

令和 6 年 6 月 28 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03275

研究課題名(和文) 自然免疫と内部共生の境界線を探る -非自己の許容がもたらす細胞内共生の進化-

研究課題名(英文) Evolutionary and immunological basis of an insect intracellular symbiosis

研究代表者

松浦 優 (MATSUURA, Yu)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・助教

研究者番号：80723824

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、ヒメナガカメムシを対象として、主に自然免疫関連遺伝子とUbx-RNAi処理により発現変動する遺伝子を母性RNAi処理して得られた胚を解析し、菌細胞形成不全を引き起こす新たな遺伝子を見出した。一方で、TollおよびIMD経路の液性免疫制御遺伝子は、前者で多数の胚発生異常が生じるが、菌細胞形成と関連がなく、ヒメナガカメムシの細胞内共生は液性免疫経路から独立した制御機構をもつことが示唆された。また、同様の現象は成虫の菌細胞でもみられその制御には関わっていないことが示唆された。他5種のナガカメムシの胚発生観察と菌細胞形成の多様性を解明し、これらの細胞内共生微生物のゲノム解析を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

細胞内共生は、宿主生物が共生微生物をその代謝経路ごとに取り込むことで複合的な生命体が進化するきっかけとなる非常に重要な現象であり、異物の取り込みと維持がいかに成立するかに興味もたれてきた。本研究により、ヒメナガカメムシの菌細胞共生成立に必要と考えられる新規遺伝子を同定でき、また自然免疫系と細胞内共生が独立に制御されていることが示唆されたことから、研究の新たな展開につながった。今後、ナガカメムシの菌細胞共生成立の機構の解析と操作を通じて、動物に広くみられる細胞内共生現象の解明や害虫の細胞内共生の制御を介した新たな防除法の開発が期待される。

研究成果の概要(英文)：In this study, we first conducted functional screening of innate immunity and differentially expressed genes under Ubx-RNAi treatment in the seed bug *Nysius plebeius* by maternal RNAi of those genes, phenotypic observation, whole mount FISH and qPCR assays of the embryos. We found that several novel genes affect bacteriocyte formation in the embryos and that humoral immunity Toll and IMD pathways are not likely involved with the intracellular symbiosis both in embryos and adults. In addition, we revealed the diversity of bacteriocyte development in 5 species of lygaeoid stinkbugs. We also analyzed the complete or draft genomes of 7 intracellular symbionts found in these stinkbugs.

研究分野：進化生物学

キーワード：細胞内共生 菌細胞 昆虫 共生細菌 自然免疫 胚発生

1. 研究開始当初の背景

細胞内共生は、宿主生物が遺伝的に全く異なる生物種を細胞内に取り込んで維持することにより好気呼吸や光合成などの新規代謝能力を細胞・ゲノムごと獲得する現象であり、地球上に複合的な生命体の進化をもたらした。もともと原核生物だったミトコンドリアや葉緑体は細胞内共生を経てすでに真核生物の細胞の一部になっている。これらの代表例に限らず、細胞内共生はさまざまな動植物に幾度となく進化しており、宿主は共生微生物の特殊な代謝能力による恩恵を得ている。絶対的な共生関係へと進化した細胞内共生を理解するための最重要課題は宿主-共生微生物両者の細胞と代謝経路の統合に他ならないが、その前提として共生微生物は細胞内で安定的に維持される必要がある。しかし、例えば動物は本来異物である微生物を認識して排除する自然免疫系をもつことから、病原微生物を排除しながらも有益な共生微生物は細胞内に保持するという免疫機構の使い分けが起きていると想定されるが、その詳細は不明である。

カメムシ目昆虫は8万種を超える巨大な分類群であり、アブラムシ、セミ、ヨコバイ、ウンカそして本研究で対象とするナガカメムシなど、多くの種が「菌細胞」という特殊な細胞を獲得し、その細胞内に生存に必須な共生微生物を保持している。細胞内共生細菌は卵巣経路で母子間伝達され、胚発生時に分化する新しい菌細胞へと取り込まれたのち、宿主細胞の分裂および成長に伴って増殖する。このような共生成立と維持様式は数多くの昆虫類で観察されてきたが、なぜ宿主の発生過程で細胞内に移入した共生細菌が自然免疫系によって排除されないのか、その分子発生的・免疫学的な制御機構の実体は依然として不明である。一方で、先行研究でヒメナガカメムシの菌細胞の形成と共生細菌の定着において、昆虫の体節形成に非常に重要なホメオボックス遺伝子の一つ *Ubx* が必須であることがわかっているがその下流でどのような遺伝子群が機能しているかはわかっていない (Matsuura et al. 2015)。

2. 研究の目的

本課題では、昆虫の細胞内共生と自然免疫、それらの遺伝的基盤に焦点を絞り、ヒメナガカメムシ *Nysius plebeius* による菌細胞への共生細菌の取り込みと維持の分子・細胞学的機構の解明を目的とする。本種は、菌細胞を有する昆虫の中でも飼育が容易で世代時間が短く実験に必要な卵が大量に採取でき RNAi が効率的に働くことから逆遺伝学的アプローチで実験する。菌細胞の発生過程や制御因子が同定されたヒメナガカメムシが属するナガカメムシ上科においては、菌細胞および細胞内共生が最低でも5回は進化しているが (Kuechler et 2019)、菌細胞を保持しない種も多く、その中にはゲノムが解読された発生学の実験モデル生物が存在することから、菌細胞の進化の解明に最適な生物群である。*Ubx* の発現抑制処理後の RNA-seq 結果から、特定の遺伝子群が細胞内共生の成立に転用されている可能性が示唆されたため、これらの遺伝子と自然免疫との関連およびその分子基盤の詳細を解明し、動物の非自己制御システムの使い分けの理解を大きく進展させることを目指している。具体的には、菌細共生成立時における自然免疫系の役割を調べるため、自然免疫系や菌細胞部位に特異的な発現を示す遺伝子群を対象に RNAi スクリーニングを遂行して細胞内共生の成立に与える影響を明らかにする。次に、胚と細胞の培養実験系を立ち上げ、宿主細胞内への共生細菌の取り込み(食食)と維持機構の細胞生物学実験と観察を実施し、細胞内共生と自然免疫系の共通点と相違点を明示することを目指す。

3. 研究の方法

1) 菌細胞形成に関わる可能性のある遺伝子群の RNAi スクリーニング実験 (*in vivo*)

ヒメナガカメムシの菌細胞は、胚発生開始から 72-84 時間ごろにかけて転写因子 *Ubx* の発現に伴って分化し、共生細菌を細胞内に取り込み維持することがわかっており予備的実験により、*Ubx* の発現を RNAi 法によって抑えることで一部の自然免疫関連遺伝子の発現量が有意に変動することを見出したが、細胞内共生との関連性は現時点で不明である。そこで、自然免疫系と菌細胞の分化および共生細菌の取り込みの関係を調査するために maternal RNAi スクリーニングを実施した。

具体的には、代表者がこれまでに解析したヒメナガカメムシのトランスクリプトームの全遺伝子リストから液性免疫(Toll, Imd, Jak/Stat 経路)と細胞性免疫(微生物を認識するレセプターやレクチンなど)に関わる遺伝子配列を抽出し、それぞれに対応する二本鎖(ds)RNA を設計した。また、*Ubx* の発現を RNAi 法によって抑えると、有意に発現が変動することがわかっている 598 遺伝子の中から、変動の大きいトップ 20 遺伝子についても配列を抜き出した。それぞれの配列のなかからオフターゲットがなく特異性が高い領域および GC 含率などを考慮して適切な二本鎖 RNA を設計した。まず、従来と同じ方式の 250-500 塩基対の長さの dsRNA を 15 遺伝子を選出してヒメナガカメムシ胚より得た RNA を逆転写反応および cDNA を鋳型に増幅して T7 ポリメラーゼにより RNA を合成した。さらに、実験の効率化のため上述の cDNA を鋳型にするのでは

なく、計 30 種類の対象配列のロングオリゴヌクレオチド (120 塩基対) を依頼合成し、鋳型にして同様に dsRNA を合成した。合成した RNA を超純水で希釈して 10 ng あるいは 20 ng/個体の量で羽化 3 日以内のヒメナガカメムシメス成虫に注射したのち、同オス成虫と掛け合わせて次世代の胚の菌細胞の有無を観察し、正常、菌細胞形成不全、未受精卵、異常発生の別に分類した。Ubx 遺伝子を含めて菌細胞の形成に影響がある処理区を効率的に見出すため、複数の遺伝子を混合して RNAi 処理を行った (2-5 遺伝子同時処理)。RNAi 処理した胚より DNA を抽出して、ヒメナガカメムシに感染する 3 種の異なる共生細菌の遺伝子 (*groEL*, *ftsZ*, *dnaA*) の増減量を定量した。

次に、これらの胚を固定して、ホールマウント *in situ* ハイブリダイゼーション (wFISH) 法により、実体蛍光顕微鏡で観察した。特に共生細菌の定着に異常が見られた処理区について 1 遺伝子ごと個別に RNAi を施して観察するとともに、RNAi の影響や発現の様式を mRNA-FISH 法 (Stellaris RNA FISH プローブや HCR-FISH 法) により時空間的に解析した。最後に、菌細胞の形成や共生細菌の取り込みに関与することが判明した遺伝子のオーソログを近縁種のゲノム・トランスクリプトームデータから検索し、遺伝子構造や発現のパターンについて菌細胞を保持するヒメナガカメムシと保持しない種の間で比較解析し、自然免疫系の遺伝基盤にいかなる違いがあるかを推定する。

2) 培養胚と血球細胞に対する微生物感染動態の解析手法確立 (*in vitro*)

昆虫の共生細菌の観察にはホールマウント FISH 法が広く用いられているが、本手法は光透過性の低い卵黄に包まれた胚組織と共生細菌を高い解像度で示すことが困難であり、また固定処理を施してしまうと共生細菌が生きのまま感染する細胞動態を観察できない。そこで、甲虫の研究例を参考に胚や胚生組織の短期培養技術を導入し、培養実験系を樹立することで、細胞内共生が成立時における宿主細胞による共生細菌の取り込みや貪食作用を継時的に観察する新規技術の確立を目指した。

先行研究 (Serrazin et al 2012) を参考に、原腸陥入後に付属肢が発達して菌細胞が分化し始める胚 (受精後 60-72 時間) を卵黄から摘出して数時間の間短期培養する技術をヒメナガカメムシで検証する。培養液中に細胞膜染色蛍光試薬を加えて宿主胚の細胞膜を染色する一方で、他の個体の卵およびメス成虫から隔離した共生細菌の細胞表面を FITC で蛍光標識して胚の培養液中に添加して、共生細菌の取り込みと維持の様子を共焦点レーザー顕微鏡により継時的に観察する。共生成立が細菌種に特異的なものか検証するために、蛍光標識した典型的なグラム陰性菌、陽性菌も用いて実験系の確立を目指す。胚の培養自体が困難な場合には、抗生物質処理した卵への細菌の注射実験も検討する。

次に、細胞性免疫を担う血球細胞と菌細胞の細菌による細胞内への取り込み機構を比較するため、成虫の体液から血球細胞を単離して、共生細菌または他の細菌種に対する貪食の様子を蛍光顕微鏡下で観察する。そして、計画 1) と連動した候補免疫遺伝子に対して RNAi を誘導した個体の血球細胞に同様の実験手法を適用し、貪食の阻害が可能か検証する。研究期間全体を通して、長期的かつ再現性の高い実験系を確立するため、血球、脂肪体と予定菌細胞領域培養細胞株の樹立を試みる。培養細胞が樹立された暁には重要な免疫遺伝子の RNAi を施したのち、計画 1) と同様の発現解析を行う。最終的に、全ての結果を統合して解析データを比較検討する。そこから、細胞内共生の成立と貪食作用の違い、つまりは細胞内共生と細胞性免疫の共通点と相違点を特定して、それらの境界線を明示することを目指した。

4. 研究成果

1) ヒメナガカメムシ類の胚発生における菌細胞形成機構と自然免疫系の関係性

ヒメナガカメムシのトランスクリプトーム配列から *Ubx*-RNAi 処理後に発現制御を受ける遺伝子および液性免疫因子について対象遺伝子の配列を抽出し、対応する二本鎖 RNA を設計した。cDNA あるいはロングオリゴヌクレオチドを用いて、標的の塩基配列に対応する RNA の合成条件を最適化、数種類を混合して注射する条件を検討したのち、合計 30 遺伝子 (計 56 回) の母性 RNAi 処理を遂行し、胚をカルノア液で固定、共生細菌 *groEL* 遺伝子を介した増減の定量、そして菌細胞形成有無の観察を行った結果、液性自然免疫遺伝子の RNAi では特に Toll 経路は背腹軸の形成のシグナル伝達を制御する遺伝子であるため多数の卵の胚発生に異常が生じたものの、菌細胞形成にはほぼ影響がなかった (菌細胞消失卵/全卵数=1/815: 0.1%)。一方で、一部の機能未知転写因子 (菌細胞消失卵/全卵数=23/646: 3.6%)、細胞骨格制御因子 (菌細胞消失卵/全卵数=56/716: 7.8%)、細胞性免疫関連因子 (菌細胞消失卵/全卵数=29/564: 5.1%)、レクチンドメインを有する遺伝子 (菌細胞消失卵/全卵数=36/789: 3.6%) など 4 遺伝子の転写抑制により菌細胞形成に明瞭な影響が現れた。しかし、これらの複数の遺伝子を混合して処理した場合、およそ 3-8% の卵に影響がでたが、*Ubx* の処理結果 (菌細胞消失卵/全卵数=81/431: 19%) には及ばなかったため、これらの遺伝子機能のみでは共生細菌の定着は完全に制御されていないと考えられる。重要な発見として、自然免疫系の中でも特に液性免疫因子の主な経路は細胞内共生の成立に直接関与しておらず、別の新規な遺伝子群が作用していることが示唆された。

胚を用いた共生細菌の定量 PCR 実験では、1-10 個の卵で DNA 抽出を行い条件検討したとこ

ろ、安定的に定量可能な卵数は 7 個以上であることが判明した。しかしながら、菌細胞形成時（胚発生 72-84 時間）や反転直後（96-120 時間）の卵では死滅しつつある共生細菌の DNA が完全に分解されておらず *Ubx*-RNAi 処理区と非処理区の違いがみられなかったため、詳しい定量のためには孵化後の幼虫を用いる必要があることがわかった。しかし、各細菌種の定量的 PCR により、どの細菌種も成虫では 10 の 6~8 乗コピー/個体、卵では 10 の 4~5 乗コピー/個体の高密度で細胞内に共生していることが判明した。

次に、共生細菌の定着に異常が見られた処理区の遺伝子の詳細な発現の様式を共生細菌と同時に可視化するために *Ubx* 遺伝子に対して Stellaris® RNA FISH (BIOSEARCH technologies) および Hybridization Chain Reaction(HCR)-FISH 法 (Yamaguchi et al. 2015) をヒメナガカメムシ胚で試供したところ前者の方法では十分なシグナルが検出できず、後者の手法では非特異的なノイズが多かったことから、厳密かつ正確な細胞レベルの mRNA の検出のためには第 3 世代の HCR-FISH 法 (Choi et al. 2018) の最新の手法を取り入れて実験手法の改善を行う必要があることがわかった。

最後に、胚と同様の現象が成虫でも見られるか確認するため、成虫において *Ubx*-RNAi 処理した菌細胞 (図 1) と脂肪体組織の RNA-seq の結果を詳しく解析したところ、処理成虫の菌細胞からは卵黄タンパク遺伝子群などの劇的な発現量増加が起き、発現遺伝子群の構成が脂肪体に似通ったものに変化したことから *Ubx*-RNAi 処理菌細胞と脂肪体組織との機能的な結びつきが示唆された。一方で、液性免疫系の遺伝子の発現量に処理区との大きな差は見られなかったことから成虫の細胞内共生においてもその制御には関わっていないことが示唆された。このように、昆虫の細胞内共生の発生学的な起源についてもきわめて重要な示唆を得た。

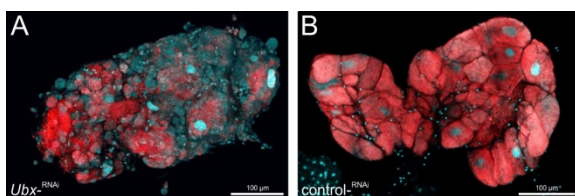


図 1. ヒメナガカメムシの菌細胞 (A) *Ubx* の RNAi を施すことで共生細菌の局在に異常が生じている (B) 正常個体の菌細胞. 赤=細菌プローブ、シアン=DAPI

2) 培養胚と血球細胞に対する微生物感染動態の解析手法確立

先行研究を参考に胚や胚生組織、血球細胞の短期培養技術を導入し、昆虫の培養系を樹立するため、まずは菌細胞分化中の胚（受精後 60-72 時間）を摘出して複数の昆虫細胞培養液や PBS バッファー中で生きたまま FM4-64 などの細胞膜染色試薬で処理したのち蛍光顕微鏡観察が可能か検討した。15 分間の浸透で宿主及び共生細菌の細胞膜は染色されたが、その後の胚発生は進行しなかったため、培養液の構成や条件の再検討が必要と判断された。しかし、この後、さらに実験を実施していく計画であったが、主な研究実施期間が感染症の流行と完全に同時期となり、家庭の事情も重なり代表者、技術補佐員、分担者の全員が出勤や出張に数年にわたり影響を受けたため、実験の遂行自体がそもそも困難となり、ほとんど全ての計画の見直しと中止を余儀なくされ、代わりに計画 1) あるいは以下に示す研究項目に注力した。そのため、これらの研究計画は完全に新規に構築し直して、再挑戦する必要がある。

3) ナガカメムシ類の胚発生における菌細胞形成機構の進化と多様性

植物の種子や樹液を主食とするナガカメムシ類の多くは中腸に発達する袋状の器官に腸内細菌を維持する腸内共生系を有し、これらの共生細菌が宿主の生存に重要な役割を担う。しかし、一部のナガカメムシ類は腸内共生系を失った代わりに「菌細胞」という共生器官と細胞内共生細菌を獲得した。ナガカメムシ類の細胞内共生細菌は腸内共生細菌とは完全に別の細菌類から独立に進化したことがわかっている。ナガカメムシ類の細胞の進化を解明するために、ヒメナガカメムシに近縁で解剖学的に異なる部位に菌細胞を発達させるナガカメムシ上科の 5 種について、宿主と共生細菌の詳細な分子系統解析を実施したところ、両者の系統関係はほぼ一致せず、独立の進化的起源をもつことが示唆された。さらに、wFISH 法により全種の胚発生様式を詳しく解析したところ、大きく分けて 3 通りの菌細胞形成のパターンが見出された。これらの菌細胞の発生様式が独立に獲得されており、非常に複雑な進化の様相を呈していることが見えてきた (図 2) (Kuechler et al. 2019. *Environ Microbiol*)。)

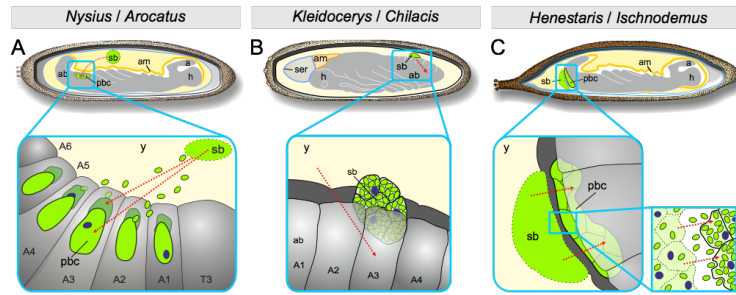


図2. ナガカメムシ類の胚発生時に見られる共生細菌取り込みと菌細胞形成の主な3つの様式。(A) ヒメナガカメムシ/*Arocatus* では腹部の体節の側面にある細胞群に共生細菌(緑)が取り込まれ、それらの細胞群が融合して共生器官が形成される。(B) *Kleidocerys/Chilacis* では共生細菌の塊と共に形成されるシンビオントボールがそのまま胚反転後に背側から丸ごと陥入していき、中腸の一部と結合して完成する。(C) *Henestaris/Ischnodemus* では腹部の前極側にあるシンビオントボールが崩壊して胚体の裏側から共生細菌が取り込まれる。

4) ナガカメムシ類の細胞内共生微生物のゲノム解析および機能

感染症の影響を大きく受けて、室内実験と観察を長期間中断せざるをえなかったため、実験を伴わない研究項目として、共生細菌のゲノム配列の詳しい解析を行った。ヒメナガカメムシ近縁種 (*Nysius sp.1*) ならびに他3種のナガカメムシから絶対共生細菌の環状ゲノムを決定し、近縁な *Sodalis* 属細菌種を含むゲノム系統樹を作成した。*Schneideria* の環状ゲノム(541個のCDS)と宿主のRNA-seqとゲノムより栄養合成系を推定した結果、アミノ酸15種、ビタミン類6種を合成できること、特異的なウレアーゼオペロンにより種子から生成される尿素の分解と窒素循環に重要な役割を担うことが予想され、この代謝系の遺伝子のクローニングや発現解析、抗生物質処理後の尿素量解析を進めた。ウスイロヒラタナガカメムシとセグロヒメナガカメムシの共生細菌の環状ゲノム全長も決定し(全長506kbp, 449遺伝子・全長572kbp, 542遺伝子)、ヒメナガカメムシのそれと遺伝子構成を比較したところ必須アミノ酸およびビタミン類の合成経路を保持することがわかった。また、ヒメナガカメムシの菌細胞やその他の組織にも存在する2種の細胞内共生細菌 *Wolbachia* と *Lariskella* の機能も推定するため、ヒメナガカメムシ累代飼育虫より作成した異なるインサートサイズのペアエンドとメイトペアのショートリードをSPAdesとMetaPlatanusを用いて *de novo* アセンブルして得た昆虫を含む1.1 Gbpのドラフトゲノムからピニング解析により、*Wolbachia* (2073個のCDS) および *Lariskella* (2577個のCDS) の配列を同定した。2種の細菌はお互い非常に近い系統群に属しておりGC含量やカバレッジも似ているため、完全に分離することが困難だったが、これらの細菌遺伝子のBlast-KOALA、Ghost-KOALA解析により、*Schneideria* だけでは合成できないリジンやロイシン、ビタミンB1、B7、B5が補完されることが判明した。これらの成果は独立の起源を有するナガカメムシ類の必須共生細菌のゲノム基盤として任意共生細菌の生物機能を説明しうることから、今後、ナガカメムシ共生細菌に特異的な遺伝子の機能や代謝物解析において重要な足掛かりとなる成果である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Jang Seonghan, Matsuura Yu, Ishigami Kota, Mergaert Peter, Kikuchi Yoshitomo	4. 巻 13
2. 論文標題 Symbiont coordinates stem cell proliferation, apoptosis, and morphogenesis of gut symbiotic organ in the stinkbug-Caballeronia symbiosis	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Frontiers in Physiology	6. 最初と最後の頁 01-13
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fphys.2022.1071987	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 Kuechler Stefan M., 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 Calevro Federica, Callaerts Patrick, Matsuura Yu, Michalik Anna	4. 巻 14
2. 論文標題 Editorial: Symbiotic organs in insects: development, metabolism, and physiological regulation	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Frontiers in Physiology	6. 最初と最後の頁 1-3
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fphys.2023.1248654	査読の有無 無
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 松浦優	4. 巻 59
2. 論文標題 カメムシの細胞内に共生する微生物	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 25-29
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 -

〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 久岡知輝, 松浦優, 関根麗子, 本間淳, 松山隆志, 西田隆義
2. 発表標題 沖縄産ミバエ類の腸内共生系と寄主植物との関係性
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 山下倫桜, 松浦優, 石塚優介, 伊藤英臣, 北條賢, 菊池義智, 下地博之
2. 発表標題 アリにおける腸内共生細菌の新規伝播様式
3. 学会等名 第69回日本生態大会福岡大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松浦優, Araujo Joao, 山本航平, 盛口満
2. 発表標題 Ophiocordyceps属セミタケ類とセミ共生菌の分類および進化
3. 学会等名 日本菌学会第66回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yu Matsuura, Reiko Sekine, Atsushi Honma, Hideomi Itoh
2. 発表標題 Bacterial symbiont diversity in and out of Bactrocera fruit flies in Okinawa, Japan
3. 学会等名 11th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松浦優
2. 発表標題 昆虫寄生菌のセミタケ類が絶対共生菌へと進化した要因を探る
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松浦優
2. 発表標題 セミと冬虫夏草の切ってもきれない共生関係の進化
3. 学会等名 第75回つくば進化生態学セミナー（オンライン）（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石塚優介、松浦優、Seonghan Jang、田中康就、北條賢、菊池義智、下地博之
2. 発表標題 アリにおける個体間の分業と免疫活性の関係
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会岡山大学（オンライン）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山下倫桜、松浦優、伊藤英臣、北條賢、菊池義智、下地博之
2. 発表標題 アリにおける腸内共生細菌の新規伝播様式
3. 学会等名 第65回日本応用動物昆虫学会大会鳥根大学（オンライン）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Seonghan Jang, Mergaert Peter、大林翼、松浦優、菊池義智
2. 発表標題 共生細菌による腸の劇的な形態変化：Homeobox遺伝子が鍵！
3. 学会等名 第65回日本応用動物昆虫学会大会島根大学（オンライン）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松浦優、盛口満
2. 発表標題 日本初のゴキブリ生冬虫夏草クチキゴキブリタケ-その進化的起源と生態に関する考察
3. 学会等名 日本昆虫学会第81回大会オンライン（東京）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kuechler S.M, Tokuda G, Fukatsu T, Matsuura Y.
2. 発表標題 Embryonic dynamics and symbiotic organ formation in lygaeoid bugs (Heteroptera: Lygaeoidea)
3. 学会等名 Gordon Research Conference - 2019 Animal-Microbe Symbioses (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Matsuura Y, Vanderpool D, Araujo J.P.M, McCutcheon J.P.
2. 発表標題 When a parasite becomes a beneficial symbiont: An evolutionary case study of cicadas and Ophiocordyceps fungi
3. 学会等名 Gordon Research Conference - 2019 Animal-Microbe Symbioses (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松浦 優, Araujo J, Vanderpool D, McCutcheon J.P.
2. 発表標題 セミ寄生性の冬虫夏草から共生菌への進化
3. 学会等名 日本進化学会第21回 北海道大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松浦優
2. 発表標題 なぜ冬虫夏草はカメムシ目昆虫にとって有益な絶対共生菌となったのか
3. 学会等名 日本菌学会第67回熊本大会（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松浦優
2. 発表標題 昆虫寄生菌のセミタケ類が絶対共生菌へと進化した要因を探る
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023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	二橋 美瑞子 (長内美瑞子) (Futahashi Mizuko) (00422402)	茨城大学・理工学研究科 (理学野)・准教授 (12101)	

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
研究協力者	菊池 義智 (Kikuchi Yoshitomo)	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北海道センター・研究グループ長 (82626)	
研究協力者	竹下 和貴 (Takeshita Kazutaka)	秋田県立大学・生物資源科学部・助教 (21401)	

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			
韓国	Korea Polar Research Institute			
米国	The University of Arizona	The New York Botanical Garden		
ドイツ	University of Bayreuth			