

令和 4 年 9 月 6 日現在

機関番号：82626

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2017～2021

課題番号：17H06388

研究課題名(和文) 昆虫 微生物共生可能性の探索と分子基盤の解明

研究課題名(英文) Evolvability and mechanism of insect-microbe association

研究代表者

深津 武馬 (Fukatsu, Takema)

国立研究開発法人産業技術総合研究所・生命工学領域・首席研究員

研究者番号：00357881

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 114,200,000円

研究成果の概要(和文)：高度な共生関係が具体的にどのように始まり成立したのかは、共生進化を理解するうえで未解明の重要な問題である。本研究では、チャバネアオカメムシの腸内共生器官および共生細菌を主要モデル系として、「難培養性必須共生細菌」「培養可能必須共生細菌」「環境中の共生可能細菌」「環境中の潜在的共生細菌」といった共生進化の諸段階にある細菌群を大規模に探索し、さらにカメムシ類その他の昆虫類についても共生微生物系の探索をおこない、それらを多角的なアプローチから比較解析することにより、共生関係成立の条件、可能性、促進要因、制約機構に洞察を与え、共生進化の起源、過程、機構の実証的な理解をもたらす数々の重要な知見を得た。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、宿主昆虫の自然集団において、自由生活性細菌から培養可能共生細菌、そして難培養性共生細菌に至る共生進化の各段階を同定することに成功した。さらにその過程において、反復配列増幅、ゲノム構造の不安定化(逆位、欠失等の頻発)、ゲノム縮小、反復配列減少、ゲノム構造の最安定化が起こることを、大規模な共生細菌比較ゲノムデータにより示した。共生器官の詳細な形成過程、共生細菌感染に対する反応、共生特異性を規定する発生段階および組織部位などについても重要な新知見を得ており、共生細菌側のみならず宿主昆虫側においても、共生関係の成立および維持に関わる細胞・分子レベルの機構の理解に道筋をつけることができた。

研究成果の概要(英文)：How sophisticated symbiotic associations have been established is an unresolved question in understanding the evolution of symbiosis. Here we investigated the midgut symbiotic organ and the gut symbiotic bacteria of the stinkbug *Plautia stali* as a model system. In natural populations of *P. stali* and their habitats, we extensively surveyed, identified and characterized “uncultivable obligatory symbiotic bacteria”, “cultivable obligatory symbiotic bacteria”, “cultivable free-living symbiotic bacteria” and “environmental potential symbiotic bacteria”, which are at different levels of symbiotic evolution. We also surveyed diverse stinkbugs and other insects for their microbial symbiotic systems. By comparing and analyzing them using a variety of techniques, we gained insight into the conditions, possibilities, drivers, and constraints for establishment and maintenance of symbiosis, shedding new light on the origin, processes, and mechanisms underpinning the evolution of symbiosis.

研究分野：進化生物学

キーワード：共生 微生物 昆虫 進化可能性

1. 研究開始当初の背景

国際的にみて、ヒトを含む動植物と微生物の共生関係の研究は、近年大きな展開を見せているが、それら従来の共生研究はほぼすべて、すでに確立した共生関係を対象としたものであった。しかし、どんな高度に特殊化した共生微生物も、最初は自由生活をしていたはずである。高度な共生関係が具体的にどのように始まり成立したのかは、共生進化を理解するうえで未解明の重要な問題である。近年の研究により、特定の宿主生物、例えば半翅目昆虫のチャバネアオカメムシなどに潜在的な共生能力を有する自由生活性細菌が、環境中に普遍的に存在することがわかってきた (ex. Hosokawa *et al.* 2016 *Nat Microbiol*)。このような宿主-微生物系に注目することにより、共生進化の起源、過程、機構に実証的に迫ることができるという着想に至った。

2. 研究の目的

そこで本研究では、チャバネアオカメムシの腸内共生器官および共生細菌を主要モデル系として、「難培養性必須共生細菌」「培養可能必須共生細菌」「環境中の共生可能細菌」「環境中の潜在的共生細菌」といった共生進化の諸段階にある細菌群を大規模に探索し、それらの性状、ゲノム、生物機能、共生機構などを比較解析する取り組みにより、共生進化の条件や可能性、さらにはその促進要因や制約機構の理解をめざす。

3. 研究の方法

主要モデル系としてはチャバネアオカメムシを設定し、共生進化の異なる段階にあると考えられる共生細菌 (反復配列や偽遺伝子を蓄積しているがゲノム縮小は進んでいない難培養性必須共生細菌 *Pantoea sp. A*, ゲノム縮小が相当に進んだ難培養性必須共生細菌 *Pantoea sp. B*, ゲノムは縮小しておらず共生も自由生活もできる培養可能必須共生細菌 *Pantoea spp. C, D, E, F*, 自然界で共生状態で見つかることはないが実験的に感染させるとカメムシの成長を支える能力をもつ環境中の潜在的共生細菌) を日本中のカメムシおよび生息地の土壌から収集し、ゲノム決定および比較解析、RNA-seq および比較トランスクリプトーム解析、微生物学、組織学、形態形成、操作実験、感染操作、分子遺伝学、分子生物学的などの多角的なアプローチを統合して解析する。また、他にも共生可能性進化実験モデルとして有用な可能性のあるカメムシ類およびその他の昆虫類について、収集および解析を進めることにより、共生関係の多様性および共通性への洞察を得る。

4. 研究成果

- (1) 主要モデル系のチャバネアオカメムシについて、野外採集による試料収集、実験室飼育維持手法の確立 (無菌飼育系の開発 Nishide *et al.* 2017 *Appl Entomol Zool*; 経口 RNAi 法の検討 Nishide *et al.* 2021 *PLoS One*)、共生細菌の同定、単離、培養、機能解析、宿主昆虫の表現型評価 (体色計測解析ソフトの開発 Tanahashi & Fukatsu 2018 *Entomol Sci*) などを推進した。
- (2) チャバネアオカメムシの中腸共生器官の形態形成および発生過程について詳細な記載を実施し、新規モデル系としての基盤を構築した (Oishi *et al.* 2019 *Zool Let*) (図 1)。
- (3) チャバネアオカメムシの免疫系について、Toll 経路と Imd 経路が分離せず相互作用があることを明らかにし、共生細菌や病原細菌との関係解明の基盤を整備した (Nishide *et al.* 2019 *Proc R Soc B*) (図 2)。
- (4) チャバネアオカメムシの共生細菌除去幼虫を日本各地から採取した土壌試料に曝露して、細菌感染により成長できた個体をスクリーニングすることで、環境中に存在する共生可能細菌群の網羅的な探索、分離、同定を行った。
- (5) 得られた共生可能細菌系統について順次ゲノム配列決定、感染宿主カメムシの中腸共生器官の RNA-seq を行い、細菌側と宿主側のそれぞれについて、高発現している遺伝子群や共生能力に関わる可能性のある遺伝子群を同定し、特に高発現しているものや興味深い機能を有することが予想されるものについて機能解析を実施した。
- (6) 共生細菌比較ゲノム解析により、環境中の培養可能共生細菌はゲノムシンテニーが安定であり、典型的な自由生活性細菌と同様のゲノム構造を示すのに対し、難培養性共生細菌で

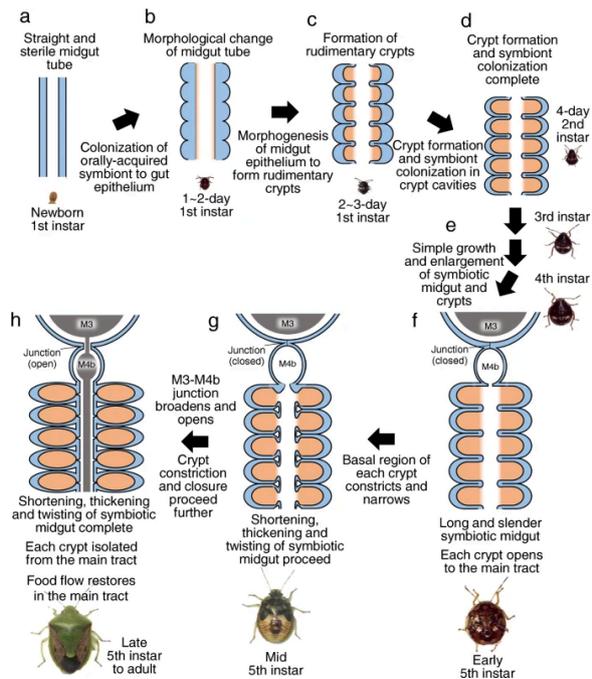


図 1 : チャバネアオカメムシの中腸共生器官の幼虫から成虫への発生過程における形態形成。

ゲノム縮小が進んでいないものについては、ゲノム内に反復配列や偽遺伝子が蓄積し、逆位や欠失が頻発するなどゲノム構造が高度な多様性を示すこと (図3)、一方で難培養性共生細菌でゲノム縮小が進んだものについては、ゲノム構造にそれほどまでの多様性は見られないことを示し、共生進化の段階に伴うゲノム構造の不安定化および縮小の過程を反映していることを示唆した。

(7) チャバネアオカメムシの共生器官末端盲嚢部で高発現し、共生細菌の垂直伝達に関与すると予想される新規ムチン様タンパク質を同定した (Moriyama *et al.* 2022 *Sci Rep*) (図4)。

(8) チャバネアオカメムシ地域個体群と難培養共生細菌、培養可能共生細菌、潜在的共生細菌の共進化、感染適合性、感染能比較などの実験生理学的な解析を推進した。

(9) チャバネアオカメムシその他のカメムシ類について、難培養共生細菌、培養可能共生細菌、潜在的共生細菌を同定して、培養性、資化能力、細胞形態、運動性 (図5) などの比較解析を推進し、共生進化レベルとの相関関係について検討した。

(10) 異なるレベルの共生能力を示す難培養共生細菌、培養可能共生細菌、潜在的共生細菌を共生細菌除去幼虫に感染させることにより、感染密度、局在、垂直感染率、宿主共生器官の形態や大きさ (図6) などの表現型効果を定量的に評価して、解析を行った。

(11) チャバネアオカメムシ本土集団の難培養共生細菌 A と、チャバネアオカメムシ沖縄集団の難培養共生細菌 B の間で、共生細菌除去、移植、交換等の実験生物学的なアプローチから、宿主-共生細菌間の共進化および特異性について検討を行ない、1令幼虫の中腸 M4 部位への定着・増殖が特異性を規定することを明らかにした (図7)。

(12) チャバネアオカメムシ本土系統と沖縄系統の交配実験、共生細菌 A および B の定着率を指標にした RAD-seq QTL 解析により、共生特異性に関わる宿主側遺伝子の探索を実施した (図8)。

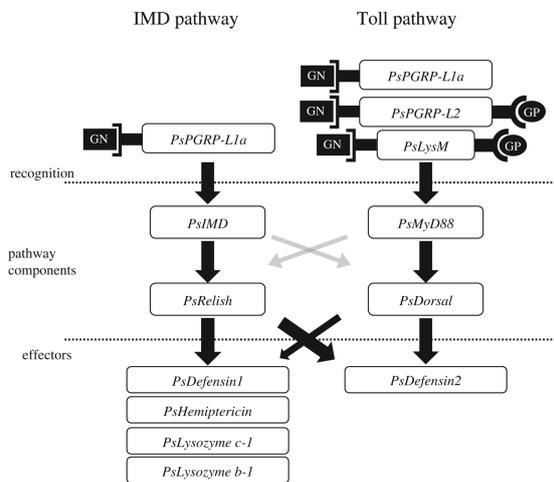


図2: チャバネアオカメムシの自然免疫系を構成する Toll 経路と IMD 経路のクロストーク。

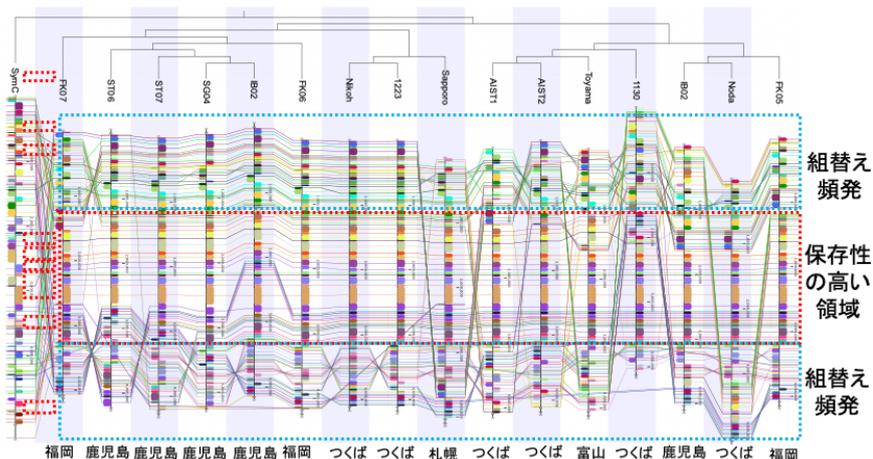
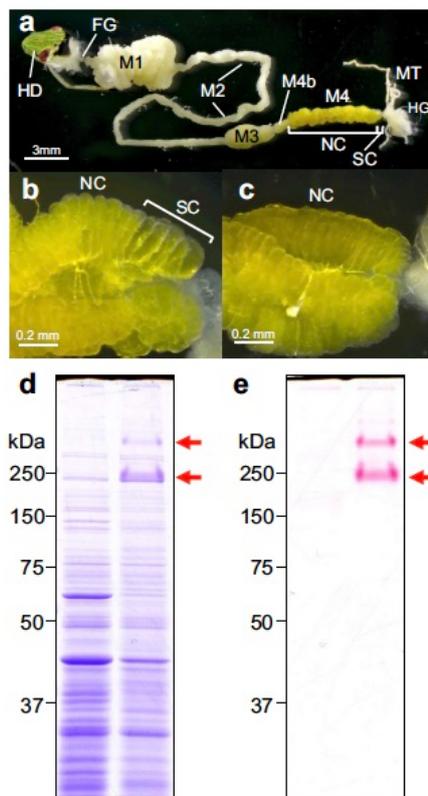


図3: 日本本土各地由来のチャバネアオカメムシ難培養共生細菌 *Pantoea* sp. A のゲノム比較。驚いたことに、同所的な集団由来の個体間においても、ゲノム内組み換えによるものと思われる顕著なゲノム構造の多型が見られた。ゲノム中に保存的領域と組換え頻発領域が同定された。

図4: (a) チャバネアオカメムシ雌成虫の摘出消化管全景。後方の M4 が中腸共生器官、最後部の SC が末端膨大盲嚢である。(b) 雌成虫の中腸共生器官の最後部には膨大盲嚢が発達する。(c) オス成虫の中腸共生器官の最後部にそのような特殊化は見られない。(d) 雌成虫の中腸共生器官の通常盲嚢 (左レーン) と膨大盲嚢 (右レーン) のタンパク質の SDS ポリアクリルアミドゲル電気泳動像。CBB 全タンパク質染色。(e) 同じ試料の PAS 多糖染色。膨大盲嚢に特異的かつ量的に顕著な糖タンパク質のバンドが検出される (赤矢印)。略号: FG, 前腸; HD, 頭部; HG, 後腸; M1, M2, M3, M4b, 中腸 M1, M2, M3, M4b 領域; M4, 中腸 M4 領域 (=共生器官); MT, マルピーギ管; NC, 通常盲嚢; SC, 膨大盲嚢。



(13) 他にも共生可能性進化実験モデルとして有用な可能性のあるカメムシ類およびその他の昆虫類について、野外採集による試料収集、実験室飼育維持手法の確立、共生細菌の同定、単離、培養、機能解析、宿主昆虫の表現型評価などを推進した (キンカメムシ類 Hosokawa *et al.* 2019 *Appl Entomol Zool*; ノコギリカメムシ類 Nishino *et al.* 2021 *Zool Sci*; ナガシクタイ類 Okude *et al.* 2017 *Zool Let*; ホソヒラタムシ類 Hirota *et al.* 2017 *mBio*; ハムシ類 Fukumori *et al.* 2022 *mBio*; ヒメトゲムシ類 Hirota *et al.* 2020 *Front Microbiol*; ゴキブリ類 Noda *et al.* 2020 *Zool Sci*)。

(14) ネクイハムシ類のゲノム縮小腸内共生細菌 *Macrolepicola* の比較ゲノムおよび機能解析をおこない、寄主植物の根から汁を吸う幼虫では必須アミノ酸供給を、食葉性の成虫ではペクチン分解酵素供給をそれぞれ行うという、生活史の中での共生細菌の多機能性を解明した (Reis *et al.* 2020 *Nat Commun*)。

図 6: 潜在的共生細菌の感染によるチャバネアオカメムシ中腸共生器官の形態異常。本来の共生細菌である *Pantoea* sp. A 感染虫の盲嚢は均一かつ滑らかな盲嚢が 4 列に配列する構造であるが、潜在的共生細菌 X1a 系統に感染させた虫の盲嚢は形も大きさも不揃いかつ不均一になり、非共生細菌の感染、相互作用によって宿主の形態形成が揺らぎ、不安定化する可能性が示唆された。

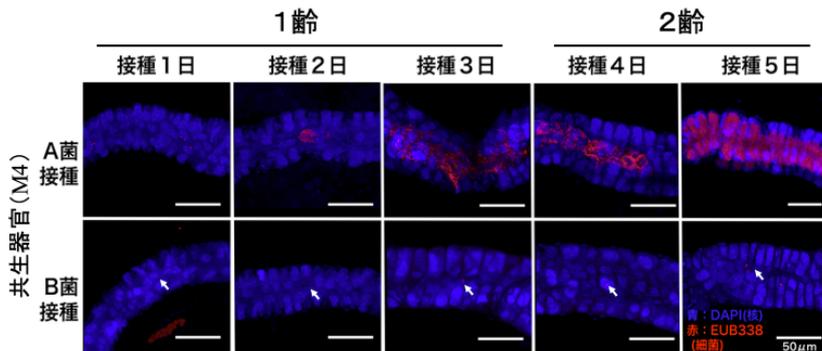


図 8: チャバネアオカメムシ本州系統および南西諸島系統を交配した F1 世代の摘出中腸共生器官の外観。交配の組み合わせごとに共生細菌の定着状態が異なるのが観察された。F2 世代の表現型の解析が進行中である。

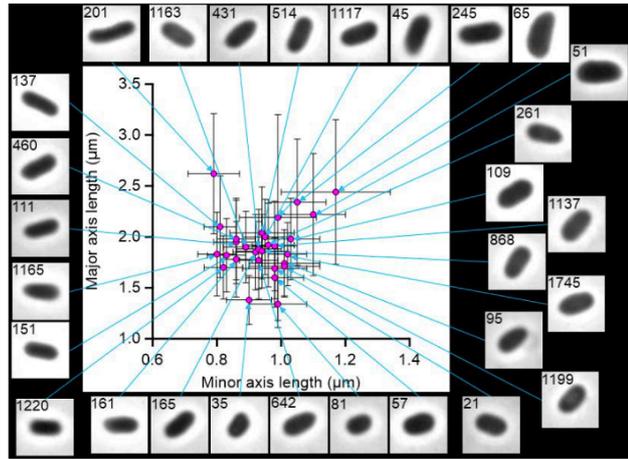
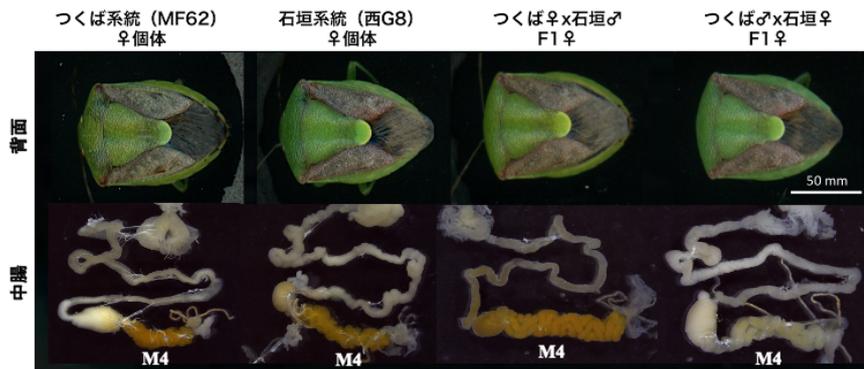


図 5: チャバネアオカメムシおよび環境土壌由来の培養可能共生細菌 *Pantoea* sp. C 各系統の形態計測。長径と縦軸、短径を横軸にプロットした図を中央に、各細菌系統の典型的な位相差顕微鏡像を周囲に示す。

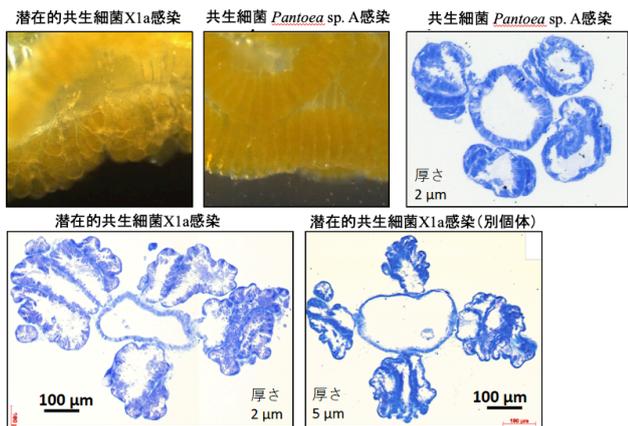


図 7: チャバネアオカメムシ難培養共生細菌 *Pantoea* sp. A, B の感染置換実験。カメムシ本州系統の無菌孵化幼虫に経口摂取させると、本来の共生細菌 A は共生器官 M4 領域の盲嚢内に定着して増殖するのに対して、カメムシ南西諸島系統由来の共生細菌 B は盲嚢に到達するものの増殖することができない。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計29件（うち査読付論文 29件 / うち国際共著 8件 / うちオープンアクセス 22件）

1. 著者名 Harumoto Toshiyuki、Fukatsu Takema	4. 巻 20
2. 論文標題 Perplexing dynamics of Wolbachia proteins for cytoplasmic incompatibility	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PLOS Biology	6. 最初と最後の頁 e3001644
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1371/journal.pbio.3001644	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 Moriyama Minoru、Hayashi Toshinari、Fukatsu Takema	4. 巻 12
2. 論文標題 A mucin protein predominantly expressed in the female-specific symbiotic organ of the stinkbug <i>Plautia stali</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 7782
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-022-11895-1	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 Fukumori Kayoko、Oguchi Kohei、Ikeda Hiroshi、Shinohara Tadashi、Tanahashi Masahiko、Moriyama Minoru、Koga Ryuichi、Fukatsu Takema	4. 巻 13
2. 論文標題 Evolutionary Dynamics of Host Organs for Microbial Symbiosis in Tortoise Leaf Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 mBio	6. 最初と最後の頁 e03691-21
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1128/mbio.03691-21	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 Nishino Takanori、Hosokawa Takahiro、Meng Xian-Ying、Koga Ryuichi、Moriyama Minoru、Fukatsu Takema	4. 巻 38
2. 論文標題 Environmental Acquisition of Gut Symbiotic Bacteria in the Saw-Toothed Stinkbug, <i>Megymenum gracilicorne</i> (Hemiptera: Pentatomoidea: Dinidoridae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 213-222
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2108/zs200163	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 Reis Frank, Kirsch Roy, Pauchet Yannick, Bauer Eugen, Bilz Lisa Carolin, Fukumori Kayoko, Fukatsu Takema, Kirsch Gregor, Kaltenpoth Martin	4. 巻 11
2. 論文標題 Bacterial symbionts support larval sap feeding and adult folivory in (semi-)aquatic reed beetles	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 2964
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-16687-7	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 Mondal Shakhinur Islam, Akter Arzuba, Koga Ryuichi, Hosokawa Takahiro, Dayi Mehmet, Murase Kazunori, Tanaka Ryusei, Shigenobu Shuji, Fukatsu Takema, Kikuchi Taisei	4. 巻 11
2. 論文標題 Reduced Genome of the Gut Symbiotic Bacterium "Candidatus Benitsuchiphilus tojoi" Provides Insight Into Its Possible Roles in Ecology and Adaptation of the Host Insect	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Microbiology	6. 最初と最後の頁 840
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmicb.2020.00840	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 Tomohito, Okude Genta, Meng Xian-Ying, Koga Ryuichi, Moriyama Minoru, Fukatsu Takema	4. 巻 37
2. 論文標題 Bacteriocytes and Blattabacterium Endosymbionts of the German Cockroach <i>Blattella germanica</i> , the Forest Cockroach <i>Blattella nipponica</i> , and Other Cockroach Species	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 399-410
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs200054	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 Hosokawa Takahiro, Fukatsu Takema	4. 巻 39
2. 論文標題 Relevance of microbial symbiosis to insect behavior	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Opinion in Insect Science	6. 最初と最後の頁 91~100
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cois.2020.03.004	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 Nishide Yudai, Kageyama Daisuke, Hatakeyama Masatsugu, Yokoi Kakeru, Jouraku Akiya, Tanaka Hiromitsu, Koga Ryuichi, Futahashi Ryo, Fukatsu Takema	4. 巻 10
2. 論文標題 Diversity and function of multicopper oxidase genes in the stinkbug <i>Plautia stali</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 3464
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-60340-8	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 Kuechler Stefan Martin, Fukatsu Takema, Matsuura Yu	4. 巻 21
2. 論文標題 Repeated evolution of bacteriocytes in lygaeoid stinkbugs	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 4378 ~ 4394
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1462-2920.14804	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 Hosokawa Takahiro, Imanishi Megumi, Koga Ryuichi, Fukatsu Takema	4. 巻 54
2. 論文標題 Diversity and evolution of bacterial symbionts in the gut symbiotic organ of jewel stinkbugs (Hemiptera: Scutelleridae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Applied Entomology and Zoology	6. 最初と最後の頁 359 ~ 367
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13355-019-00630-4	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 Oishi Sayumi, Moriyama Minoru, Koga Ryuichi, Fukatsu Takema	4. 巻 5
2. 論文標題 Morphogenesis and development of midgut symbiotic organ of the stinkbug <i>Plautia stali</i> (Hemiptera: Pentatomidae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zoological Letters	6. 最初と最後の頁 16
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40851-019-0134-2	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 Nishide Yudai, Kageyama Daisuke, Yokoi Kakeru, Jouraku Akiya, Tanaka Hiromitsu, Futahashi Ryo, Fukatsu Takema	4. 巻 286
2. 論文標題 Functional crosstalk across IMD and Toll pathways: insight into the evolution of incomplete immune cascades	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20182207
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2018.2207	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 Matsuura Yu, Moriyama Minoru, Lukasik Piotr, Vanderpool Dan, Tanahashi Masahiko, Meng Xian-Ying, McCutcheon John P., Fukatsu Takema	4. 巻 115
2. 論文標題 Recurrent symbiont recruitment from fungal parasites in cicadas	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 E5970-E5979
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1803245115	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 Nikoh Naruo, Tsuchida Tsutomu, Maeda Taro, Yamaguchi Katsushi, Shigenobu Shuji, Koga Ryuichi, Fukatsu Takema	4. 巻 9
2. 論文標題 Genomic Insight into Symbiosis-Induced Insect Color Change by a Facultative Bacterial Endosymbiont, "Candidatus Rickettsiella viridis"	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 mBio	6. 最初と最後の頁 e00890-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/mBio.00890-18	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 Tanahashi Masahiko, Fukatsu Takema	4. 巻 21
2. 論文標題 Natsumushi: Image measuring software for entomological studies	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Entomological Science	6. 最初と最後の頁 347 ~ 360
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12315	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 Nishide Yudai, Onodera Naoko T., Tanahashi Masahiko, Moriyama Minoru, Fukatsu Takema, Koga Ryuichi	4. 巻 52
2. 論文標題 Aseptic rearing procedure for the stinkbug <i>Plautia stali</i> (Hemiptera: Pentatomidae) by sterilizing food-derived bacterial contaminants	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Applied Entomology and Zoology	6. 最初と最後の頁 407 ~ 415
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13355-017-0495-y	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 Anbutsu Hisashi, Moriyama Minoru, Nikoh Naruo, Hosokawa Takahiro, Futahashi Ryo, Tanahashi Masahiko, Meng Xian-Ying, Kuriwada Takashi, Mori Naoki, Oshima Kenshiro, Hattori Masahira, Fujie Manabu, Satoh Noriyuki, Maeda Taro, Shigenobu Shuji, Koga Ryuichi, Fukatsu Takema	4. 巻 114
2. 論文標題 Small genome symbiont underlies cuticle hardness in beetles	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 E8382-E8391
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1712857114	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 Salem Hassan, Bauer Eugen, Kirsch Roy, Berasategui Aileen, Cripps Michael, Weiss Benjamin, Koga Ryuichi, Fukumori Kayoko, Vogel Heiko, Fukatsu Takema, Kaltenpoth Martin	4. 巻 171
2. 論文標題 Drastic Genome Reduction in an Herbivore's Pectinolytic Symbiont	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Cell	6. 最初と最後の頁 1520 ~ 1531.e13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cell.2017.10.029	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

〔学会発表〕 計66件 (うち招待講演 22件 / うち国際学会 12件)

1. 発表者名 Fukatsu T
2. 発表標題 Toward understanding the general principle of animal-microbe symbiosis
3. 学会等名 World Microbe Forum 2021 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 昆虫と微生物の共生関係を創り出して理解する
3. 学会等名 第68回日本放線菌学会学術講演会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 共生・進化・生物多様性：自然史研究における琉球島嶼の重要性
3. 学会等名 特別講演会「進化から自然史を語る」（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 昆虫と微生物の共生進化
3. 学会等名 高校生のための日本進化学会東京大会プレ講座（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Takema Fukatsu
2. 発表標題 Symbiosis, Evolution, and Biodiversity
3. 学会等名 International Union of Microbiological Societies Congress 2020（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takema Fukatsu
2. 発表標題 Symbiosis, Evolution, and Biodiversity
3. 学会等名 International Symposium on Advanced Ecology and Evolution 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 共生、寄生、社会性：自己・非自己認識の論理と峻別の基礎
3. 学会等名 日本比較免疫学会第31回学術集会/日本生体防御学会第30回学術総会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 共生進化の解明に博物館標本が果たしうる役割
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会シンポジウムS20「分類学は旧くて新しいー国立沖縄自然史博物館の設立に向けての現状」(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takema Fukatsu
2. 発表標題 Frontiers in experimental evolutionary biology of symbiosis
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 共生微生物のゲノムと進化のダイナミクス
3. 学会等名 第13回日本ゲノム微生物学会年会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Fukatsu T.
2. 発表標題 Symbiosis for beetle's hardness.
3. 学会等名 The 1st AsiaEvo Conference（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Fukatsu T.
2. 発表標題 Recurrent replacement of eroding ancient endosymbiont by domesticated fungal pathogens.
3. 学会等名 The 10th International Wolbachia Conference（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Fukatsu T.
2. 発表標題 Fate of extreme genome reduction in ancient bacterial endosymbionts.
3. 学会等名 SMBE2018（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Fukatsu T.
2. 発表標題 Symbiosis, evolution and biodiversity.
3. 学会等名 The 46th Naito Conference on Mechanisms of Evolution and Biodiversity (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 共生細菌がもたらす新規生物機能
3. 学会等名 第60回日本消化器病学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takema Fukatsu
2. 発表標題 Symbiosis for cuticle hardness of beetles
3. 学会等名 The 29th CDB Meeting "Mavericks, New Models in Developmental Biology" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 共生微生物の代謝系がもたらす昆虫の環境適応
3. 学会等名 第44回日本毒性学会学術年会シンポジウム「ケミカルエコロジーと毒性学」(招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 深津武馬
2. 発表標題 共生・進化・多様性
3. 学会等名 日本学会議シンポジウム「進化学と自然史博物館」(招待講演)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>新学術領域 進化制約方向性 http://constrained-evo.org/index.html Constrained & Directional Evolution Newsletter http://constrained-evo.org/news.html 国立研究開発法人 産業技術総合研究所 生物プロセス研究部門 生物共生進化機構研究グループ https://unit.aist.go.jp/bpri/bpri-symbio/</p>

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	古賀 隆一 (Koga Tyuichi) (80356972)	国立研究開発法人産業技術総合研究所・生命工学領域・研究グループ長 (82626)	
研究分担者	重信 秀治 (Shigenobu Shuji) (30399555)	基礎生物学研究所・新規モデル生物開発センター・教授 (63904)	
研究分担者	細川 貴弘 (Hosokawa Takahiro) (80722206)	九州大学・理学研究院・助教 (17102)	

6. 研究組織（つづき）

	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	二河 成男 (Nikoh Naruo) (70364916)	放送大学・教養学部・教授 (32508)	
研究分担者	西出 雄大 (Nishide Yudai) (50558096)	国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・生物機能利用研究部門・主任研究員 (82111)	
研究分担者	松浦 優 (Matsuura Yu) (80723824)	琉球大学・熱帯生物圏研究センター・助教 (18001)	

	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
連携研究者	森山 実 (Moriyama Minoru) (30727251)	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 (82626)	

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