科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 1 3 日現在

機関番号: 22604

研究種目: 基盤研究(B)(一般)

研究期間: 2019~2022

課題番号: 19H03287

研究課題名(和文)種間交雑回避機構として体色と色覚がトンボ類の種分化に及ぼす効果

研究課題名(英文)Effects of wing and body colors on avoidance of interspecific hybridization and speciation in Odonata

研究代表者

林 文男 (Hayashi, Fumio)

東京都立大学・理学研究科・教授

研究者番号:40212154

交付決定額(研究期間全体):(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文): 昆虫類の種分化機構はそれぞれの昆虫類の形態的・生理的・行動的特徴に応じて異なる。トンボ類では、色覚による種の認知機構が重要であるため、体色や翅の模様・色が種ごとに異なるパターンが進化する。しかし,野外では種間交雑が生じる場合があり,そのような近縁種においては,種間交雑によって、(1)雑種化(交雑によって一つの集団となる)、(2)形質置換(交雑が避けられるような色彩や形態の種間差が大きくなる),(3)完全な種分化(形態的,生理的にそれぞれが別種として存在する)が起こり得る。本研究では、トンボ類について,こうした3つの現象がどこまで普遍的であるのかを形態的比較と遺伝的解析によって明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義本研究の最大の特色は、体色や色覚に著しい多様性が見られるトンボ類について、形態だけでなく遺伝学的にもその機構を解明した点にある。特に、カワトンボ属では国内で種間の形態差が段階的に変化することに加えて、過去に交雑が生じていたことが申請者らの研究により明らかになってきたが、さらにそれを分布域全体で詳細に比較することによって、近縁種間の交雑に伴う形質置換だけでなく、雑種崩壊や完全な種分化を含む複雑な遺伝的・形態的構造をもつ集団からなることを明らかにした。つまり、昆虫類の体色が種分化に果たす役割は一律ではなく、流動的な生殖的隔離を内包することを明らかにした点で独創性の高い研究であると思われる。

研究成果の概要(英文): Speciation in insects includes morphological, physiological, and behavioral processes which differ among insect groups. In damselflies and dragonflies (Odonata), they fly in the daytime and use color visions in mating, resulting in diverse color patterns in wing and body marking patterns among species and also within the species. However, interspecific hybridization is suggested to occur in Odonata in the field. In such a situation of hybridization, the following three cases are theoretically predicted. First, the two closely related species become a single genetically mixed species by hybridization; second, character displacement occurs to avoid hybridization; and third, tow closely related species are maintained by already acquired differences not to mate with the opposite species. In this project, we examined how these three cases are common in Odonata using morphological comparisons and genetic analyses.

研究分野: 動物生態学

キーワード: 交尾行動 形質置換 種分化 種内変異 種間変異 色彩変異 交雑

1.研究開始当初の背景

動物の体色の進化は、色を通した個体ごとの相互作用、種ごとの相互作用、被食者と捕食者間での相互作用の結果として生じる。トンボ類の成虫は、大きな複眼を有した昼行性の大型昆虫であり、基本的に視覚情報を用いて相手を認識するため、色覚が非常に発達している。また、トンボ類の成虫の体色や翅の色斑は極めて多様であり、雌雄の同種認知に重要と想定されている。しかし、実際には種間交雑が比較的頻繁に起こっていることが、母系に伝わるミトコンドリア DNA と両親から伝わる核 DNA の解析から明らかとなってきた。一般的に、種間交雑をしてしまうと、その個体(雌雄とも)の産下卵の孵化率の低下や子の不妊を引き起こすため、種間交雑を避ける個体に比べて不適応となるため、種間交雑を避けるような進化、例えば繁殖に関わる形質置換や時間的空間的生息場所のずれが生じることが予想される。しかし、トンボ類での繁殖に関する形質置換についての研究は、記載的段階に留まっており、実際の生殖隔離の強度は未解明である。

一方、昆虫類の種分化機構はそれぞれの昆虫類の形態的・生理的・行動的特徴に応じて異なる。トンボ類では、色覚による種の認知機構が重要であるため、体色や翅の模様・色が種ごとに異なるパターンが進化する。しかし,上に述べたように、野外では実際に種間交雑が生じる場合があり,そのような近縁種においては,種間交雑によって(1)雑種化(種分化していたものが再び混ざり合う)、(2)形質置換(雑種個体が不妊になるなどの適応度の低下があるため,交雑が避けられるような色彩や形態の個体が有利となる,つまり種間の色彩や形態差が大きくなるような変化が生じる)、(3)完全な種分化(形態的にも,生理的にもそれぞれが別種として存在する)が起こり得る.そこで,トンボ類について,こうした3つの現象がどこまで普遍的であるのか,多くのトンボの種で検討していく作業を行う必要がある。つまり、種間交雑を回避する生殖的隔離の強度に地域差が見られるのか,見られるとすると体色発現や色覚の分子基盤のどこに差異があるのかを明らかにしていかなければならない。

2.研究の目的

一般的な課題として、近縁な 2 種が同所的に生息するようになると、両種の間に何が起こるだろうか。近縁な 2 種間で交雑が起こると雑種集団に置き換わるかも知れない。一方、雑種形成が不適応だと、交雑が防止されるように形質置換が生じる可能性が高い。さらに近縁とは言え、交雑が生じない 2 種であれば、両種はそれぞれ共存可能である。雑種集団では 2 種の特徴が消失し、形質置換では 2 種の特徴が際立ち、交雑することがなければ 2 種の特徴はそのまま維持される。

具体的な研究材料としてこれまで我々が行ってきたカワトンボ属の2種についてのさらなる解明を第1番目の目的として設定した。日本に生息するカワトンボ属2種(ニホンカワトンボとアサヒナカワトンボ)は、翅色に関して複雑な多型を示す。両種とも、翅に橙色あるいは褐色の斑紋を有するオスと斑紋のないオス(無色または淡橙色の翅)が存在する。一方、メスには翅に斑紋がない(無色または淡橙色の翅)。斑紋のないオスはメス型オスと考えられ、通常は縄張りを作らずに盗み交尾を行うという特徴がある。地理的分布を見ると、ニホンカワトンボとアサヒナカワトンボがそれぞれ単独で生息する地域(異所的集団)では、オスの翅色に2型が見られる。一方、両種が共存する地域では、中部日本ではニホンカワトンボの方でメス型オスを欠く集団とアサヒナカワトンボで橙色斑をもつオスを欠く集団の組み合わせ(共存初期と考えられる)が見られる

のに対し、西日本では両種ともにオスに 2~3 タイプの翅色が存在する組み合わせ(共存後期と考えられる)が出現する。これは種間交雑を回避するために、共存初期にはオスの翅の斑紋に関して形質置換が起こり、その後、種間交雑が起こらなくなると再び多様な斑紋の個体が共存するという二段階の体色進化が生じた可能性が考えられる。この仮説に従えば、共存後期に出現する褐色翅のオスは独立に進化した可能性が高い。本研究ではこれまでに調査した個体群に加え、二ホンカワトンボとアサヒナカワトンボそれぞれの異所的集団、両種の同所的集団の形態学的・集団遺伝学的解析を行う。

第2番目の目的として、これまで種間雑種が確認されているカワトンボ属、アカトンボ属、ギンヤンマ属、コサナエ属、モノサシトンボ属、クロイトトンボ属、チョウトンボ属、ハネビロトンボ属の少なくとも8属の種間交雑に関する研究も行う。さらに、日本産だけではなく、国際共同研究を通じて海外の種も含めて研究を実施する。また、トンボ類における翅や体の発色パターンに関する遺伝的解析も行う。

3.研究の方法

トンボ類のうち、カワトンボ属 2 種(アサヒナカワトンボとニホンカワトンボ)に関して、南九州(宮崎県)、西九州(天草)、伊豆半島、関東地方(山梨、埼玉、東京、長野の県境地域)、東北地方(郡山)の個体群を調査した。これらの地域から多くの個体を得て、形態測定および DNA解析を行った。そうして、日本各地からこれまでに得られた 2 種の各集団の結果と比較した。核DNAの ITS 領域で種の同定を行い、ミトコンドリア DNAの COI 領域で 2 種間の交雑の程度(ハプロタイプの共有率)の指標とした。アサヒナカワトンボは小型、ニホンカワトンボは大型であるため、2 種間が交雑しており、形態が中間的だとその同所的 2 種は雑種化を起こしていると考えられる。交雑があるにもかかわらず、同所的 2 種間の形態差が大きく変化している場合には形質置換が生じていると考えられる。交雑の痕跡がなく同所的 2 種間の形態差が維持されている場合には 2 種が維持されていると考えられる。さらに、日本中のカワトンボ属の新鮮な標本に対し、RAD-Seg 法で取得した SNP(一塩基多型)を用いた系統解析と集団遺伝構造の解析を行なった。

一方、トンボ類全般について、形態的特徴から種間交雑個体と考えられる標本に対して、親種の判定を核 DNA(ITS)によって、母種の同定をミトコンドリア DNA(COI)によって行なった。また、特徴的な色彩の発現に介して、その遺伝的解析方法を検討しながらそのしくみの解明に取り組んだ。

4.研究成果

(1) カワトンボ属に関する研究

我々が考えているニホンカワトンボとアサヒナカワトンボの 2 種の存在様式についての仮説 (東日本の同所的 2 種間では雑種化が ,中部地方から近畿地方にかけては形質置換が ,中国地方 , 四国地方 , 九州地方では同所的に生息していても 2 種が独立して存在している) がさらに多くの 個体群を加えても明らかになってきた。さらに , 日本中のカワトンボ属について , RAD-Seq 法によってゲノムワイドに取得した SNP (一塩基多型)を用いた系統解析を新たに行った結果 , これまでアサヒナカワトンボとニホンカワトンボの交雑由来集団とされてきた伊豆集団は , 交雑に由

来する集団ではなく、未記載の独立種である可能性が高くなった。そのため、従来のオオカワトンボとアサヒナカワトンボのそれぞれの単独生息地域(異所的集団)と共存域(同所的集団)だけでなく、伊豆個体群の単独生息域とそれと他種との共存生息域についての種間交雑の有無の検討が必要となった。伊豆個体群について、ITS 領域の塩基配列による同定による詳細な分布調査を行った結果、伊豆半島から富士山の東側を巻いて、東京都の西部、山梨県の東北部、さらに埼玉県の西部(最奥部)にかけて生息することが明らかになりつつある(深谷・二橋, 2022, Tombo, 65: 58-62 および未発表資料)。カワトンボの伊豆集団に関しては、今後、形態を精査して記載を行うとともに、野外における人為的な交雑実験により生殖隔離の程度を検証することが望まれる。アサヒナカワトンボでは九州地方東南部で橙色の斑紋のオスが褐色の斑紋のオスに入れ替わっているが、他の地域でも褐色の斑紋のオスがごく稀に見られる。今回、そのような褐色の斑紋のオスを岡山県と神奈川県から1個体ずつ発見したが、DNA解析および形態の比較解析から、それぞれ独自に出現したごく稀な自然突然変異個体であると推測された(川島・二橋, 2022, Tombo, 64: 24; 脇本ら, 2022, Tombo, 64: 25-26)。また、栃木県から発見されたカワトンボ属の橙色翅型と無色翅型の中間型に関しては、核 DNA の解析からニホンカワトンボであることを確認した

当初、種間交雑の野外での実態を明らかにする研究を行う予定であったが、2020 年度からはコロナ禍のために国内外で野外調査を行うことができず、野外での交雑実験は持ち越されたままになっている。

(2) 他のトンボ類の種間交雑に関する研究

(深谷・二橋, 2022, Tombo, 64: 21-23)。

日本各地からコサナエ属とダビドサナエ属を採集し、DNA 解析による種間交雑を検討した結 果、いずれの属も西日本では種間の遺伝子浸透が生じており、核 DNA や形態では種差が明らか であるにもかかわらず、ミトコンドリア DNA では種差が反映されなくなっていることが確認さ れた。日本では異所的に分布するアオモンイトトンボーとマンシュウイトトンボーを実験室内で 交配させて得られた卵を飼育した結果、30 31 の種間雑種の成虫が得られた。頭部の斑紋や の尾部付属器、 の尾毛の形質はマンシュウイトトンボに類似、腹部水色斑の大きさはアオモン イトトンボに類似、 の前胸や腹部基部の黒色斑は両種の中間的な特徴を示した(Okude et al., 2020, Entomological Science, 23: 165-172)。核 DNA とミトコンドリア DNA の解析から、ムスジ イトトンボ とオオイトトンボ 由来の種間雑種と特定された。尾部付属器と頭部の斑紋は両種 の中間的な特徴を示した。これは、日本で初めての野外から発見されたイトトンボ科の種間雑種 となる(Okude, 2020, Notulae odonatologicae, 9: 204-208)。これに続いて、国内 2 例目のムスジ イトトンボ とオオイトトンボ 由来の種間雑種を DNA 解析の結果から報告した(森田ら, 2022, Tombo, 65: 44-46)。 ベトナムにおいて共同研究により採集されたミナミカワトンボ科 Dysphaea 属 3 種について、核 DNA (ITS 領域) とミトコンドリア (COI 領域) の解析を行った結果、中部 に分布する D. basitincta は、北部に分布する D. haomiao と南部に分布する D. gloriosa の交雑由 来集団である可能性が示唆された。D. basitincta の翅色は、全体が黒い個体から基部だけが黒く なる個体まで変異が大きかった(D. haomiao は翅全体が黒く、D. gloriosa は翅が黒化しない)(図 1)



図1. ベトナム産ミナミカワトンボ科 Dysphaea 属3種の翅色多型

(3) 色彩に関する分子基盤

トンボ類の体色形成を制御する分子機構に関して、現在までに報告されている知見を整理した。 また、アオモンイトトンボを材料に、溶媒への溶解度を指標にプテリジン色素、オモクローム色 素、メラニン色素による体色を大別できる手法を紹介した(Okude and Futahashi, 2021, Current Opinion in Genetics and Development, 69: 14-20)。トンボの表皮における遺伝子機能解析の手法 (エレクトロポレーションを併用したRNA干渉法)について、動画を用いて詳細に記載した。実 験に用いる終齢幼虫のステージが重要であることを発見した(Okude et al., 2021, Journal of Visualized Experiments, 168: e61952)。日本産のトンボ 14 科 49 種 158 個体について、終齢幼虫 の写真撮影を毎日行い、翅芽の形態変化から種間で共通して 3 つのステージに分類できることを 発見した。また、複眼などそれぞれのグループに固有な形態変化についても詳細に記載した (Okude et al. 2021, Scientific Reports, 11: 5164)。トンボ類の紫外線反射パターンをさまざまな 種で比較し、大きき3つのメカニズム、1. 多層膜構造による反射、2. 分泌ワックスの微細構造に よる反射、3. プテリジン色素顆粒による反射、が原因であることを記載した(Futahashi, 2020, Frontiers in Ecology and Evolution, 8: 201)。アオモンイトトンボとコシアキトンボを材料に幼虫 から成虫へと変態する際に必要な遺伝子群を解析し、3 種類の転写因子 Kr-h1, E93, broad がトン ボの変態に必須であること発見した。broad は、完全変態昆虫の蛹の形質を決定する転写因子で あるが、蛹の時期を持たないトンボでは、幼虫の形質を作り出す遺伝子と成虫の形質を作り出す 遺伝子の両方をコントロールしていることが確認された。また、成虫の体色形成に関与する複数 の遺伝子が、これらの転写因子によって発現制御されていることを発見した。これは、昆虫の多 様性を担う変態を解明する重要な成果である(Okude et al., 2022, PNAS, 119: e2114773119)。

5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計26件(うち査読付論文 25件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件)

1 . 著者名 古田部聖・二橋亮 	4.巻 63
2.論文標題 2020年に八重山諸島で採集した種間雑種2例	5 . 発行年 2021年
3.雑誌名 Tombo	6.最初と最後の頁 51-54
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	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 二橋亮 	4.巻 63
2 . 論文標題 ホメオシスと推定されるスジボソギンヤンマの記録 	5.発行年 2021年
3.雑誌名 Tombo	6.最初と最後の頁 61-62
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	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
1 . 著者名 岡崎幹人・二橋亮 	4.巻 63
2.論文標題 北大東島におけるリュウキュウカトリヤンマの記録	5 . 発行年 2021年
3.雑誌名 Tombo	6.最初と最後の頁 91-92
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	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 中田達哉・二橋亮・堀繁久	4.巻 65
2.論文標題 キトンボの淡翅色個体の記録	5 . 発行年 2022年
3.雑誌名 Tombo	6.最初と最後の頁 47-48
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス	国際共著
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	-

1 . 著者名	4 . 巻
深谷航・二橋亮	59
2 . 論文標題	F 発仁生
2 . 調又惊起 栃木県におけるスジボソギンヤンマ の採集例	5 . 発行年 2023年
伽小宗にのける人ン小ソナンドノマ の抹朱例	2023年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Aeschna	15-16
NESCIIId	13-10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
なし	有
	13
オープンアクセス	国際共著
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	-
·	
1 . 著者名	4 . 巻
大澤尚之・二橋亮	59
7.17.17.2 — 11970	
2.論文標題	5.発行年
神奈川県におけるスジボソギンヤンマの記録	2023年
· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	· ·
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Aeschna	29-30
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
なし	有
オープンアクセス	国際共著
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	-
1. 著者名	4 . 巻
奥出絃太・二橋亮	66
2 . 論文標題	5.発行年
トンボの終齢幼虫の形態変化と変態制御遺伝子	2023年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Tombo	1-12
担発なったの人(でごわりょうご)もしかロフン	
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
なし	有
+ 1,7,7,4,7	同哪+ 苯
オープンアクセス	国際共著
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	<u> </u>
* ***	1 a 24
1 . 著者名	4 . 巻
二橋亮・深谷航	66
2 禁分無時	F 35/二左
2.論文標題	5.発行年 2023年
に十月にもはてもローン・ギ屋の八大河本	
栃木県におけるカワトンボ属の分布調査	20234
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
3.雑誌名 Tombo	6.最初と最後の頁 41-47
3 . 雑誌名 Tombo 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)	6 . 最初と最後の頁 41-47 査読の有無
3.雑誌名 Tombo	6.最初と最後の頁 41-47
3.雑誌名 Tombo 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	6.最初と最後の頁 41-47 査読の有無 有
3.雑誌名 Tombo 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)	6 . 最初と最後の頁 41-47 査読の有無

1.著者名	4.巻
二橋亮・鍵本文吾・坂本充	66
2.論文標題	5.発行年
ヤジマトンボの宮島の集団間における遺伝的多様性の解析	2023年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Tombo	56-59
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
なし	有
オープンアクセス	国際共著
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	-
1 . 著者名	4 . 巻
西本晋也・堀田実・二橋亮	66
2.論文標題	5 . 発行年
翅の一部が未成熟色のベニトンボ成熟 の記録	2023年
3 . 雑誌名	6.最初と最後の頁
Tombo	70-72
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
なし	有
 オープンアクセス	国際共著
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	-
1 英名2	1 A **
1 . 著者名 中田達哉・澤田研太・新堀修・二橋亮	4 . 巻 65
2 . 論文標題	5.発行年
富山県からオゼイトトンボを初記録	2022年
3 . 雑誌名	6.最初と最後の頁
Tombo	75-77
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
物製調文のDDOT (デンタルタフジェクトinkが) ナ) なし	自動の行無
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	4 . 巻
深谷航・二橋亮	65
2 . 論文標題	5.発行年
埼玉県におけるカワトンボ属の分布調査	2022年
3 . 雑誌名	6.最初と最後の頁
Tombo	58-62
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	 査読の有無
なし	有
オープンアクセス	国際共著
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	-

T - w
4 . 巻
65
5.発行年
2022年
C = = 10 = 1/4 o =
6.最初と最後の頁
44-46
 査読の有無
有
国際共著
-
4 . 巻
64
5.発行年
2022年
6.最初と最後の頁
27-32
 査読の有無
直読の有無有
国際共著
- -
4 . 巻
64
5.発行年
2022年
6.最初と最後の頁
25-26
* * · · · · · · · · · · · · · · · · ·
査読の有無 有
国際共著
4 . 巻
4. 含 64
5.発行年
2022年
6.最初と最後の頁
24-24
査読の有無 有

1.著者名	
	4 . 巻
深谷航・二橋亮	64
2.論文標題	5.発行年
2 ・ 調又信題	
伽水宗で待られたニホノカフトノホの位出郊望と無巴翅型の甲间型	2022年
3 . 雑誌名	6.最初と最後の頁
Tombo	21-23
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	直読の有無
なし	有
オープンアクセス	国際共著
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	-
1.著者名	4 . 巻
이 사람들이 아니는	119
ordud o, morryania m, namanara-mirri n, rajinia o, furatsu, i, futanasili n	
2.論文標題	5.発行年
Molecular mechanisms underlying metamorphosis in the most-ancestral winged insect	2022年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
PNAS	1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
なし	有
オープンアクセス	国際共著
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	-
1,著者名	4 . 巻
7. 看有有 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R.	4·중 11
VNUUG O., FUNCTION I., FULCHICOTTI N.	''
2 . 論文標題	5.発行年
Comprehensive comparative morphology and developmental staging of final instar larvae toward	2021年
metamorphosis in the insect order Odonata.	
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Scientific Reports	5164
	査読の有無
掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) 10.1038/s41598-021-84639-2	査読の有無 有
10.1038/s41598-021-84639-2	有
10.1038/s41598-021-84639-2 オープンアクセス	
10.1038/s41598-021-84639-2	有
10.1038/s41598-021-84639-2 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)	有 国際共著 -
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1.著者名	国際共著 - 4 . 巻
10.1038/s41598-021-84639-2 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)	有 国際共著 -
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R.	有 国際共著 - 4.巻 168
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1.著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R.	国際共著 - 4 . 巻
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R. 2 . 論文標題 Electroporation-mediated RNA interference method in Odonata.	有 国際共著 - 4.巻 168 5.発行年 2021年
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R. 2 . 論文標題 Electroporation-mediated RNA interference method in Odonata.	有 国際共著 - 4.巻 168 5.発行年
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R. 2 . 論文標題 Electroporation-mediated RNA interference method in Odonata.	有 国際共著 - 4.巻 168 5.発行年 2021年
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R. 2 . 論文標題 Electroporation-mediated RNA interference method in Odonata. 3 . 雑誌名	有 国際共著 - 4 . 巻 168 5 . 発行年 2021年 6 . 最初と最後の頁
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R. 2 . 論文標題 Electroporation-mediated RNA interference method in Odonata. 3 . 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	有 国際共著 - 4 . 巻 168 5 . 発行年 2021年 6 . 最初と最後の頁 e61952
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R. 2 . 論文標題 Electroporation-mediated RNA interference method in Odonata. 3 . 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	有 国際共著 - 4 . 巻 168 5 . 発行年 2021年 6 . 最初と最後の頁 e61952
10.1038/s41598-021-84639-2 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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R. 2 . 論文標題 Electroporation-mediated RNA interference method in Odonata. 3 . 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	有 国際共著 - 4 . 巻 168 5 . 発行年 2021年 6 . 最初と最後の頁 e61952
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) 1 . 著者名 Okude G., Fukatsu T., Futahashi R. 2 . 論文標題 Electroporation-mediated RNA interference method in Odonata. 3 . 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	有 国際共著 - 4 . 巻 168 5 . 発行年 2021年 6 . 最初と最後の頁 e61952

1.著者名	4.巻
Okude G., Futahashi R.	69
2.論文標題	5 . 発行年
Pigmentation and color pattern diversity in Odonata.	2021年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Current Opinion in Genetics and Development	14-20
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	 査読の有無
10.1016/j.gde.2020.12.014	有
オープンアクセス	国際共著
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	-
1 . 著者名	4 . 巻
Futahashi R.	8
2.論文標題	5 . 発行年
Diversity of UV reflection patterns in Odonata.	2020年
3 . 雑誌名	6.最初と最後の頁
Frontiers in Ecology and Evolution	201

掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2020.00201	査読の有無
10.3389/Tev0.2020.0020T	有
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	-
1 . 著者名	4 . 巻
横山透・二橋亮	32
2 . 論文標題	5 . 発行年
札幌市で記録されたタイリクアキアカネの検証.	2021年
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
北海道トンボ研究会報	11-12
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
なし	無
オープンアクセス	国際共著
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	-
1 . 著者名	4 . 巻
Okude G., Fukatsu T., Futahashi R.	23
2.論文標題	5 . 発行年
Interspecific crossing between blue-tailed damselflies Ischnura elegans and I. senegalensis in	2020年
the laboratory. 3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Entomological Science	165-172
担果をみなのDOL / ごごクリナイン。 - ケー Menu フン	本法の左征
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12408	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
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	-

1 . 著者名 Okude G., Futahashi R.	4.巻
2.論文標題 Interspecific hybrid between Paracercion sieboldii and P. melanotum from Japan (Odonata: Coenagrionidae).	5.発行年 2020年
3.雑誌名 Notulae odonatologicae	6 . 最初と最後の頁 204-208
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	本法の左便
掲載論文のDOT (デンダルオプシェクト識別士) なし	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 杉村光俊・二橋亮	4.巻 62
2.論文標題	5.発行年
高知県でマイコアカネとマユタテアカネの種間雑種を採集.	2020年
3.雑誌名 Tombo	6.最初と最後の頁 104-105
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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8件(うち招待講演 8件/うち国際学会 0件)	•
1 . 発表者名 二橋亮	
2.発表標題日本のトンボの分類と分布に関する最近の知見	
3.学会等名 日本トンボ学会2021年大会. オンライン.(招待講演)	
4 . 発表年 2021年	
1.発表者名 Futahashi R.	
2. 発表標題 Molecular mechanisms underlying color formation in dragonflies and damselflies	
3.学会等名 The 93rd Annual Meeting of the Genetics Society of Japan. Online.(招待講演)	

4.発表年 2021年

1 . 発表者名 二橋亮
 2 . 発表標題 日本国内におけるトンボの種間雑種の記録と遺伝子解析の最新の知見
日本国門にのけるイフホの程向が住民の心外に返囚」所刊の取削の利元
3.学会等名
日本トンボ学会2019年大会特別講演(小田原)(招待講演) 4.発表年
2019年
1 . 発表者名 二橋亮
2 . 発表標題 トンボの体色形成と紫外線反射メカニズム
 3 . 学会等名 分子系の複合電子機能第181委員会・第33回研究会「生物模倣と材料科学」以来講演(招待講演)
2019年
1. 発表者名 二橋亮
2 . 発表標題 好きだからもっと知りたい トンボの不思議
3.学会等名 サイエンス・スクエアつくば(招待講演)
4. 発表年
Futahashi R.
2.発表標題 Body color changes and environmental adaptation in dragonflies.
3.学会等名 The 43rd Annual Meeting of the Molecular Biology Society of Japan. Online. (招待講演)

	林文男
2	。 2.発表標題
	カワトンボ属2種の翅の複雑な色彩多型を交雑から読み解く
3	5.学会等名
	日本昆虫学会第82回大会シンポジウム「DNAから紐解く昆虫の不思議な世界 繁殖生殖の進化 」(招待講演)
4	発表年
	2022年

1	.発表者名
	二橋亮

1.発表者名

2 . 発表標題

トンボの不思議を追いかけて

3 . 学会等名

日本動物学会第93回大会本部企画シンポジウム(招待講演)

4.発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

6 斑索织辫

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
τπ	二橋	国立研究開発法人産業技術総合研究所・生命工学領域・主任 研究員	
研究分担者			
	(50549889)	(82626)	
	土畑 重人	東京大学・大学院総合文化研究科・准教授	
研究分担者			
	(50714995)	(12601)	

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			
ベトナム	Duy Tan University			
中国	China Agricultural University			