

令和 5 年 6 月 16 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18K05678

研究課題名(和文) 昆虫外骨格に硬さをもたらす仕組みの生物学的分子基盤

研究課題名(英文) Molecular mechanisms of cuticle hardening in insects

研究代表者

朝野 維起 (Asano, Tsunaki)

東京都立大学・理学研究科・助教

研究者番号：40347266

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：昆虫の外骨格はキチン繊維及びキチン結合タンパク質から構成される非細胞性マトリクスである。マルチ銅オキシデース2と呼ばれる、昆虫独自に進化した酸化酵素により、これら外骨格成分が架橋されて連結し高分子化することが、硬化メカニズムの要だと考えられていた。本研究では、架橋される側のタンパク質性因子を同定し、その役割を明らかにすることを目的とした。大型昆虫から得られた配列情報から、これまでほとんど注目されていなかった成分を見出した。また、マルチ銅オキシデース2による反応以外に、外骨格硬化に関わる反応系の存在を示唆する結果も得られた。その他、昆虫進化と外骨格形成のしくみとの関係について考察を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、昆虫外骨格に存在する酸化酵素の基質となりうるタンパク質因子に着目し、新しい配列的特徴を持つ外骨格タンパク質を見いだした。これまで、MCO2と呼ばれる酵素のはたらきが大きく注目されていたが、それ以外の化学反応が存在する可能性を示唆する知見も得られた。これらは、昆虫外骨格が形成されるしくみの理解を進めるといって評価できる。また、昆虫独自の外骨格硬化機構が昆虫の進化に与えた影響についてすでに仮説を立てているが、これを掘り下げることで今後、「昆虫の定義」について、これまで言及されることのなかった全く新しい仮説が生まれる可能性があることから、今後の研究の進展が大いに期待される。

研究成果の概要(英文)：The insect cuticle is a non-cellular matrix composed of chitin fibers and chitin-binding cuticle proteins. It is postulated that cuticular components are cross-linked together through chemical reactions catalyzed by multicopper oxidase-2 (MCO2). This study focused on identification and function analyses of protein factors that are involved in cuticle hardening as substrates of this enzyme. From sequence information obtained from large insect species, a group of proteins with their own characteristic in their sequences were found. The proteins of this group had not been analyzed before, but information in database suggests that the protein group has very important roles in cuticle formation. In relation with these proteins, it was proposed that chemical reactions catalyzed by oxidases other than MCO2 might be involved in cuticle formation.

研究分野：昆虫学

キーワード：外骨格 進化 硬化反応

1. 研究開始当初の背景

節足動物を構成する分類群の一つである昆虫は陸上環境で大いに繁栄している。陸上には昆虫だけではなく他の亜門群(鋏角類、多足類、甲殻類)も進出しているが、種数やバイオマス、生態系への影響度を考えると、昆虫は桁外れに成功しており、その要因として、翅の獲得や昆虫特有の生理システムの存在などが議論されている。本研究は、昆虫が持つ生理・生化学的特徴の中でも外骨格に着目し、特に昆虫外骨格が硬化するしくみについて理解するべく、外骨格内で生じる化学反応を明らかにすることを目的としている。

脱皮に伴い作られる新しい外骨格の硬化反応を触媒する酸化酵素として、これまでマルチ銅オキシデース2 (multicopper oxidase-2: MCO2) が精力的に調べられており、すでに様々な昆虫種でノックダウン解析が行われ、MCO2 遺伝子が外骨格の形成(硬化と着色)にはたらくことが示されている。しかし、外骨格内で生じる化学反応の実体に関する情報は、断片的である。おそらく、外骨格に含まれるタンパク質が MCO2 による化学反応を経てセメントのような物質になっていると考えられるが、どのようなタンパク質成分が外骨格の硬化に関与するのかについて、ほとんど報告はない。また、外骨格が硬化する際に形成されるタンパク質表面の化学構造については、モデルが複数提示されているが、その構造の存在が実証されているわけではなく、モデル構造の形成に必要な反応を触媒する酵素類も、多くが未同定なままである。また、研究代表者はこれまで、「昆虫外骨格が作られるしくみの進化」が「陸上で昆虫が繁栄したこと」に対してどのように貢献したのか? に関する仮説を立てていたが、外骨格形成に関する新たな知見が、この仮説をより深く考察するための参考になり得るという意味でも、研究の進展が望まれる状況といえる。昆虫が甲殻類の一部から派生したことに絡め、昆虫と甲殻類の外骨格形成の違いについて考察してきたが、今後は、非昆虫六脚類から真の昆虫になるタイミングで生じたであろうゲノム・生理学的変化についての考察も必要になると思われる。また、昆虫外骨格が形成されるしくみは、将来、応用的利用方法を開発する際に重要なヒントをもたらさうる事から、産業分野における社会貢献につながる研究対象とも言える。

2. 研究の目的

大型昆虫を用いて外骨格の硬い外骨格を含む組織を採取し、そこに含まれるタンパク質を同定し、それらが外骨格形成に果たす役割を明らかにすることを目的とした。ここでは、外骨格内にあるタンパク質成分が、外骨格が硬化する過程でセメントのような物質の原料として用いられるのではないかと予想した。同定できたタンパク質については、配列的特徴が、外骨格形成をより詳しく理解するための重要な情報になることが期待された。

3. 研究の方法

大型昆虫(クワガタムシ、及びカイコガなど)を当初の材料とした。脱皮前に作られる新しい外骨格を採取し、そこから抽出したタンパク質を電気泳動で展開した。外骨格が硬化する過程でどのタンパク質のシグナルが消失するのかについて情報を得るべく、得られた泳動パターンを、すでに硬化が完了している外骨格から得た試料と比較した(ここでは、MCO2 による反応の結果、高分子化=セメント化したタンパク質が泳動ゲルに入ることができず、結果シグナルが検出できなくなることを想定した)。RNA-seq の情報も併せて、外骨格形成過程でセメント化に供されるタンパク質配列に関する情報を得た。

4. 研究成果

1) 大顎に含まれるキチン結合タンパク質に見られる特徴的配列について

当初、外国産の甲虫(パプアキンクワガタなど)を用いた解析を予定していたが、ABS 関連の決まりを遵守するため、国産種を用いるよう計画を変更した。クワガタ類(ヒラタクワガタ)及びカイコガなどを用いたが、硬いことで知られる幼虫大顎について述べる。脱皮前の終齢幼虫の大顎(着色がない、または若干着色している)及び脱皮後から得たタンパク質抽出物を泳動すると、脱皮前には低分子領域にタンパク質の強いシグナルが多数見られたが、それらは脱皮後の硬くなった大顎では消失していた。中~低分子領域(4万以下)に存在するタンパク質がほぼ消失することから、脱皮前に発現する、ほぼ全ての中~低分子量タンパク質が架橋に供されるのではないかと判断できた。脱皮準備期の試料を用いた RNA-seq 及び de novo アセンブリーで得られるデータセットの中に、キチン結合性の R&R1 及び R&R2 モチーフや、その他のキチン結合ドメインを有するタンパク質をコードする遺伝子などに相当するものがあったが、ヒスチジン及びチロシンが両方多く含まれるタンパク質(以下、H-Y-rich protein)の存在が特徴的と思われた。これまで、ヒスチジン、またはチロシンが極端に多いタンパク質の報告はあったものの、H-Y-rich protein は両方のアミノ酸が比較的多い、というレベルにとどまり、そのようなタンパク質の存在、及びその機能等は、ほとんど注目されていなかった。ヒスチジンについては、MCO2 が触媒する反応の標的にな

る可能性について盛んに議論されており、一方、MC02 が触媒する反応と比べ、かなり例は少ないものの、外骨格内で生じるチロシン残基（おそらくタンパク質表面に存在する）が、架橋・高分子化する可能性についても議論はされていた。ショウジョウバエのゲノムデータベースからも H-Y-rich protein に相当する配列を持つキチン結合タンパク質遺伝子が 10 程度存在し、グループを形成していることが判明した。ヒスチジン及びチロシン合計の含量は、分泌シグナルを抜いた成熟タンパク質で 20-30% 程度であった。データベース内の情報だが、H-Y-rich protein 遺伝子の一部が in situ hybridization で胚発生時の発現が調べられており、大顎に相当するマウスフック (mouth-hook) で強いシグナルが検出されていることも判明した。同様に、RNA-seq のオープンデータでは、成虫の体が作られる蛹期の発現も強く、成虫期においても外骨格の硬い部分に H-Y-rich protein が存在する可能性が想像できる。

2) MC02 の機能に関する遺伝学的解析

外骨格中に含まれる低分子量タンパク質の発生過程における挙動に関して、ショウジョウバエの遺伝学を活用し、MC02 遺伝子をノックダウンした際に観察した変化について説明する。ショウジョウバエの蛹は硬い囲蛹殻に覆われているが、これは幼虫の外骨格が変化したものである。幼虫が成熟し、蛹になる場所を探す時期になると (wondering larva) 幼虫外骨格内に低分子量タンパク質が多数出現するが (現時点でこのタンパク質群に H-Y-rich protein が含まれるのかは不明)、幼虫外骨格が囲蛹殻へ変換した後は検出できなくなる。おそらく、一連の低分子量タンパク質は囲蛹殻が硬化する過程でセメント化し、不溶化すると考えられる (現時点では、単になくなった (分解された等) 可能性も否定できない)。MC02 をノックダウンすることで、通常起きる茶褐色の着色が見られない表現型が現れるが、本来であれば囲蛹殻形成後に検出されなくなる低分子量タンパク質もそのまま検出できた。ここから、MC02 遺伝子が機能しないと、これらのタンパク質は高分子化できないのではないかと推察される。同様に、チロシン残基の修飾に関わるとされる酸化酵素の候補遺伝子をノックダウンした際も、翅のような外骨格構造が脆くなる表現型が見られたことから、外骨格内で (おそらくタンパク質表面にある) チロシン残基の酸化を介した安定化物質の生成、が生じていると示唆された。

3) 昆虫の進化と、外骨格形成のしくみの発達

現在、昆虫は汎甲殻類に分類されているが、その中でムカデエビ類 (Remipedia) に最も近縁だとされる。甲殻類の系統進化の歴史の中でムカデエビ類は比較的最近分岐した分類群で、昆虫 (を含む六脚類) は甲殻類と姉妹群ではなく、汎甲殻類を構成する一部の分類群でしかない、と言われることもある。甲殻類は海水中に豊富に含まれるカルシウムを利用して外骨格を硬くするが、ムカデエビとの共通祖先から分岐した昆虫の祖先は、上陸後カルシウム不足に直面したと考えられる。その解決策として「MC02 遺伝子を新たに獲得し、かつ酸素分子を MC02 が触媒する反応の補因子として用いる外骨格硬化を始めた」という仮説を 2014 年と 2019 年に発表していた (Asano et al., 2014, 2019)。この仮説から派生して、昆虫が海に再進出しない理由について新たな仮説を立て、それについては書籍 (Asano, 2022 (Advances in Insect Physiology)) 及び査読付き総説 (Asano et al., 2023) で発表した。この独自仮説をさらに発展させるためには、今後は非昆虫から昆虫へと進化する間に何があったのかについて、より詳細な考察をする必要がある。現生の原始的な非昆虫の六脚類 (トビムシ、カマアシムシ、コムシ) はいずれも柔軟な体を持ち、多くが土壌生物である。唯一、ハサミコムシに関しては、尾部が硬化しているが、コムシのゲノムには MC02 遺伝子がなく、どのように硬さを実現しているのかについては現在全く情報が無い。対して、最も原始的な昆虫であるイシノミに MC02 があるのかは現在不明だが、もしかすると昆虫になるタイミングで、MC02 (または MC02 様の酵素) が触媒するカテコール類の酸化反応を用いて外骨格を硬くし始めたのかもしれない (Asano et al., 2019, 2023; Asano, 2022)。これが正しければ、カテコール類を用いた外骨格硬化は昆虫の特徴 (=「昆虫の定義」) だと言えるかもしれないが、この非昆虫から昆虫への進化に関わるプロセスの仮説は、今後実証が必要で、具体的には、1) ハサミコムシのハサミ部分はどのようなしくみで硬化するのか?、2) イシノミの外骨格硬化にカテコール類の酸化が関わっているのか?、及び 3) イシノミに MC02 遺伝子があるのか? など、明らかにすべき点が多い。

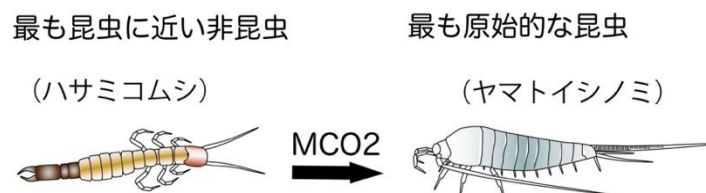


図2 非昆虫から昆虫へと進化する際に起きた (かもしれない) MC02 遺伝子獲得

参考文献 (3,4 は、本研究の成果として発表した文献)

- 1) Asano, T., Taoka, M., Yamauchi, Y., Everroad, R.C., Seto, Y., Isobe, T., Kamo, T., Chosa, N. (2014). Re-examination of a α -chymotrypsin-solubilized laccase in the pupal cuticle of the silkworm, *Bombyx mori*: insights into the regulation system for laccase activation during the ecdysis process. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 55, 61–69.
- 2) Asano, T., Seto, Y., Hashimoto, K., Kurushima, H. (2019). Mini-review an insect-specific system for terrestrialization: laccase-mediated cuticle formation. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 108, 61–70.
- 3) Tsunaki Asano. (2022) Insect Multicopper oxidase-2: Molecular properties, roles in cuticle formation, and impacts on evolutionary success of insects. In: Sugumaran, M. (Ed.), *Advances in Insect Physiology*. vol. 62. Elsevier, 273-337.
- 4) Tsunaki Asano, Kosei Hashimoto, Craig R. Everroad. (2023) Eco-evolutionary implication for a possible contribution of cuticle hardening system in insect evolution and terrestrialisation. *Physiological Entomology* in press

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Tsunaki Asano, Kosei Hashimoto, R. Craig Everroad	4. 巻 in press
2. 論文標題 Eco-evolutionary implications for a possible contribution of cuticle hardening system in insect evolution and terrestrialisation	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Physiological entomology	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/phen.12406	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 Doshun Ito, Hinata Kawamura, Akira Oikawa, Yuta Ihara, Toshio Shibata, Nobuhiro Nakamura, Tsunaki Asano, Shun-Ichiro Kawabata, Takashi Suzuki, Shinji Masuda	4. 巻 3
2. 論文標題 ppGpp functions as an alarmone in metazoa	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Communication Biology	6. 最初と最後の頁 671
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s42003-020-01368-4	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 Kohei Ohnuma, Yoshihito Kishita, Hiromi Nyuzuki, Masakazu Kohda, Yuta Ohtsu, Satomi Takeo, Tsunaki Asano, Yukiko Sato-Miyata, Akira Ohtake, Kei Murayama, Yasushi Okazaki, Toshiro Aigaki	4. 巻 594
2. 論文標題 Ski3/TTC37 deficiency associated with trichohepatoenteric syndrome causes mitochondrial dysfunction in Drosophila	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 FEBS letters	6. 最初と最後の頁 2168-2181
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/1873-3468.13792	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30件（うち招待講演 2件/うち国際学会 8件）

1. 発表者名 Tsunaki Asano
2. 発表標題 Programs of cuticle hardening in insects: systems for smooth completion of molting process and perspectives
3. 学会等名 INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON APPLIED BIOLOGY, 光州、韓国（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 秋原翠唯那、坂井貴臣、相垣敏郎、朝野維起
2. 発表標題 The functions of a chitin-binding protein in flight and jumping of insects
3. 学会等名 14th Japan Drosophila Rsearch Conference
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 秋原翠唯那、坂井貴臣、相垣敏郎、朝野維起
2. 発表標題 昆虫の飛翔及び跳躍に必要な弾性タンパク質をコードする遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第66回 応用動物昆虫学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小口洋祐、相沢研介、坂井貴臣、朝野維起
2. 発表標題 昆虫外骨格の硬化・着色に必要な銅酵素をコードする遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第66回 応用動物昆虫学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平石拓海、坂井貴臣、朝野維起
2. 発表標題 昆虫のカマ状前脚を作るしくみの解明に向けて：カマバエの採集及び飼育
3. 学会等名 第5回関東昆虫学研究会 オンライン
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 秋原翠唯那, 相垣敏郎, 朝野維起
2. 発表標題 昆虫が飛ぶために必要な遺伝子：昆虫特有の弾性タンパク質をコードする遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第4回関東昆虫学研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 朝野 維起, 橋本晃生
2. 発表標題 昆虫の陸上適応に関する考察
3. 学会等名 第4回関東昆虫学研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 秋原翠唯那, 相垣敏郎, 朝野維起
2. 発表標題 昆虫の飛翔に必要な弾性タンパク質をコードする遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第91回蚕糸・昆虫利用学術講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 朝野 維起, 橋本晃生
2. 発表標題 陸上で繁栄する昆虫と海への再進出に関する考察
3. 学会等名 第91回蚕糸・昆虫利用学術講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Asano, T., Seto Y., Hashimoto K., Kurushima H.
2. 発表標題 An Insect Specific System for Terrestrialization
3. 学会等名 Session on Molecular phylogenetics in 8th International Symposium of Molecular Insect Science, July 8, Barcelona, Spain (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Asano T.
2. 発表標題 A New Concept on Cuticle Formation: Spatially and Temporally Programed Cuticle Hardening
3. 学会等名 International Workshop on Insect Cuticular and Extracellular Matrix, Sept 19, Gwangju, Korea (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hagiwara M., Aigaki T., Asano T.
2. 発表標題 2019) Gene Functions of resilin in flight and jumping of insects
3. 学会等名 Workshop on Insect Cuticular Extracellular Matrix, Sept 19, Gwangju, Korea (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 朝野 維起
2. 発表標題 昆虫と他の節足動物との境界に関する一考察
3. 学会等名 第5回蚕糸昆虫機能学会関東支部会, 11月, 府中
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 秋原 翠唯那, 相垣 敏郎, 朝野 維起
2. 発表標題 弾性タンパク質をコードするレジリン遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第5回蚕糸昆虫機能学会関東支部会, 11月, 府中
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 秋原 翠唯那, 相垣 敏郎, 朝野 維起
2. 発表標題 昆虫の飛翔に必要なゴム状物質: レジリン遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第3回関東昆虫研究会, 12月, 町田
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hagiwara, M., Aigaki, T., and Asano, T.
2. 発表標題 Research on the gene functions of resilin in the fruitfly <i>Drosophila melanogaster</i>
3. 学会等名 第63回 日本応用動物昆虫学会,
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miyuna Hagiwara, Toshiro Aigaki, Takaomi Sakai, Tsunaki Asano
2. 発表標題 The functions of a chitin-binding protein in flight and jumping of insects
3. 学会等名 Presentation (in oral) at Symposium of Functional Morphology and Biomechanics of Motion, In International Congress of Entomology (ICE2022) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Miyuna Hagiwara, Toshiro Aigaki, Yoshiki Etou, Hiroyuki Ishikawa, Takaomi Sakai, Tsunaki Asano
2. 発表標題 The functions of the gene for a chitin-binding protein in flight and jumping of insects.
3. 学会等名 第15回日本ショウジョウバエ研究会 (JDRC15)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yosuke Oguchi, Takaomi Sakai, Tsunaki Asano
2. 発表標題 Functions of multicopper oxidase-2 in cuticle formation
3. 学会等名 第15回日本ショウジョウバエ研究会 (JDRC15)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Takumi Hiraishi, Takaomi Sakai, Tsunaki Asano
2. 発表標題 Morphogenesis of the male-specific forelegs in the fruit fly, <i>Drosophila prolongata</i>
3. 学会等名 第15回日本ショウジョウバエ研究会 (JDRC15)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 萩原翠唯那、相垣敏郎、坂井貴臣、朝野維起
2. 発表標題 昆虫の飛翔及び跳躍に関する弾性タンパク質をコードする遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第7回蚕糸・昆虫機能利用関東地区学術講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小口洋祐、坂井貴臣、朝野維起
2. 発表標題 ショウジョウバエ蛹殻形成時の;MCO2;活性化
3. 学会等名 第6回 関東昆虫学研究会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平石拓海、坂井貴臣、朝野維起
2. 発表標題 昆虫のカマ状前脚を作る仕組みの解明に向けて:カマバエの採集から幼虫飼育まで
3. 学会等名 第6回 関東昆虫学研究会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yosuke Oguchi, Takaomi Sakai, Tsunaki Asano
2. 発表標題 Activation of MCO2 during cuticle formation
3. 学会等名 The 2nd International Collaborative Workshop on Insect Cuticular Extracellular Matrix (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Takumi Hiraishi, Takaomi Sakai, Tsunaki Asano
2. 発表標題 The first step to study on formation of mantis-like forelegs: collection and culture of the mantis fly, <i>Ochthera circularis</i>
3. 学会等名 The 2nd International Collaborative Workshop on Insect Cuticular Extracellular Matrix (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Miyuna Hagiwara, Toshiro Aigaki, Takaomi Sakai, Tsunaki Asano
2. 発表標題 The functions of the gene for a chitin-binding protein in flight and jumping of insects
3. 学会等名 The 2nd International Collaborative Workshop on Insect Cuticular Extracellular Matrix (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小口洋祐、坂井貴臣、朝野維起
2. 発表標題 シヨウジョウバエ蛹殻形成時のMCO2活性化
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会年次大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 萩原翠唯那、相垣敏郎、江藤義基、石川裕之、坂井貴臣、朝野維起
2. 発表標題 昆虫の飛翔及び跳躍に関する弾性タンパク質をコードする遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会年次大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平石拓海、坂井貴臣、朝野維起
2. 発表標題 テナガシヨウジョウバエのオスに特徴的な前脚巨大化に関する研究
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会年次大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 朝野維起、橋本晃生
2. 発表標題 昆虫学の重要問題 = 「昆虫はなぜ海にいないのか」に関する新仮説
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会年次大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 日本蚕糸学会 編	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 朝野 維起, 高橋 大輔	4. 発行年 2019年
2. 出版社 エヌ・ティー・エス	5. 総ページ数 303
3. 書名 実験27. 「カイコ体液のフェノール酸化酵素」のみ執筆 (4ページ) in カイコの実験単 (金児雄、塩見邦博、天竺桂弘子、外川徹、横山岳、編)	

1. 著者名 Tsunaki Asano	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Elsevier	5. 総ページ数 390
3. 書名 Chapter Four - Insect multicopper oxidase-2: Molecular properties, roles in cuticle formation, and impacts on evolutionary success of insects (Chapter 4) in Advances in Insect Physiology vol. 61 (M. Sugumaran ed.)	

〔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			
米国	アメリカ航空宇宙局			