

令和 5 年 5 月 12 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H00474

研究課題名（和文）アゲハ蝶における擬態スーパージーンの平行進化の遺伝的メカニズム

研究課題名（英文）Genetic mechanism of parallel evolution of mimicry supergene in swallowtail butterflies

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

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 31,200,000円

研究成果の概要（和文）：擬態などの複雑な適応形質には、染色体上の隣接遺伝子群「超遺伝子（スーパージーン）」が制御するものがある。シロオビアゲハのベイツ型擬態の原因領域など、スーパージーンの多くは染色体逆位によって組換えが抑制されるが、近縁種のナガサキアゲハの擬態スーパージーンには逆位は存在しない。本研究では、この2種のアゲハの擬態スーパージーンを構成する複数の遺伝子が擬態紋様形成に関与して働いていることを初めて明らかにした。また、複数のアゲハ近縁種の擬態スーパージーンの構造比較から、ベイツ型擬態の平行進化の遺伝的背景や進化プロセスを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

スーパージーンは90年以上前に提唱された遺伝学的概念だが、その実体についてはほとんど実証されていなかった。近年、ゲノム解析の劇的な進展により、数多くの複雑な適応形質がスーパージーンで制御されていることが明らかになったが、スーパージーン内の遺伝子の機能や逆位の役割が明瞭になったものはない。本研究は、スーパージーン内外の複数の遺伝子が適応形質を生み出していること、さらに逆位の外側の遺伝子も形質発現に関与していることを、スーパージーンでは初めて実証した。また、シロオビアゲハとナガサキアゲハの擬態スーパージーンがどのように進化したかをゲノム構造の比較から明瞭にした。

研究成果の概要（英文）：Some complex adaptive traits, such as mimicry, are controlled by groups of contiguous genes on a chromosome called "supergene". Chromosomal inversions suppress recombination in many supergenes, such as the region responsible for Batesian mimicry in *Papilio polytes*, but are absent in a mimicry supergene in the closely related *Papilio machaon*. In this study, we clarified for the first time that multiple genes that constitute the mimicry supergenes of these two species are involved in mimicry pattern formation. In addition, we clarified the genetic background and evolutionary process of parallel evolution of Batesian mimicry by comparing the structures of mimicry supergenes of related species of swallowtails.

研究分野：進化遺伝学

キーワード：スーパージーン 擬態 アゲハチョウ 平行進化 遺伝子機能 染色体逆位 相同組換え

1. 研究開始当初の背景

(1) 研究の学術的背景

遺伝的形質の多くは、特定の1遺伝子の機能に基づくか、遺伝的に独立した複数の遺伝子の発現による量的形質である。しかし、複雑な適応形質では、染色体上で隣接した複数の遺伝子群からなる「超遺伝子(スーパーゼーン)」によって制御される場合がある。その概念は1920年代に、サクラソウの花の多型、ナガサキアゲハのベイツ型擬態などで提唱された。近年はゲノム解析の進展により、複数の例でスーパーゼーンの原因領域が同定され、興味深いことにそのほとんどで染色体逆位が見られた。逆位を起こした領域では相同染色体の組換えが抑制され、隣接した遺伝子群のスーパーゼーン構造が長く保たれると想定されている。

シロオビアゲハとその近縁種のナガサキアゲハは、メスの一部(擬態型)のみがモデルの毒蝶に擬態して捕食者から逃れる一方、オスや非擬態型のメスはそれとは全く異なる紋様をしている。遺伝学的な解析から擬態型と非擬態型の切替えは1遺伝子座(シロオビH; ナガサキA)で制御されていることは古くから示されていた。数年前に申請者のグループはシロオビアゲハの第25番染色体の140kbに及び領域がH遺伝子座であることを解明した。

H遺伝子座には3つの遺伝子(*dsx*, *U3X*, *UXT*)が含まれ、擬態型(H)と非擬態型(h)染色体では逆位が生じ、逆位領域内ではHとhの間で塩基配列が多様化(相同性70%以下)していることを見出した。この結果は、H遺伝子座がスーパーゼーンであることを示す。性分化転写因子Dsxのアミノ酸配列はHとhで14個異なっており、我々が開発した遺伝子解析法(EMST法)で調べると、擬態型*dsxH*のみが擬態形質を生じさせることが判明した。一方、近縁種のナガサキアゲハでも原因遺伝子座Aを調べたところ、約160kbのほぼ同じ染色体領域が同定された。A遺伝子座には3つの遺伝子(*dsx*, *UXT*, *Nach-like*)が含まれ、遺伝子座内では擬態型Aと非擬態型aの間で塩基配列が多様化していた。しかし、奇妙なことに、広範な領域で探索してもこのA遺伝子座近傍には染色体逆位が存在しなかった。Dsxのアミノ酸配列は、Aとaで4箇所異なっていたが、その変異の場所と種類はシロオビアゲハとは異なっていた。また、スーパーゼーンのサイズは2種のアゲハで異なっていた。これらのことから、2種のアゲハの擬態スーパーゼーンは独立に平行進化した可能性が考えられた。

(2) 本研究で問うこと

スーパーゼーンの多くでは染色体逆位が存在し、相同組換えの抑制により変異が蓄積するとともに、隣接遺伝子群の構造が保持されているという仮説が提唱されてきた。しかし、ナガサキアゲハのA遺伝子座には逆位がなく、「染色体組換えを抑制する新たなメカニズムがあるのか?」とも考えられた。これは遺伝学全般の理解に通じる核心的な問いである。

既知のスーパーゼーンは数個から数百の隣接遺伝子群を含んでいるが、これらの遺伝子が着目する適応形質に関与していることを機能的に証明した例は、現時点では当グループの*dsx*の報告しかない。ただし、当グループでも*dsx*以外の遺伝子が直接現象に関与している事実はまだ示せていない。「スーパーゼーン内部の複数の遺伝子が着目形質に関与しているか?」は、スーパーゼーン研究にとって未だに明示されていない極めて重要な問いである。

ナガサキアゲハとシロオビアゲハは共にメスに限定したベイツ型擬態を示すが、両者ではスーパーゼーンに逆位の有無の違いがあり、擬態を制御する擬態型Dsxに両種で共通したアミノ酸変異が存在しない。「擬態スーパーゼーンがアゲハ近縁種間でどのように生じ、平行進化したのか?」はスーパーゼーンの起源と進化、さらには平行進化の具体的なプロセスを例示する格好の素材となりうる。

2. 研究の目的

(1) 擬態スーパーゼーンの構造と機能の解明

本研究は、長い間未解明だったスーパーゼーンの構造と機能の進化プロセスの全体像を明らかにしようとするプロジェクトである。具体的には、主にシロオビアゲハとナガサキアゲハを用いて、2種の擬態スーパーゼーンの全体構造及び構成遺伝子の発現・機能の比較、2種及以外のアゲハ近縁種での擬態スーパーゼーン相同領域の比較、ナガサキアゲハや近縁種におけるスーパーゼーン構造と組換え抑制領域の比較、からアゲハ属におけるベイツ型擬態の平行進化の遺伝的背景とスーパーゼーンの機能と構築のメカニズムを解明することを目的とする。

現在では、菌類から脊椎動物まで数十におよぶ様々な適応形質がスーパーゼーンによって制御されていることがゲノム解析と遺伝子発現などから示されている。また、性染色体もスーパーゼーンの一つであるという仮説もあり、スーパーゼーンは当初考えられていたよりも広範囲な現象に関与した一般性の高いトピックスであり、遺伝学や進化学で残された未解明の学術対象と考えられている。当グループは新たな遺伝子解析法を開発し、遺伝子のノックダウン(Electroporation-mediated RNAi: EM-RNAi法)により体表紋様形成を短時間で自在に解析できるシステムを完成した。その結果、擬態スーパーゼーンの遺伝子機能を網羅的に実証することが可能となったが、このようなアプローチは現時点で当グループにしかできない。

(2) 擬態スーパーゼーンの進化プロセスの解明

200 種以上あるアゲハチョウ属の中でシロオビアゲハとナガサキアゲハは *Menelaides* 亜族に属する近縁種で、約 1500 万年以上前に分岐したと推定されている。同様の適応形質を示す近縁種で、形質に関わるスーパーゼーンが独立に平行進化したことが分子レベルで明示されている例は現時点ではこれ以外には知られていない。特に、2 種のスーパーゼーンで染色体逆位の有無の違いがあり、独立に擬態形質が形成された可能性は極めて興味深い。染色体逆位はスーパーゼーンだけでなく、より広い適応現象に関わっている可能性が高い。また、染色体逆位以外の組換え抑制システムについてはほとんど知られておらず、ナガサキアゲハのスーパーゼーンはその解明にもつなげる可能性を秘めている。*Menelaides* 亜族では、ナガサキアゲハに極めて近縁なアカネアゲハ (*P. rumazovia*) もメス限定ベイツ型擬態を示し、メスに二型がある。これら 3 種の近縁種のスーパーゼーン逆位相同領域 (特に境界領域の構造) を比較することにより、染色体逆位の出現過程や平行進化のプロセスが明らかになると考えられる。

3. 研究の方法

(1) 擬態スーパーゼーンの構造と内部遺伝子の発現と機能の解明:

「擬態スーパーゼーンの複数の遺伝子が擬態形質に関与しているか?」はまだ明瞭な結論が得られておらず、本プロジェクトではこれを明らかにする。そこで、シロオビアゲハ内部及び隣接部の複数の遺伝子を EM-RNAi 法で個々にノックダウンして、擬態紋様形成に影響があるかを調べる。一方、これらの下流の遺伝子ネットワークがどのようになっているのかを調べるために、シロオビアゲハの擬態型メスで (*UXT*, *U3X*, *dsxH*) を EM-RNAi 法でノックダウンして、処理翅と非処理翅の間で発現量の違いを RNA-seq 法でリスト化して 3 遺伝子の下流遺伝子ネットワークを明らかにする。さらに個々の遺伝子をノックダウンして擬態紋様に対する影響を調べ、個々の遺伝子機能を明らかにする。

シロオビアゲハとナガサキアゲハの擬態紋様で異なるのは、シロオビの擬態形質は翅だけに見られるのに対し、ナガサキの擬態型雌では、翅だけでなく腹部にも警告的な擬態色 (黄色) が着色する。一方、シロオビの擬態翅では擬態型 *dsx* や擬態型 *UXT* が蛹初期に発現誘導され、これが擬態形質に結びついている可能性が示唆されている。シロオビでは擬態メス翅特異的に擬態型遺伝子 (*UXT*, *U3X*, *dsxH*) が発現誘導されているか、ナガサキでは擬態型メスの翅及び腹部で擬態型遺伝子 (*UXT*, *dsx*, *Nach-like*) が発現誘導されているか、各遺伝子の発現プロファイルと組織特異性を明らかにする。

(2) アゲハ近縁種間の比較による平行進化プロセスの解明:

シロオビアゲハとナガサキアゲハの擬態スーパーゼーンで大きく異なるのは、両者で擬態型 *Dsx* のアミノ酸置換の種類と場所 (シロオビ 14 箇所; ナガサキ 4 箇所) が全く異なること、またシロオビの擬態スーパーゼーンに逆位があるがナガサキにはないことである。これらはシロオビアゲハとナガサキアゲハの擬態スーパーゼーンが平行進化で生じた可能性を示唆する。そこで、アゲハチョウ属 *Menelaides* 亜族に属するアカネアゲハを加えた 3 種で、擬態スーパーゼーンの構造と LD (連鎖不平衡) 領域を調べ、擬態スーパーゼーンの平行進化が *Menelaides* 亜族でどのように起こったかを検証する。具体的には、アメリカのグループが既に公表して *Menelaides* 亜族の全ゲノムのドラフト配列を再アセンブルして、スーパーゼーン相同領域の構造を比較解析する。

シロオビアゲハとナガサキアゲハの擬態スーパーゼーン領域で、非擬態型 (それぞれ *h* と *a*) の染色体構造は類似している。しかし、擬態型 (*H* と *A*) は、非擬態型とは大きく異なった構造をとり、また、*H* と *A* の間では逆位の有無の違いが存在する。ナガサキアゲハの擬態スーパーゼーン領域で相同染色体の組換えが抑制されているのは、*A* と *a* の間での全体に亘る配列の大きな違いに起因している可能性が考えられる。特に反復配列の挿入や欠失、トランスポゾン挿入、微小な染色体逆位やゲノム再編成などが関与している可能性がある。そこで、シロオビアゲハ、ナガサキアゲハの *H*, *A*, *h*, *a* における擬態スーパーゼーン領域内の反復配列、トランスポゾン配列などを枚挙し、その局在性や配列多様性の度合いを他の染色体領域と比較解析する。

4. 研究成果

(1) スーパーゼーン内部及び隣接部の複数の遺伝子が適応形質の形成に働く

シロオビアゲハのスーパーゼーン内部にはすでに機能が明らかとなった *dsxH* 以外に *UXT* (遺伝子発現調節因子) と *U3X* (機能未知の non-coding RNA) があるが、これらの遺伝子の働きは明瞭でなかった。そこで、擬態型メスの翅に EM-RNAi 法で各遺伝子の発現を抑制する siRNA を導入したところ、*UXT* ノックダウンでは辺縁部の赤色スポットが縮小し、中央の淡黄色は上端が平になり非擬態型の翅に近い表現型に変化した (ナガサキアゲハでも同様の表現型変化)。一方、*U3X* ノックダウンでは、淡黄色と赤色スポットの間隔が狭くなった。これらの結果は、スーパーゼーン内部の複数の遺伝子が適応形質を生み出すことを示唆し、*dsxH* が master gene、*UXT*, *U3X* が modifier gene として働いている可能性を示す (図 1)。

さらにシロオビアゲハのスーパーゼン逆位領域の外側に隣接する *Prospero* と *Sir2* が擬態形質に関与するかどうかを調べるために、それぞれの発現を EM-RNAi 法で抑制したところ、*Prospero* では赤色スポットが拡大し、*Sir2* では淡黄色領域や赤色スポットが大きく変形した。この結果は、スーパーゼンの機能的ユニットは逆位領域の外側まで及んで構成されていることを示す。

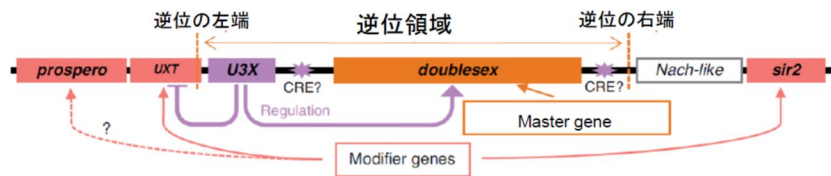


図1 シロオビアゲハの擬態スーパーゼン (Komata et al. (2022) Geneticsを改変)

(2) ナガサキアゲハでの遺伝子発現と機能解析

ナガサキアゲハの擬態型メスでは翅だけでなく腹部も警告色を示す。そこで、qRT-PCR 法を用いて、シロオビアゲハでは、擬態メス翅特異的に擬態型遺伝子 (*UXT*, *U3X*, *dsxH*) が発現誘導されているか、ナガサキでは擬態型メスの翅及び腹部で擬態型遺伝子 (*UXT*, *dsxA*, *Nach-like*) が発現誘導されているかを調べた。その結果、*dsxH* 及び *dsxA* は蛹の初期には、シロオビアゲハの翅、ナガサキアゲハの翅と腹部で強く発現していた。しかし、*U3X*、*UXT* と *Nach-like* については擬態形質に関連した発現は明瞭には見られなかった。

ナガサキアゲハの擬態型メスの腹部を用いて *dsx* をノックダウンしたところ、黄色い警告色が黒色に変わったことから、腹部の擬態形質も *dsx* によって制御されていることが明らかになった。また、擬態型メス、非擬態型メス、オスにおける *dsx* ノックダウンの結果、ナガサキアゲハ、シロオビアゲハのいずれにおいても *dsxA/H* が擬態型メスの翅や腹部の形質を、*dsxA/dsxH* が非擬態型メスの翅形質を誘導していることが示唆された。

(3) シロオビアゲハの3遺伝子の下流遺伝子ネットワーク

シロオビアゲハのスーパーゼン内部の3遺伝子 (*dsxH*, *UXT*, *U3X*) はいずれも擬態形質の誘導に関わっていることが示された(1)が、これらの下流標的遺伝子ネットワークを調べることは擬態紋様形成の解明にとって重要である。そこで、EM-RNAi 法を用いて擬態型メスの翅で各遺伝子をノックダウンして、処理翅と非処理翅間で RNAseq 法を用いて比較して、下流制御遺伝子をリスト化した。その結果、すべての遺伝子下流で共通して発現抑制(つまり各遺伝子で発現誘導)されるものとして、*Wnt-1*, *Wnt-6*, *rotund (rn)*が見つかった(図2)。これらをノックダウンするといずれも擬態翅の形質が大きく変化することから、master gene と modifier gene の接点を形成する可能性が高い。

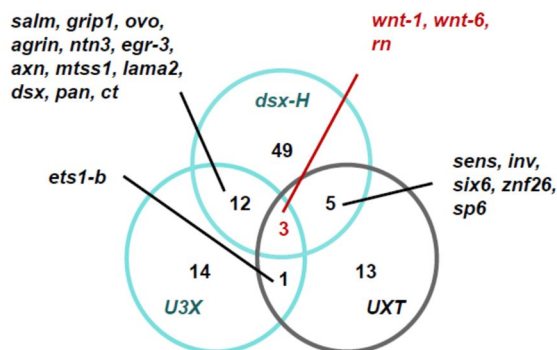


図2 シロオビアゲハの *dsx-H*, *UXT*, *U3X* の下流標的(誘導)遺伝子 (Komata et al. (2022) Geneticsを改変)

一方、*dsxH* や *UXT* をノックダウンした場合には、スーパーゼン内部もしくは近隣の遺伝子は発現変動を受けなかったが、*U3X* をノックダウンした場合には、*dsxH* が発現抑制、*UXT* が発現上昇した。このことは、*U3X* は上位遺伝子としてこれらの遺伝子発現制御に関与していることが示唆される。

(4) スーパーゼン領域の構造の比較

シロオビアゲハとナガサキアゲハの擬態スーパーゼンを比較すると前者には逆位があり、後者には逆位が存在しない。染色体逆位は相同染色体間の組換えを抑制すると考えられるが、後者ではどのようなメカニズムで組換えが抑制されるのか、スーパーゼン構造が維持されているのかわかっていない。一つの可能性としては転移因子の蓄積などにより相同染色体間の構造が大幅に異なっていることが原因になっている可能性を考え、2種のアゲハで全ゲノム配列とスーパーゼン領域(HDR)を比較すると、全ゲノムに比べると約1.5倍の各種転移因子がHDRに存在し、特にLINEとHelitronが大量に蓄積してい

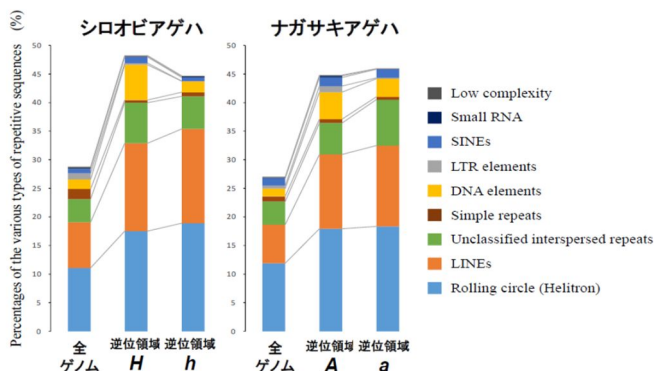


図3 擬態スーパーゼン領域に蓄積する転移因子 (Komata et al. (2022) Philos Trans R Soc Lond B Biol Sciを改変)

た(図3)。転移因子の蓄積が相同組換え抑制の原因なのか結果なのか現時点では明瞭ではないが、今後明らかにしたい。

一方、*Menelaides* 亜族のアカネアゲハはナガサキアゲハに近縁で、2型のメスが存在するメス限定ベイツ型擬態を示す。そこで、公表されているドラフトゲノムを再アセンブルして、シロオビアゲハ、ナガサキアゲハ、アカネアゲハの擬態スーパーゼン領域を構造比較した。相同染色体間でのSNPを基にそれぞれの領域のLinkage Disequilibrium (LD:連鎖不平衡)を調べたところ、3種で組換え抑制領域が確認された(図4:赤色部分)。興味深いことに、組換え抑制領域の左端は3種で共通してUXTの5'UTR内部に存在するが、右端は3種で大きく異なっていた。この結果は、左端の境界領域は擬態スーパーゼンにとっては重要な領域であることを示唆する。一方、右側の領域の違いは3種の擬態形質の違いなどに影響を与えているのかもしれない。

(5) 平行進化仮説と祖先多型仮説

現時点で考えられる、*Menelaides* 亜族での擬態スーパーゼンの進化プロセスの3つの仮説を図5に示す。逆位の有無やDsxなどの配列比較から、シロオビアゲハとナガサキアゲハ/アカネアゲハはそれぞれ独立に擬態スーパーゼンを生じさせた可能性が考えられる(平行進化仮説)。それぞれTEと逆位によってスーパーゼンが独自に進化したのかもしれない。一方、祖先多型1の仮説では、3種の共通祖先で転移因子によってスーパーゼンが誕生し、その後シロオビアゲハのみで逆位が生じた可能性を示す。祖先多型2の仮説では、3種の共通祖先で逆位によってスーパーゼンが誕生し、その後ナガサキアゲハとアカネアゲハの共通祖先で再逆位により、当初の逆位がキャンセルした可能性を示す。いずれの仮説が正しいかは、他の近縁種との比較や転移因子の詳細な挿入部位の比較などにより明らかにしたい。

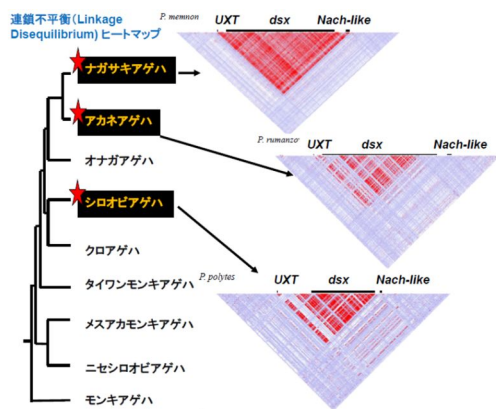


図4 擬態スーパーゼン領域の組換え抑制領域(赤色部分)
(Komata et al. (2022) *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*を改変)

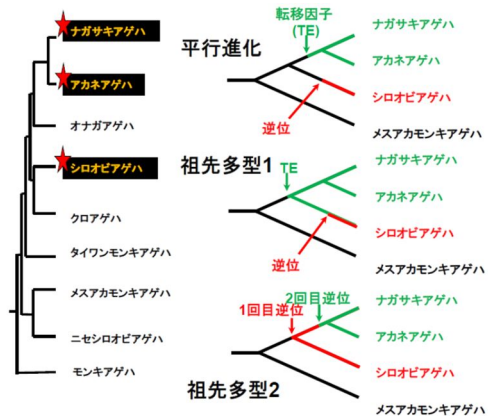


図5 アゲハ近縁種間での擬態スーパーゼン進化の仮説
(Komata et al. (2022) *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*を改変)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 1件 / うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Yoda Shinichi, Otaguro Emi, Nobuta Mayumi, Fujiwara Haruhiko	4. 巻 8
2. 論文標題 Molecular Mechanisms Underlying Pupal Protective Color Switch in Papilio polytes Butterflies	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 51
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2020.00051	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 Jin Hongyuan, Yoda Shinichi, Liu Liang, Kojima Tetsuya, Fujiwara Haruhiko	4. 巻 23
2. 論文標題 Notch and Delta Control the Switch and Formation of Camouflage Patterns in Caterpillars	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 iScience	6. 最初と最後の頁 101315 ~ 101315
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.isci.2020.101315	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 Nichuguti Narisu, Fujiwara Haruhiko	4. 巻 10
2. 論文標題 Essential factors involved in the precise targeting and insertion of telomere-specific non-LTR retrotransposon, SART1Bm	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-65925-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 Komata Shinya, Kitamura Tasuku, Fujiwara Haruhiko	4. 巻 10
2. 論文標題 Batesian mimicry has evolved with deleterious effects of the pleiotropic gene doublesex	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-78055-1	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 Yoda Shinichi, Sakakura Kousuke, Kitamura Tasuku, KonDo Yusuke, Sato Kazuki, Ohnuki Ryosuke, Someya Itsuki, Komata Shinya, Kojima Tetsuya, Yoshioka Shinya, Fujiwara Haruhiko	4. 巻 7
2. 論文標題 Genetic switch in UV response of mimicry-related pale-yellow colors in Batesian mimic butterfly, <i>Papilio polytes</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 eabd6475
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.abd6475	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 Tajiri Reiko, Fujiwara Haruhiko, Kojima Tetsuya	4. 巻 4
2. 論文標題 A corset function of exoskeletal ECM promotes body elongation in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 72
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-020-01630-9	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 藤原晴彦	4. 巻 76
2. 論文標題 紫外線を使って毒チョウに擬態するアゲハ	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 化学	6. 最初と最後の頁 72
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 藤原晴彦	4. 巻 36
2. 論文標題 スーパーゼーンによる不思議な進化	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 ニューサポート高校理科	6. 最初と最後の頁 8-9
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 ZHOU Wen-Lin, Haruhiko FUJIWARA, Nozomi UEMURA, YE Ai-Hong, WU Xue-Hui, CHEN Xue-Dong, ZHANG Ting-Ting, CAO Jin-RuSyu	4. 巻 64
2. 論文標題 Electroporation can be used to explore the gene function in the silkworm, <i>Bombyx mori</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Acta Entomologica Sinica	6. 最初と最後の頁 809-816
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 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 該当する

1. 著者名 Komata Shinya, Kajitani Rei, Itoh Takehiko, Fujiwara Haruhiko	4. 巻 377
2. 論文標題 Genomic architecture and functional unit of mimicry supergene in female limited Batesian mimic <i>Papilio</i> butterflies	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20210198
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2021.0198	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 Komata Shinya, Yoda Shinichi, KonDo Yusuke, Shinozaki Souta, Tamai Kouki, Fujiwara Haruhiko	4. 巻 223
2. 論文標題 Functional unit of supergene in female-limited Batesian mimicry of <i>Papilio polytes</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Genetics	6. 最初と最後の頁 iyac177
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/genetics/iyac177	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 Fujiwara Haruhiko, Komata Shinya	4. 巻 Book
2. 論文標題 Dimorphic female-limited Batesian mimicry in two <i>Papilio</i> butterflies.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 pectrum of Sex: The Molecular Bases that Induce Various Sexual Phenotypes	6. 最初と最後の頁 37-52
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 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 -

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 鍛冶桃子、朴亨道、比嘉真鈴、藤原晴彦
2. 発表標題 ゼブラフィッシュrDNAに転移する2種類の標的的レトロトランスポソンの転移解析
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Reiko Tajiri, Haruhiko Fujiwara, Tetsuya Kojima
2. 発表標題 Insect body shape sculpted by cuticle deromation
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 依田真一、篠崎颯太、吉岡伸也、藤原晴彦
2. 発表標題 アゲハチョウの前翅/後翅のアイデンティティを決定する段階的な発生運命機構
3. 学会等名 第23回日本進化学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 田尻怜子、藤原晴彦、小嶋徹也
2. 発表標題 ECMの変形による形づくり：ショウジョウバエ外骨格を例として
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Liang Liu, Shinya Komata, Haruhiko Fujiwara
2. 発表標題 Co-expression of JH binding protein and Bilin binding protein contributes to the accumulation of green pigments in <i>Papilio memnon</i> .
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 篠崎颯太、依田真一、古俣慎也、田中智大、藤原晴彦
2. 発表標題 シロオビアゲハの擬態を制御するスーパーゼーン内部遺伝子の発現動態と機能解析
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 古俣慎也、依田真一、梶谷嶺、篠崎颯太、藤原晴彦
2. 発表標題 アゲハチョウ属のメスに限られたベイツ型擬態を制御するスーパーゼーンの機能と進化
3. 学会等名 第24回日本進化学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Fujiwara, Haruhiko & Komata Shinya
2. 発表標題 Functional unit and evolutionary process of mimicry supergene in <i>Papilio</i> butterflies.
3. 学会等名 The 11th International Workshop on Molecular Biology and Genetics of the Lepidoptera (国際学会)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 藤原晴彦（分担執筆）	4. 発行年 2020年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 224
3. 書名 カイコの科学	

1. 著者名 S. Mader、藤原 晴彦	4. 発行年 2021年
2. 出版社 東京化学同人	5. 総ページ数 560
3. 書名 マダー生物学	

1. 著者名 藤原晴彦（分担執筆）	4. 発行年 2021年
2. 出版社 一色出版	5. 総ページ数 448
3. 書名 ヒトゲノム事典	

〔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
---------	---------