

令和 6 年 6 月 5 日現在

機関番号：13201

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K19293

研究課題名（和文）シロアリの性決定因子を用いた長命化にかかわる遺伝子ネットワークの解明

研究課題名（英文）Research on the genetic networks associated with longevity utilizing the sex determination factors in termites

研究代表者

前川 清人（Maekawa, Kiyoto）

富山大学・学術研究部理学系・准教授

研究者番号：20345557

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 5,000,000円

研究成果の概要（和文）：シロアリの生殖虫は長命で、特に王は基本的に入れ替わらず、繁殖活動に従事し続ける。シロアリでは、性決定遺伝子Doublesex（Dsx）が雄しか発現しないことから、Dsxの下流に王の繁殖力と長寿を支える遺伝子群が存在する可能性がある。解析の結果、ヤマトシロアリでは、Dsxの下流に精子形成や寿命に関係する複数の遺伝子が見つかった。但しDsxの下流は種間で異なり、シロアリで共通する遺伝子群は同定されなかった。更に、Dsxの遺伝子構造や発現パターン、ゲノム上の位置にも種間で大きな違いがあった。これらのDsxに関する多様化は、シロアリの進化に大きく貢献した可能性がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

研究例の多いアリやハチの雄成虫は短命で、シロアリの王の長命性をもたらす分子的な要因が解析された例は殆どない。解析の結果、日本最普通種のヤマトシロアリでは、性的形質の発達を調節する転写因子Doublesex（Dsx）が、精子形成だけでなく、寿命の調節に働く複数の遺伝子の発現に影響することが示唆された。これらは、王の長命性と高い繁殖力をもたらす遺伝子ネットワークの一部を構成する可能性がある。更に、Dsxの構造や発現パターン、標的遺伝子は種間で多様化することも明らかになった。Dsxに関する変化が、シロアリの生態や形態、発生に大きな影響を与えた可能性を示す重要な成果である。

研究成果の概要（英文）：In termites, reproductive individuals are long-lived, especially the kings typically do not get replaced and continue to engage in reproductive activities. Since the sex determination gene Doublesex (Dsx) is expressed only in termite males, it is possible that downstream of Dsx, there is a gene network that supports the high fertility and longevity of kings. The results showed that, in *Reticulitermes speratus*, multiple genes involved in sperm formation and lifespan were found downstream of Dsx. However, the Dsx targets varied among species, and a common gene network of termites was not identified. Furthermore, there were quite differences in the Dsx gene structure, expression patterns, and genomic positions among species. These diversifications related to Dsx may have greatly contributed to the evolution of termites.

研究分野：昆虫生態学，進化発生学

キーワード：社会性昆虫 シロアリ 性決定遺伝子 Doublesex 生殖カースト 寿命

## 1. 研究開始当初の背景

真社会性動物の代表例であるシロアリは、系統的に遠縁のハチやアリとは異なり、雌雄一対の生殖虫が繁殖を繰り返してコロニーを発達させる。生殖虫の寿命は大変長く、不妊個体（ワーカーや兵隊）が数ヶ月であるのに対し、数年から数十年生きることができる（Keller 1998）。日本最普通種のヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* など、コロニー発達の過程で雌生殖虫が二次的に生産された補充生殖虫（ネオテニック）に入れ替わる種も存在するが（Matsuura 2020）、雄成虫は何らかのアクシデントが無い限り入れ替わらず、同一個体が繁殖活動に従事し続ける。雄成虫が極めて長命で、繁殖能力を高いまま維持することができるのは、他の昆虫にはない未知の遺伝子ネットワークが存在するからではないだろうか？一般に、生殖腺を含む性的形質の発達に影響する性決定経路の存在は良く知られている（Kopp 2012）。最下流の転写因子 **Doublesex**（**Dsx**）は高度に保存され、ショウジョウバエのターゲットには寿命にかかわる遺伝子群も含まれることが明らかになっている（Clough et al. 2014）。申請者らの研究グループは、ヤマトシロアリのゲノム配列を解読し（Shigenobu et al. 2022）、保存性の高い DNA 結合ドメインをもつ **Dsx** 候補を発見した（Miyazaki et al. 2021）。本種の **Dsx** は、他の昆虫にはないユニークな特徴を有していた。まず第一に、他の昆虫では性特異的な **Dsx** アイソフォームが形成されるが、本種の **Dsx** は単一エクソン遺伝子であった。第二に、胚発生および後胚発生のいずれにおいても雄個体でのみ発現した。更に、系統的に異なる他種（オオシロアリ、タカサゴシロアリ）でホモログを探索し、雌雄間での発現を解析すると、いずれも雄個体でのみ発現することが確認された。この発見を手掛かりに、シロアリが他の昆虫にはない独特な性決定経路をもち、その下流で長命化遺伝子ネットワーク（**Gene network for longevity; GNL**）が働くことで、雄成虫の長寿命化と高い繁殖能力がもたらされていると考え、実体の解明を目指す本研究課題を着想した。シロアリの **GNL** の実体を解明し、動物界で最も早く（およそ 1 億 5000 万年前）に繁殖上の分業を確立させた分子遺伝学的な背景に迫るものである。

## 2. 研究の目的

同種の個体であれば、何らかのアクシデントが無い限り、寿命が数倍以上も異なることはない。しかし、社会性動物の生殖個体は、不妊個体よりも数十～数百倍も長命で、根底にある分子機構は医学的な見地からも大変興味深い。シロアリでは、抗酸化ストレスが雌成虫（女王）で高いことや（Tasaki et al. 2017）、老齢ワーカーの方が若齢ワーカーよりもトランスポゾン抵抗性遺伝子の発現レベルが高いこと（Elsner et al. 2018）が示されてきたが、生殖虫の例外的に長い寿命の要因となる **GNL** が明らかにされた例はない。本研究は、どの種のシロアリも雄成虫（王）が例外なく長命であることに注目し、寿命に直接的に影響する **GNL** の実体を明らかにすることを目指す。性決定遺伝子 **Dsx** が雄個体でのみ発現するとの発見を手掛かりに、**Dsx** の下流にシロアリ特有の **GNL** が存在するとの斬新な仮説を検証する。

## 3. 研究の方法

シロアリの **Dsx** が雄個体でのみ発現するとの発見を突破口として、下流で働く長命化遺伝子ネットワーク（**GNL**）の実体を解明することを目指す。主材料には、ゲノム解読済みのヤマトシロアリを用いる。まず、雄成虫の **Dsx** 発現を、**RNAi** により不妊カーストのレベルまで低下させ、寿命が大幅に（数週間程度まで）低下するかを調べる。不妊カーストやネオテニックでも **RNAi** を行い、発生ステージや生殖腺の発達状態の差による寿命への影響の違いを精査する。**Dsx** の **RNAi** で影響を受ける遺伝子を **RNA-seq** でピックアップし、発生ステージ間で比較する。続いて、**Dsx** の下流で働くことが予想される **GNL** を明らかにするため、**Dsx** と相互作用する部位を検出し、近傍の遺伝子配列を取得することで、**Dsx** のターゲットとなる遺伝子の候補をリストアップする。さらに、**GNL** の候補遺伝子のうち、多分岐の結節点となりうる遺伝子を探索する。各遺伝子について、異なる発生ステージや部位別の発現解析と **RNAi** による寿命への影響を調べ、作用機序を明らかにする。最後に、シロアリの **GNL** の共通性や進化的な背景を明らかにするために、系統的に異なるシロアリの別種や姉妹群のキゴキブリを用い、**GNL** の候補遺伝子のホモログの有無、発現動態や機能を調べる。ゲノム配列上のシンテニーも比較し、シロアリで特殊な遺伝子ネットワークが進化し得た要因を解明する。

## 4. 研究成果

本研究の遂行により、次の重要な成果を得た。

### (1) シロアリの **Dsx** と相互作用する下流遺伝子

モチーフ検索ツール **HOMER v4.11** (Heinz et al. 2010) を用いて、キロショウジョウバエで報告されている **Dsx** の結合モチーフ配列 (全 24 種類) を、ゲノムが明らかになっているヤマトシロアリと他 3 種 (ヤマトシロアリと同属別種の *R. lucifugus*, 同科のイエシロアリ *Coptotermes formosanus*, 別科のナタールオオキノコシロアリ *Macrotermes natalensis*) のゲノムデータから網羅的に探索した。転写開始点の上流 3.0 kb における **Dsx** の結合領域を調べたところ、ヤマトシロアリでは 101 遺伝子、*R. lucifugus* では 112 遺伝子、イエシロアリでは 39 遺伝子、ナタールオオキノコシロアリでは 76 遺伝子が候補として選定された。系統的に最も近縁 (同属別種) であるヤマトシロアリと *R. lucifugus* では、37 遺伝子が共通していたが、他の種間では共通する遺伝子はほとんどなく、4 種すべてで共通して選定された遺伝子はなかった。この結果は、シロアリの **Dsx** の下流が、当初の予測よりも多様化している可能性が高いことを示している。ヤマトシロアリと *R. lucifugus* で共通して見つかった 37 遺伝子のうち、少なくとも 8 遺伝子は、カイコガや線虫を含む他の動物において、精子形成に関係することがわかった。また、少なくとも 4 遺伝子は、線虫を含む他の動物で寿命の調節に働く遺伝子であることがわかった。ヤマトシロアリと *R. lucifugus* は、両種とも雌生殖虫は単為生殖能をもち、雄生殖虫の寿命は長いと考えられる。従って、これらの遺伝子が、両種において、**Dsx** の下流で働く長命化遺伝子ネットワークを構成する可能性はある。

## (2) ヤマトシロアリの **Dsx** の標的遺伝子

ヤマトシロアリで **Dsx** の標的候補として見つかった 101 遺伝子を、先行研究で示されている雌雄の生殖虫の胸腹部の **RNA-seq** データ (Shigenobu et al. 2022) と付き合わせ、雌雄で有意な発現差のある遺伝子 (**FDR** < 0.05) を絞り込んだ。その結果、雄生殖虫 (6 遺伝子) と雌生殖虫 (3 遺伝子) でそれぞれ高発現する遺伝子が見つかった。雄生殖虫で高発現する 6 遺伝子のうち、*piwi-like protein Siwi* (*piwi*) と *B-box type zinc finger protein* (*B-box*) は、ゲノム配列が明らかになっている同属別種の *R. lucifugus* でも、**Dsx** の標的候補として同定されていた。*piwi* はカイコガの精子形成に重要な役割をもち (Kawaoka et al. 2009)、*B-box* は線虫の寿命を調節する働きがある (Tiku et al. 2016)。また、雌生殖虫で高発現する遺伝子 (*Vitellogenin* や *Beta-glucosidase*) が **Dsx** の候補遺伝子に含まれていることは、本種の **Dsx** が転写の促進だけでなく抑制の働きも担うことを示唆している。

続いて、*piwi* と *B-box* が、シロアリの **Dsx** の雄形質の発達に影響する重要な標的遺伝子であると考え、**Dsx** の **RNAi** による遺伝子発現量への影響を調べた。**Dsx** とコントロール遺伝子 (*GFP*) の **dsRNA** または **siRNA** を合成し、雄個体へのインジェクションを行い、3-6 日後の発現量を解析した。その結果、**Dsx** の発現量は、コントロールと比較して有意に上昇することが明らかになった。詳細な理由は不明であるが、この結果はチャバネゴキブリで行われた先行研究 (Wexler et al. 2019) と矛盾せず、より早いタイミングで発現量が抑制されたリバウンドの効果である可能性がある。また、ゴキブリやシロアリで観察される系統特異的な問題である可能性もあるため、今後の更なる解析が必要である。但し、**Dsx** の **RNAi** により、*piwi* と *B-box* の発現量が特徴的に変化することは確かめられたため、少なくとも本種では、これらの遺伝子が **Dsx** の下流で働く標的候補であることが考察される。

## (3) シロアリにおける **Dsx** の構造と発現の変化

ヤマトシロアリで見出された **Dsx** は、これまで知られていた一般的な昆虫の **Dsx** の特徴とはいくつかの点で異なっていた。すなわち、**Dsx** の 2 つの保存領域 (**doublesex/mab-3 DNA-binding domain** (**DM**) と **oligomerization domain** (**OD**)) のうち、後者を欠く単一エクソン遺伝子であり、後胚発生過程では雄個体でのみ発現が確認された。これらの特徴が、シロアリで一般的であるのかを明らかにするために、ヤマトシロアリが属するミゾガシラシロアリ科とは異なる 3 つの科のシロアリを対象に、**Dsx** の同定を試みた。オオシロアリ科のネバダオオシロアリ *Zootermopsis nevadensis* は、既知のゲノム配列から相同遺伝子が見つからないため (Miyazaki et al. 2021)、先行研究で実施された雄生殖虫の **RNA-seq** データ (Terrapon et al. 2014) から *de novo* アセンブリを構築して探索した。レイビシロアリ科のサツマシロアリ *Gryptotermes satsumensis* は新たに **RNA-seq** を実施し、*de novo* アセンブリを構築して探索した。シロアリ科のタイワンシロアリ *Odontotermes formosanus* は、ゲノム **DNA** と **mRNA** を抽出し、保存領域に設計したプライマーによる **PCR** で配列取得を試みた。その結果、**OD** ドメインが見られないことは 3 種で共通して見られたが、エクソン数や性間の発現パターン、ゲノム上の位置が種間で異なっていることが強く示唆された。特に、ミゾガシラシロアリ科よりも祖先的な系統であるオオシロアリ科やレイビシロアリ科で、エクソン数が 2 つ以上あることやゲノム配列上のシンテニーが保存されていないことなどが明らかになった。これらの違いが、シロアリ系統内での一連の進化的な変遷を示しているのかを明らかにするためには、更に解析対象種を増やして検討する必要がある。

## 5. 結論

ヤマトシロアリでは, **Dsx** が標的とする遺伝子の候補に, 精子形成だけでなく寿命に関係する複数の遺伝子が存在することが確かめられた。本種の雄生殖虫では, これらの遺伝子が **Dsx** の下流で **GNL** を構成し, 高い繁殖力と長寿を実現している可能性がある。ただし, 当初はシロアリの **Dsx** の働きには共通性があると考えていたが, **Dsx** が標的とする下流の遺伝子は系統間で多様性が高く, シロアリで共通する **GNL** を同定することはできなかった。更に, シロアリの **Dsx** の遺伝子構造 (エクソン数) や発現パターン, ゲノム上の位置には, 種間で大きな違いがあることがわかった。これらの **Dsx** に関する多様性が如何なる意味を持つのかは, シロアリの生物学における今後の重要な課題になると考えられる。

<引用文献>

**Clough et al. (2014) Sex-and tissue-specific functions of *Drosophila* doublesex transcription factor target genes. *Dev Cell*, 31: 761-773.**

**Elsner et al. (2018) Longevity and transposon defense, the case of termite reproductives. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 5504-5509.**

**Heinz et al. (2010) Simple combinations of lineage-determining transcription factors prime cis-regulatory elements required for macrophage and B cell identities. *Mol Cell*, 38: 576-589.**

**Kawaoka et al. (2009) The *Bombyx* ovary-derived cell line endogenously expresses PIWI/PIWI-interacting RNA complexes. *RNA*, 15: 1258-1264.**

**Keller (1998) Queen lifespan and colony characteristics in ants and termites. *Insect Soc*, 45: 235-246.**

**Kopp (2012) *Dmrt* genes in the development and evolution of sexual dimorphism. *Trends Genet*, 28: 175-184.**

**Matsuura (2020) Genomic imprinting and evolution of insect societies. *Popul Ecol*, 62: 38-52.**

**Miyazaki et al. (2021) Evolutionary transition of *doublesex* regulation from sex-specific splicing to male-specific transcription in termites. *Sci Rep*, 11: 15992.**

**Shigenobu et al. (2022) Genomic and transcriptomic analyses of the subterranean termite *Reticulitermes speratus*: Gene duplication facilitates social evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 119: e2110361119.**

**Tasaki et al. (2017) An efficient antioxidant system in a long-lived termite queen. *PLoS One*, 12: e0167412.**

**Terrapon et al. (2014) Molecular traces of alternative social organization in a termite genome. *Nat Commun*, 5: 3636.**

**Tiku et al. (2016) Small nucleoli are a cellular hallmark of longevity. *Nat Commun*, 8: 16083.**

**Wexler et al. (2019) Hemimetabolous insects elucidate the origin of sexual development via alternative splicing. *Elife*, 8: e47490.**

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 6件）

|  |                     |
|--|---------------------|
| 1. 著者名<br>Saiki Ryota, Hayashi Yoshinobu, Toga Kouhei, Yaguchi Hajime, Masuoka Yudai, Suzuki Ryutaro, Fujiwara Kokuto, Shigenobu Shuji, Maekawa Kiyoto | 4. 巻<br>12          |
| 2. 論文標題<br>Comparison of gene expression profiles among caste differentiations in the termite <i>Reticulitermes speratus</i>                           | 5. 発行年<br>2022年     |
| 3. 雑誌名<br>Scientific Reports   | 6. 最初と最後の頁<br>11947 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1038/s41598-022-15984-z  | 査読の有無<br>有          |
| オープンアクセス<br>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<br>-           |

|   |                       |
|---|-----------------------|
| 1. 著者名<br>Suzuki Ryohei H., Hanada Takumi, Hayashi Yoshinobu, Shigenobu Shuji, Maekawa Kiyoto, Hojo Masaru K. | 4. 巻<br>32            |
| 2. 論文標題<br>Gene expression profiles of chemosensory genes of termite soldier and worker antennae              | 5. 発行年<br>2023年       |
| 3. 雑誌名<br>Insect Molecular Biology  | 6. 最初と最後の頁<br>424-435 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1111/imb.12841  | 査読の有無<br>有            |
| オープンアクセス<br>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<br>-             |

|   |                           |
|---|---------------------------|
| 1. 著者名<br>Shigenobu S, Hayashi Y, Watanabe D, Tokuda G, Hojo MY, Toga K, Saiki R, Yaguchi H, Masuoka Y, Suzuki R, Suzuki S, Kimura M, Matsunami M, Sugime Y, Oguchi K, Niimi T, Gotoh H, Hojo MK, Miyazaki S, Toyoda A, Miura T, Maekawa K. | 4. 巻<br>119               |
| 2. 論文標題<br>Genomic and transcriptomic analyses of the subterranean termite <i>Reticulitermes speratus</i> : Gene duplication facilitates social evolution   | 5. 発行年<br>2022年           |
| 3. 雑誌名<br>Proceedings of the National Academy of Sciences   | 6. 最初と最後の頁<br>e2110361119 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1073/pnas.2110361119  | 査読の有無<br>有                |
| オープンアクセス<br>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<br>-                 |

|  |                       |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名<br>Suzuki Ryutaro, Masuoka Yudai, Suzuki Ryohei H., Maekawa Kiyoto  | 4. 巻<br>3             |
| 2. 論文標題<br>Efficient RNA interference method during caste differentiation with hormone treatment in the termite <i>Reticulitermes speratus</i> (Isoptera: Rhinotermitidae) | 5. 発行年<br>2023年       |
| 3. 雑誌名<br>Frontiers in Insect Science  | 6. 最初と最後の頁<br>1188343 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.3389/finsc.2023.1188343  | 査読の有無<br>有            |
| オープンアクセス<br>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<br>-             |

|  |                    |
|--|--------------------|
| 1. 著者名<br>Fujiwara Kokuto, Karasawa Akimi, Hanada Takumi, Tobo Mutsuaki, Kaneko Tousuke, Usui Mizuna, Maekawa Kiyoto   | 4. 巻<br>13         |
| 2. 論文標題<br>Caste-specific expressions and diverse roles of takeout genes in the termite <i>Reticulitermes speratus</i> | 5. 発行年<br>2023年    |
| 3. 雑誌名<br>Scientific Reports   | 6. 最初と最後の頁<br>8422 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1038/s41598-023-35524-7   | 査読の有無<br>有         |
| オープンアクセス<br>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<br>-          |

|  |                        |
|--|------------------------|
| 1. 著者名<br>Fujiwara Kokuto, Miyazaki Satoshi, Maekawa Kiyoto  | 4. 巻<br>19             |
| 2. 論文標題<br>Candidate target genes of the male-specific expressed Doublesex in the termite <i>Reticulitermes speratus</i> | 5. 発行年<br>2024年        |
| 3. 雑誌名<br>PLOS ONE   | 6. 最初と最後の頁<br>e0299900 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1371/journal.pone.0299900   | 査読の有無<br>有             |
| オープンアクセス<br>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<br>-              |

|  |                 |
|--|-----------------|
| 1. 著者名<br>Fujiwara Kokuto, Miyazaki Satoshi, Maekawa Kiyoto                                  | 4. 巻<br>-       |
| 2. 論文標題<br>Evolution of the sex-determination gene<i>Doublesex</i>within the termite lineage | 5. 発行年<br>2024年 |
| 3. 雑誌名<br>bioRxiv  | 6. 最初と最後の頁<br>- |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1101/2024.05.07.592865  | 査読の有無<br>無      |
| オープンアクセス<br>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<br>-       |

〔学会発表〕 計9件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 3件)

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>Maekawa K, Shigenobu S, Hayashi Y, Miura T                                      |
| 2. 発表標題<br>Possible importance of gene duplication for termite social evolution            |
| 3. 学会等名<br>The 19th Congress of International Union for the Study of Social Insects (国際学会) |
| 4. 発表年<br>2022年  |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>Fujiwara K, Miyazaki S, Maekawa K   |
| 2. 発表標題<br>Identification of doublesex ortholog and its target genes in termites.          |
| 3. 学会等名<br>The 19th Congress of International Union for the Study of Social Insects (国際学会) |
| 4. 発表年<br>2022年  |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>Hanada T, Suzuki RH, Hojo MK, Hayashi Y, Maekawa K   |
| 2. 発表標題<br>Molecular identification and expression analysis of chemosensory genes in the termite antennae |
| 3. 学会等名<br>The 19th Congress of International Union for the Study of Social Insects (国際学会)                |
| 4. 発表年<br>2022年   |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>藤原克斗, 宮崎智史, 前川清人                      |
| 2. 発表標題<br>シロアリの雄特異的に発現する性決定遺伝子doublesexの下流制御の解析 |
| 3. 学会等名<br>第24回日本進化学会                            |
| 4. 発表年<br>2022年                                  |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>花田拓巳, 鈴木諒平, 北條賢, 林良信, 前川清人               |
| 2. 発表標題<br>ヤマトシロアリの職蟻と兵隊の触角における化学受容にかかわる遺伝子の発現・機能解析 |
| 3. 学会等名<br>第93回日本動物学会                               |
| 4. 発表年<br>2022年                                     |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>宮崎智史, 藤原克斗, 前川清人                     |
| 2. 発表標題<br>シロアリで獲得された性決定遺伝子doublesexの雄特異的な転写制御. |
| 3. 学会等名<br>第23回日本進化学会                           |
| 4. 発表年<br>2021年                                 |

|                                       |
|---------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>藤原克斗, 宮崎智史, 前川清人           |
| 2. 発表標題<br>ヤマトシロアリにおける性決定経路の下流遺伝子の探索. |
| 3. 学会等名<br>第92回日本動物学会                 |
| 4. 発表年<br>2021年                       |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>藤原克斗, 前川清人                                   |
| 2. 発表標題<br>シロアリ系統内における性決定遺伝子doublesexの遺伝子構造及び転写パターンの多様化 |
| 3. 学会等名<br>第46回日本分子生物学会                                 |
| 4. 発表年<br>2023年   |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>藤原克斗, 林良信, 前川清人                     |
| 2. 発表標題<br>ネバダオオシロアリの雌雄差を生み出す分子機構に関するゲノムワイドな解析 |
| 3. 学会等名<br>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<br>2024年                                |



〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

シロアリの幼若ホルモン結合遺伝子takeout：遺伝子重複と新たな機能の獲得  
<http://www3.u-toyama.ac.jp/maekawa/maekawa-lab/research23.html>  
シロアリの兵隊とワーカーの触角で発現する化学受容遺伝子  
<http://www3.u-toyama.ac.jp/maekawa/maekawa-lab/research22.html>  
シロアリの性決定遺伝子は特殊な進化を遂げている  
<http://www3.u-toyama.ac.jp/maekawa/maekawa-lab/research19.html>  
シロアリの性決定遺伝子は特殊な進化を遂げている - 高度な社会性の進化と関係？ -  
<https://www.u-toyama.ac.jp/news-education/32689/>

6. 研究組織

|       | 氏名<br>(ローマ字氏名)<br>(研究者番号)                         | 所属研究機関・部局・職<br>(機関番号)              | 備考 |
|-------|---|------------------------------------|----|
| 研究分担者 | 宮崎 智史<br><br>(Miyazaki Satoshi)<br><br>(20547781) | 玉川大学・農学部・教授<br><br><br><br>(32639) |    |

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 |
|---------|---------|
|---------|---------|