

機関番号：13201

研究種目：新学術領域研究（研究課題提案型）

研究期間：2008～2010

課題番号：20200059

研究課題名（和文） シロアリのカースト分化における幼若ホルモンと栄養に応答したシグナル伝達機構の解明

研究課題名（英文） Studies on the mechanisms of the signal transduction related to the juvenile hormone and the nutrition for the caste differentiation of termites

研究代表者

前川 清人 (MAEKAWA KIYOTO)

富山大学・大学院理工学研究部（理学）・准教授

研究者番号：20345557

研究成果の概要（和文）：シロアリの兵隊分化調節のスイッチ機構を明らかにすることを目的し、系統的に異なる複数種を用いて、未成熟個体に対する幼若ホルモン（JH）投与による形態および遺伝子発現の変化を解析した。武器形態が大きく異なる2種の兵隊分化時に、栄養条件に応答するシグナル伝達経路に関わる遺伝子の発現パターンが異なることが示された。また、高等シロアリにおいて RNA 干渉法を初めて成功させ、形態形成遺伝子のノックダウンで兵隊特異的な一部の形態の形成に顕著な抑制効果が引き起こされることを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：Morphological changes and gene expression patterns during the molts into presoldiers induced by the JH application to workers were performed to clarify the switching mechanisms of soldier differentiation in some termite species. Insulin-signaling gene expression patterns were different from two species, which had soldiers with the quite dissimilar defensive organs. Moreover, the RNAi technique could be applied in the higher termites for the first time. Knockdown of a regulatory patterning gene resulted in a reduction or complete loss of the soldier-specific organ formation.

交付決定額

（金額単位：円）

| | 直接経費 | 間接経費 | 合計 |
|--------|------------|-----------|------------|
| 2008年度 | 8,100,000 | 2,430,000 | 10,530,000 |
| 2009年度 | 7,200,000 | 2,160,000 | 9,360,000 |
| 2010年度 | 7,100,000 | 2,130,000 | 9,230,000 |
| 年度 | | | |
| 年度 | | | |
| 総計 | 22,400,000 | 6,720,000 | 29,120,000 |

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学，生態・環境

キーワード：生理生態，進化発生

1. 研究開始当初の背景

シロアリにおけるソルジャー分化の調節は、ホルモンや遺伝子発現などの個体の内的な要因（特に JH の分泌）と、栄養条件や個体間相互作用をはじめとする外的要因が関係し合った結果生じると考えられてきた。近年、ヤマトシロアリ属（ミゾガシラシロアリ科）の各カーストにおける遺伝子発現に関する研究（Scharf ら、*Genome Biol.* 2003;

Insect Mol. Biol. 2005) の結果を受け、RNA 干渉法を用いて、JH と結合する性質のあるヘモリンフタンパク質遺伝子（ヘクサメルン）が、ソルジャー分化に関係することが明らかになった（Zhou ら、*Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2006）。JH やインシュリン経路が成虫原基の分化や発生に影響を与えることは、タバコスズメガやエンマコガネなどの完全変態昆虫類で示されている（Truman ら、

Science 2006; Emlen ら, *Heredity* 2006)。ただしこれまでのところ、シロアリ類で JH や栄養条件にตอบสนองするシグナル伝達が存在するのか、それらがヘクサメリンと如何なる関係があるかは全く不明である。JH 量を調節する他の因子の役割も全く分かっていない。

シロアリのソルジャー分化には、個体の JH 量が上昇する必要があることは、外部からのホルモン投与や実際に個体のホルモン量を測定することで確かめられてきた。しかし、自然状態では、気温の上昇や栄養条件の相違、他個体との相互作用の有無によりソルジャーの分化が強く影響を受けることが知られており、一定の環境下で飼育した場合にもソルジャー分化の時間的な変動が見られることも報告されている (Mao ら, *Insect. Soc.* 2007)。したがって、JH 量にตอบสนองする発生のスイッチ機構が如何なるもので、どのように制御されているのかは大変興味深い。ヘクサメリンはその機構に関わる 1 つの因子である可能性があるが、他の JH 調節因子の作用も含め、外的・内的要因との関係性を幅広い分類群を対象に解析する必要がある。近年、シロアリが「社会性を持ったゴキブリ」である (Inward ら, *Biol Lett.* 2007) と認識されるに至り、シロアリと祖先を共有するキゴキブリの若虫に対する影響も解析する本計画を着想した。

2. 研究の目的

本研究は、シロアリの進化の初期に獲得されたと考えられる、JH 量にตอบสนองして発生を切り替えるスイッチ機構を明らかにすることが大きな目的である。通常、JH はアラタ体から分泌され、JH 結合タンパク質 (例えばヘモリンフタンパク質) と結合して標的器官に作用し、シロアリではワーカーからのソルジャー分化を引き起こす。個体内の JH 量は、アラタ体からの分泌・ヘモリンフからの隔離・生化学的な分解によって調節されているが、ソルジャー分化に重要な因子であるとされるヘクサメリンはヘモリンフからの隔離に関わる。一方、アラタ体での JH 合成の最終段階ではチトクロム P450 が関与し、JH の分解には JH エステラーゼが重要な役割をもつことがゴキブリやバッタで示されている。

シロアリのソルジャー分化には、個体内に高い JH 量が必要とされるので、これらの因子の変動は分化に大きな影響を与えるはずである。さらにソルジャー分化は温度やコロニーの状態に大きく影響を受けるので、個体の栄養状態にตอบสนองするシグナル伝達が関与しているはずである。そこでキゴキブリと祖先的・派生的シロアリ種の未成熟個体に対して、栄養条件や飼育温度を変化させて幼若ホ

ルモン (JH) を投与し、脱皮誘導率や分化時期の変動に関する生態学的な解析、および分化個体の形態学的解析 (大顎の形態形成の変化など) を行う。これにより、JH による発生の組織学的改変に対する共通性を見いだすことが期待できる。続いて、個体の JH 量や器官形成に影響を与える因子としてヘクサメリン・チトクロム P450・JH エステラーゼ遺伝子とインシュリン受容体遺伝子に注目し、脱皮や分化前後の発現量の変動や発現部位の変化を解析する。また、JH 量の変化に応じて発現量が変動することが予想される遺伝子 (転写調節因子やクチクラタンパク質遺伝子) や、特異的な形態形成を調節する遺伝子 (Dil などのホメオティック遺伝子) はホモログを同定して発現量を経時的に解析する。各遺伝子は、RNA 干渉法により機能を推察した上で、JH 量と栄養条件にตอบสนองするシグナル伝達がソルジャー分化に与える影響を総合的に考察する。

3. 研究の方法

シロアリ類のソルジャー分化調節のスイッチ機構を明らかにすることを目指し、祖先的な下等シロアリ (ネバダオシロアリ・ヤマトシロアリ)、派生的な高等シロアリ (タカサゴシロアリ) を材料に、以下を遂行する。(1) 各種の未成熟個体に対して、栄養条件や飼育温度を変化させた条件で幼若ホルモン (JH) を投与し、誘導率や脱皮に伴う形態変化を解析する。(2) 脱皮や形態の変化の前後におけるヘクサメリン・チトクロム P450・JH エステラーゼ遺伝子とインシュリン受容体遺伝子の変動を解析すると共に、(3) 形態の変化に伴って発現量の変動が見られる遺伝子をピックアップする。(4) 各遺伝子の発現を抑制した時に如何なる影響が与えられるか、組織・遺伝子レベルで詳細に調べる。

4. 研究成果

まず、ヤマトシロアリ・ネバダオシロアリ・タカサゴシロアリを対象として、(1) JH 投与による生態・形態学的解析、および (2) JH 量の調節因子およびインシュリン経路に関わる遺伝子の同定を行った。(1) では、各種の未成熟個体 (若虫あるいはワーカー) に対する JH 投与実験を行った。ソルジャー分化に伴う頭部の各器官 (大顎、額腺、アラタ体、頭部の筋肉・神経系、nasus) の形成や形態変化について、蛍光顕微鏡による観察や走査型電子顕微鏡 (SEM) を用いた解析を行った。特に高等シロアリであるタカサゴシロアリについては、これまで殆ど知見が無かったので、最適な薬剤の選定とソルジャー分化に伴うタイムスケールの提示は重要な成果である。(2) については、各種につき、チトクロム P450、ヘクサメリン、JH エステラー

ゼおよびインシュリン受容体遺伝子を同定した。

続いて、上記3種の JH 投与による人為的なソルジャー分化誘導実験系を用いて、(3) JH 量の調節因子およびインシュリン経路に関わる遺伝子の発現解析、および(4) RNAi 法を用いた遺伝子の機能解析を行った。(3) では、同定された各遺伝子の発現解析を行い、特にインシュリン受容体遺伝子の発現パターンが、ヤマトシロアリとタカサゴシロアリで異なる可能性が示された。プレソルジャー分化に伴う特異的な形態形成が大きく異なる(前者は頭部や大顎の肥大化、後者は噴出器官の形成と大顎の退縮)ことが影響していると考えられる。(4) については、まず二本鎖 siRNA のインジェクションによる遺伝子発現や形態形成への影響を調べることが出来る実験系の立ち上げを行った。タカサゴシロアリを用いて、JH 処理後にセルラーゼ遺伝子および形態形成遺伝子のノックダウンを効果的に引き起こすことができる実験系を構築することが出来た。

最後に、確立された上述の RNAi 法を用いて、タカサゴシロアリでの SEM 観察を駆使し、(5) 形態形成遺伝子 (*distal-less*) のノックダウンで兵隊特異的な一部の形態 (nasus) の形成に顕著な抑制効果が引き起こされることを明らかにした。しかしながら、nasus 内部と頭部への陥入構造を示す額腺の形成には RNAi の影響は見られず、JH 量の上昇に伴う下流の形態形成遺伝子のカスケードは、器官ごとに異なって制御されることが示唆された。以上の結果は、RNAi による遺伝子の機能解析を高等シロアリで初めて示した成果として注目される。さらに本種のソルジャーの大顎が退縮する機構に、プログラム細胞死 (アポトーシス) が関与する可能性も示された。したがって、ソルジャー分化に伴う個体変化を器官ごとに整理でき、関連が予想される遺伝子経路を推定することが可能となった。

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 25 件)

- (1) Itano H & Maekawa K. Soldier differentiation and larval juvenile hormone sensitivity in an incipient colony of the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis* (Isoptera, Termopsidae). *Sociobiology*, 51: 151-162. 2008.
- (2) Tsuchiya M, Watanabe D & Maekawa K. Effect on mandibular length of juvenile hormones and regulation of soldier differentiation in the termite

Reticulitermes speratus (Isoptera: Rhinotermitidae). *Applied Entomology and Zoology*, 43: 307-314. 2008.

- (3) Maekawa K, Matsumoto T & Nalepa CA. Social biology of the wood-feeding cockroach genus *Salganea* (Dictyoptera: Blaberidae: Panesthiinae): did ovoviviparity prevent the evolution of eusociality in the lineage? *Insectes Sociaux*, 55: 107-114. 2008.
- (4) Everaerts C, Maekawa K, Farine JP, Shimada K, Luykx P, Brossut R & Nalepa CA. The *Cryptocercus punctulatus* species complex (Dictyoptera: Cryptocercidae) in the eastern United States: comparison of cuticular hydrocarbons, chromosome number, and DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47: 950-959. 2008.
- (5) Maekawa K, Mizuno S, Koshikawa S & Miura T. Compound eye development during caste differentiation of the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Zoological Science*, 25: 699-705. 2008.
- (6) Shimada K & Maekawa K. Correlation between social structure and nymphal wood-digestion ability in the xylophagous cockroaches *Salganea esakii* and *Panesthia angustipennis* (Blaberidae: Panesthiinae). *Sociobiology*, 52: 417-427. 2008.
- (7) Watanabe D & Maekawa K. Frontal-pore formation during soldier differentiation induced by juvenile hormone III in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 52: 437-447. 2008.
- (8) Akamine M, Maekawa K & Kon M. Geographic color variation of *Phelotrupes auratus* (Coleoptera, Geotrupidae) in the Kinki district, Central Japan: a quantitative spectrophotometric analysis. *Entomological Science*, 11: 401-407. 2008.
- (9) Akamine M, Maekawa K & Kon M. Spectrophotometric analysis of dorsal coloration in *Phelotrupes auratus* (Coleoptera, Geotrupidae): a comparison of beetles collected in 2001 and 2005. *Elytra, Tokyo*, 36: 309-310. 2008.
- (10) Nalepa C, Maekawa K, Shimada K, Saito Y, Arellano C & Matsumoto T. Altricial development in subsocial wood-feeding cockroaches. *Zoological Science*, 25: 1190-1198. 2008.
- (11) Akamine M, Maekawa K & Kon M. A quantitative spectrophotometric analysis of geographic color variation of

- Phelotrupes auratus* (Coleoptera, Geotrupidae) throughout its distribution range. *Japanese Journal of Systematic Entomology*, 14: 171-181. 2008.
- (12) Akamine M, Maekawa K & Kon M. Spectrophotometric analysis of dorsal coloration in *Phelotrupes auratus* (Coleoptera: Geotrupidae): comparisons between populations, sexes and beetles with varying extents of wear. *Entomological Review of Japan*, 63: 129-134. 2008.
- (13) Toga K, Hojo M, Miura T & Maekawa K. Presoldier induction by juvenile hormone analogue in the nasute termite *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae). *Zoological Science*, 26: 382-388. 2009.
- (14) Hojo M, Toga K, Itai I & Maekawa K. Reference genes for real-time quantitative reverse transcriptase-PCR in the higher termite *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae) comparing soldiers with minor workers. *Sociobiology*, 54: 509-520. 2009.
- (15) Maekawa K, Ishitani K, Gotoh H, Cornette R & Miura T. Juvenile Hormone titre and vitellogenin gene expression related to ovarian development in primary reproductives compared with nymphs and nymphoid reproductives of the termite *Reticulitermes speratus*. *Physiological Entomology*, 35: 52-58. 2010.
- (16) Shimada K & Maekawa K. Changes in endogenous cellulase gene expression levels and reproductive characteristics of primary and secondary reproductives with colony development of the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Physiology*, 56: 1118-1124. 2010.
- (17) Watanabe D, Shirasaki I & Maekawa K. Effects of juvenile hormone III on morphogenetic changes during a molt from each nymphal instar in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Applied Entomology and Zoology*, 45: 377-386. 2010.
- (18) Ishitani K & Maekawa K. Ovarian development of female-female pairs in the termite *Reticulitermes speratus*. *Journal of Insect Science*, 10: 194. 2010. available online: insectscience.org/10.194
- (19) Okada Y, Miyazaki S, Koshikawa S, Cornette R, Maekawa K, Tsuji K & Miura T. Identification of a reproductive-specific, putative lipid transport protein gene in a queenless ponerine ant *Diacamma* sp. *Naturwissenschaften*, 97: 971-979. 2010.
- (20) Shimada K & Maekawa K. Description of the basic features of parent-offspring stomodeal trophallaxis in the subsocial wood-feeding cockroach *Salganea esakii* (Dictyoptera, Blaberidae, Panesthiinae). *Entomological Science*, 14: 9-12. 2011.
- (21) Akamine M, Ishikawa K, Maekawa K & Kon M. The physical mechanism of cuticular color in *Phelotrupes auratus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Entomological Science*, 14 (in press). 2011.
- (22) Hojo M, Toga K, Watanabe D, Yamamoto T & Maekawa K. High-level expression of the *geranylgeranyl diphosphate synthase* gene in the frontal gland of soldiers in *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Archives of Insect Biochemistry & Physiology*, 77: 17-31. 2011.
- (23) Akamine M, Maekawa K & Kon M. Phylogeography of Japanese population of *Phelotrupes auratus* (Coleoptera, Geotrupidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Zoological Science* (in press). 2011.
- (24) Watanabe D, Gotoh H, Miura T & Maekawa K. Soldier presence suppresses presoldier differentiation through a rapid decrease of JH in the termite *Reticulitermes speratus*. *Journal of Insect Physiology* (in press). 2011.
- (25) Watanabe D & Maekawa K. Relationships between frontal-gland formation and mandibular modification during JH III-induced presoldier differentiation in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Entomological Science*, 14 (in press). 2011.
- [学会発表] (計 38 件)
- (1) Shimada K & Maekawa K. (2008 年 7 月 6-12 日) Differences in gene expression level of endogenous cellulase in young xylophagous cockroaches and termites. 第 23 回国際昆虫学会(南アフリカ・ダーバン).
- (2) 前川清人 (2008 年 7 月 26 日) シロアリにおけるカーストの分化と調節. 平成 20 年度日本動物学会中部支部会(富山大学).
- (3) 嶋田敬介, C. A. Nalepa, 前川清人 (2008 年 7 月 26 日) キゴキブリ科(網翅目)における核型の進化に関する分子系統学的研究. 平成 20 年度日本動物学会中部支部会(富山大学).

- (4) 石谷恭子, 前川清人 (2008年7月26日) ヤマトシロアリの有性・単為生殖が卵巣成熟とコロニー発達へ与える影響. 平成20年度日本動物学会中部支部会(富山大学).
- (5) 白崎一佳, 前川清人 (2008年7月26日) ヤマトシロアリの成虫器官の発達に対する幼若ホルモンの影響. 平成20年度日本動物学会中部支部会(富山大学).
- (6) 渡邊大, 前川清人 (2008年7月26日) ヤマトシロアリにおける兵蟻特異的な器官形成の解析. 平成20年度日本動物学会中部支部会(富山大学).
- (7) 山本知代, 北條優, 前川清人 (2008年7月26日) ヤマトシロアリにおける成虫および兵蟻の額腺の発達と遺伝子発現解析. 平成20年度日本動物学会中部支部会(富山大学).
- (8) 梅浩平, 北條優, 三浦徹, 前川清人 (2008年7月26日) タカサゴシロアリにおける兵蟻頭部の突起原基の構造と形態形成遺伝子の発現. 平成20年度日本動物学会中部支部会(富山大学).
- (9) 嶋田敬介, 前川清人 (2008年9月6日) ネバダオオシロアリの繁殖カースト分化に伴うセルラーゼ遺伝子発現量の変化. 第79回日本動物学会(福岡大学).
- (10) 渡邊大, 前川清人 (2008年9月15日) ヤマトシロアリの前兵蟻分化に伴う額腺形成の観察. 第68回日本昆虫学会(香川大学).
- (11) 梅浩平, 北條優, 三浦徹, 前川清人 (2008年9月15日) タカサゴシロアリにおける前兵蟻分化の誘導と額腺の突起構造(nasus)形成. 第68回日本昆虫学会(香川大学).
- (12) 前川清人 (2008年9月24日) シロアリのカースト分化に伴う形態の変化: アロメトリの改変と新奇形態の形成. 第27回日本動物行動学会(金沢大学).
- (13) 前川清人 (2009年3月16日) ヤマトシロアリのカースト分化と形態変化. 第56回日本生態学会(岩手県立大学).
- (14) 渡邊大, 前川清人 (2009年3月19日) ヤマトシロアリの前兵蟻分化に影響を与える生態的要因. 第56回日本生態学会(岩手県立大学).
- (15) 梅浩平, 北條優, 三浦徹, 前川清人 (2009年3月19日) タカサゴシロアリの前兵蟻分化に伴う防衛器官の形成とDistal-less遺伝子の発現パターン. 第56回日本生態学会(岩手県立大学).
- (16) 嶋田敬介, 前川清人 (2009年9月3日) シロアリ類とゴキブリ類における栄養交換行動の発達と社会性の進化. 第11回日本進化学会(北海道大学).
- (17) 嶋田敬介, 北條優, 前川清人 (2009年10月10日) エサキクチキゴキブリにおける親子間の栄養交換行動では何が受け渡されているのか? 第69回日本昆虫学会(三重大学).
- (18) 渡邊大, 白崎一佳, 前川清人 (2009年10月11日) ヤマトシロアリの成虫形質と兵蟻形質の発達に対する幼若ホルモンの影響. 第69回日本昆虫学会(三重大学).
- (19) 赤嶺真由美, 石川謙, 前川清人, 近雅博 (2009年10月12日) オオセンチコガネの鞘翅の構造色. 第69回日本昆虫学会(三重大学).
- (20) 北條優, 山本知代, 梅浩平, 前川清人 (2009年10月12日) ヤマトシロアリの兵隊における防衛物質合成に関わる遺伝子の発現解析. 第69回日本昆虫学会(三重大学).
- (21) 前川清人 (2010年3月15日) ヤマトシロアリのカースト分化に影響する生理的な変化. 第57回日本生態学会(東京大学).
- (22) 嶋田敬介, 前川清人 (2010年3月17日) シロアリ類におけるコロニーの発達に伴う給餌システムの変化と繁殖上の分業. 第57回日本生態学会(東京大学).
- (23) 渡邊大, 後藤寛貴, 三浦徹, 前川清人 (2010年3月17日) ヤマトシロアリにおける幼若ホルモンを介した兵隊カースト分化の調節. 第57回日本生態学会(東京大学).
- (24) 赤坂真也, 佐々木謙, 原野健一, 前川清人, 嶋田敬介, 長尾隆司 (2010年7月17日) ミツバチ雄における幼若ホルモンとドーパミン関連物質との関係. 第32回比較生理生化学会(九州産業大学).
- (25) 嶋田敬介, 前川清人 (2010年7月25日) シロアリ類と腸内微生物の共生関係に関する新たな知見-生殖虫はコロニーが発達すると共生原生生物を失う-. 平成22年度日本動物学会中部支部会(岐阜大学).
- (26) 北條優, 前川清人, 徳田岳 (2010年8月2日) シロアリにおけるゲラニルゲラニルニリン酸合成酵素のジテルペン合成への機能進化. 第12回日本進化学会(東京大学).
- (27) Maekawa K, Yoshimura M, Shimada K, Watanabe D & Saiki R (2010年8月10日) Caste differentiation in female-female colonies of the termite *Reticulitermes speratus* (Rhinotermitidae). 第16回国際社会性昆虫学会議(デンマーク・コペンハーゲン).
- (28) Toga K, Hojo M, Miura T, Maekawa K (2010年8月10日) Expression and functional analyses of Distal-less responsible for soldier-specific morphogenesis in nasute termites. 第16回国際社会性昆虫学会議(デンマーク・コペンハーゲン).
- (29) Shimada K & Maekawa K (2010年8月12日) New perspective on the relationship between termites and symbionts: reproductives lose symbionts after colony maturation. 第16回国際社会性昆虫学会議(デンマーク・コペンハーゲン).

- (30) Watanabe D & Maekawa K (2010年8月12日) Termite soldiers are responsible for the regulation of presoldier molt by rapid JH-decreasing effects in the colony. 第16回国際社会性昆虫学会議(デンマーク・コペンハーゲン).
- (31) 中村早寿, 板野紘宜, 菊池理, 前川清人 (2010年9月18日) ネバダオオシロアリの初期巣における兵蟻分化調節への生殖虫の影響. 第70回日本昆虫学会(山形大学).
- (32) 梅浩平, 北條優, 前川清人 (2010年9月20日) タカサゴシロアリの兵蟻特異的な器官形成における形態形成遺伝子の機能解析. 第70回日本昆虫学会(山形大学).
- (33) 北條優, 前川清人, 徳田岳 (2010年9月25日) 弾き飛ばし型の大顎を持つシロアリ兵隊における額腺の機能. 第81回日本動物学会(東京大学).
- (34) 嶋田敬介, 前川清人 (2011年3月8日) シロアリ類とゴキブリ類における栄養交換行動の発達と社会性の進化. 第58回日本生態学会(札幌コンベンションセンター).
- (35) 嶋田敬介, 北出理, 前川清人 (2011年3月10日) シロアリ類における繁殖形質の発達と腸内に共生する原生生物の個体数との関係. 第58回日本生態学会(札幌コンベンションセンター).
- (36) 渡邊 大, 前川清人 (2011年3月11日) ヤマトシロアリにおける個体間相互作用による兵隊分化を調節する因子の伝達. 第58回日本生態学会(札幌コンベンションセンター).
- (37) 中村早寿, 前川清人 (2011年3月11日) ネバダオオシロアリの生殖虫は栄養交換によってソルジャー分化を調節する. 第58回日本生態学会(札幌コンベンションセンター).
- (38) 吉村美穂, 齊木亮太, 前川清人 (2011年3月11日) ヤマトシロアリの2雌による創設コロニーでの女王数とカースト分化との関係. 第58回日本生態学会(札幌コンベンションセンター).

[図書] (計0件)

[産業財産権]

○出願状況 (計0件)

○取得状況 (計0件)

[その他]

ホームページ等

<http://www.sci.u-toyama.ac.jp/bio/maekawa-lab/maekawa-index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

前川 清人 (MAEKAWA KIYOTO)

富山大学大学院理工学研究部・准教授
研究者番号：20345557

(2) 研究分担者

無し

(3) 連携研究者

無し