

令和 6 年 6 月 24 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20H02999

研究課題名（和文）原始的な無翅昆虫から解き明かす昆虫の変態の共通原理とその進化的起源

研究課題名（英文）Evolutionary origin of insect metamorphosis: Insights from ametabolous insects

研究代表者

大門 高明 (Daimon, Takaaki)

京都大学・農学研究科・教授

研究者番号：70451846

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 12,600,000円

研究成果の概要（和文）：本課題では、無変態昆虫マダラシミをモデルとして昆虫の変態の進化的起源と変態の共通原理を明らかにすることを目的とした。このために、マダラシミの実験モデル化を進め、ステージング法や採卵法を確立するとともに、遺伝子発現解析、遺伝子ノックアウト解析を行い、変態「する」昆虫が共通して変態に用いる遺伝子群が変態「しない」昆虫においてどのような機能をもつのかを調査した。その結果、成虫化マスター遺伝子E93の遺伝子発現制御系の変化と機能の拡張が昆虫の変態の進化をもたらしたキーイベントである可能性が高いことを見出した。変態の進化という未解決の学術的課題の解決のための重要な足がかりを得ることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

昆虫は熱帯から極地にわたって多様な環境に適応しており、この高い適応力の基盤となったものが「変態」の進化である。昆虫は変態することで個体発生の間にその形態や生理生態を大きく変化させる。変態は幼虫と成虫とが異なるニッチに進出することを可能にし、そして昆虫の著しい種分化と適応放散の原動力となってきた。しかし、昆虫がどのようにして変態する能力を獲得したのか？という問いは未解決のまま残されてきた。本課題では、この謎を解くための大きな足がかりを得ることができた。今後さらに研究を深めることにより、昆虫を含む節足動物全体の進化プロセスの解明や、昆虫の様々な生理学的形質の人為制御の道が拓かれるものと期待される。

研究成果の概要（英文）：The aim of this study was to elucidate the evolutionary origins of insect metamorphosis. Using the ametabolous insect *Thermobia domestica* as a model, we established precise staging and egg collection methods. We investigated expression patterns of genes involved in molting and metamorphosis and found that the expression patterns of genes in the JH pathway were significantly different between ametabolous and hemimetabolous/holometabolous insects. We established methods for gene editing and transgenesis in *Thermobia*, and found that the adult specifier gene E93 played a key role in the evolution of insect metamorphosis, and that changes in its regulation and expansion of its functions have driven the evolution of insect metamorphosis. Our findings provide important insights into the long-standing mystery of the evolution of insect metamorphosis.

研究分野：昆虫生理学

キーワード：昆虫 変態 ホルモン 進化 ゲノム

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

昆虫は熱帯から極地にわたって多様な環境に適応しており、この高い適応力の基盤となったものが「変態」の獲得である。昆虫は変態することで個体発生の間にその形態や生理生態を大きく変化させる。変態は幼虫と成虫とが異なるニッチに進出することを可能にし、そして昆虫の著しい種分化と適応放散の原動力となってきた。しかし、昆虫がどのようにして変態する能力を獲得したのか、という問いは未解決のまま残されている。

近年、昆虫の内分泌学分野でブレイクスルーが起きた。それは、昆虫の変態を抑制する幼若ホルモン (Juvenile Hormone, JH) の受容体 Met の発見である。この発見を契機に、幼若ホルモンの抗変態作用の遺伝子基盤が急速な勢いで解明され、その成果は蛹化・成虫化を支配するマスター遺伝子の単離へとつながった。その一方で、変態の「起源」についての理解は進んでこなかった。これまでの研究は幼若ホルモンの抗変態作用にフォーカスしていたため、変態しない昆虫は解析の対象外であったことが大きな理由の1つである。

2. 研究の目的

このような状況のもと、本課題では、無変態昆虫マダラシミをモデルとして、変態の起源と原理についての理解を深めることを目的とした。不完全変態昆虫と完全変態昆虫が共通して用いる変態のための遺伝子ネットワーク (JH-Met-Kr-h1-E93; MEKRE93 pathway) がマダラシミにおいてどのような役割を持つのかを調べるために、MEKRE93 pathway のマダラシミにおける動態と機能、そしてその制御機構の解析を行った。

3. 研究の方法

(1) マダラシミのライフサイクルの解析

本研究ではまず、マダラシミのライフサイクルの解析を行った。個別飼育による幼虫期のステージング法、「交配容器」の開発によって成虫における交配法・採卵法などを確立することで、マダラシミの実験モデル昆虫化を行った。

(2) 遺伝子発現解析

樹立したステージング法、交配法などを用いることにより、全ステージにおける遺伝子発現パターンの調査を行った。胚子、幼虫、成虫の全身から total RNA を抽出し、qRT-PCR を行うことにより、重要な遺伝子についての発現プロファイルを作成した。

(3) 遺伝子ノックアウト解析

CRISPR/Cas9 を胚子に注射することにより、マダラシミにおける遺伝子ノックアウト解析を行った。注射当代 (G_0) の表現型解析、 G_0 成虫の交配による変異アリルの固定など、定法によってノックアウト解析を行った。

(4) 遺伝子組換え法の確立

改変型 *piggyBac* (*hyPBac*) の系を用いて、マダラシミにおける遺伝子組換え法を樹立した。上と同様に胚子へのマイクロインジェクションを行い、複眼における GFP マーカーの発現を指標に組換え個体のスクリーニングを行った。

4. 研究成果

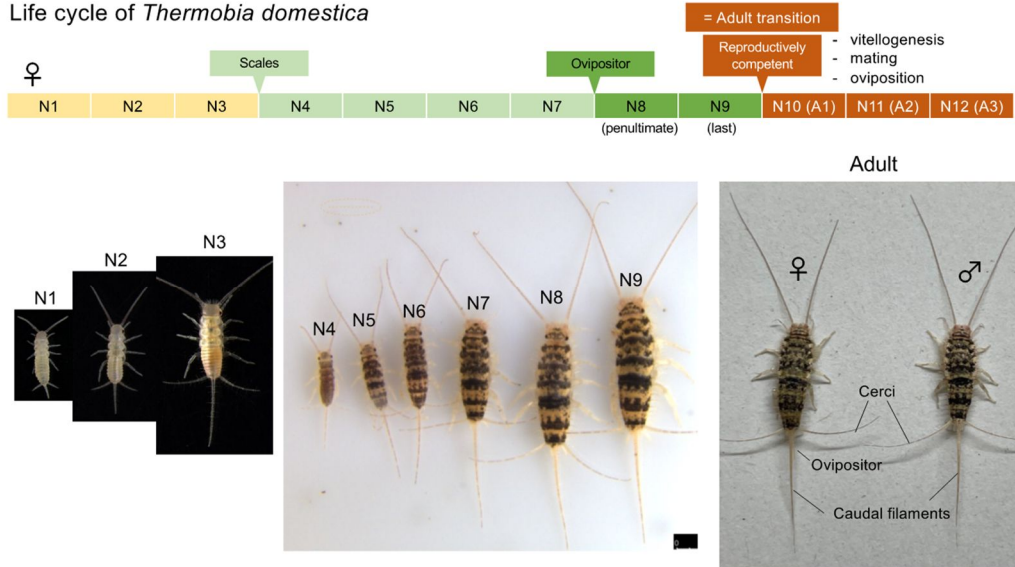
(1) マダラシミのライフサイクルの解析

本課題ではまず、我々のマダラシミのコロニーにおけるライフサイクルの調査を行った。その結果、我々のマダラシミは4齢で例外なくスケール (鱗) が生えること、メスでは8齢から産卵管が視認できるようになること、メスではほとんどの個体 (60-80%) が10齢ではじめて成虫化 (= 生殖・産卵可能になる) し、11齢ではすべての個体が成虫化することが明らかになった。(次頁図) これは既報のマダラシミのライフサイクルとよく一致していた。

また、既報ではマダラシミの交尾率が安定しないことが報告されていたが、ほぼ100%の確率で交尾をさせることができる「交配容器」を開発することができ、これによって今後の遺伝学実験を容易に行うことができるようになった。

マダラシミでは精包の受け渡しが行われるが、このために固有の交尾行動（求愛ダンス；mating dance）が行われる。我々はこのmating danceの詳細について記載するとともに、メスが複数の精包を高頻度で受け入れることも見出した（Inada et al. 2023 Appl. Entomol. Zool.）。

Life cycle of *Thermobia domestica*



(2) 遺伝子発現解析

上で明らかにしたマダラシミのライフサイクルをもとに、胚子・幼虫・成虫期のすべてをカバーするようにRNAをサンプリングし、重要な遺伝子についてqRT-PCRによって遺伝子発現プロファイルを作成した（右下図）。この解析で明らかになった重要な事実を以下に述べる。

・脱皮ホルモン誘導性転写因子

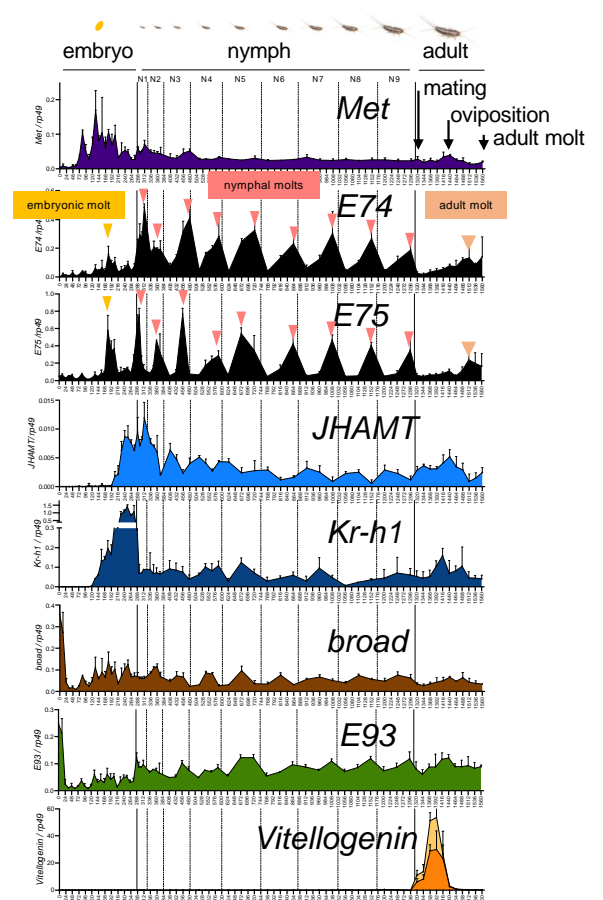
不完全変態・完全変態昆虫において脱皮ホルモンカスケードを担う転写因子群が同定されている。このうち、早期遺伝子として知られる *E74*、*E75* について調査した。その結果、胚子期では1つのピークをつくること（マダラシミでは胚脱皮が1回である；それが起きるタイミングと一致）幼虫脱皮・成虫脱皮（マダラシミは成虫になっても脱皮を繰り返す）のそれぞれにおいてピークを形成すること、などが明らかになった。したがって、無変態昆虫においても、不完全変態・完全変態昆虫において明らかにされた脱皮ホルモンカスケードが保存されているものと考えられた。

・幼若ホルモン合成酵素遺伝子

幼若ホルモンの後期合成経路を担う *JHAMT* 遺伝子の発現パターンを調査した。*JHAMT* は胚子期の後期から発現の顕著な上昇が見られた。これは幼若ホルモンの合成開始のタイミングとよく一致するものであった。幼虫期においては常に一定量の発現レベルが維持されており、マダラシミにおいてはおそらく幼虫期を通じて常に幼若ホルモン合成が行われていることが示唆された。興味深いことに、終齢における *JHAMT* 遺伝子の発現量の低下は見られなかった。これは不完全変態・完全変態昆虫とは大きく異なる結果（＝終齢で幼若ホルモン合成が停止または低下する）であり、成虫化のプロセスにおける幼若ホルモンの役割が無変態昆虫と不完全変態・完全変態昆虫との間で大きく異なるものと考えられた。

・*Kr-h1* 遺伝子

Kr-h1 は、幼若ホルモン-幼若ホルモン受容体の複合体によって直接の転写誘導を受ける転写因子である。*Kr-h1* は胚子期後期で大きなピークを形成したが、これは胚子で新たに作られた幼若ホルモンによ



って誘導を受けた結果であると考えられる。*Kr-h1*の発現も幼虫期を通して観察されており、重要なことに、終齢における発現の低下も見られなかった。この事実は、マダラシミの成虫化の際に幼若ホルモンのレベルが低下していないことを示唆しており、不完全変態・完全変態昆虫で見られる変態のプロセスとは大きく異なるものと考えられた。

・ *E93* 遺伝子

*E93*は成虫化マスター遺伝子 (adult master regulatory gene)として知られている。不完全変態・完全変態昆虫では成虫化する前のステージ(不完全変態昆虫では終齢幼虫、完全変態昆虫では蛹)において特異的な発現をするが、マダラシミの *E93*の発現パターンは、これとは全く異なるものであり、胚子期・幼虫期のすべてを通して構成的な発現が行われていることが明らかになった。この事実は、変態が1度の脱皮で完了する不完全変態・完全変態昆虫に対して、無変態昆虫では成長(と脱皮)とともに徐々に成虫化が進行していくことを意味しているのかもしれない。後述するように、*E93*の機能解析の結果もこのアイデアを支持するものと考えられる。この *E93*の興味深い発現パターンについては、国際共同研究によって原著論文として公表した (Fernandez-Nicolas et al. 2023 PNAS)

・ ビテロジェニン遺伝子

卵黄タンパク質の前駆体であるビテロジェニン遺伝子についても発現解析を行った。その結果、ビテロジェニンは成虫に特異的に発現することが明らかになった。マダラシミは生涯にわたってほとんど姿を変えないが、すくなくとも「生理学的には」幼虫から成虫への「ジャンプ」が不起こっている可能性がある。また、今後の解析において、ビテロジェニンは幼虫と成虫を明確にわけるとして有用となると考えられる。

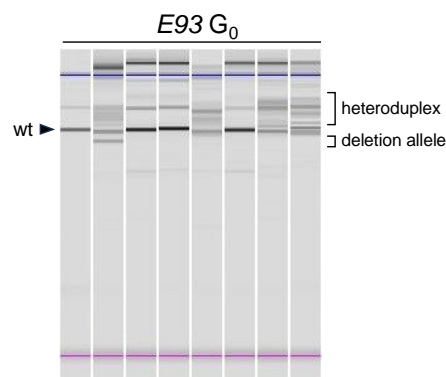
(3) 遺伝子ノックアウト解析

マダラシミではRNAiが効果的ではないため、これまで遺伝子の機能解析が困難であった。しかし、本課題ではマダラシミの初期胚へのマイクロインジェクションによるゲノム編集法を開発し、遺伝子ノックアウトによる機能解析を行った。右下図はインジェクション用の採卵を行う様子を示している。成虫を集団で飼育し、産卵用の基材(綿)を数時間ごとに交換することによって産卵後間もない初期胚を回収することができる。

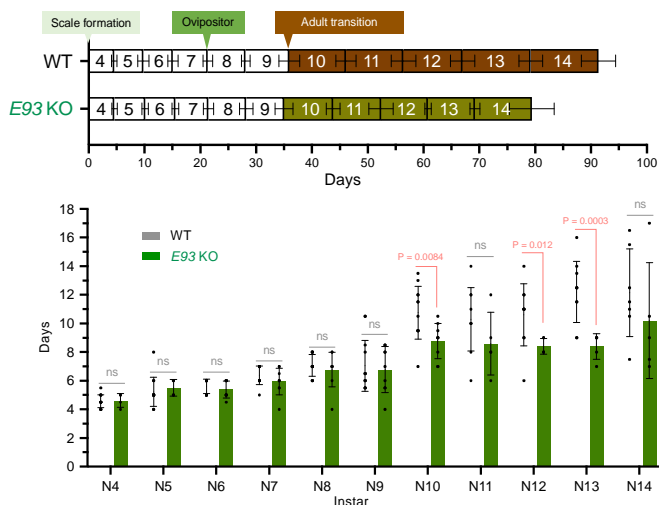
上の遺伝子発現解析から、*E93*が特に重要と判断されたため、本課題ではまず *E93*のノックアウト系統の作出を試みた。マダラシミの初期胚に *E93*を標的とするsgRNAをCas9タンパク質とともにインジェクションした。359個の卵にインジェクションし、103個(29%)の卵が孵化した。孵化個体の尾角(cerci)を個体ごとに切り取り、それをジェノタイプングに供試したところ、86個体中44個体(51%)において *E93*の変異アリルの存在が検出された(右下図; heteroduplex mobility assay)。 *E93*のモザイク G_0 変異体では、明確なモザイク表現型を示す個体は見つからなかった。この事実は、カイコの G_0 モザイク変異体における表現型(成虫と蛹のモザイクとなる; 大門ら、未発表)とは大きく異なるものであった。

得られた *E93*変異 G_0 個体を交配し、最終的に23塩基欠失をもつノックアウトアリルを固定した。この系統において表現型解析を行ったところ、*E93*ノックアウト個体では成虫化のタイミングが遅延することが明らかになった(次頁図、各齢に要した日数を示す)。野生型のメスではほとんどの個体が10齢で成虫化し、10齢ではじめての生殖を行う。これに対し、*E93*ノックアウトでは9齢までの発育タイミングには異常が見られないものの、10齢になっても生殖を行う個体は少なく、11齢以降(あるいは極端な場合は14齢)になってはじめて産卵を行う個体が生じた。

この表現型は、不完全変態・完全変態昆虫の *E93*変異体と比較して極めて軽微なものである。前者においては成虫化が完全に阻止されるのに対して、マダラシミでは成虫化の遅延にとどまっており、ノックアウト個体の中には妊性をもつ個体も見られた。この結果は、昆虫の変態の進化において、*E93*には制御系の変化(幼若ホルモンによる制御を受けない状態から、幼若ホルモンによる抑制を受ける状態への変化)と機能の拡張(成虫化タイミングの制御から、成虫化プロセス全体の支配への変化)が生じたこと、そしてこれが変態の進化の鍵となるイベントであったことを示唆する。現在は、この仮説をさらに検証するた



めに、E93に加えて幼若ホルモンの受容体や生合成酵素のノックアウト解析を進めている。



(4) 遺伝子組換え法の確立

CRISPR/Cas9 を用いることでマダラシミの遺伝子ノックアウト解析が可能となったが、遺伝子機能解析には遺伝子組換えによる外来遺伝子の強制発現系の利用が必要となる場合がある。そこで、トランスポゾンベクターを用いたマダラシミの遺伝子組換え法の確立を行った。トランスポゾンとして *piggyBac* を選定し、hyper active variant である *hyPBace* を用いることとした。

hyPBace の mRNA と、*piggyBac* donor plasmid を初期胚に co-injection し、注射当代の G_0 個体において donor vector 内に載せた *9xP3-EGFP* の発現を指標にスクリーニングを行った。合計 1454 個の卵に注射し、652 頭の孵化個体において複眼での GFP 蛍光を調査した結果、1 頭 (0.15%) の GFP 発現個体を得た。 G_0 個体を成虫まで飼育して、再度 GFP でスクリーニングを行ったところ、295 頭のうち 17 頭 (5.8%) において複眼での GFP 発現が観察された。

次に、 G_0 における GFP 発現の有無と、 G_1 世代へのトランスジーン の遺伝率との関係を調査した。GFP を発現していた G_0 個体では、8/15 個体 (53.3%) が次世代に GFP 発現個体を遺した。これに対し、GFP を発現していなかった G_0 個体では、4/21 個体 (19.0%) が次世代に GFP 発現個体を遺した。このことより、 G_0 世代でのスクリーニングを行うことによって、 G_1 世代で遺伝子組換え個体を高確率で得られることが明らかになった。興味深いことに、GFP を発現していた G_0 個体 15 個体のうち 3 個体では、次世代の個体のうち 88-100% で GFP が発現していた。したがって、 G_0 世代におけるスクリーニングによって、このような「大当たり (jackpot)」 G_0 個体を得る可能性を高めることができることも明らかになった。樹立された遺伝子組換え系統の写真を下に示す。右側が複眼で GFP を発現する組換え個体である。

以上のように、無変態昆虫においてはじめての遺伝子組換えを達成することができた。今後、外来遺伝子の強制発現による gain-of-function 解析やレポーター系統の作出など、本法はマダラシミの分子遺伝学的手法を洗練させる上で重要なツールとなるものと期待される。



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Inada Kei、Minemura Toshinori、Ohde Takahiro、Daimon Takaaki	4. 巻 58
2. 論文標題 Mating behaviors and multiple mating in the firebrat, <i>Thermobia domestica</i> (Zygentoma: Lepismatidae)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Applied Entomology and Zoology	6. 最初と最後の頁 297 ~ 302
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13355-023-00826-9	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 Shirai Yu、Piulachs Maria-Dolors、Belles Xavier、Daimon Takaaki	4. 巻 2
2. 論文標題 DIPA-CRISPR is a simple and accessible method for insect gene editing	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Cell Reports Methods	6. 最初と最後の頁 100215 ~ 100215
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.crmeth.2022.100215	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 Fernandez-Nicolas Ana、Machaj Gabriela、Ventos-Alfonso Alba、Pagone Viviana、Minemura Toshinori、Ohde Takahiro、Daimon Takaaki、Ylla Guillem、Belles Xavier	4. 巻 120
2. 論文標題 Reduction of embryonic E93 expression as a hypothetical driver of the evolution of insect metamorphosis	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2216640120
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2216640120	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 Ohde Takahiro、Minemura Toshinori、Hirose Eiichi、Daimon Takaaki	4. 巻 164
2. 論文標題 Egg Microinjection and Efficient Mating for Genome Editing in the Firebrat <i>Thermobia domestica</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	6. 最初と最後の頁 e61885
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3791/61885	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 Daimon Takaaki, Koyama Takashi, Yamamoto Gaku, Sezutsu Hideki, Mirth Christen K., Shinoda Tetsuro	4. 巻 31
2. 論文標題 The Number of Larval Molts Is Controlled by Hox in Caterpillars	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 884 ~ 891.e3
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2020.11.017	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

〔学会発表〕 計21件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 6件)

1. 発表者名 大門高明
2. 発表標題 高度なゲノム改変技術の開発による昆虫の変態の生理基盤の解明 (受賞講演)
3. 学会等名 日本昆虫学会第84回大会・第68回日本応用動物昆虫学会合同大会 (招待講演)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 稲田圭、峯村俊儀、大出高弘、大門高明
2. 発表標題 無変態昆虫マダラシミにおける成虫化誘導遺伝子E93のノックアウト解析
3. 学会等名 日本昆虫学会第84回大会・第68回日本応用動物昆虫学会合同大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 稲田圭、峯村俊儀、大出高弘、大門高明
2. 発表標題 ゲノム編集による無変態昆虫マダラシミの成虫化誘導遺伝子E93解析：昆虫の変態の起源に迫る
3. 学会等名 日本動物学会第94回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Takaaki Daimon, Kei Inada, Toshinori Minemura, Takahiro Ohde
2. 発表標題 Delayed adult transition in the E93 knockout firebrat, <i>Thermobia domestica</i> .
3. 学会等名 The 6th International Insect Hormone Workshop (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Kei Inada, Toshinori Minemura, Takahiro Ohde, Takaaki Daimon
2. 発表標題 The role of the adult specifier E93 in the firebrat: insights into the evolution of insect metamorphosis
3. 学会等名 The 6th International Insect Hormone Workshop (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 稲田圭, 大出高弘, 大門高明
2. 発表標題 無変態昆虫マダラシミにおける遺伝学的ツールの整備
3. 学会等名 日本ゲノム編集学会第8回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 大門高明
2. 発表標題 DIPA-CRISPR法による昆虫のゲノム編集
3. 学会等名 基礎生物学研究所 新規モデル生物開発室 公開セミナー (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 稲田圭、大出高弘、大門高明
2. 発表標題 hyPBaseを用いたトランスジェニックマダラシミの作出
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 白井雄、高橋桃世、大手学、嘉糠 洋陸、大門高明
2. 発表標題 Parental CRISPR: a versatile tool for insect genome engineering
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 稲田圭、峯村俊儀、大出高弘、大門高明
2. 発表標題 原始的な無変態昆虫マダラシミにおける成虫化誘導遺伝子E93の機能解析
3. 学会等名 令和5年度 蚕糸・昆虫機能利用学術講演会 日本蚕糸学会第93回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 白井雄、高橋桃世、大手学、嘉糠 洋陸、大門高明
2. 発表標題 Parental CRISPR法の基盤技術の完成とさらなる発展に向けた取り組み
3. 学会等名 令和5年度 蚕糸・昆虫機能利用学術講演会 日本蚕糸学会第93回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Guillem Ylla, Alba Ventos-Alfonso, Ana Fernandez-Nicolas, Gabriela Machaj, Takaaki Daimon, Takahiro Ohde, Toshinori Minemura, Viviana Pagone, Xavier Belles
2. 発表標題 Could E93 play the adult specifier role in the embryo?
3. 学会等名 The 26th International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yu Shirai, Takaaki Daimon
2. 発表標題 DIPA-CRISPR is a simple and accessible method for insect gene editing
3. 学会等名 The 26th International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Takaaki Daimon
2. 発表標題 Genetic control of molting and metamorphosis in the silkworm
3. 学会等名 The 26th International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 大門高明、白井雄
2. 発表標題 Direct parental CRISPR法による昆虫のゲノム編集
3. 学会等名 日本ゲノム編集学会第7回大会(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 白井 雄、Maria-Dolors Piulachs、Xavier Belles、大門高明
2. 発表標題 成虫インジェクションによる昆虫ゲノム編集技術の高度化
3. 学会等名 日本ゲノム編集学会第7回大会（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 白井 雄、Piulachs Maria-Dolors, Belles Xavier, 大門 高明
2. 発表標題 Direct parental CRISPR: a simple and efficient method for insect gene editing
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 高橋 桃世, 白井 雄, 日本 典秀, 大門 高明
2. 発表標題 parental CRISPR法によるタイリクヒメハナカメムシのゲノム編集
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 白井 雄、Piulachs Maria-Dolors、Belles Xavier、大門 高明
2. 発表標題 Direct parental CRISPRによる昆虫ゲノム編集の高度化
3. 学会等名 令和4年度 蚕糸・昆虫機能利用学術講演会（日本蚕糸学会年大会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 稲田 圭, 峯村 俊儀, 大出 高弘, 大門 高明
2. 発表標題 無変態昆虫マダラシミにおける多回交尾の観察
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 十河 愛, 白井 雄, 大門 高明
2. 発表標題 ハスモンヨトウにおけるパラロガスなJH受容体のノックアウト解析
3. 学会等名 令和4年度 蚕糸・昆虫機能利用学術講演会(日本蚕糸学会年大会)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔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			
スペイン	Institute of Evolutionary Biology			
オーストラリア	Monash University			
デンマーク	University of Copenhagen			