

令和 7 年 11 月 21 日

報道機関 各位

シロアリの社会性の起源とカースト経路 の多様化を支えるゲノムの特徴を解明

■ ポイント

- ・シロアリのゲノム上で重複する遺伝子は、単一コピーの遺伝子よりもカースト特異的な発現を示すことがわかり、遺伝子重複による機能分化が社会性の進化に重要だったとの仮説を強く支持しました。
- ・シロアリに最も近縁なキゴキブリのゲノムと比較することで、シロアリのゲノムで特異的に重複した遺伝子群を特定し、生殖や形態形成に関係する遺伝子が多く含まれることを明らかにしました。
- ・カースト分化経路が異なる 2 種のシロアリでは、カーストと性別の網羅的な遺伝子発現パターンが顕著に異なり、特に性決定遺伝子 *Doublesex* の発現調節に違いがあることが示唆されました。

■ 概要

富山大学学術研究部理学系の前川清人准教授と大学院理工学教育部の藤原克斗氏（現 産業技術総合研究所バイオものづくり研究センター博士研究員）らの研究グループは、慶應義塾大学の林良信講師、国立遺伝学研究所の豊田敦特任教授、玉川大学の宮崎智史教授、シドニー大学の Nathan Lo 教授らと共同で、シロアリの社会性の進化をもたらしたゲノム上の変化を突き止めました。研究グループは、次世代 DNA シーケンサー（大規模塩基配列解読装置）を用いて高精度なゲノム情報を解読し、網羅的な遺伝子発現解析を行うことで、ゴキブリ様の祖先群から進化した際に遺伝子重複が重要だったことと、シロアリのカースト分化経路が多様化した際に発現パターンの顕著な変化があったことを明らかにしました。

本研究成果は、「*Molecular Biology and Evolution*」に 2025 年 11 月 3 日（月）（日本時間）に掲載されました。

■ 研究の背景

動物には非常に高度な社会を築いたグループがいます。彼らは、繁殖する個体（女王と王）と不妊の個体（ワーカーや兵隊）が同じ巣（コロニー）にすることが大きな特徴です。役割の異なる各個体は階級（カースト）と呼ばれ、カースト間や個体間で様々な情報のやりとりをしながら、統率の取れた社会システムを構築しています。家屋害虫としても有名なシロアリは、このグループの代表例であり、特に熱帯・亜熱帯域では著しく繁栄しているため、他の生物に大きな影響を与えています。近年の系統学的な解析から、シロアリは社会性をも

つゴキブリであり、最も近縁な現生のゴキブリはキゴキブリ類 (*Cryptocercus* 属) であることが判明しています (図 1)。しかし、ゴキブリ様の祖先群において、現生のシロアリがもつ高度な社会性 (※ 1) がどのように進化したのかは、未だに大きな謎として残されています。特に、シロアリの進化過程でカーストが獲得された背景と、カースト分化経路 (※ 2, 図 2) の多様化の理由は、シロアリ生物学の中心的な課題です。ゲノム解析に基づいた最近の仮説では、遺伝子重複による遺伝子の機能分化 (※ 3) が、シロアリの社会性の進化に寄与したとされています。しかし、ゲノム全体にわたる解析は、ヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* (ヘテロシロアリ科) の 1 種に限られており (詳細は本学の 2022 年 1 月 19 日付プレスリリースを参照ください)、別々のカースト分化経路をもつ代表的な種間で、遺伝子重複パターンやカースト特異的な遺伝子発現の違いを比較することができていませんでした。そこで、日本産のネバダオオシロアリ *Zootermopsis nevadensis* (アルコオオシロアリ科) の全ゲノムシーケンスと各カーストの網羅的な遺伝子発現解析を行い、ヤマトシロアリおよびキゴキブリ *C. punctulatus* と比較しました。

■研究の内容・成果

まず、ネバダオオシロアリの高精度なゲノム配列を取得し、先行研究で明らかになっているヤマトシロアリとキゴキブリのゲノム配列と比較して、重複遺伝子と単一遺伝子を同定しました。それぞれで遺伝子発現のカースト特異性を調べたところ、ネバダオオシロアリで同定された多くの重複遺伝子は、単一遺伝子よりもカースト特異的な発現を示すことがわかりました (図 3)。これは、先行研究のヤマトシロアリの結果と合致し、遺伝子重複がカースト固有の遺伝子の機能分化に貢献したとの仮説を支持します。次に、どのような遺伝子の重複が重要だったのかを明らかにするために、キゴキブリのゲノムとの比較により、シロアリで特異的に重複した遺伝子群を探索しました。その結果、合計 58 の遺伝子群を同定し、生殖や発生に関係する遺伝子が多く含まれることが明らかになりました。同定された 58 遺伝子群のうち、シロアリで最も多くの重複した遺伝子が見つかったのが *kelch* 遺伝子群です。ショウジョウバエでは精子形成の働きをもつことが知られており、ネバダオオシロアリの雄生殖虫 (王) のボディ (胸腹部) で特異的に発現する *kelch* 遺伝子も同定されました。しかし、生殖虫の頭部やワーカーで高発現する *kelch* 遺伝子もあることから、シロアリで全く異なる機能をもつように進化した可能性があります (図 4 A)。

さらに、シロアリとキゴキブリの双方でゲノム上に複数存在する遺伝子群にも、カースト特異的に発現する遺伝子があることがわかりました。例えば、セルロース分解酵素として知られる β グルコシダーゼ (BG) をコードする遺伝子は、キゴキブリのゲノムにもシロアリとほぼ同数 (約 10 個) 存在します。しかしシロアリでは、女王で高発現する BG 遺伝子に隣接して、兵隊で高発現する BG 遺伝子があることがわかりました (図 4 B)。ネバダオオシロアリで発現部位を調べると、これらの BG 遺伝子は、女王の腹部にある卵巣付属腺と兵隊の頭部にある大顎腺でそれぞれ発現しており、カースト固有の機能をもつ可能性が示

されました（図4C）。

続いて、ネバダオオシロアリとヤマトシロアリで、カーストと組織（頭部・胸腹部）および性別間の全遺伝子の発現パターンを比較したところ、それぞれのカースト分化経路を反映した顕著な違いが明らかになりました（図5）。直列型のネバダオオシロアリでは、ボディ（胸腹部）での発現パターンに雌雄の違いが顕著に認められたのに対し、二分岐型のヤマトシロアリでは、雌雄の差は生殖虫（王・女王）のみで見られ、不妊カーストでは全く検出されませんでした。さらに、ネバダオオシロアリでは、性決定遺伝子 *Doublesex*（※4）の発現パターンにカースト間の違いはありませんでしたが（常に雄個体で発現量が高い）、ヤマトシロアリでは雄の生殖カーストで、雄の不妊カーストよりも有意に高い発現が認められました。

以上の結果は、遺伝子重複がシロアリの社会性の進化に寄与したとの仮説を支持し、*Doublesex* などの生殖に関する遺伝子の系統特異的な発現パターンの変化が、カースト分化経路の多様化の基盤となっていることを示唆しています。

■結論と今後の展開

シロアリを対象とした進化生物学における主要な課題は、(1) シロアリがどのようにして非社会性のゴキブリ様の祖先群から進化したのか、(2) 現生のシロアリで見られるカースト分化経路の多様化はどのように生じたのか、の2点です。これらの疑問に答えるために、ネバダオオシロアリのゲノム配列を新規に決定し、カースト分化経路が明確に異なるヤマトシロアリと、シロアリの姉妹群であるキゴキブリとの比較ゲノム解析を実施しました。その結果、遺伝子重複に伴う遺伝子機能の多様化が、シロアリの進化において重要な役割を果たしたことが強く示唆されました（図6A）。さらに、雌雄間で見られる遺伝子発現パターンの違いが、シロアリの2つのカースト分化経路の確立に重要だったことも示唆されました。特に、これらの違いは、性分化に関与する遺伝子の発現調節の変化によってもたらされた可能性があります（図6B）。本研究で提案された仮説をさらに検証するためには、注目される遺伝子の機能解析を進めると共に、最も原始的な現生シロアリで二分岐型のカースト分化経路をもつムカシシロアリ *Mastotermes darwiniensis*（ムカシシロアリ科、図2）の解析が必要になると考えています。

本研究の実施にあたり、科学研究費補助金（KAKENHI JP21K19293, JP22H02672, JP23K23935, JP22H04925 (PAGS)）および JST SPRING (JPMJSP2145) による支援を受けました。

【用語解説】

※1) シロアリがもつ高度な社会性

シロアリと祖先を共有するキゴキブリ属（世界で約30種が分布）は、親子で長期間の家族生活を営むが、どの個体も成虫まで発生し、不妊カーストは存在しない。一方、現生の

シロアリ（世界で約 3000 種が分布）には、生殖カーストと不妊カーストだけでなく、不妊カーストに多型（ワーカーと兵隊）も存在する。不妊カーストをもつことは、シロアリ（だけでなくいわゆる社会性昆虫類）が示す社会性の重要な特徴である。

※ 2）カースト分化経路

シロアリのカースト分化経路は、次の 2 つに大きく分けられる。(A) 直列型は、どの個体も有翅虫（いわゆる羽蟻で、母巢から飛び出して次世代の生殖虫となる）に分化できる経路である。老齢個体がワーカーとして働き（そのため偽のワーカーとよばれる）、一部は兵隊に分化する。(B) 二分岐型は、有翅虫への分化とワーカーへの分化が発生の早い時期に決まる経路である。ワーカーは有翅虫には分化しないが（そのため真のワーカーとよばれる）、一部は兵隊に分化する。2 つの分化経路の進化パターンは不明である。

※ 3）遺伝子重複による遺伝子の機能分化

遺伝子重複は、遺伝子が同一ゲノム上でコピー化される現象で、重複した遺伝子には新しい機能（別の機能をもつタンパク質に変化したり、発現場所や時期が変化するなど）が見られるようになることがある。シロアリのゲノムで重複した遺伝子には、遺伝子ごとに異なる発現パターンが見られる場合がある（例えば、遺伝子 A は女王で高発現するが、ゲノム上で隣接する遺伝子 B は兵隊で高発現する）。

※ 4）性決定遺伝子 *Doublesex*

性決定遺伝子 *Doublesex* (*Dsx*) は、昆虫で高度に保存される転写因子をコードし、どちらの性に発生するのかを決定したり、各性の特徴的な形質の発達を調節する。他の多くの昆虫と異なり、シロアリでは *Dsx* が雄でのみ発現することが明らかになっている（本学の 2021 年 8 月 6 日付プレスリリースを参照）。

【論文詳細】

論文名：

Genomic features underlying the origin of sociality and the diversification of caste systems in termites

著者：

藤原克斗¹, 岡昂輝¹, 芦原流聖¹, 宮崎智史², 豊田敦³, Nathan Lo⁴, *林良信⁵, *前川清人⁶

¹ 富山大学大学院理工学教育部, ² 玉川大学農学部, ³ 国立遺伝学研究所, ⁴ シドニー大学生物科学部, ⁵ 慶應義塾大学法学部, ⁶ 富山大学学術研究部理学系, *責任著者

掲載誌：

Molecular Biology and Evolution, Volume 42, Issue 11, msaf284

DOI：

<https://doi.org/10.1093/molbev/msaf284>

A. キゴキブリ



B. ネバダオオシロアリ



C. ヤマトシロアリ



その他の
ゴキブリ



高度な社会性（生殖カースト
と不妊カースト）の獲得

図 1

キゴキブリの成虫ペア (A), ネバダオオシロアリの初期コロニー (B), ヤマトシロアリの初期コロニー (C)。シロアリの中央の黒い 2 個体は女王と王で, 周りの個体はワーカーと兵隊である。キゴキブリ属は, シロアリに最も近縁な現生のゴキブリである。

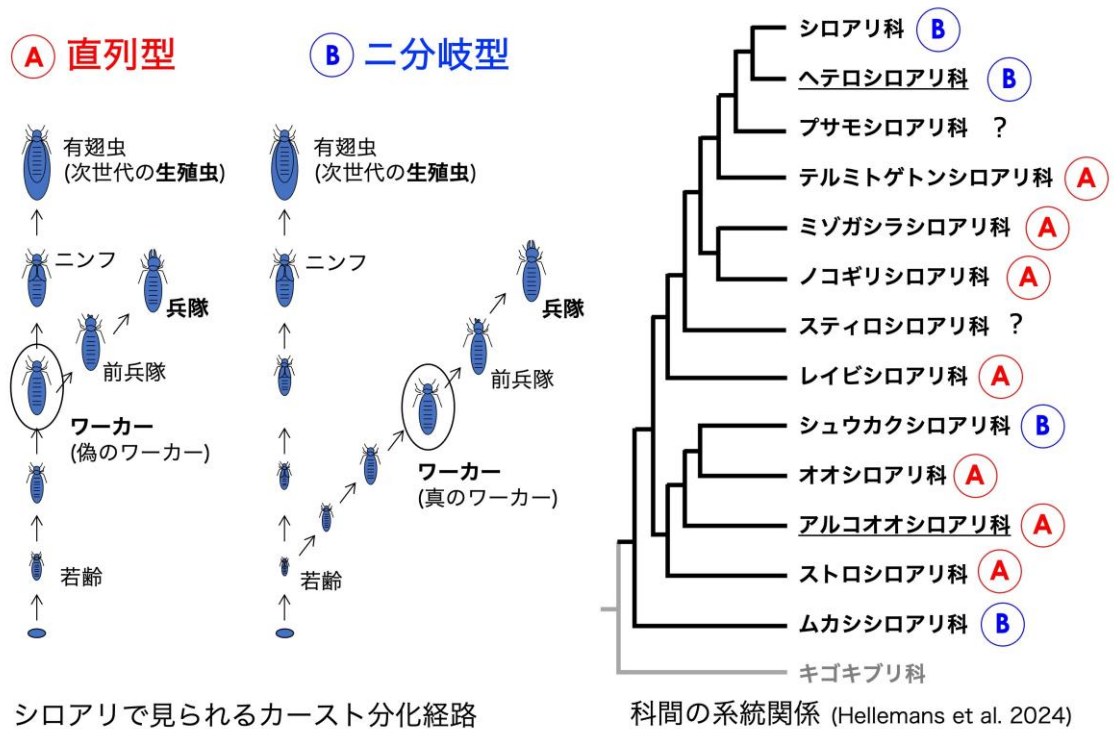


図 2

シロアリで見られるカースト分化経路（左）とシロアリの科レベルの系統関係（右）。2つの分化経路（A: 直列型, B: 二分岐型）は基本的に科ごとに決まっているが、系統的にまとまらず、進化パターンは明らかになっていない。ネバダオオシロアリとヤマトシロアリを含む科は下線で示す。

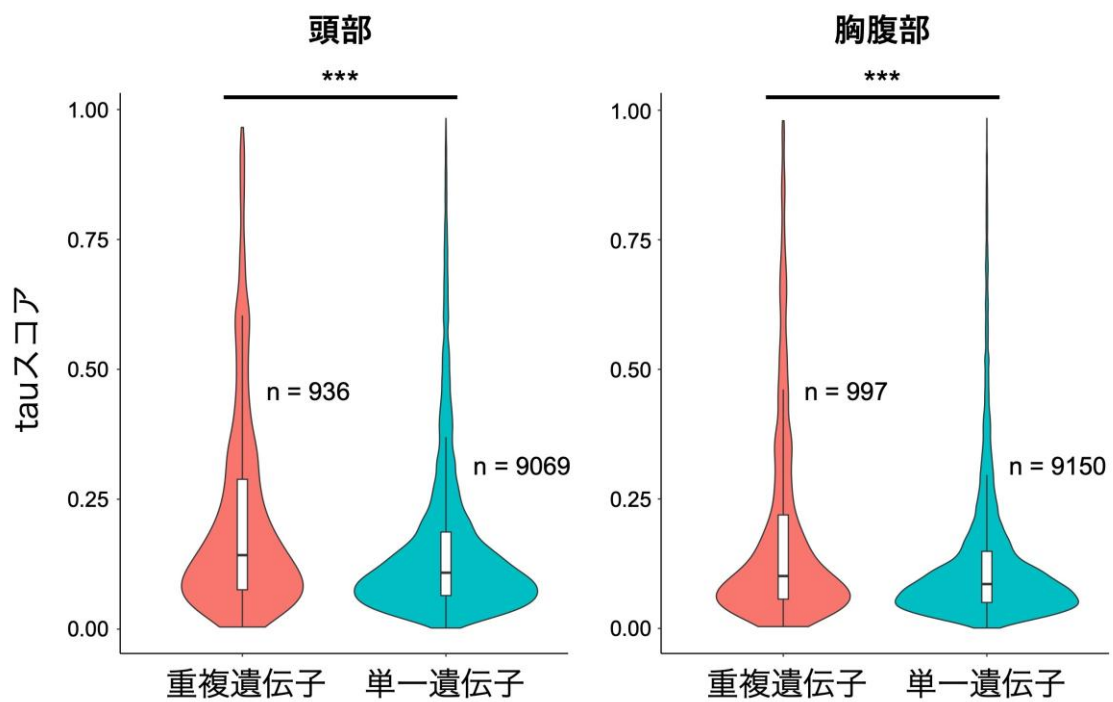
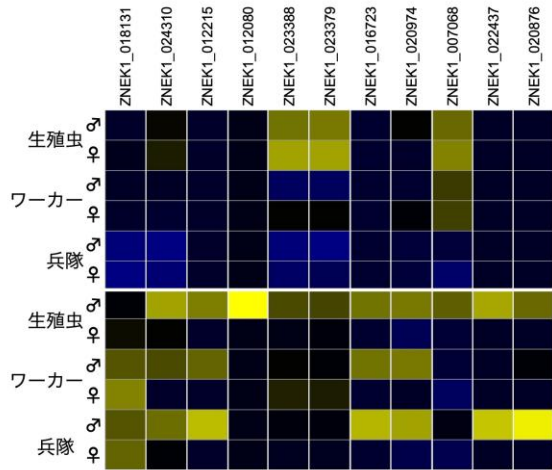


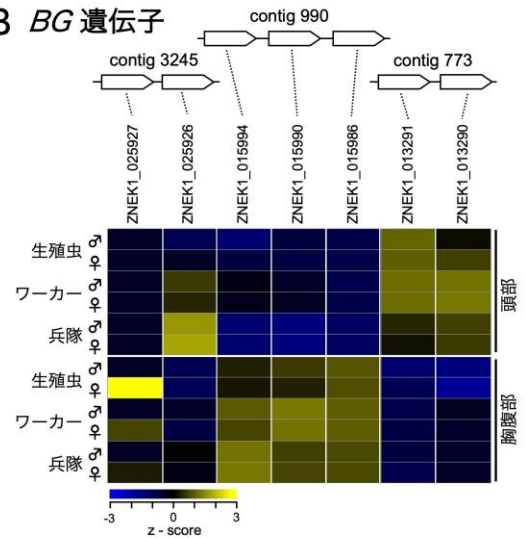
図3

ネバダオオシロアリにおける重複遺伝子（赤）と単一コピー遺伝子（青）の tau スコアを示すバイオリンプロット。tau スコアは、数値が大きいほどカースト特異的な発現パターンが強いことを示す。アスタリスクは重複遺伝子と単一遺伝子の間に有意差があることを示す。

A *kelch* 遺伝子



B *BG* 遺伝子

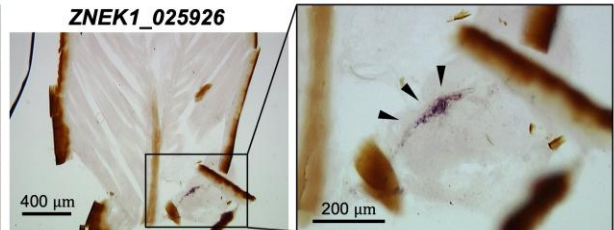


C *ZNEK1_025927*



女王胸腹部

ZNEK1_025926

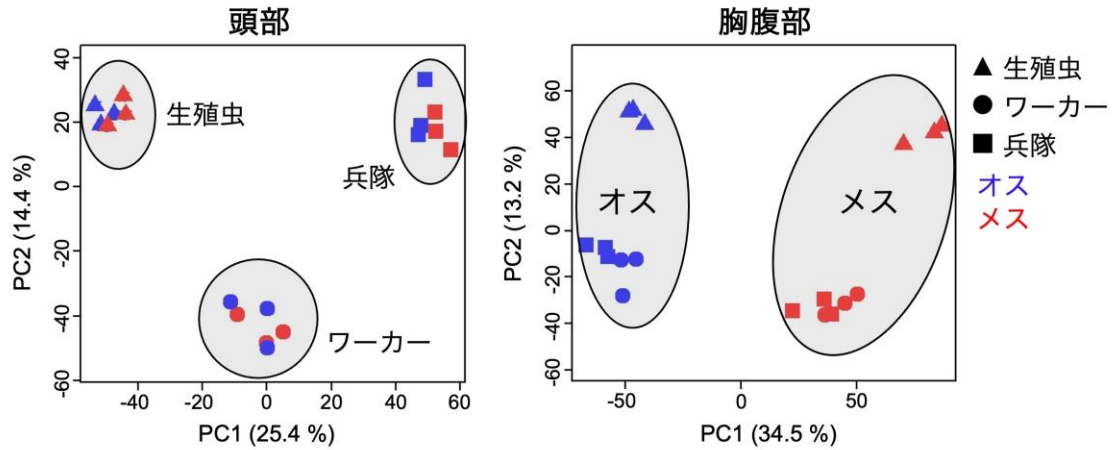


兵隊頭部

図 4

ネバダオオシロアリにおける *kelch* 遺伝子 (A) と β -グルコシダーゼ (*BG*) 遺伝子 (B) の発現パターン。黄色は発現量が高いことを示す。ゲノム上で隣接する 2 つの *BG* 遺伝子の発現部位 (C)。矢じりは発現部位を示す。

A ネバダオオシロアリ



B ヤマトシロアリ

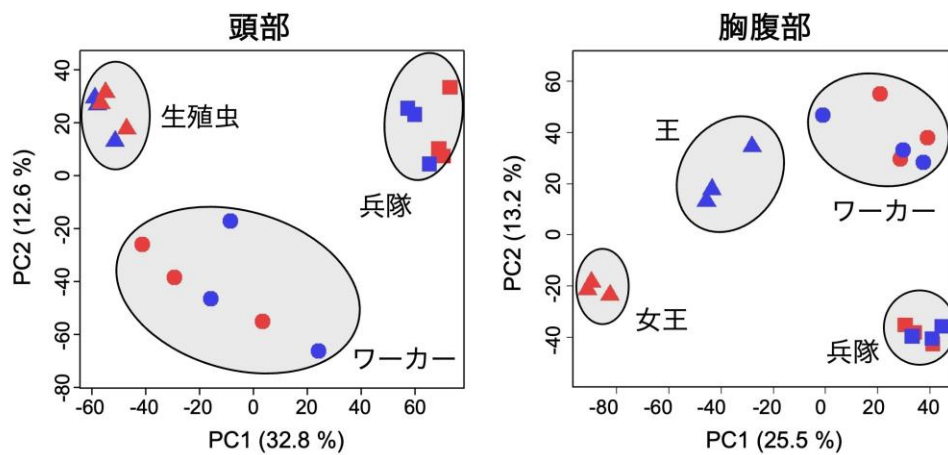


図5

ネバダオオシロアリ (A) とヤマトシロアリ (B) におけるカースト (生殖虫▲, 兵隊■, ワーカー●), 性 (オスとメス), 部位別 (頭部と胸腹部) の全遺伝子の発現プロファイルを示す主成分分析の結果。各カテゴリーにつき, 3つの生物学的な繰返しを用意した。生殖腺を含む胸腹部では, 発現パターンに種間で明瞭な違いがある。

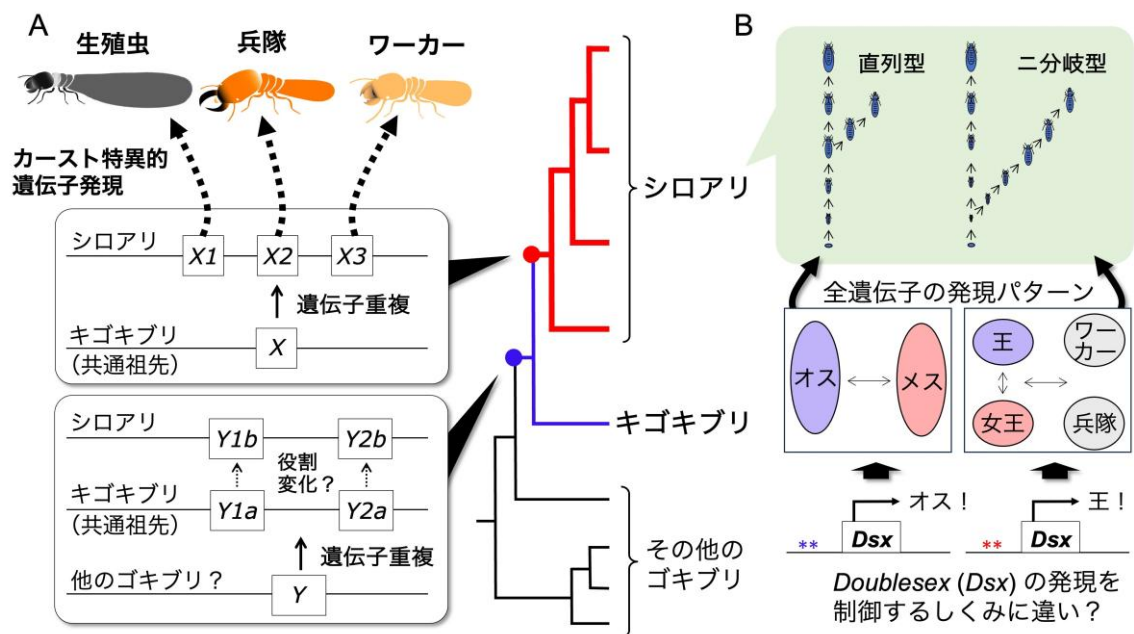


図 6

シロアリの重複遺伝子の進化 (A) およびカースト分化経路の多様化の分子的な基盤 (B)。シロアリが進化する際に重複した遺伝子 (X) には, *kelch* など生殖や形態形成に関する遺伝子が多く含まれることがわかった。シロアリとキゴキブリとの共通祖先で既に重複していた遺伝子 (Y) にも, *BG* など役割が大きく変化した遺伝子があると考えられる。カースト分化経路の多様化には, 生殖に関する遺伝子の発現パターンの変化が重要であることがわかった。性決定遺伝子 *Doublesex* (*Dsx*) の発現を調節するしくみは, この変化に大きな影響を与えた可能性がある。

【本発表資料のお問い合わせ先】

富山大学学術研究部理学系

准教授 前川清人

TEL : 076-445-6629 Email : kmaekawa@sci.u-toyama.ac.jp