモンアゲハに似た翅をもつが、雄と非擬態型雌は全く異なる紋様を持つ。これらの紋様は蛹期に形成されるので、蛹期前期の擬態型雌と非擬態型雌の両者の翅の mRNA を調製し、cDNA サブトラクション法によりライブラリーを構築し、1,000 クローン以上の配列解析を行い、色素形成遺伝子、擬態関連遺伝子を可能な限り枚挙する。前年度構築した EST ライブラリーと比較するとともに、マイクロアレイなどにより発現解析をする。

(6) アゲハ幼虫とシロオビアゲハ翅の擬態紋様に関与する遺伝子の時期・空間パターンデータベースの構築：

枚挙されたアゲハの真皮細胞 EST ライブラリー、3 眠・4 眠特異的ライブラリー、またシロオビアゲハの翅 EST ライブラリー、擬態型・非擬態型サブトラクションライブラリーなどをもとにして、翅と皮膚に特化したマイクロアレイを作成する。4 齢脱皮期や蛹期以外の発生ステージでどのように遺伝子発現が変動するかをデータベース化する。さらに、マイクロアレイ解析などによって興味深い発現を見せたアゲハの皮膚特異的・シロオビアゲハ擬態型特異的遺伝子発現を *in situ*

hybridizationによりプロファイリングする。

(7) カイコ幼虫紋様 p 遺伝子座・L 遺伝子座の原因遺伝子の同定：

p 遺伝子座、L 遺伝子座の近傍の遺伝子候補のゲノム遺伝子構造を、p 遺伝子座の 10 の対立形質、L 遺伝子の 3 対立形質で比較し、構造に差のある遺伝子を候補として、遺伝子座との組換え率を 0.1% まで検証し、positional cloning を実行する。さらに、紋様のない姫蚕に優性形質の候補遺伝子を AcNPV により導入し、紋様の有無により機能検定する。

4. 研究成果

(1) カイコ幼虫皮膚完全長 cDNA データベースの構築と解析：

カイコの 4 齢脱皮期皮膚のライブラリーについては 10000 クローンの詳細な解析を進め、約 1500 の non-redundant gene のうち、1300 ほどが新規遺伝子であることが判明した。特に、カイコゲノム情報と照らし合わせた結果、200 近いクチクラタンパク質遺伝子がいくつかの染色体サイトにクラスターとして存在することが明らかとなった。クチクラに関しては鱗翅目昆虫が、環境に適応した皮膚構造を実現させるために遺伝子を高度に重複させ、極めて特異な進化を果たしてきたことを窺わせる。

(2) シロオビアゲハの幼虫皮膚及び翅 cDNA データベースの構築と解析：

シロオビアゲハの幼虫皮膚と翅の cDNA を構築し、それぞれ約 6000 の配列解析を行った。数多くの擬態紋様関連遺伝子を同定するとともに、黄色、青色など特定の色素紋様にリンクした遺伝子を発見した。例えば、青色色素結合遺伝子 INS (インセクトシアニン) は 5 種類あり、2 種類は幼虫の擬態紋様、2 種類は蛹の保護色 (緑と茶) に対応して発現していることなどが明らかとなった。

(3) 6 種類の完全長 cDNA データベースの構築：

新たな cDNA ライブラリーとして、キアゲハ皮膚、ベニモンアゲハ蛹翅を構築した。支援班の協力を得て、2009 年 3 月までに約 3 万の EST 配列がそれぞれ決定された。一方、従来作成していた 4 種 (アゲハ、カイコ、シロオビ皮膚・蛹翅) とアゲハ前脚ふ節データベース (Ozaki et al. 2008) を詳細に比較したところ、組織特異的な発現をするクチクラタンパク質が多数発見されたこと、アゲハ蛹の緑色の隠蔽色には新たな青色色素結合遺伝子が関与していること、茶色の隠蔽色にはメ

ラン合成系遺伝子が関与していること、などが明らかとなった。この配列情報を基に、6 種類のアゲハの cDNA ライブラリー情報を含む、17000 遺伝子の情報を搭載したオリゴレイ ver2 が完成した。

(4) 擬態紋様に関与する既知遺伝子の発現パターン解析：

アゲハの近縁種間でなぜ多様な紋様が生み出されたかを理解するために、ナミアゲハ、シロオビアゲハ、キアゲハの 3 種類の 4 齢脱皮期の幼虫で、メラニン合成に関与する TH, DDC、赤色紋様の ebony、黄色紋様の YRG、青色紋様の INS などについて発現パターンの比較解析を行った。その結果、それぞれの遺伝子が各アゲハ種の紋様に一致して発現することが示された。さらに、ナミアゲハとシロオビアゲハ間で異種間交雑種を産ませ、YRG の発現解析を行った結果、YRG 上流のシスエレメントの違いでなく、YRG の発現を制御するトランス因子の発現パターンの変化が種間での紋様変化をもたらしている可能性が示唆された。

(5) 鱗翅目昆虫 3 種の EST ライブラリーの比較解析：

カイコ・ナミアゲハ・シロオビアゲハの幼虫皮膚とシロオビアゲハの翅原基の cDNA ライブラリーを 1 万~2 万の配列解析を行い、手動補正などで精緻化した EST データベースを構築した。アゲハ 2 種には含まれるがカイコには含まれない遺伝子として青色色素結合遺伝子、JH 結合タンパク質相同遺伝子 (JBR) などが見つかればこれらがアゲハ幼虫に特徴的な緑色の体色形成に関わっていることが示唆された。さらにアゲハ JBR を約 10 種類同定し、カイコの JBR14 種と比較したところ、アゲハの 4 つの JBR はアゲハ特異的なクラスターを形成し、in situ hybridization の結果から、これらの遺伝子が黄色、緑、白色など幼虫擬態紋様に関わる新規遺伝子群であることが示された。

(6) カイコとアゲハのクチクラタンパク質遺伝子の比較：

カイコとアゲハでは紋様だけでなく体表表面の構造も異なることから、クチクラタンパク質の比較解析が擬態形成の理解には重要と考えられる。両者でクチクラタンパク質の発現を比較すると、遺伝子構成や体表での発現パターンは大きく異なっていた。アゲハの若齢幼虫では、イボ状突起や特定の紋様と関連のあるクチクラタンパク質が複数得られた。一方、カイコでは 200 以上のクチクラ遺伝子が存在し、それらの多くは大規模な遺

伝子クラスターを形成していることが判明した。22番染色体に見られる最大のクラスターには53種類の遺伝子が存在するが、ESTライブラリーの比較解析を行うと、同一クラスター内の遺伝子でも、組織特異性や発現時期特異性などは異なっていた。近縁な昆虫でも遺伝子重複などによりクチクラタンパク質遺伝子は大きく変動しており、それぞれの昆虫のライフサイクルに適した構造や形態をもたらすように多様化したと考えられる。

(7) マイクロアレイによる脱皮期発現遺伝子、JH誘導遺伝子の網羅的探索：

ナミアゲハ約4000、シロオビアゲハ約4600、キアゲハ12の合計8600遺伝子について、1遺伝子2種類のユニークな60mer配列を設計し、計15208の第一世代のアゲハオリゴアレイを作成した。このマイクロアレイを利用し、アゲハ個体において4齢初期のJH処理と非処理個体、アゲハ3齢脱皮期と4齢脱皮期などのRNAサンプルを用いて、紋様やJH応答に関与する遺伝子を探索した。その結果、特定の紋様形成に関わる遺伝子、齢特異的な遺伝子(JHの制御を受けている可能性が高い)、脱皮期時期特異的な遺伝子(エクジソンの制御を受けている可能性が高い)などの新規遺伝子が多数見つかった。

(8) マイクロアレイによるシロオビアゲハ翅の紋様形成遺伝子の網羅的発現解析：

シロオビアゲハ雌の蛹翅の紋様領域ごとのmRNAを調製して、第二世代アゲハマイクロアレイを利用して特異的な遺伝子の発現を調べたところ、SmadやelbowBなどの転写因子や、CPH10など何種類かのクチクラタンパク質遺伝子が翅のシロオビ紋特異的に発現している可能性が示された。一方、シロオビアゲハのベイツ型擬態のメカニズムを調べる上で最大の課題である、蛹期の翅でのin situ hybridizationを確立することに成功した。

(9) マイクロアレイによるアゲハの幼虫紋様形成遺伝子探索と発現パターンの比較解析：

アゲハ幼虫の異なる紋様領域(目玉模様、腹V字紋など)の皮膚からmRNAを調製し、アゲハマイクロアレイを利用して幼虫擬態紋様に関わる遺伝子を直接的に探索した。その結果、yellowやlaccase2などの色素合成関連遺伝子に加えて、fringeやCG11966などの転写因子が領域特異的に発現している可能性が示された。これ以外に数十の紋様特異的な遺伝子候補が見つかることに成功した。一方、紋様領域をそれぞれ電子顕微鏡で観察すると、色の異なる領域では表面構造に違いが見

られたことから、紋様形成にはクチクラタンパク質など立体的な構造の違いも関与していることが示唆された。

(10) 紋様領域間cDNAサブトラクションによる網羅的探索：

マイクロアレイとは別に、アゲハ幼虫の異なる紋様領域(白と黒の領域間、目玉模様と非目玉模様領域間など)の皮膚からmRNAを調製し、cDNAサブトラクション法により、幼虫擬態紋様に関わる遺伝子を直接的に探索した。その結果、若齢幼虫の黒色領域や目玉模様で強く発現しているPsg36や目玉模様で特異的に発現しているABCトランスポーターに類似したCG31121など、多数の紋様特異的な遺伝子が同定された。

(11) JH処理とJH非処理サンプル間のcDNAサブトラクションによるアゲハ擬態関連遺伝子の枚挙：

アゲハ幼虫でJHが紋様を切り替える時期と考えられる4齢脱皮直後にJH処理を行った個体と非処理個体の間でcDNAサブトラクションを行った。100クローンの予備的な解析から、JH処理で発現が変動するクチクラ遺伝子、JHの分解に関わるJHエポキシヒドロラーゼが得られた。

(12) アゲハの幼虫皮膚の若齢-終齢脱皮期cDNAサブトラクションライブラリーの構築と解析：

アゲハの3齢脱皮と4齢脱皮期の皮膚mRNAのサブトラクションを行い、3齢脱皮皮膚に特異的な遺伝子として、約10種類の特異的なクチクラ遺伝子を同定した。これは鳥のフンに擬態する際の疣状突起に対応したクチクラタンパク質で、通常のクチクラ遺伝子が鱗翅目昆虫の進化の過程で適応的に遺伝子重複によって生じた可能性がある。培養皮膚を用いたホルモン応答実験により、これらの遺伝子は幼若ホルモンJHの影響下で4齢脱皮期に発現抑制を受けるように運命づけられることが判明した。この結果は、主としてJHが鳥の糞から柑橘系の葉へと擬態紋様をきりかえており、その制御下にクチクラタンパク質のような実行遺伝子が含まれていることをはじめて示した。

(13) カイコ幼虫斑紋遺伝子L(褐円)のポジショナルクローニング：

BF1個体のSNP解析からL遺伝子座の原因領域を100kbに絞込んだ。各体節に特有な斑紋を生じるL(褐円)については、100kb領域内の遺伝子構造の解析、in situ hybridization発現パターンからカイコの

Wnt1 (wingless) が原因遺伝子とほぼ同定された。L/+のヘテロ個体では L の染色体からのみ皮膚特異的に wnt1 が転写されていることから、L の wnt1 遺伝子の近位にある cis エレメントの異常によって L の斑紋が形成されることがわかった。この結果は、紋様形成が wnt1 によるプレパターン形成によって制御されていることを遺伝学的にはじめて示したものである。同様な紋様を持つキアゲハやカイコの祖先種と思われる *B. mandarina* の斑紋においても wnt1 が強く発現していることを見出し、広範な種において Twin-spot 紋様が wnt1 によって形成されている可能性が示された。

(14) カイコ幼虫紋様変異体 p, Ze の原因遺伝子の同定:

Ze (各体節前半 4 分の 1 に縞模様がある変異体) の遺伝子座候補が前年度までに 13 数個に絞られたので、各遺伝子の cDNA の構造を WT と比較するとともに、皮膚での発現パターンを調べた。その結果、WT と明らかに異なる発現パターンを示す 2 種類の遺伝子が見つかった。この遺伝子はメラニン合成などにも関与する可能性が高く、Ze の原因遺伝子候補と考えられる。一方、p 遺伝子座の原因領域 20kb 内に一部の領域が含まれる遺伝子の解析を進めた結果、p の複対立形質 (pS, +p, p など) ごとにその転写産物が異なっている可能性が示され、この遺伝子が p 遺伝子である可能性が高いと考えられた。

(15) カイコ幼虫斑紋・体色変異系統の原因遺伝子の同定:

当初計画には入れていなかったが、カイコ幼虫体色変異体の解析も進めたところ、赤蟻 (Ch) は yellow 遺伝子、煤色 (so) は ebony、眼紋赤 (ro) は tan 遺伝子がそれぞれの原因遺伝子であることがほぼ確かめられた。これまで昆虫の幼虫の体色や斑紋に関して、体系的に原因遺伝子が同定されたことはなく、以上の成果は擬態紋様形成機構の解明に大きなインパクトを与えると考えられる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 21 件中 14 件を下記に記載)

- 1) Olle Terenius et al. (72 authors, 21st Fujiwara, H.): RNA interference in Lepidoptera: an overview of successful and unsuccessful studies and implications for experimental design. *J. Insect Physiol.* 57, 231-245 (2011) 査読有
- 2) Shirataki, H. Futahashi, R. and Fujiwara, H.

Species-specific coordinated gene expression and *trans*-regulation of larval color pattern in three swallowtail butterflies. *Evolution and Development*, 12: 305-314 (2010) 査読有

- 3) Futahashi, R., Banno Y. and Fujiwara, H. Caterpillar color patterns are determined by a two-phase melanin gene pre-patterning process: new evidence from *tan* and *laccase2*. *Evolution and Development*, 12: 157-167 (2010) 査読有
- 4) 藤原晴彦、山口淳一 (2010) 擬態の一面をさぐる - 昆虫の体表紋様形成の分子機構 (生き物の不思議)、遺伝 7 月号 vol 64, 11-16. 査読無
- 5) 藤原晴彦 (2010) 体表の紋様がまだらになるカイコ (1 枚の写真館)、細胞工学、29、415. 査読無
- 6) Futahashi, R., Sato, J., Meng, Y., Okamoto, S., Daimon, T., Yamamoto, K., Suetsugu, Y., Narukawa, J., Takahashi, H., Banno, Y., Katsuma, S., Shimada, T., Mita, K. and Fujiwara, H. yellow and ebony are the responsible genes for the larval color mutants of the silkworm *Bombyx mori*. *Genetics* 180: 1995-2005 (2008) 査読有
- 7) Futahashi, R. and Fujiwara, H. Identification of stage-specific larval camouflage associated genes in the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*. *Dev. Genes Evol.* 218, 491-504 (2008) 査読有
- 8) Okamoto, S., Mita, K., Futahashi, R., Kojima, T. and Fujiwara, H. Catalogue of epidermal genes: genes expressed in the epidermal cells during molt of the silkworm, *B. mori*. *BMC genomics*, 9, 396 (2008) 査読有
- 9) Osanai-Futahashi, M., Suetsugu, Y., Mita, K. and Fujiwara, H. Genome-wide screening and characterization of transposable elements and their distribution analysis in the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 38, 1046-1146 (2008) 査読有
- 10) Futahashi, R., Okamoto, S., Kawasaki, H., Zhong, Y-S., Iwanaga, M., Mita, K. and Fujiwara, H. Genome-wide identification of cuticular protein genes in the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 38, 1138-1146 (2008) 査読有
- 11) The international silkworm genome consortium (including Fujiwara, H., Futahashi, R. and Osanai, M.): The genome of a lepidopteran model insect, the silkworm *Bombyx mori*. *Insect Biochem and Molec. Biol.* 38, 1086-1145 (2008) 査読有
- 12) *Tribolium* genome sequencing consortium

(including Fujiwara, H. and Osanai, M.)
The genome of the model beetle and pest
Tribolium castaneum. *Nature* 452, 949-955
(2008) 査読有

- 13) Sato, K., Matsunaga, M. T., Futahashi, R.,
Kojima, T., Mita, K., Bannno, Y. and
Fujiwara, H. Positional cloning of *Bombyx*
wingless loci *flugellos* (*fl*) reveals a critical
role of fringe that is specific for wing
morphogenesis. *Genetics*, 179, 875-885
(2008) 査読有
- 14) Futahashi, R. and Fujiwara, H. Juvenile
hormone regulates butterfly larval pattern
switches, *Science*, 319, 1061 (2008) 査読
有

[学会発表] (計 34 件中 7 件を下記にを記載)

- 1) 藤原晴彦: 昆虫の擬態紋様形成の分子
機構と進化プロセスの解明、公開シンポ
ジウム「複合適応形質の進化」、2010 年
9 月 17 日、東大農学部
- 2) 藤原晴彦、二橋亮、山口淳一: 鱗翅目昆
虫の幼虫紋様形成の分子機構、第 32 回
日本分子生物学会大会ワークショップ
「昆虫と関連生物の多様性と進化メカ
ニズムを探る」、2009 年 12 月 9-12 日、
横浜
- 3) 藤原晴彦: 鱗翅目昆虫の幼虫斑紋形成に
おける Wnt1 の機能、第 80 回日本動物学
会大会第 6 回色素細胞シンポジウム、
2009 年 9 月 17 日、静岡コンベンション
センター
- 4) 藤原晴彦: 昆虫の擬態紋様形成のしくみ
を探る、日大シンポジウム動物の不思議
を科学する、2009 年 6 月 20 日、東京世
田谷、日大文理学部国際会議場
- 5) 藤原晴彦、山口淳一、二橋亮、岡本俊、
三田和英、山本公子: 鱗翅目昆虫の擬態
紋様形成の遺伝的基盤、第 10 回日本進
化学会シンポジウム「適応進化を支えた
遺伝基盤」、2008 年 8 月 22-24 日、東京
大学駒場キャンパス
- 6) 藤原晴彦: 蝶の擬態紋様形成の分子メカ
ニズム、琉球大学分子生命科学研究セン
ターシンポジウム「南を拓く分子生命科
学」、2008 年 6 月 6 日、琉球大学分子生
命科学研究センター
- 7) 藤原晴彦: 昆虫の擬態紋様形成の分子基
盤、平成 20 年度特定領域比較ゲノム班
会議・講演会、2008 年 5 月 31 日、学術
総合センター (一ツ橋)

[図書] (計 2 件)

- 1) 藤原晴彦 (監訳)、遠藤圭子 (訳) (2010)
せめぎあう遺伝子 (Austin Burt & Robert
Trivers 著) 645 ページ、共立出版。

- 2) 藤原晴彦 (2009) 虫たちが語る生物学の
未来、カイコの幼虫斑紋から「擬態を探
る」。P22-25 財団法人衣笠会

[その他]

ホームページ等

<http://www.idensystem.k.u-tokyo.ac.jp/index.htm>

6. 研究組織

- (1) 藤原 晴彦 (FUJIWARA HARUHIKO)
東京大学・大学院新領域創成科学研究科・
教授
研究者番号: 40183933