

令和3年8月6日

報道機関 各位

玉川大学 富山大学 基礎生物学研究所

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？～

【ポイント】

- 昆虫の性決定において中心的な役割を果たす*doublesex*の遺伝子配列を、シロアリ6種で同定しました。
- シロアリの*doublesex*は、機能ドメインの1つを欠き、単一のエキソンで構成され、オスでのみ転写されるという、他の昆虫には見られないユニークな特徴を備えることを明らかにしました。
- doublesex*のユニークな特徴は、シロアリと共通の祖先をもつ姉妹群のキゴキブリには見られず、シロアリの社会性の進化と関連する可能性があります。

【研究の概要】

玉川大学大学院農学研究科の宮崎智史准教授と富山大学学術研究部理学系の前川清人准教授、基礎生物学研究所の重信秀治教授らの研究グループは、代表的な社会性昆虫であるシロアリの性決定遺伝子*doublesex* (*dsx*) の塩基配列を同定することに成功しました。研究グループは、シロアリ7種とシロアリの姉妹群であるキゴキブリ1種のゲノムやトランスクリプトーム（全発現遺伝子）データを対象に*dsx*遺伝子を探索し、DNA配列の特徴や染色体上の配置から、シロアリ1種を除く全てで*dsx*遺伝子を特定しました。シロアリの*dsx*は、機能ドメインの1つを欠き、単一のエキソン（タンパク質に翻訳される領域）で構成され、オスでのみ転写されており、姉妹群のキゴキブリやその他の昆虫種にはみられないユニークな特徴を有していました。本研究は、シロアリの*dsx*が特異な進化を遂げたことを明らかにし、この変化がシロアリにおける高度な社会性の獲得に関連するとの新たな仮説を提唱しました。

本研究の成果は令和3年8月6日午後6時に米国の国際科学雑誌「Scientific Reports」にオンライン掲載されました。

【発表論文】

“Evolutionary transition of *doublesex* regulation from sex-specific splicing to male-specific transcription in termites.”

Scientific Reports, <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95423-7>

宮崎智史^{1*}, 藤原克斗², 甲斐啓馬², 増岡雄大^{2,3}, 後藤寛貴⁴, 新美輝幸^{5,6}, 林良信⁷, 重信秀治^{6,8}, 前川清人^{9*}

¹玉川大学大学院農学研究科, ²富山大学大学院理工学研究部, ³農業・食品産業技術総合研究機構, ⁴静岡大学理学部, ⁵基礎生物学研究所進化発生研究部門, ⁶総合研究大学院大学, ⁷慶應義塾大学法学部, ⁸基礎生物学研究所進化ゲノミクス研究室, ⁹富山大学学術研究部理学系

【研究の背景】

昆虫の性は細胞ごとに独立に決定されます。完全変態昆虫（サナギのステージをもつ昆虫）では、性染色体構成などに応じて性決定遺伝子 *doublesex* (*dsx*) が異なるスプライシング（遺伝子の転写物をつなぎ変えるなどの加工のこと）を受けることで、標的遺伝子の転写調節という *dsx* の機能に性差が生じ、性分化がもたらされます（図 1）。このような *dsx* の性決定機能は昆虫全体で共通すると考えられ、実際に一部の不完全変態昆虫（サナギのステージをもたない昆虫）や、昆虫と共通の祖先を有する節足動物（ミジンコなど）においても確かめられてきました。一方で、不完全変態昆虫の一部では、*dsx* が雌雄で異なるスプライシングを受けないことや、ミジンコなどの節足動物では、オス（あるいはメス）でしか転写されないことなどが明らかにされ、*dsx* の制御様式が当初の予測よりも多様であることがわかってきました。

先行研究による遺伝子の探索では、不完全変態昆虫のうち、シロアリを含むいくつかのグループで *dsx* が特定できていませんでした。約 3,000 種のシロアリは、全ての種が繁殖カースト（階級）と不妊カースト間で繁殖上の分業が成立している真社会性をもちます。系統学的には、シロアリはゴキブリに含まれ（つまり社会性をもつゴキブリ）、親が子の世話をする亜社会性のキゴキブリとの共通祖先から進化したと考えられています。そこで本研究は、シロアリの社会性の進化と *dsx* の変化との関係性を明らかにすることを目指し、7 種のシロアリ（ネバダオオシロアリ、オオシロアリ、レイビシロアリの 1 種、ヤマトシロアリ、イエシロアリ、ナタールオオキノコシロアリ、タカサゴシロアリ）とキゴキブリのゲノムデータや全発現遺伝子データから *dsx* を探索しました。

【研究の内容】

- ① シロアリの性決定遺伝子 *dsx* の特定：これまでに報告された昆虫種の *dsx* は、主に DNA 結合に関わる Oligomerization Domain 1 (OD1) と多量体化（複数のタンパク質が結合すること）に関わる OD2 とよばれる 2 つの機能ドメインを有します。そこで、既に配列が明らかになっているチャバネゴキブリの *dsx* の OD1 と OD2 に類似する配列を探索し、取得した塩基配列を用いた分子系統解析を行いました。その結果、ネバダオオシロアリを除くシロアリ 6 種とキゴキブリで、*dsx* 様の配列が得られました。ゲノムデータが入手可能なシロアリ 3 種では、ゲノム上での遺伝子の並びが保存されていることが確認されたため、これらの遺伝子を *dsx* 相同遺伝子と同

定しました。なお、現時点では正確な理由はわかりませんが、レイビシロアリの1種からは2つの *dsx* が見つかったことや、ネバダオオシロアリからは *dsx* が見つからなかったことも興味深い発見です。

- ② シロアリ *dsx* に特徴的な遺伝子構造と制御様式：各種 *dsx* のスプライシングの有無やパターンを調べるために、遺伝子クローニング（目的の遺伝子と同一の配列をもつ DNA 断片を得る操作）を行いました。また、*dsx* の制御様式を明らかにするために、カースト間や雌雄間での遺伝子発現解析を遂行しました。キゴキブリの *dsx* は、OD1 と OD2 を有し、性特異的なスプライシング制御を受けていました。したがって、チャバネゴキブリなどの既知の昆虫種と同様の特徴をもつことがわかりました（図2）。一方で、シロアリ6種の *dsx* には OD1 しか確認されず、性特異的なスプライシング制御は受けていないことがわかりました。興味深いことに、ゲノムが解読済みの4種のシロアリ全てで、*dsx* は単一のエキソンのみで構成されていることも確かめられました。さらに、ヤマトシロアリとタカサゴシロアリでは、各性のカーストや胚から RNA を抽出して遺伝子発現解析を行い、*dsx* がオスでのみ発現することを明らかにしました。これらの結果は、シロアリの *dsx* がオス特異的に転写されることを示しています。なお、ヤマトシロアリでは、*dsx* の転写を制御する上流の候補因子の探索も試みましたが、特定には至りませんでした。

【今後の展望】

本研究により、シロアリ *dsx* における機能ドメイン OD2 の喪失、エキソンの単一化、オス特異的な転写制御の獲得は、亜社会性のキゴキブリとの共通祖先からシロアリが進化した初期の段階で生じたと考えられます（図3）。これらの3つの進化的変化がどのような順で生じたのか、またシロアリの高度な社会性の進化にどのような影響を与えたのかを明らかにするためには、系統的に祖先的なシロアリのグループ（ムカシシロアリ）を加えた比較研究や、*dsx* の機能解析を実施することが必要になります。さらに、シロアリ *dsx* の標的遺伝子や、オス特異的な転写を制御する上流の因子を特定することにより、他の昆虫では見られない特殊な性決定様式を明らかにすることが可能になると考えられます。

本研究の実施にあたり、科学研究費補助金（KAKENHI JP19K06860, JP20K06816, JP19H03273）の支援を受けました。

なお、次ページ以降に図版掲載しています。

【図】

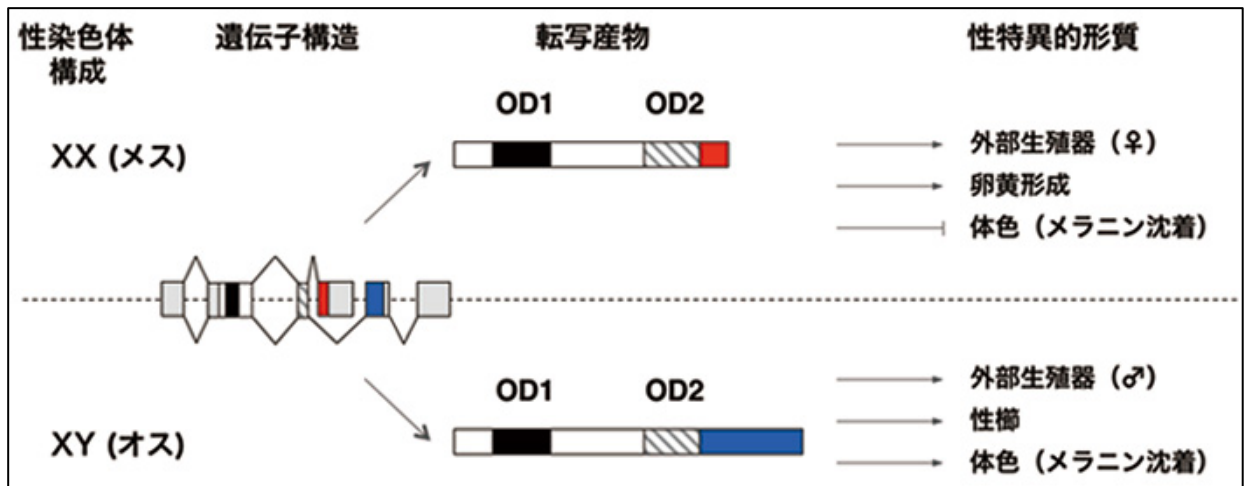


図 1. モデル昆虫であるキイロショウジョウバエの性決定における *dsx* の役割。灰色の領域は、タンパク質に翻訳されない部分を示し、白の領域は、タンパク質に翻訳される部分を示す。黒の領域は OD1 を示し、斜線、赤、青の領域は、それぞれ雌雄に共通、メスに特異的、オスに特異的な OD2 を示す。性櫛は、オスの前脚のみで列状に配置された剛毛である。厳密には、キイロショウジョウバエの性は X 染色体の数に応じて決定される。

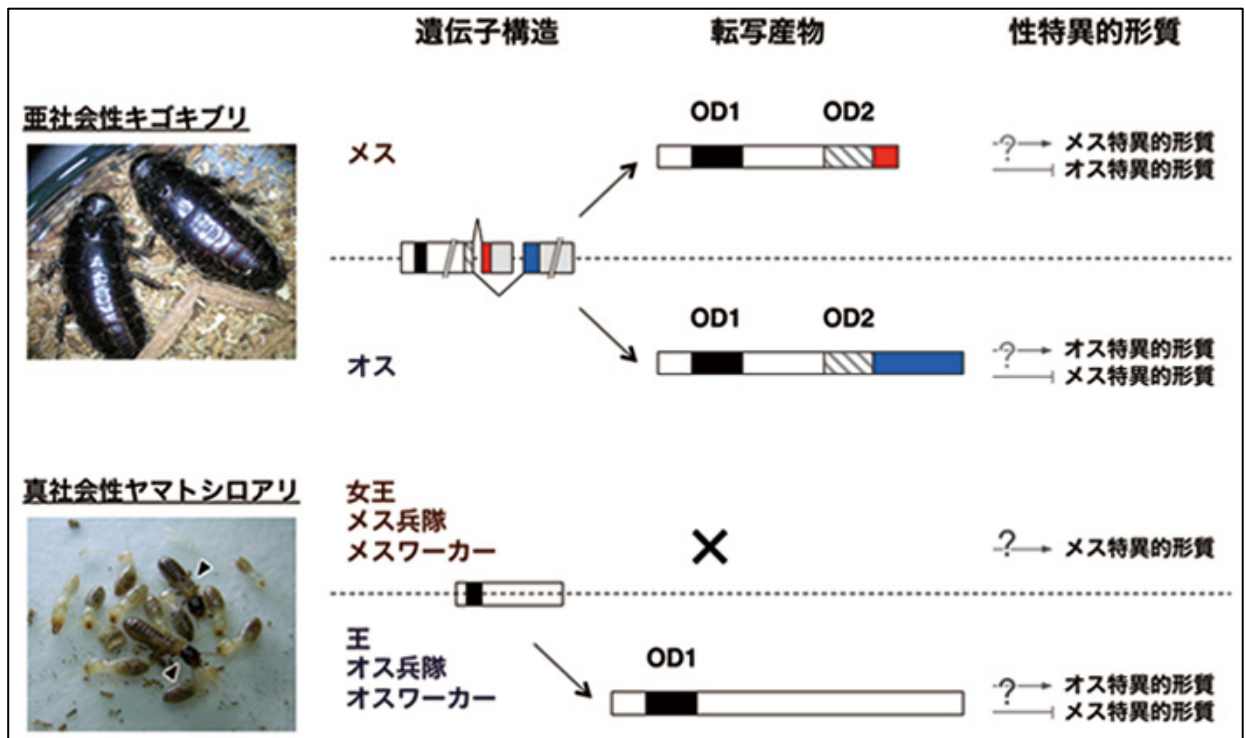


図 2. シロアリの姉妹群で亜社会性のキゴキブリとヤマトシロアリにおける *dsx* の転写産物。写真は、キゴキブリの成虫ペアと、ヤマトシロアリの女王と王（矢尻で示す）による創設初期のコロニー。

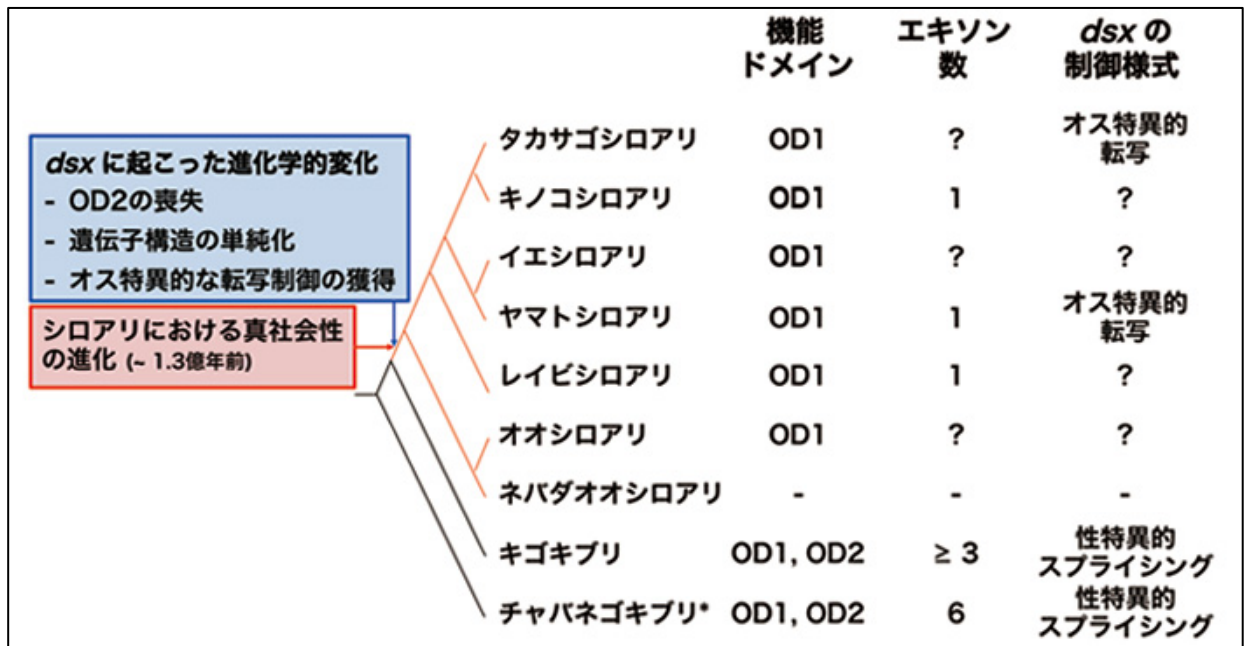


図 3. 社会性の進化と関連したシロアリ dsx の進化学的变化。*チャバネゴキブリのデータは、先行研究 (Price et al. 2015) を元になっている。

【本件に関する問い合わせ先】

学校法人玉川学園 教育情報企画部・広報課
〒194-8610 東京都町田市玉川学園 6-1-1
電話： 042-739-8710
e-mail: pr@tamagawa.ac.jp

国立大学法人富山大学 総務部 総務課 広報・基金室
〒930-8555 富山市五福 3190
電話： 076-445-6028
e-mail: kouhou@u-toyama.ac.jp