

令和 6 年 6 月 25 日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的研究（開拓）

研究期間：2018～2023

課題番号：18H05372・20K20380

研究課題名（和文）社会性昆虫におけるゲノムインプリンティングによるカースト決定の実証

研究課題名（英文）Effect of genomic imprinting on caste determination of social insects

研究代表者

松浦 健二（Matsuura, Kenji）

京都大学・農学研究科・教授

研究者番号：40379821

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 19,700,000円

研究成果の概要（和文）：エピジェネティックインヘリタンスがシロアリにおいて子のカースト決定に影響することを世界で初めて実証し、それに関わる候補遺伝子を精子の網羅的メチル化解析とカースト分化の相関分析によって特定した。また、単為生殖卵の略奪を通じた社会寄生のメカニズムを明らかにし、繁殖様式の地理的多様性を解明した。これらの成果は、シロアリの社会構造や真社会性の起源に関する新たな知見を提供する。

研究成果の学術的意義や社会的意義

世代を超えるエピジェネティックインヘリタンスによる子のカースト決定機構を明らかにしたことは、配偶子のエピジェネティック修飾が小世代の発生に影響することを明らかにしたものであり、社会性昆虫のみならず、広く生物学におけるパラダイムシフトをもたらす重要な発見である。

研究成果の概要（英文）：We have demonstrated for the first time that epigenetic inheritance influences caste determination in termites, and we identified candidate genes involved in this process through comprehensive methylation analysis of sperm and correlation analysis with caste differentiation. Additionally, we elucidated the mechanism of social parasitism through the theft of parthenogenetic eggs and clarified the geographical diversity in reproductive systems. These findings provide new insights into the social structure of termites and the origins of eusociality.

研究分野：昆虫生態学

キーワード：シロアリ エピジェネティックインヘリタンス ゲノムインプリンティング 社会性昆虫 カースト

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

真社会性昆虫のシロアリは、専ら繁殖を行う王や女王、労働に特化したワーカーなど高度に発達した分業システムを有しており、表現型可塑性の代表例として知られる。しかし、その社会役割(カースト)の決定メカニズムについて、遺伝要因でも環境要因でも説明出来ない未解明の領域が残されており、長い論争が続いている。また、真社会性の起源については血縁選択の必要性を巡って未だに研究者の間で大きく見解が分かれている。我々は、ゲノムインプリンティングによってシロアリのカースト決定に関するミッシングリンクが解決でき、さらに不妊カーストの起源(すなわち真社会性の起源)も説明出来ることを見出した。

ヤマトシロアリ(*Reticulitermes speratus*)では、親の表現型(ワーカー型女王かニンフ型女王か)の組み合わせが子のカースト決定に影響を与えることが知られている。また、研究代表者の松浦らは、ヤマトシロアリの女王が単為生殖によって後継女王を生産し、ワーカーや羽アリを有性生殖で生産していることを発見し(Matsuura et al. 2009 Science)、女王由来の染色体セットのみをもつ娘が女王に分化しやすいことを明らかにした。そして、我々はゲノムインプリンティングによるカースト決定モデルによってこれらの現象がすべて説明できることを見出した(Matsuura et al. 2018 American Naturalist)。本研究では、シロアリの交配実験、エピジェネティック操作実験、メチローム解析を駆使して『カースト決定のゲノムインプリンティング説』を実験的に証明するとともにエピジェネティック因子を突き止める。さらに、ゲノムインプリンティングこそが亜社会性の祖先段階からシロアリの真社会性を生み出したという『真社会性のゲノムインプリンティング起源説』を数理シミュレーションにより理論的に裏付けることで、生物の社会進化研究の新たな時代を切り拓く。

2. 研究の目的

ヤマトシロアリでは、親の表現型(ワーカー型女王かニンフ型女王か)の組み合わせが子のカースト決定に影響を与えることが知られている。また、研究代表者の松浦らは、ヤマトシロアリの女王が単為生殖によって後継女王を生産し、ワーカーや羽アリを有性生殖で生産していることを発見し(Matsuura et al. 2009 Science)、女王由来の染色体セットのみをもつ娘が女王に分化しやすいことを明らかにした。我々は、王と女王の成長過程で獲得されたそれぞれの特異的エピジェネティック修飾が、精子と卵を介して子の性的発達に対して拮抗的に働くことで子のカースト決定に影響する『ゲノムインプリンティング説』を提唱し、このモデルによって既知の現象がすべて説明できることを示した(Matsuura et al. 2018 American Naturalist)。また、親の表現型の組み合わせが同じであっても、年齢が異なることで子のカースト運命が変わることも予備実験から明らかになっており、ゲノムインプリンティング説の立証に向けて確かな手がかりをつかんでいる。さらに、この予備実験結果は、DNAメチルトランスフェラーゼDNMT3の遺伝子発現パターンとも合致しており、カースト決定に関わるエピジェネティック因子の実態がDNAのメチル化である可能性が示唆された。本研究は、この革命的理論とも言える『カースト決定のゲノムインプリンティング説』をシロアリで実験的に証明し、そのエピジェネティック因子を突き止めることで、世界に先駆けて社会性進化のミッシングリンクを解明する。さらに、ゲノムインプリンティングこそが亜社会性の祖先段階からシロアリの真社会性を生み出したという『真社会性のゲノムインプリンティング起源説』を数理シミュレーションにより理論的に裏付けることで、生物の社会進化研究の新たな時代を切り拓く。

3. 研究の方法

(1) 子のカースト決定に対する親の遺伝子型と表現型の効果: これまでの研究から、親の表現型(ワーカー型生殖虫かニンフ型生殖虫か)の組み合わせが子のカースト決定(ワーカーになるかニンフになるか)に影響を与えることが分かっている。しかし、遺伝決定モデルでは、遺伝子型によって表現型が決まることを前提としているため、親の遺伝子型の効果と表現型の効果を分離できていない。そこで、雌の羽アリに単為生殖で産ませた娘からワーカー型女王とニンフ型女王を分化させ、それらを雄の羽アリと交配させることで、子のカースト決定に対する親の表現型の効果を(遺伝子型の効果を排除して)定量的に評価する。同様に、雌雄の創設ペアに有性生殖で産ませた娘からワーカー型女王を分化させ、雄の羽アリと交配させることで、親の遺伝子型の効果を(表現型の効果を排除して)定量的に評価する。

(2) 子のカースト決定に対する親の年齢の効果: 個体の遺伝子型は生涯を通じて不変であるが、DNAのメチル化やヒストン修飾などのエピジェネティック修飾は年齢とともに変わることがシロアリを含めた様々な生物で知られている。親の年齢依存的なエピジェネティック修飾が子のカースト決定に影響するという我々の仮説を検証するため、異なる年齢の雌雄を組み合わせ、それらの子のカースト運命を比較する。例えば、創設1年目の女王を同じく創設1年目の王と交配させて産まれた子と、創設1年目の女王を創設後10年以上経た成熟王と交配させて産まれた子のカースト分化を比較する。同様に異なる年齢の女王と創設1年目の王の交配実験も行い、子

のカーst決定に対する親の年齢の効果を定量的に評価する。

(3)種間交雑実験：これまでの研究から、親の表現型の組み合わせと子のカーst比(ニフに分化する割合)の関係が、近縁種間でも異なることが分かっている。つまり、性特異的なエピジェネティック修飾の強度には明確な種間差が認められ、その相対強度は我々の数理モデルによって導き出すことができる。そこで、異なるインプリンティング強度をもつことが予測されるヤマトシロアリ(*Reticulitermes speratus*)、オキナワシロアリ(*R. okinawanus*)、アマミシロアリ(*R. amamianus*)の種間交雑実験を行い、それらの交雑から得られた子のカーst比をモデル予測と比較することで、ゲノムインプリンティング説の検証を行う。なお、予備実験によりこれらの種間交雑で産まれた子が正常に発育することを確認している。

(4)エピジェネティック操作実験：親の性特異的なエピジェネティック修飾の拮抗的作用によって子のカーst分化が決まるという仮説を直接的に検証する方法として、薬剤投与によるエピジェネティック修飾の操作を行い、実際に子のカーst運命が変わることを確認する方法がある。羽アリの精巣または卵巣にマイクロインジェクターを用いてDNAメチル化阻害剤(5-アザシチジン)やヒストン脱アセチル化阻害剤(トリコスタチンA、スクリプタイド、酪酸ナトリウム、バルプロ酸)を微量注射し、精子と卵のエピジェネティック修飾をそれぞれ操作する。その後、雌雄の処理個体と未処理個体を組み合わせて交配させ、産まれた子のカーst運命を比較する。また、我々の研究チームはRNAiによるシロアリの遺伝子発現抑制に成功しており、RNAiによるエピジェネティック操作実験も併せて行う。雌雄の羽アリに対してDNAメチル基転移酵素およびヒストン修飾酵素の遺伝子をターゲットとしたRNAiを行い、子のカーst決定への影響を評価する。

(5)雌雄のワーカーと羽アリのメチローム解析：我々はすでにヤマトシロアリの全カーstのRNA-seq解析を完了し、遺伝子発現データベースを構築した。現在、研究協力者のEdward Vargo(テキサスA&M大学)との共同でヤマトシロアリのゲノム解読を進めており、アセンブリの目処が立っている。このリファレンスゲノムにRNA-seqデータを対応させ、各カーstのトランスクリプトームマップを作製する。また、雌雄のワーカーと羽アリから消化管を除いた後(腸内共生原生動物のDNAの混入を防ぐため)、ゲノムDNAを回収する。ゲノムDNAからショットガンバイサルファイトシーケンス用のDNAライブラリーを作成し、PacBio RS II/Sequelシステムにより大規模シーケンス解読を行い、DNAメチロームマップを作製する。さらに、親の年齢依存的にメチル化制御される遺伝子を特定するため、若い王と高齢の王からセルソーターを用いて精子を回収し、比較メチローム解析を行い、差分から候補遺伝子の絞り込みを行う。卵についても同様の年齢間比較メチローム解析を行う。候補遺伝子のRNAiを受精卵および1齢幼虫に対して行い、子のカーst分化に影響するインプリンティング領域を特定する。

(6)ゲノムインプリンティングによる真社会性起源の理論構築：昆虫の中でゲノムDNAが最もメチル化されているのはシロアリである。また、我々のゲノムインプリンティングモデルは単為生殖による女王継承を行う種だけでなく、その他のヤマトシロアリ属の種や高等シロアリのカーst分化パターンにも幅広く当てはまる。つまり、雌雄の性拮抗的なインプリンティングの作用が子の性的発達を抑制し、不妊のワーカーを生み出しているという原理はあらゆるシロアリのカーst分化制御の根幹にあり、きわめて祖先的なものである可能性が高い。亜社会性の祖先段階において、創設雄と創設雌の生殖への特化と、それに伴う性特異的なエピジェネティック修飾の強化が子の性的発達を遅らせて母巣でのヘルパー期間を延長させ、不妊カーstの起源につながったと考えられる。数理シミュレーションにより上記のフィードバックを再現し、ゲノムインプリンティングによって亜社会性から真社会性が起源することを理論的に証明する。

4. 研究成果

ヤマトシロアリの全ゲノム解読： ヤマトシロアリのニフ型二次女王(単為生殖で生産されたホモ型の女王)からDNAを抽出し、ゲノム解読に用いた。PacBioのロングリードとHi-Cシーケンスを合わせてアセンブルすることで、21本の染色体レベルでの全ゲノム配列の解読に成功した(873Mb、N50 = 44Mb)。

子のカーst決定に関わる王・女王由来のエピジェネティックインヘリタンス効果： 大規模な野外調査により数百に上る巣から王・女王を含むコロニーを採集し、野外のコロニー内で育った幼虫のカーst分化運命を巣ごとに調査した。これと並行し、産卵直後から別の巣のワーカーに養育させた幼虫の分化運命を調査し、先述の分化運命と比較した。まず、親のDNAメチル化によって子の発生が性特異的な影響を受けることを検証するためには子の性別を発生初期に行う必要があった。そこで、これまで不可能であった若齢幼虫(1令および2令)の性別を外部形態の違いに基づいて行う手法を開発し、多様なシロアリ種に適用可能であることを明らかにした。この新しい性別の手法を用いて、配偶実験によって得られた子のカーst分化バイアスへの効果を検証した。その結果、野外コロニーの分化運命が産卵時点で決まっていることを明らかにした。さらに、この生来の分化運命によりニフの性比が決まり、翅アリの性比に反映され

ることも突き止めた。これらの結果は、王と女王の生殖細胞を介して伝わる因子が、子のカースト決定だけでなく、社会レベルでのオスとメスの生殖虫生産量にも関与することを示す。

子のカースト決定に関わる王のメチル化部位の特定： 社会性昆虫の個体のカースト運命を決定する要因については、長い間論争が続いてきた。過去 20 年の間に、分業に遺伝的な影響があることを支持する証拠が増えつつあるが、社会性昆虫では、この遺伝的影響の根底にある遺伝子は特定されていない。我々は、ヤマトシロアリにおいて、世代を超えたエピジェネティックインヘリタンスがカースト決定に影響を与えることを明らかにした。個体の遺伝子型は生涯を通じて不変であるが、DNA のメチル化やヒストン修飾などのエピジェネティック修飾は年齢とともに変わることがシロアリを含めた様々な生物で知られている。親の年齢依存的なエピジェネティック修飾が子のカースト決定に影響するという我々の仮説を検証するため、異なる年齢の雌雄を組み合わせ、それらの子のカースト運命を比較した。創設 1 年目の女王に対して、創設 1 年目の王と成熟巣由来の王（推定 30 歳以上）をそれぞれ交配させ、得られた子のカースト運命を比較したところ、前者の交配では雌雄ともにニンフになる個体は現れず、一方後者の交配では雌のニンフになる個体が現れた ($P < 0.05$, フィッシャーの正確確率検定)。また、高齢王に、創設 1 年目の女王と成熟巣由来の老齢女王を、それぞれ交配させたところ、前者の交配の方が後者に比べてニンフになる雌個体が有意に多かった。これらの結果から、生殖虫の年齢の組み合わせの違いによって子のカースト運命が変わることが明らかになり、遺伝的要因ではなくエピジェネティックな効果がカースト決定に関与していることを直接的に示すものである。

また、王の精子のゲノムワイドメチローム解析から、加齢に伴い DNA メチル化パターンが劇的に変化することが明らかになった。17,678,188 箇所のメチル化部位のうち、14,905 箇所までメチル化レベルに有意な年齢差が見られた。その結果、特に集中的にメチル化され、そのメチル化レベルが子孫の生殖経路への分化と強い相関を示す 7 つの遺伝子を特定した。この結果は、シロアリのカースト分化は、少なくとも部分的にはカースト分化の決定に関わる遺伝子の DNA メチル化レベルによって制御されており、これらのレベルは王の年齢によって変化することを示唆している。この結果は、社会性昆虫のカースト分化に広く応用できる可能性がある。

エピジェネティック修飾関連遺伝子発現のカースト特異性： ヤマトシロアリの RNA-seq データベースからエピジェネティック修飾関連遺伝子群（DNA メチル化酵素、ヒストン修飾酵素、サーチュイン等をコードする遺伝子）をアノテーションし、qPCR を用いて各遺伝子の発現量をカースト間・体組織間で比較した。その結果、DNA メチルトランスフェラーゼ 3 が王の精巣と脂肪体で特異的に発現しており、サーチュイン 2 やヒストン修飾酵素の ASH1、CBP、Ring、Su(z)12 が王の精巣と女王の卵巣で特異的に発現していることが明らかとなった。

ゲノムインプリンティングの検証

シロアリが持つゲノムインプリンティング遺伝子を特定するために、シロアリの卵を用いて父方遺伝子と母方遺伝子の発現量比較を行った。父方遺伝子と母方遺伝子を区別して発現量を見るために、卵の父親と母親の間の SNP を利用した。この父母間の SNP をできるだけ多く得るために、距離が離れた集団間の種内交配、そして 3 つの種間交配を実施した。ヤマトシロアリ (Rs) のコロニー二つと奄美大島で採集したアマミシロアリ (Ra) のコロニー、山口県で採集したカンモンシロアリ (Rk) のコロニーを用いた。交配から 5 週間後に、50 ペアを 10 ペアずつのグループに分け、各グループから合計 100 個の卵を採取した。100 個の卵をプールし、このサンプルについて RNA-seq を実施した。RNA-seq はタカラバイオ株式会社への外注で、イルミナ社の Truseq Stranded mRNA Sample Prep kit による mRNA ライブラリーの作成後、NovaSeq 6000 を用いてシーケンスした。また、A、B、Rs、Ra、Rk それぞれのオスの生殖虫 10 個体プール、メスの生殖虫 10 個体プールについても同様の条件で RNA-seq を実施した。種間交配は RsXRa、RsXRk、RaXRk のいずれにおいても成功し、産卵、孵化、ワーカーやソルジャーの出現を確認した。種内の離れた集団の掛け合わせや、別種の掛け合わせによって約 2,900 から 105,000 個の SNP が得られた。しかし、直接の親ではなく、親の兄弟姉妹の羽アリを用いて親の SNP を推定するやり方では、母系・父系遺伝子を区別できる十分な精度が得られず、ゲノムインプリンティング遺伝子の特定に至らなかった。

そこで、ヤマトシロアリとオキナワシロアリの 2 種について、それぞれ交配に用いた父親と母親のゲノムを直接リシーケンスし、各ペアから産まれた卵（17 日令胚）の RNA-seq を行った。リシーケンスは先進ゲノム支援の支援を受けた。父親と母親の間に存在する SNP を用いて、卵における父方アレルと母方アレルの間に発現量の差がある遺伝子を探索した。ヤマトシロアリについては 261,414 個の SNP が得られ、4,488 遺伝子について解析を行ったが、有意な parent-of-origin effect を示す遺伝子は見つからなかった。同様に、オキナワシロアリについても 130,919 個の SNP が得られ、3,574 遺伝子の解析を行ったが、目的の遺伝子は見つからなかった。親特異的な発現を示す遺伝子が見つからなかった一方で、コロニー特異的なアレルの発現量の差が存在した。父親と母親は異なるコロニーを用いて掛け合わせを行っており（コロニー A、コロニー B）、ヤマトシロアリではコロニー A のアレルで発現量が高い 11 遺伝子とコロニー B のアレルで発現量が高い 5 遺伝子が検出された。

単為生殖卵の略奪を介した社会寄生： 創設後間もないシロアリのコロニーは、個体数の勝る成熟コロニーに同一材中で遭遇すると攻撃を受ける。創設コロニーと成熟コロニーが同一材に営巣した状況を再現し実験を行ったところ、襲撃を受けた創設コロニーの創設虫は全個体殺されるが、卵は殺されることなく成熟コロニーに持ち帰られることを発見した。さらに、その卵がメスのみにより創設されたコロニーで生産された単為生殖卵であった場合、卵から孵化した幼虫は成熟コロニーの中で女王へと分化することを見出した。これらの結果は、成熟コロニーに襲われることで逆に巨大な巣の女王の座を獲得する新たな機会が得られることを示す。

繁殖様式の地理的多様性とジーンフロー解析

鹿児島から北海道までヤマトシロアリのサンプリングを行い、MIG-seq法を用いてコロニー内遺伝構造の解析と個体群間の集団遺伝学的解析を行った。北海道個体群は青森個体群の一部が定着したものであることが判明したが、本州、九州の繁殖様式とは大きく異なり、単為生殖による女王継承(AQS)ではなく、補充生殖虫によるコロニー分裂増殖を基本としていることが明らかになった。北海道では、生殖虫の越冬死亡率が高いこと、分布周縁部で個体群密度が低く、有翅虫による独立創設では創設成功率が低いことなどが要因と考えられ、社会性昆虫の繁殖様式の寒地適応の新しい形態が明らかになった。

ゲノムインプリンティングによる真社会性起源理論の構築

亜社会性の祖先状態から真社会性の生活様式が起源するプロセスにおいてゲノムインプリンティングが不可欠であることを数理シミュレーションにより示すことができた。本モデルはシロアリだけでなく、様々な二倍体生物の真社会性起源に適用できる。一夫一妻の亜社会性生物から真社会性が起源するための必要条件を理論的に示すことが出来た。

AQSの女王の座を巡るクローン対立の実態解明

野外の175コロニーから生殖中枢(王と女王のいる場所)を採集し、王・女王の構成(創設王・創設女王、二次王・二次女王)、個体数、体重を調べた。ランダムに選んだ28コロニーについてマイクロサテライト遺伝子解析を行った結果、コロニーサイズが小さいうちは複数のクローン型が存在し、大きく成長するにつれて特定クローン型による占有度が増すことが分かった。大きなコロニーの中には、二次女王集団が単独のクローン型によって完全に占有されているものも見つかった。また、クローナルドライブが進んだコロニーでは、マイクロサテライト遺伝子座Rs15が特定の対立遺伝子に収束していることから、ドライブはランダムな浮動によるものではなく、この遺伝子座の近傍に存在する利己的因子の働きによるものであることが強く示唆された。野外で群飛が起きたタイミングで粘着トラップを仕掛け、羽アリの遺伝子解析を行ったところ、メスの羽アリの34.5%は単為生殖由来であることが分かった。しかし、群飛から9日後に朽木の中に巣を創設していた個体を採集して遺伝子解析を行ったところ、単為生殖由来のメスは7.8%しか含まれておらず、有性生殖由来のメスに比べてほとんど創設に成功していないことが分かった(相対的適応度は0.16)。また、単為生殖由来のメスの羽アリは、有性生殖由来のものに比べて体サイズが小さく、室内実験でも生存率が低いことが明らかになった。野外で採集された成熟した創設女王には、単為生殖由来のものは全く含まれていないことから、単為生殖由来の羽アリは機能不全であることが分かった。つまり、女王の座を巡って激しいクローン間競争が存在し、単為生殖卵の過剰生産が生じており、二次女王の座を得られない大量の単為生殖由来メスは溢れ出て羽アリになっていることが分かった。驚くべきことに、これらの単為生殖由来のメスは羽アリとしては機能できておらず、コロニーとして無駄なコストになっていた。ほとんどの遺伝子座がホモ型になってしまう末端融合型の単為生殖で産まれた子は、安定な巣の中で繁殖のみを行う二次女王には適しているものの、巣を飛び立って新たなコロニーを創設しなければならぬ羽アリとしては劣ってしまうのである。AQSは単為生殖によって実質的に創設女王を巨大化し、遺伝的に不死身化していると言える。この繁殖様式は産卵能力を一気に増すことと、近親交配の回避を両立できる実に巧妙なやり方である。しかし、その最強のように見える繁殖様式もクローン対立という個体レベルの対立を内包しており、それがコロニーレベルの大きなコストをもたらしていた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 17件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Takata Mamoru, Nagai Shuya, Inagaki Tatsuya, Ohkubo Yusaku, Tasaki Eisuke, Matsuura Kenji	4. 巻 26
2. 論文標題 Heritable effects on caste determination and colony-level sex allocation in termites under field conditions	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 iScience	6. 最初と最後の頁 106207 ~ 106207
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.isci.2023.106207	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 Konishi Takao, Tasaki Eisuke, Takata Mamoru, Matsuura Kenji	4. 巻 290
2. 論文標題 King- and queen-specific degradation of uric acid contributes to reproduction in termites	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20221942
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2022.1942	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 Tamaki Chihiro, Takata Mamoru, Matsuura Kenji	4. 巻 17
2. 論文標題 The lose-to-win strategy of the weak: intraspecific parasitism via egg abduction in a termite	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biology Letters	6. 最初と最後の頁 20210540
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsbl.2021.0540	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 Tasaki Eisuke, Takata Mamoru, Matsuura Kenji	4. 巻 376
2. 論文標題 Why and how do termite kings and queens live so long?	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20190740
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2019.0740	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 Konishi T., Matsuura K.	4. 巻 68
2. 論文標題 Royal presence promotes worker and soldier aggression against non-nestmates in termites	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Insectes Sociaux	6. 最初と最後の頁 15 ~ 21
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00040-020-00799-w	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 Nozaki Tomonari, Matsuura Kenji	4. 巻 131
2. 論文標題 Oocyte resorption in termite queens: Seasonal dynamics and controlling factors	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Insect Physiology	6. 最初と最後の頁 104242 ~ 104242
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jinsphys.2021.104242	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 Mitaka Yuki, Matsuura Kenji	4. 巻 46
2. 論文標題 Age-Dependent Increase in Soldier Pheromone of the Termite Reticulitermes speratus	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Chemical Ecology	6. 最初と最後の頁 483 ~ 489
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10886-020-01182-6	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 Tasaki Eisuke, Takata Mamoru, Matsuura Kenji	4. 巻 376
2. 論文標題 Why and how do termite kings and queens live so long?	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20190740
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2019.0740	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 Takata M., Inagaki T., Ishibashi T., Tasaki E., Matsuura K.	4. 巻 67
2. 論文標題 A non-invasive method for sexing first and second instar larvae of termites using external morphology	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Insectes Sociaux	6. 最初と最後の頁 487 ~ 493
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00040-020-00785-2	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 Inagaki Tatsuya, Yanagihara Saki, Fuchikawa Taro, Matsuura Kenji	4. 巻 74
2. 論文標題 Gut microbial pulse provides nutrition for parental provisioning in incipient termite colonies	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Behavioral Ecology and Sociobiology	6. 最初と最後の頁 64
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00265-020-02843-y	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 Matsuura Kenji	4. 巻 62
2. 論文標題 Epigenetic inheritance and a paradigm shift in evolutionary ecology	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 15 ~ 16
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1438-390X.12034	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 Matsuura Kenji	4. 巻 62
2. 論文標題 Genomic imprinting and evolution of insect societies	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 38 ~ 52
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1438-390X.12026	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 Wu Yao, Fujita Tadahide, Namba Yusuke, Kobayashi Kazuya, Takata Mamoru, Vargo Edward L., Matsuura Kenji	4. 巻 291
2. 論文標題 Inter-clonal competition over queen succession imposes a cost of parthenogenesis on termite colonies	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20232711
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2023.2711	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 Wu Yao, Chen Jiaming, Takata Mamoru, Matsuura Kenji	4. 巻 18
2. 論文標題 Maternal determination of soldier proportion and paternal determination of soldier sex ratio in hybrid <i>Reticulitermes</i> (Isoptera: Rhinotermitidae) termite colonies	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0293096
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0293096	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 Ishibashi Tomoki, Waliullah A.S.M., Aramaki Shuhei, Kamiya Masaki, Kahyo Tomoaki, Nakamura Katsumasa, Tasaki Eisuke, Takata Mamoru, Setou Mitsutoshi, Matsuura Kenji	4. 巻 65
2. 論文標題 Plastic brain structure changes associated with the division of labor and aging in termites	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Development, Growth & Differentiation	6. 最初と最後の頁 374 ~ 383
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/dgd.12873	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 Takata Mamoru, Yabe Kiyotaka, Noro Takuya, Mizote Shun, Konishi Takao, Tasaki Eisuke, Matsuura Kenji	4. 巻 110
2. 論文標題 A method for estimating colony size using queen fecundity in termites under field conditions	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 The Science of Nature	6. 最初と最後の頁 35
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00114-023-01865-6	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 Takata Mamoru, Konishi Takao, Nagai Shuya, Wu Yao, Nozaki Tomonari, Tasaki Eisuke, Matsuura Kenji	4. 巻 13
2. 論文標題 Discovery of an underground chamber to protect kings and queens during winter in temperate termites	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 8809
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-023-36035-1	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31件 (うち招待講演 8件 / うち国際学会 11件)

1. 発表者名 Matsuura K.
2. 発表標題 Exploring the Frontiers of Termite Biology and Beyond
3. 学会等名 The 43rd Annual Meeting of Taiwan Entomological Society (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Matsuura K., Takata M., Tasaki E., Takahashi M., Ishibashi T., Inagaki T., Ito H., Kobayashi K., Osaki H., Yoshimura J., Vargo E.L.
2. 発表標題 Genomic imprinting and social evolution in termites.
3. 学会等名 IUSI2022: 19th Congress of the International Union for the Study of Social Insects (San Diego, California, USA), July 3-7, 2022. (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Takata M., Nagai S., Inagaki T., Ohkubo Y., Ishibashi T., Tasaki E., Matsuura K.
2. 発表標題 Endogenous factors regulating offspring caste fate and colony-level sex allocation in termites.
3. 学会等名 IUSI2022: 19th Congress of the International Union for the Study of Social Insects (San Diego, California, USA), July 3-7, 2022.
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Wu Y., Fujita T., Namba Y., Kobayashi K., Takata M., Vargo E.L., Matsuura K.
2. 発表標題 Inter-clonal competition over queen succession imposes a cost of parthenogenesis on termite colonies.
3. 学会等名 IUSS12022: 19th Congress of the International Union for the Study of Social Insects (San Diego, California, USA), July 3-7, 2022.
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松浦健二
2. 発表標題 シロアリのカースト分化に関わるゲノムインプリンティング
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会(オンライン)(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Jiaming Chen・Eisuke Tasaki・Kenji Matsuura
2. 発表標題 Unveiling the Role of DNA Methylation in the Termite Reticulitermes speratus
3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 玉置千紘・高田守・松浦健二
2. 発表標題 亡国のシロアリ卵、敵国女王の座を奪う
3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 玉置千紘・高田守・松浦健二
2. 発表標題 シロアリ創設コロニーの托卵戦略：創設コロニーは他巣から襲撃されることでその巣の女王の座を獲得する
3. 学会等名 第65回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松浦健二
2. 発表標題 ヤマトシロアリの単為生殖の発見から20年、拓かれた社会生物学の領域
3. 学会等名 第65回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kenji Matsuura
2. 発表標題 Genomic imprinting and social evolution in termites
3. 学会等名 Biology & Genomics of Social Insects (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三高雄希, 田崎英祐, 野崎友成, 淵側太郎, 小林和也, 松浦健二
2. 発表標題 ヤマトシロアリにおけるエピジェネティック修飾関連遺伝子の王・女王特異的発現
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kenji Matsuura
2. 発表標題 Genomic imprinting and the origin of termite eusociality
3. 学会等名 第35回国際生物学賞記念シンポジウム(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kenji Matsuura
2. 発表標題 Genomic imprinting and the origin of eusociality
3. 学会等名 Department Seminar, Department of Entomology, Texas A&M University(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kenji Matsuura
2. 発表標題 Genomic imprinting and the origin of eusociality in termite
3. 学会等名 アメリカ昆虫学会大会 Entomology 2019(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松浦健二, 伊東啓, 小林和也, 大崎遥, 吉村仁
2. 発表標題 Genomic imprinting drives eusociality
3. 学会等名 第35回個体群生態学会(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 田崎英祐, 松浦健二, 井内良仁.
2. 発表標題 長寿かつ多産を実現する抗酸化システム：シロアリの女王特異的に発現するカタラーゼの機能解析
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 松浦 健二
2. 発表標題 真社会性の作り方：ゲノムインプリンティング説の提唱
3. 学会等名 第34回個体群生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小西堯生・松浦健二
2. 発表標題 シロアリの非巣仲間に対する攻撃行動は社会環境要因によって変わる
3. 学会等名 第37回日本動物行動学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 MATSUURA Kenji
2. 発表標題 Evolution of termite reproductive systems and genomic imprinting.
3. 学会等名 Special Lecture: Huazhong Agricultural University (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Waiker P, Rueppell O, Vargo EL, Matsuura K
2. 発表標題 Estimation of genomic recombination rates of termites.
3. 学会等名 International Union for the Study of Social Insects (IUSSI2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tasaki E, Komagata Y, Yoshihito Iuchi Y, Matsuura K
2. 発表標題 Subterranean adaptation in termites: a low O ₂ and high CO ₂ condition enhances reproduction of queens.
3. 学会等名 International Union for the Study of Social Insects (IUSSI2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nozaki T, Yashiro T, Matsuura K
2. 発表標題 Queen-destined parthenogenetic daughters as a preadaptation for asexual queen succession in termites.
3. 学会等名 International Union for the Study of Social Insects (IUSSI2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Mitaka Y, Yanagihara S, Mori N, Matsuura K.
2. 発表標題 Multifunctionality of soldier pheromone in a termite
3. 学会等名 International Union for the Study of Social Insects (IUSSI2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Inagaki T, Matsuura K.
2. 発表標題 Extended symbiosis: gut microbes protect termite nests from opportunistic microorganisms.
3. 学会等名 International Union for the Study of Social Insects (IUSSI2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Matsuura K, Mizumoto N, Kobayashi K, Yashiro T, Vargo EL
2. 発表標題 Genomic imprinting drives the evolution of termite eusociality.
3. 学会等名 International Union for the Study of Social Insects (IUSSI2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 高田守・永井秀弥・稲垣辰哉・大久保祐作・田崎英祐・松浦健二
2. 発表標題 産卵以前に決定されるシロアリのカースト分化運命
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大会合同大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 高田守・小西堯生・永井秀弥・Yao Wu・野崎友成・田崎英祐・松浦健二
2. 発表標題 王・女王の繁殖を全力支援するシロアリの社会システム
3. 学会等名 第71回日本生態学会大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 高田守・小西堯生・永井秀弥・Yao Wu・野寄友成・田崎英祐・松浦健二
2. 発表標題 消えたシロアリの王と女王を探せ！王と女王を守る地下王室の所在と機能
3. 学会等名 日本動物行動学会第42回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 高橋迪彦・小西堯生・矢部清隆・高田守・松浦健二
2. 発表標題 有性生殖と無性生殖を使いわけるヤマトシロアリは繁殖システムを変化させて寒冷地に適応する
3. 学会等名 第39回個体群生態学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 第25回日本進化学会大会
2. 発表標題 シロアリにおけるエピジェネティック遺伝を介した王の年齢依存的な子のカースト運命への影響
3. 学会等名 第25回日本進化学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 高橋迪彦・小西堯生・矢部清隆・高田守・松浦健二
2. 発表標題 有性・無性生殖を使いわけるヤマトシロアリにおける繁殖システムの寒冷地適応
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

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

京都大学昆虫生態学研究室ホームページ
<https://sites.google.com/view/insecteco/top>

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
研究協力者	高田 守 (Takata Mamoru) (50806958)	京都大学・大学院農学研究科・助教 (14301)	

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	Texas A&M University	University of Kentucky	