

令和 5 年 6 月 20 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(A)（一般）

研究期間：2017～2021

課題番号：17H01510

研究課題名（和文）腸内共生系進化が宿主昆虫に与えるインパクト：微量メタボローム・ゲノミクスの融合

研究課題名（英文）An impact of evolution of the intestinal symbioses to the host insects: interdisciplinary approaches with micro-metabolomic and genomic analyses

研究代表者

徳田 岳 (Tokuda, Gaku)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授

研究者番号：90322750

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 27,800,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では北アメリカとアジアという地理的に大きく隔離されたキゴキブリ個体群を対象に、腸内微生物叢、腸内代謝産物、さらには腸内原生生物間の代謝産物の違いを検討した。その結果、地域集団間において後腸内代謝物量に明らかな差異が認められた。また、コロナ禍によって研究の中断を余儀なくされたため、シロアリを用いた腸内微生物叢の変化と代謝産物量との関係を検討したところ、特定の腸内微生物のみがシロアリが摂食する木材に強く依存していることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の学術的意義は、微量代謝物測定とシングルセルゲノムとの情報を統合して、特定の共生微生物が宿主に与える影響を捉えることを狙った点にある。すなわち、本研究では最終代謝産物を定量的にとらえることにより、ゲノム解析において推定される代謝系の機能や代謝フローをより直接的に特徴づけることが可能である。さらに社会的意義として、本研究で期待される微生物代謝系が宿主に与えるインパクトに関する知見は、応用昆虫学のみならず微生物生態学や反芻動物を扱う畜産学などの関連分野にも学術的に大きな波及効果をもたらすことが期待される。

研究成果の概要（英文）：In this study, we examined differences in gut microbiota, gut metabolites, and gut protist metabolites in two populations of wood-feeding cockroaches, *Cryptocercus punctulatus* and *C. kyebangensis*, geographically isolated in North America and Asia, respectively. The results showed clear differences in the amount of metabolites in the hindgut between these populations. While the study was interrupted by the COVID pandemic, we examined the relationship between changes in gut microbiota and metabolite levels using local termites. We found that only certain gut microbes were highly dependent on the wood consumed by the termites.

研究分野：昆虫生理学

キーワード：昆虫科学 寄生・共生 木質代謝

1. 研究開始当初の背景

一般的にシロアリ類は木材家屋の重要な害虫と認識されている。これはシロアリ類が微生物との共生関係に依存しながら消化管内に極めて効率的な木材消化システムを構築すると同時に、窒素分に乏しい木材を主食としながらも微生物による窒素老廃物のリサイクルや空中窒素固定を利用したアミノ酸や補因子の生合成を通じて、木材に対して最適化された栄養戦略を進化させたことと密接に関係している。雑食性ゴキブリから分化したシロアリが木材を主食とするようになった因果関係の一つとして、後腸内にセルロースやヘミセルロースを分解する原生生物を共生させるようになったことが挙げられるが (Ni & Tokuda, 2013; Watanabe & Tokuda, 2010) 近年の研究ではこのような原生生物の細胞内に共生する細菌による還元的酢酸生成や空中窒素固定を介したアミノ酸や補因子の合成が宿主であるシロアリの栄養生理に大きなインパクトを与えていることが示唆されている (Yuki et al., 2015)。

シロアリ消化管内に分布する共生微生物の獲得は、シロアリがまだゴキブリから分化する以前の時代にまで遡ると考えられる。シロアリと姉妹群を形成する *Cryptocercus* 属の食性キゴキブリも後腸内にシロアリと極めて類似した原生生物叢を有しており (Yamin, 1979) 宿主昆虫・原生生物・原生生物細胞内共生細菌は概ね共進化関係にあることが示唆されている (Noda et al., 2007)。他方で、ほぼ全てのゴキブリは脂肪体にも細胞内共生細菌 (プラタバクテリウム) を保有し、宿主の窒素老廃物をリサイクルしてアミノ酸やビタミン類の合成を行っていることが知られている (Tokuda et al., 2013)。ところが、キゴキブリと原始的なムカシシロアリの細胞内共生細菌のゲノムサイズは他のゴキブリ類と比べて著しく縮小しており、ムカシシロアリ以外のシロアリでは共生細菌自体が消失する (Sabree et al., 2012)。研究代表者は新学術領域研究 (26117722) および基盤研究 B (26292177) による先行研究において、北米及び韓国産キゴキブリの細胞内共生細菌の比較ゲノム解析と腸内アミノ酸量の定量を行った。キゴキブリはアジアと北米の一部に隔離的に分布するが、これらのキゴキブリ (北米産 *C. punctulatus*, *C. clevelandi* および韓国産 *C. kyebangensis*) における細胞内共生細菌のゲノムサイズは著しく異なっていた。さらに我々は細胞内共生細菌におけるアミノ酸生合成遺伝子の欠失を伴うゲノム縮小と後腸内遊離アミノ酸量の増加との間に相関関係があることを見出した (Tokuda, 2016)。このことは後腸アミノ酸量の増加と宿主昆虫で発達した社会性行動による腸内微生物の安定的な受け渡し、窒素源を要求する細胞内共生系から空中窒素固定によるアミノ酸供給が可能な腸内共生系へと宿主の栄養的な依存関係の変化を促していることを示唆している。また、必須アミノ酸量の増加を含む腸内環境の変化は、キゴキブリの進化における腸内共生細菌叢の変化を反映していると考えられる。すなわち、同属でありながら腸内代謝物量が著しく異なる北米および韓国産キゴキブリは腸内代謝系の進化を探る上でもっとも適当なモデルであり、昆虫進化における腸内微生物叢の変化が宿主に与える影響という普遍的な疑問を客観的に評価できる可能性がある。

腸内細菌のほとんどは培養が不可能であり、これまで研究分担者の本郷はシングルセルゲノミクスを駆使してその役割を明らかにしてきた (Izawa et al., 2016; Kuwahara et al., 2016; Yuki et al., 2015; Hongoh et al., 2008a, b)。しかし、北米産キゴキブリの腸内からは 715 種類もの phylotypes が報告されており (Dietrich et al., 2014) これら全てを研究対象とすることは困難である。

キゴキブリにおいて、メジャーな集団を形成する腸内細菌は原生生物に内部・外部共生する形で分布していると考えられ (Ohkuma & Brune, 2011)、一種類の原生生物に共生する細菌の種類は 1 ~ 数種に限られる。北米産キゴキブリの共生原生生物は 12 属 21 種が報告されているが、そのうちの一部の原生生物においては、同属であればほぼ同じ細菌が共生している例も報告されている (Noda et al., 2006)。従って、アジアと北米のキゴキブリにおいて代謝産物量の差異の原因になっている原生生物を特定できれば、シングルセルゲノム解析は容易になる。なお、原生生物組成について、本研究対象とする予定の韓国産 *C. kyebangensis* においては記載報告がないものの、ロシアに分布する近縁種の *C. relictus* から 9 属 15 種が報告されている (Bobyleva 1975)。これらを参考に韓国産 *C. kyebangensis* における原生生物叢の同定と既存種との系統関係についても、本研究計画内で研究分担者の北出と共同で研究を実施する。

これまで後腸共生系を対象とした包括的なメタボローム解析は、研究代表者と研究分担者の木原らが共同で実施した 1 例 (Tokuda et al., 2014) 以外には世界的に見ても報告例はない。しかし、従来の解析法では mg 単位のサンプル量を必要とすることから個々の原生生物に焦点を当てることはできず、後腸全体の抽出物を解析対象とするメタ・メタボローム解析を行わざるを得なかった。ところが最近、研究分担者の木原と連携研究者の福田らは先行研究 (挑戦的萌芽研究 (25660054)) において、シロアリ共生原生生物を用いたシングルセルメタボローム解析技術を開発した。これはキャピラリー電気泳動質量分析 (CE-TOFMS) に基づいた手法であり、現在、原生生物のような微小単細胞生物を対象に定量的な代謝産物解析を行う唯一の手法である。

2. 研究の目的

本研究では前述の手法を応用し、計画期間内にキゴキブリ宿主間における各種の原生生物に

由来する代謝物の定量的比較を実施することで、アミノ酸生合成系の変化の原因となっている原生物種を特定することを試みた。次にその細胞内に共生する細菌叢と分布を明らかにし、シングルセルゲノムシーケンスを実施することで、キゴキブリの腸内共生系と代謝系の進化的なダイナミクスとそれが宿主に与えたインパクトを明らかにすることを目的とした。

本研究の独創性は、微量代謝物測定とシングルセルゲノムとの情報を統合して、特定の共生微生物が宿主に与える影響を捉えることができる点である。すなわち、本研究では最終代謝産物を定量的にとらえることにより、ゲノム解析において推定される代謝系の機能や代謝フローをより直接的に特徴づけることが可能である。これまでは必要サンプル量などの問題点に阻まれ、このような観点で昆虫の消化共生系の進化と変遷を理解しようとすることは不可能であったが、本研究では独自の研究手法を取り入れることで新たな研究の展開を可能にした。さらに本研究で期待される微生物代謝系が宿主に与えるインパクトに関する知見は、応用昆虫学のみならず微生物生態学や反芻動物を扱う畜産学などの関連分野にも学術的に大きな波及効果をもたらすことが期待される。本手法を用いた研究成果により、今後 1 細胞を用いてメタボロームとゲノムやトランスクリプトーム情報を連結することも可能となり、応用的価値も高い。例えば昆虫の菌細胞など、同じ組織に由来するにもかかわらず特徴的な違いを示すような細胞であれば、これまで実験が困難であった系であっても、レーザーマイクロダイセクションやフローサイトメータなどで特定部位の細胞を回収すれば、代謝物と発現遺伝子群との情報を比較解析することが可能となり、広く研究に役立つことが期待される。

3. 研究の方法

(1) 材料

韓国産キゴキブリ (*Cryptocercus kyebangensis*) については、本種に関して研究実績の豊富な江原大学の Yung Chul Park 教授の協力の下、五台山国立公園においてサンプリングを実施した (図 1a)。北米産キゴキブリ (*C. punctulatus*) は当該種のフィールド調査を長年実施しているノースカロライナ州立大学 Christine A. Nalepa 准教授と Aram Mikaelyan 助教の協力の下、ジョージア州の Black Rock Mountain 州立公園において採集した (図 1b)。

また、本研究期間中、コロナ禍による海外渡航の中断があり、スギオシロアリ (*Neotermes sugioi*) を用いた代替試験を行った。スギオシロアリは琉球大学構内の上原演習林において採集した。

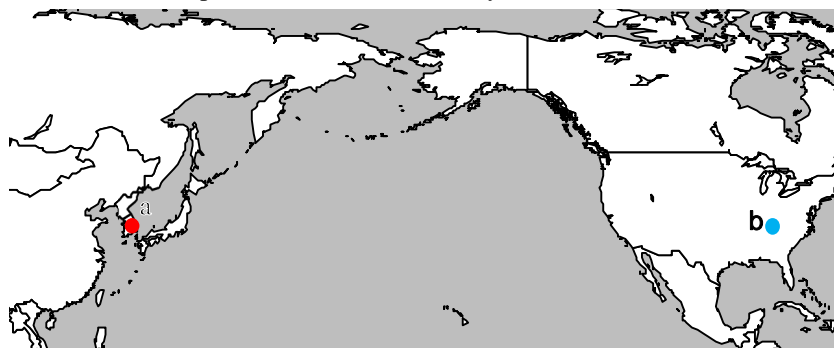


図 1 キゴキブリの採集地

(2) 原生物標本の作製

韓国産キゴキブリ (*C. kyebangensis*) および北米産キゴキブリ (*C. punctulatus*) より後腸を抽出した。Kitade et al. (1997)の方法に従い、後腸内の原生物についてプロタルゴール染色標本作製し、原生物の同定を行った。

(3) 代謝産物解析

中腸及び後腸内代謝産物の測定には、供試虫より抽出した中腸または後腸をマイクロチューブに集め、代謝産物抽出までディープフリーザー内に保管した。代謝産物測定用の原生物の調整は、次のように行った。キゴキブリより後腸を抽出し、腸内原生物を氷上で冷やした Solution U (Trager, 1934)に懸濁した。顕微鏡を用いて原生物種を確認し、目的の原生物をマイクロマニピュレーター (セルトラム vario, エッペンドルフ) を用いてマイクロチューブに回収した (図 2)。チューブ内の原生物を超音波破碎した後、ディープフリーザー内に保管した。各サンプルからの代謝産物の抽出と CE-TOFMS による測定は Ogawa et al. (2020)の方法に従った。

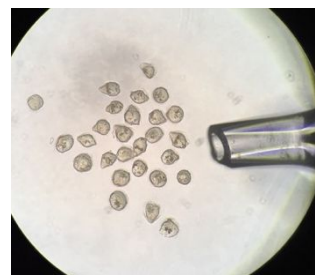


図 2 腸内原生物のマニピュレーション

(4) 微生物群集組成解析

供試虫の後腸より DNA を抽出し、原生物またはバクテリアの SSU rRNA 遺伝子断片を共通プライマーを用いて PCR により増幅した。インデックス PCR によりインデックス配列とアダプター配列を PCR 産物の両端に結合し、イルミナ社次世代シーケンサーにより (250 bp ペアエンド) 配列を決定した。デマルチプレックスした配列を Qiime2 パイプライン (DADA2 によるデノイズ、ASV 作製、SILVA138 データベースによる微生物群衆の同定、多様性解析) によって解析した。

(5) 酵素活性測定

スギオシロアリ後腸内酵素活性の測定は、Tokuda et al.(2004, 2005)および Arakawa et al. (2009) に準じて実施した。

4. 研究成果

(1) 韓国産キゴキブリ (*C. kyebangensis*) の原生生物組成について

キゴキブリ属ではこれまで、北米東部の *C. punctulatus* と北米西部の *C. clevelandi*、ロシア東部の *C. relictus* から共生原生生物が記載されているが、韓国の *C. kyebangensis* については原生生物の記載がなかった。韓国産のキゴキブリから調整した標本の検鏡の結果、本種の後腸には *Barbulanympha* 属、*Trichonympha* 属、*Eucononympha* 属、*Leptospiromyxa* 属、*Saccinobaculus* 属、*Notila* 属および、*Oxymonas* 属の原生生物が共生していることが明らかになった。原生生物の属組成から判断すれば、本種の原生生物組成は北米の 2 種とは大きく異なり、ロシア東部の *C. relictus* に比較的近いことが明らかとなった。最終的に *C. kyebangensis* より、11 属 15 種の原生生物の存在が確認された。

(2) キゴキブリ後腸の代謝産物解析

C. punctulatus および *C. kyebangensis* の後腸全体からの抽出物を調整し、それぞれについて CE-TOFMS を用いたメタボローム解析を行った。その結果、271 代謝産物が同定され、全体として地域集団間において後腸内代謝物量に明らかな差異が認められた。特に北米産キゴキブリと韓国産キゴキブリとの間で細胞内共生細菌が生産できる必須アミノ酸のうち、韓国産キゴキブリの細胞内共生細菌のみが生産可能なアミノ酸については、韓国産キゴキブリよりも米国産キゴキブリの後腸内により多く存在する傾向が認められた。この結果は両者で進化途上に後腸内または原生生物内に獲得したバクテリア叢の違いを反映していることが期待され、結果的に細胞内共生細菌のゲノム縮小進化に影響を与えた可能性も考えられた。その他のアミノ酸量の違いについては、これらの地域間で明らかな傾向は認められなかった。

(3) キゴキブリ後腸内原生生物の代謝産物解析

本研究ではキゴキブリ後腸内に分布する各種原生生物の代謝産物について解析を予定していたが、令和元年度末よりまん延を始めたコロナ禍の影響により、海外サンプリングの中断を余儀なくされることになった。そのため、原生生物の代謝産物測定から共生細菌のシングルセルゲノミクス解析までの計画は大幅な遅れを伴うことになり、現時点でもまだ解析が続いている。そのため、ここでは現時点までの解析結果を概説する。

韓国産キゴキブリの後腸より、3 属 3 種 (*Trichonympha* sp.1, *Eucononympha* sp. および *Barbulanympha* sp.) の原生生物を単離し、CE-TOFMS を用いて代謝産物を測定した。その結果、後腸全体の代謝産物の約 25% にあたる合計 66 代謝産物が検出された。このうちアスパラギンやトリプトファンなど一部のアミノ酸については、ほとんどのサンプルから検出されなかった。このことから解析に用いた原生生物細胞において、比較的検出の容易なアミノ酸と検出の難しいアミノ酸とに大別できることが示唆された。得られた定量データを主成分分析によって解析した結果、サンプル内のデータのばらつきが大きく、各原生生物間で検出される代謝産物の種類と量については明確な結果の差異は認められなかった (図 3)。データのばらつきに影響を与えた要因についてさらに検討したところ、解析に用いた原生生物の細胞数が結果に大きな影響を与えている可能性が示唆された。これらの解析結果を踏まえて、米国産キゴキブリ (*C. punctulatus*) については、韓国産キゴキブリの原生生物と比較可能であると判断された 2 種の *Trichonympha* 属原生生物について比較解析を行うこととした。最終的に、*Trichonympha acuta* および、*T. lata* に *Barbulanympha* sp. を加えた 3 種類の原生生物抽出サンプルについて各 5 ~ 6 グループの代謝産物解析用サンプルを調整した。これらのサンプルについては現在、CE-TOFMS による解析を実施している。

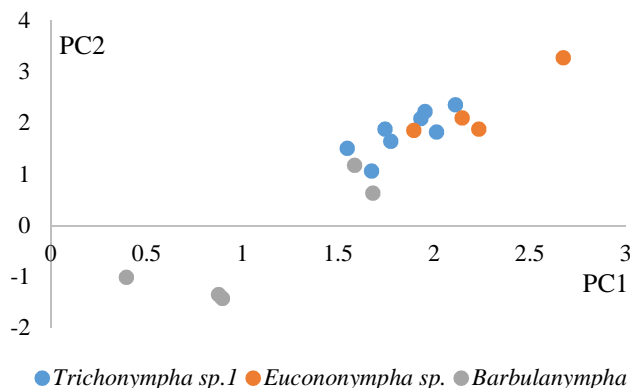


図 3 サンプル間における代謝産物量のバラツキ

(4) キゴキブリの後腸内原生生物に共生するバクテリア叢の解析

キゴキブリの後腸内原生生物を単離し、16SrRNA 遺伝子のアンプリコン解析を進めたところ、日和見共生と思われる細胞外共生細菌 (*Endomicrobium*, *Deferribacteres*, *Bacteroidales* など) が多く、細胞内共生バクテリアと思われるものについてもシロアリの原生生物で優先しているバクテリアとは大きく異なる種類 (*Rickettsiales*, *Verrucomicrobia*, *Mycoplasma* など) が優占している

ことが明らかとなった。現在、これらの共生バクテリアについて、シングルゲノム解析を実施している。

(5) スギオシロアリの後腸内微生物の動態

コロナ禍の影響により研究期間の後半において海外サンプリングが不可能となったため、従来の研究計画とは異なる角度から共生微生物が宿主に与える影響を解析することにした。ここでは沖縄県内に分布するスギオシロアリを用いて、共生微生物群集の人工的な改変操作と、共生微生物群集の変化によって生ずる腸内代謝産物の変化を網羅的に解析した。

シロアリに木材以外の糖基質（アガロース、デンプン）を摂食させたところ、シロアリ腸内の原生生物数は木材を摂食するシロアリに比べて有意に低下した。一旦原生生物数が減少すると、その後の木材の摂食によって原生生物数が回復することはなかったが、元のコロニー由来の個体との栄養交換によって原生生物数が有意に増加した。そこで、副基体類原生生物用の 18S rRNA 遺伝子用プライマーによって増幅された DNA 断片に含まれる各原生生物の配列の相対存在量を検討したところ、アガロースやデンプンの摂食によって *Foania* 属及び *Devescovina* 属原生生物はほぼ消失した。木材の摂食によってこれらの原生生物の相対存在量が再回復することはなかったが、元のコロニー由来の個体との栄養交換によってこれらの原生生物は再度獲得された。このことから、スギオシロアリ腸内においてこれらの原生生物の多くはシロアリが摂食する木材に強く依存していることが示唆された。

その反面、バクテリア組成は原生生物組成に比べると明らかな変化は認められなかったが、原生生物数と同様な増減があることが qPCR によって示唆された。木質消化酵素の活性は原生生物の増減と同調した変化をしており、さらに代謝産物解析を行ったところ、無処理の後腸と原生生物を再獲得した後腸内代謝産物量との間には正の相関関係があり、微生物除去処理によって失われた代謝機能の少なくとも一部は、栄養交換行動を介した微生物の再獲得によって回復することが示唆された（図4）。

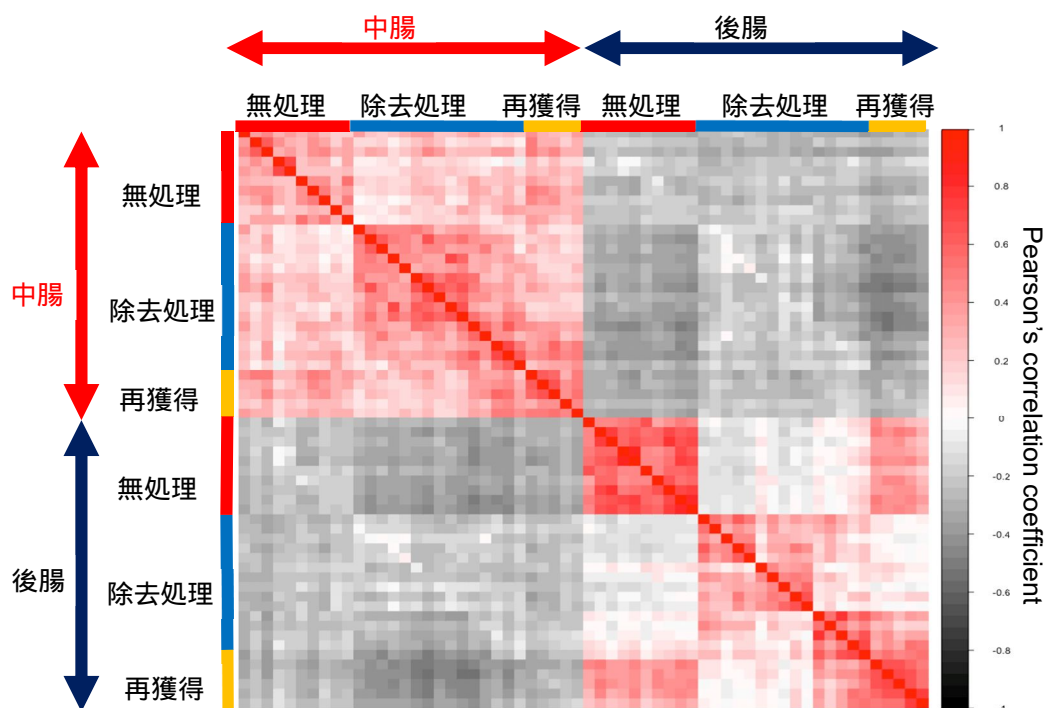


図4 中腸・後腸および各処理区間での代謝産物量の相関解析

< 引用文献 >

Arakawa et al (2009) *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 73, 710-718; Bobyleva (1975) *Acta Protozool.* 14, 109-160; Dietrich et al. (2014) *Appl. Environ. Microbiol.* 80, 2261-2269; Hongoh et al. (2008a) *Science* 322, 1108-1110; Hongoh et al. (2008b) *PNAS* 105, 5555-5560; Izawa et al. (2016) *Genome Biol. Evol.* 8, 3099-3107; Kitade et al. (1997) *Sociobiology* 30, 161-167; Kuwahara et al. (2017) *ISME J.* 11, 766-776; Ni & Tokuda (2013) *Biotechnol. Adv.* 31, 838-850; Noda et al. (2006) *Environ. Microbiol.* 8, 11-20; Noda et al. (2007) *Mol. Ecol.* 16, 1257-1266; Ogawa et al. (2020) *Sci. Rep.* 10, 19554; Ohkuma & Brune (2011) In *Biology of Termites: A Modern Synthesis*, Springer, pp. 413-438; Sabree et al. (2012) *Appl. Environ. Microbiol.* 78, 204-210; Tokuda et al. (2004) *Mol. Ecol.* 13, 3219-3228; Tokuda et al. (2005) *Physiol. Entomol.* 30, 372-380; Tokuda et al. (2013) *Biol. Lett.* 9, 20121153; Tokuda et al. (2014) *Proc. R. Soc. B* 281, 20140990; Tokuda (2016) XXV International Congress of Entomology, Orlando, FL, USA; Trager (1934) *Biol. Bull.* 66, 182-190; Watanabe & Tokuda (2010) *Annu. Rev. Entomol.* 55, 609-632; Yamin (1979) *Sociobiology* 4, 1-119; Yuki et al. (2015) *Environ. Microbiol.* 17, 4942-4953.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計18件（うち査読付論文 16件 / うち国際共著 9件 / うちオープンアクセス 10件）

1. 著者名 Kitamoto Marina, Tokuda Gaku, Watanabe Hirofumi, Arioka Manabu	4. 巻 474
2. 論文標題 Characterization of CBM36-containing GH11 endoxylanase NtSymX11 from the hindgut metagenome of higher termite <i>Nasutitermes takasagoensis</i> displaying prominent catalytic activity	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Carbohydrate Research	6. 最初と最後の頁 1~7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.carres.2019.01.003	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 Hojo Masaru, Shigenobu Shuji, Maekawa Kiyoto, Miura Toru, Tokuda Gaku	4. 巻 111
2. 論文標題 Duplication and soldier-specific expression of geranylgeranyl diphosphate synthase genes in a nasute termite <i>Nasutitermes takasagoensis</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Insect Biochemistry and Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 103177 ~ 103177
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ibmb.2019.103177	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 Tokuda Gaku	4. 巻 57
2. 論文標題 Plant cell wall degradation in insects: Recent progress on endogenous enzymes revealed by multi-omics technologies	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Advances in Insect Physiology	6. 最初と最後の頁 97 ~ 136
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/bs.aiip.2019.08.001	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 Kinjo Yukihiko, Bourguignon Thomas, Tong Kwei Jun, Kuwahara Hirokazu, Lim Sang Jin, Yoon Kwang Bae, Shigenobu Shuji, Park Yung Chul, Nalepa Christine A, Hongoh Yuichi, Ohkuma Moriya, Lo Nathan, Tokuda Gaku	4. 巻 10
2. 論文標題 Parallel and Gradual Genome Erosion in the Blattabacterium Endosymbionts of <i>Mastotermes darwiniensis</i> and <i>Cryptocercus</i> Wood Roaches	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 1622 ~ 1630
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evy110	査読の有無 有
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）	国際共著 該当する

1. 著者名 Tokuda Gaku, Mikaelyan Aram, Fukui Chiho, Matsuura Yu, Watanabe Hirofumi, Fujishima Masahiro, Brune Andreas	4. 巻 115
2. 論文標題 Fiber-associated spirochetes are major agents of hemicellulose degradation in the hindgut of wood-feeding higher termites	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 E11996 ~ E12004
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1810550115	査読の有無 有
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)	国際共著 該当する

1. 著者名 徳田 岳	4. 巻 68 (3)
2. 論文標題 シロアリ消化システムの変遷	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 生物科学	6. 最初と最後の頁 142-153
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 徳田 岳	4. 巻 52 (7)
2. 論文標題 シロアリ社会性の発達と木質消化	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 38-40
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 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 Takeuchi Mariko, Kuwahara Hirokazu, Murakami Takumi, Takahashi Kazuki, Kajitani Rei, Toyoda Atsushi, Itoh Takehiko, Ohkuma Moriya, Hongoh Yuichi	4. 巻 14
2. 論文標題 Parallel reductive genome evolution in <i>Desulfovibrio</i> ectosymbionts independently acquired by <i>Trichonympha</i> protists in the termite gut	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The ISME Journal	6. 最初と最後の頁 2288 ~ 2301
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41396-020-0688-1	査読の有無 有
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)	国際共著 -

1. 著者名 Bourguignon Thomas, Kinjo Yukihiro, Villa-Martin Paula, Coleman Nicholas V., Tang Qian, Arab Daej A., Wang Zongqing, Tokuda Gaku, Hongoh Yuichi, Ohkuma Moriya, Ho Simon Y.W., Pigolotti Simone, Lo Nathan	4. 巻 30
2. 論文標題 Increased Mutation Rate Is Linked to Genome Reduction in Prokaryotes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3848 ~ 3855.e4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2020.07.034	査読の有無 有
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)	国際共著 該当する

1. 著者名 Tokuda Gaku	4. 巻 23
2. 論文標題 Origin of symbiotic gut spirochetes as key players in the nutrition of termites	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 4092 ~ 4097
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1462-2920.15625	査読の有無 有
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)	国際共著 -

1. 著者名 Kinjo Yukihiro, Lo Nathan, Martin Paula Villa, Tokuda Gaku, Pigolotti Simone, Bourguignon Thomas	4. 巻 38
2. 論文標題 Enhanced Mutation Rate, Relaxed Selection, and the "Domino Effect" are associated with Gene Loss in Blattabacterium, A Cockroach Endosymbiont	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 3820 ~ 3831
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/molbev/msab159	査読の有無 有
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)	国際共著 該当する

1. 著者名 Che Yanli, Deng Wenbo, Li Weijun, Zhang Jiawei, Kinjo Yukihiro, Tokuda Gaku, Bourguignon Thomas, Lo Nathan, Wang Zongqing	4. 巻 166
2. 論文標題 Vicariance and dispersal events inferred from mitochondrial genomes and nuclear genes (18S, 28S) shaped global Cryptocercus distributions	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107318 ~ 107318
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympev.2021.107318	査読の有無 有
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)	国際共著 該当する

1. 著者名 Igai Katsura, Kitade Osamu, Fu Jieyang, Omata Kazumi, Yonezawa Takahiro, Ohkuma Moriya, Hongoh Yuichi	4. 巻 31
2. 論文標題 Fine scale genetic diversity and putative ecotypes of oxymonad protists coinhabiting the hindgut of Reticulitermes speratus	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	6. 最初と最後の頁 1317 ~ 1331
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mec.16309	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 Shigenobu Shuji, Hayashi Yoshinobu, Watanabe Dai, Tokuda Gaku 他	4. 巻 119
2. 論文標題 Genomic and transcriptomic analyses of the subterranean termite Reticulitermes speratus : Gene duplication facilitates social evolution	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 e2110361119
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2110361119	査読の有無 有
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)	国際共著 -

1. 著者名 Arora Jigyasa, Kinjo Yukihiro, Sobotnik Jan, Bucek Alea, Clitheroe Crystal, Stiblik Petr, Roisin Yves, Zifcakova Lucia, Park Yung Chul, Kim Ki Yoon, Sillam-Dusses David, Herve Vincent, Lo Nathan, Tokuda Gaku, Brune Andreas, Bourguignon Thomas	4. 巻 10
2. 論文標題 The functional evolution of termite gut microbiota	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Microbiome	6. 最初と最後の頁 78
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40168-022-01258-3	査読の有無 有
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)	国際共著 該当する

1. 著者名 Kinjo Yukihiro, Bourguignon Thomas, Hongoh Yuichi, Lo Nathan, Tokuda Gaku, Ohkuma Moriya	4. 巻 10
2. 論文標題 Coevolution of Metabolic Pathways in Blattodea and Their Blattabacterium Endosymbionts, and Comparisons with Other Insect-Bacteria Symbioses	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Microbiology Spectrum	6. 最初と最後の頁 e02779-22
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/spectrum.02779-22	査読の有無 有
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)	国際共著 該当する

1. 著者名 Noda Satoko, Kitade Osamu, Jasso Selles Daniel E., Taerum Stephen J., Takayanagi Miki, Radek Renate, Lo Nathan, Ohkuma Moriya, Gile Gillian H.	4. 巻 70
2. 論文標題 Molecular phylogeny of Spirotrichonympha (Parabasalia) with emphasis on Spironympha, Spirotrichonympha, and three new genera Pseudospironympha, Nanospironympha, and Brugerollina	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Eukaryotic Microbiology	6. 最初と最後の頁 e12967
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeu.12967	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 徳田 岳, Gillian Gile	4. 巻 177
2. 論文標題 イエシロアリの共生原生動物の再分類	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 しるあり	6. 最初と最後の頁 42 ~ 44
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 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 該当する

〔学会発表〕 計18件 (うち招待講演 5件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 徳田 岳・関根麗子・福田真嗣
2. 発表標題 スギオシロアリにおける後腸内微生物群集の実験的改変と腸内代謝物の変化
3. 学会等名 日本微生物生態学会第35回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Gaku Tokuda
2. 発表標題 Relationship between microbial structure and metabolic activities in the termite, Neotermes sugioi
3. 学会等名 19th Congress of the International Union for the Study of Social Insects (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Tokuda, G., Kihara, K., Kitade, O., Fukuda, S.
2. 発表標題 Metabolomic profiles in the hindguts of the wood-feeding cockroaches collected from East Asia and North America
3. 学会等名 XXVI International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸岡 直弥, 猪飼桂, 工藤 凜平, 小野内 思有, 桑原 宏和, 大熊 盛也, 本郷 裕一
2. 発表標題 キゴキブリ腸内原生物に共生する細菌の群集構造及び局在の解析
3. 学会等名 日本微生物生態学会第35回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 徳田 岳・関根麗子
2. 発表標題 シロアリ後腸内微生物叢の実験的改変と後腸内生理活性の変化
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Bourguignon, T., Arora, J., Kinjo, Y., Sobotnik, J., Bucek, A., Stiblik, P., Roisin, Y., Zifcakova, L., Park, Y. C., Kim, K. Y., Sillam-Dusses, D., Herve, V., Lo, N., Tokuda, G., Brune, A.
2. 発表標題 The functional evolution of termite gut microbiota
3. 学会等名 日本微生物生態学会第34回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 徳田 岳・関根麗子
2. 発表標題 下等シロアリの腸内微生物改変の試み
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 徳田 岳
2. 発表標題 シロアリの木材消化における宿主と腸内微生物の役割分担
3. 学会等名 第2回オンライン基礎昆虫学会議（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 徳田 岳
2. 発表標題 シロアリと腸内微生物による木材消化の仕組み
3. 学会等名 日本土壤動物学会第42回大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 徳田 岳・木原久美子・北出 理・福田真嗣
2. 発表標題 キゴキブリ共生原生生物の機能理解に向けたメタボローム解析の試み
3. 学会等名 令和2年度蚕糸・昆虫機能利用学術講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 徳田 岳
2. 発表標題 タカサゴシロアリ後腸内の木片に付着したバクテリア群集間における木質分解酵素遺伝子の差異
3. 学会等名 第64回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Gaku Tokuda
2. 発表標題 A division of labor between termites and the gut symbionts for lignocellulose degradation
3. 学会等名 OIST Mini Symposium “Ecology and Evolution of Termite Gut Microbes” (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tokuda, G., Mikaelyan, A., Fukui, C., Matsuura, Y., Watanabe, H., Fujishima, M., Brune, A.
2. 発表標題 Spirochaetes contribute to xylan degradation in the hindgut of wood-feeding higher termites
3. 学会等名 The 17th International Symposium on Microbial Ecology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tokuda, G.
2. 発表標題 Transition of symbiotic lifestyles by gene loss or gain: Blattabacterium in cockroaches-lower termites and spirochetes in higher termites
3. 学会等名 Max Planck Institute Seminar Series in Molecular, Cellular, and Environmental Microbiology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 徳田 岳
2. 発表標題 シロアリと腸内微生物による木材の消化と共生
3. 学会等名 日本微生物生態学会第32回大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 徳田 岳・木原久美子・福田真嗣
2. 発表標題 地域集団間におけるキゴキブリ腸内代謝物量の予備的検討
3. 学会等名 第63回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 北出 理・Yung Chul Park・徳田 岳
2. 発表標題 韓国産キゴキブリCryptocercus kyebangensisの共生原生生物組成
3. 学会等名 日本生態学会第65回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 金城幸宏・Thomas Bourguignon・本郷裕一・Nathan Lo・徳田 岳
2. 発表標題 ムカシシロアリおよびキゴキブリの細胞内共生細菌ゲノムの平行退縮進化
3. 学会等名 平成30年度 蚕糸・昆虫機能利用学術講演会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
研究分担者	木原 久美子 (Kihara Kumiko) (50622916)	熊本高等専門学校・拠点化プロジェクト系地域協働プロジェクトグループ・准教授 (57403)	
研究分担者	北出 理 (Kitade Osamu) (80302321)	茨城大学・理工学研究科(理学野)・教授 (12101)	
研究分担者	福田 真嗣 (Fukuda Shinji) (80435677)	慶應義塾大学・政策・メディア研究科(藤沢)・特任教授 (32612)	
研究分担者	本郷 裕一 (Hongoh Yuichi) (90392117)	東京工業大学・生命理工学院・教授 (12608)	

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			
ドイツ	Max Planck Institute			
米国	North Carolina State University			
韓国	江原大学校			
アメリカ合衆国	Vanderbilt University			