

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 8 日現在

機関番号：82626

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2013～2017

課題番号：25221107

研究課題名(和文) 昆虫 大腸菌人工共生系による共生進化および分子機構の解明

研究課題名(英文) Artificial symbiotic system between an insect and Escherichia coli - toward molecular genetics and experimental evolutionary biology -

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) 108,750,000円

研究成果の概要(和文)：我々は、チャバネアオカメムシという昆虫において、生存に必要な腸内共生細菌が自然集団で顕著な多型を示すことを発見した。さらに、もとの共生細菌と大腸菌の実験的置換により、正常な感染局在を示し、垂直伝達され、継代維持が可能であり、さまざまな操作実験や分子遺伝学の適用が可能な人工共生系の創出に成功した。この昆虫-大腸菌人工共生系を用いて、実験進化、ゲノム科学、分子遺伝学などのアプローチを駆使することにより、共生進化の分子機構の解明、共生機構の共通性と多様性の把握、共生進化の初期段階の理解、共生進化のリアルタイムの観察や記載など、共生進化の本質の理解につながる数々の重要な知見を得た。

研究成果の概要(英文)：We discovered that, in natural populations of the brown-winged green stinkbug *Plautia stali*, gut symbiotic bacteria essential for host's growth and survival exhibit a remarkable diversity. By replacing the original symbiotic bacteria with *Escherichia coli*, we successfully established an artificial symbiotic system consisting of *P. stali* and *E. coli*, in which *E. coli* is localized to specific organs for symbiosis, vertically transmitted to offspring, maintainable through host generations, and amenable to experimental manipulations and molecular genetics. By making use of the insect-*E. coli* symbiotic system, we obtained a number of important findings on molecular mechanisms underlying the evolution of symbiosis, commonality and diversity of the mechanisms for symbiosis, understanding of the initial stages of symbiosis, real-time observations and descriptions of the ongoing evolution of symbiosis, etc., using such approaches as experimental evolution, genomics and molecular genetics.

研究分野：進化生物学

キーワード：共生 昆虫 大腸菌 実験進化 比較ゲノム 機能進化

1. 研究開始当初の背景

生物界において微生物との共生関係は普遍的であり、しばしば重要な生物機能を担っている。高度な共生関係が具体的にどのように始まり、成立したのかは進化生物学における重要な問題である。

我々は、チャバネアオカメムシ *Plautia stali* (以下チャバネと略す) という昆虫において、生存に必須な腸内共生細菌が自然集団で顕著な多型を示すことを発見した。さらに、もとの共生細菌と大腸菌の実験的置換により、正常な感染局在を示し、垂直伝達され、継代維持が可能であり、さまざまな操作実験や分子遺伝学の適用が可能な人工共生系の創出に成功した。

2. 研究の目的

本研究課題では、この画期的なモデル共生系を用い、実験進化的アプローチ、ゲノム科学的アプローチおよび分子遺伝学的アプローチを駆使して、共生進化の過程および機構の本質を理解することをめざして研究に取り組んだ。

3. 研究の方法

以下の研究を推進した

- (1) チャバネその他同所的な昆虫自然集団における共生細菌の探索と機能解析
- (2) チャバネ6種共生細菌のゲノム解析
- (3) チャバネ共生細菌の遺伝子操作系および宿主表現型評価系の確立
- (4) 共生細菌プラスミドゲノムライブラリー導入大腸菌に感染させたカメムシの表現型スクリーニングによる共生関連遺伝子の取得
- (5) 共生細菌ゲノム上の共生関連遺伝子の同定および機能解析
- (6) 異なる共生細菌間での共生関連遺伝子群の比較解析
- (7) チャバネに人工共生させた大腸菌の実験共生進化解析

4. 研究成果

(1) チャバネ日本列島集団における環境細菌から必須共生細菌への進化過程の解明

前述したチャバネ自然集団における腸内共生細菌の多様性と機能について追求し、6種の *Pantoea* 近縁の共生細菌 A, B, C, D, E, F はすべて宿主の成長に必須な同様の生理機能を担うこと、土壌環境中に培養可能な共生細菌 (C, D, E) が存在し、他種カメムシと生態的に共有されていること、多様な環境細菌の中には潜在的に共生能力を有するものがあること、すなわちカメムシ群集と環境細菌群集の間にダイナミックな関係があり、環境細菌から必須共生細菌への進化が現在進行中であることなどを解明した (Hosokawa *et al.* 2016 *Nat Microbiol*)。本研究成果はそのインパクトを鑑みてプレス発表を行い、新聞記事などで一般に報道された。

(2) チャバネ共生細菌の比較ゲノム解析および共生関連遺伝子候補の同定

チャバネ自然集団で優占し、培養できない共生細菌 A, B は単離中腸から、南西諸島のチャバネ自然集団で低頻度に存在する培養可能な共生細菌 C, D, E, F は培養菌体から、それぞれ DNA を調製して以下の通り 1~3 個のプラスミドを含む完全ゲノム配列を決定した: A (4,103,333 + 38,552 bp), B (2,332,850 + 91,417 + 29,879 + 12,450 bp), C (4,318,340 + 715,842 + 191,129 bp), D (4,376,833 + 920,084 + 176,579 + 150,663 bp), E (4,302,272 + 954,251 + 211,487 bp), F (4,082,193 + 421,914 + 193,573 bp)。

培養できる C, D, E, F と比較して、培養できない A, B は多数 (1,000 以上) の偽遺伝子を含んでおり、共生進化の進行に伴うゲノム縮退が明らかであった。シンテニー解析により A, B で特に大規模なゲノム再編成およびゲノムサイズ縮小が起こったことが判明した (図 1)。

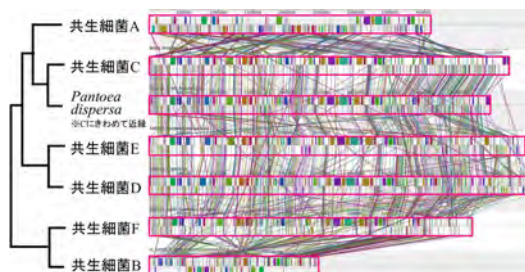


図1 6種共生細菌のゲノムシンテニー

興味深いことに、ほぼ全ての共生細菌で共通に、プラスミドにカロテノイド合成系および IV 型分泌装置の遺伝子群がコードされており、共生機能との関連が強く示唆された。

共生細菌の置換実験および競争感染実験より、A, B はそれぞれ日本本土および南西諸島のチャバネ集団と共通関係にあること、培養できない共生細菌 A, B は培養できる共生細菌 C, D, E, F よりも高い共生能力を示すことなどを明らかにした。

すなわち、同一の宿主昆虫に独立に獲得され、さまざまな進化段階にある6種の共生細菌のゲノムを完全決定し、ゲノム縮退過程、同様の機能を担う共生細菌ゲノムの共通性と相違点、異なる共生細菌の競争排除と共存の仕組み、宿主と共生細菌との共進化の過程などについて数々の新規な知見を得た。

(3) カメムシ共生細菌の遺伝子操作系および宿主表現型評価系の確立

培養可能な共生細菌 C, D, E について、トランスポゾンによる形質転換系を確立し、GFP, RFP などで蛍光標識した共生細菌系統を作出した。感染過程や局在のライブイメージングや、共感染解析に活用している (図 2)。

また、卵表面殺菌、容器、水、餌などの厳密な滅菌 (特に餌の処理法に工夫が要る) により安定かつ大量に滅菌条件下で大腸菌感染チ

チャバネを飼育維持する方法を確立して論文にまとめた (Nishide *et al.* 2017 *Appl Entomol Zool*)。応用上重要なノウハウを提示できたものと考えられる。

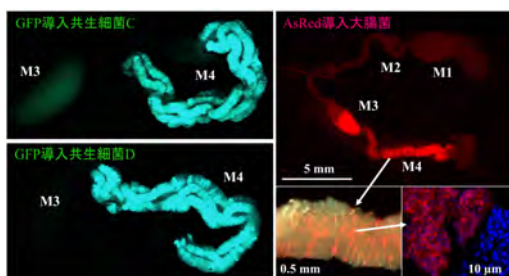


図2 GFP 標識した共生細菌および AsRed 標識した大腸菌の宿主体内局在

さらに、チャバネその他の昆虫類の形態、色彩、画像などの解析に特化したソフトウェア *Natumushi* を開発し、感染宿主の表現型スクリーニングのハイスループット化、自動化を実現した (図3) (Tanahashi & Fukatsu 2018 *Entomol Sci*)。 *Natumushi* は産総研ウェブサイト上で無償公開し、昆虫形態/色彩定量解析に今後広く利用されるものと期待される。

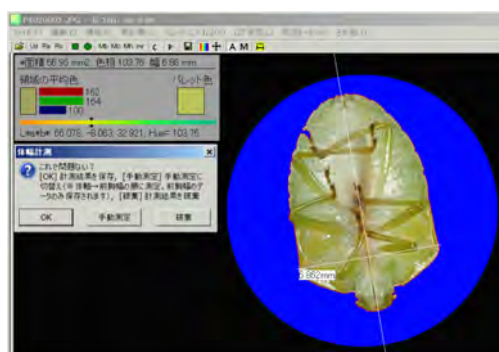


図3 *Natumushi* の測定画面

<https://unit.aist.go.jp/bpri/bpri-symbio/Natumushi>

(4) 共生細菌フォスミドゲノムライブラリー導入大腸菌に感染させたチャバネの表現型スクリーニングによる共生関連遺伝子の取得

共生細菌のゲノム断片 (~40 kb) を含むフォスミドライブラリーで形質転換した大腸菌クローンを共生細菌非感染幼虫に感染させて飼育し、羽化率、成虫の体色と体サイズを評価し、高いスコアを示した大腸菌クローンが保有する共生細菌ゲノム断片を選抜した。共生細菌 C については 105,167 個の卵由来の 10,623 頭の成虫を用いて、ゲノムの 92% をカバーする 366 クローンの 1 次スクリーニングを行い 15 の候補クローンを得た (図4)。共生細菌 D については 25,356 個の卵由来の 4,161 頭の成虫を用い、ゲノムの 49% をカバーする 96 クローンの 1 次スクリーニングを行い 14 の候補クローンを得た。

(5) 共生細菌ゲノム上の共生関連遺伝子の同定および機能解析

共生細菌 C から得られた候補クローン 15 のうち 4 クローンはほぼ同一領域であり、しかも共生細菌 D から得られた 1 クローンも同じ領域であった。これらの領域は 3 つの遺伝子 *recJ* (DNA 修復や組み換えに関与する一本鎖 5'-3'エキソヌクレアーゼ)、*prfB* (ペプチドリリースファクター-B; UGA と UAA 停止コドンに対応; $\Delta prfB$ の大腸菌は致死)、*lysS* (リジン tRNA シンターゼ; 大腸菌で $\Delta lysS$ は誘導型リジン tRNA シンターゼ *lysU* が補償するとされるが、チャバネ共生細菌は *lysU* を持たないため致死になると思われる) を含んでいた。共生細菌ゲノムのこの領域を大腸菌に導入して感染させたところ、チャバネ成虫の体色が改善され、羽化率の上昇も見られた。さらに共生細菌 C からこのゲノム領域を欠失させてから感染させたところ、宿主のパフォーマンスは顕著に低下した。すなわち、このゲノム領域が共生に重要な役割を果たすらしいことが示された。



図4 共生細菌 C のゲノム上にマップした共生関連遺伝子を含む可能性のある候補クローンの分布

(6) 異なる共生細菌間での共生関連遺伝子群の比較解析

共生細菌 A, B, C, D, E, F の全ゲノム配列に基づいて遺伝子の共有パターンについて調べたところ、1,110 遺伝子が共通に存在していた。アミノ酸、ビタミン、ヌクレオチドその他の合成系はよく保存されており、宿主への供給の可能性が考えられた。やはりプラスミドにコードされたカロテノイド合成系および IV 型分泌装置の遺伝子群、そして前述のフォスミドゲノムライブラリースクリーニングで同定された候補遺伝子群についてさらに検討を進めていく。

(7) チャバネに人工共生させた大腸菌の実験共生進化解析

人工的に大腸菌に感染させたチャバネを継続的に累代飼育することで、共生関係の安定化や適応度の上昇をモニターし、その間に生じたゲノムの変化および適応度効果の変遷を

記載および解析した。限られた期間中に進化的な変化を観測できるよう、DNA ミスマッチ修復酵素遺伝子 *mutS* 欠損大腸菌系統を作成し、この高速進化大腸菌系統 $\Delta mutS$ を感染させた宿主を累代飼育した。次世代への共生細菌伝達方法が異なる2種類の実験系列を設定した。1つは羽化した成虫から中腸共生部位を摘出して、その摩砕物を孵化幼虫への感染源とする方法で、多数の表面滅菌卵塊への接種が可能であるが、人工的な伝達様式である。もう1つは羽化した成虫に産卵させて次世代を得る方法で、卵表面への細菌塗布は虫任せで得られる卵数は限定されるが、より自然な伝達様式である。全系列で毎世代、大腸菌はグリセロールストックとして保存した。



図5 人工共生 $\Delta mutS$ 高速進化大腸菌に感染した宿主カメムシにおける羽化率の推移

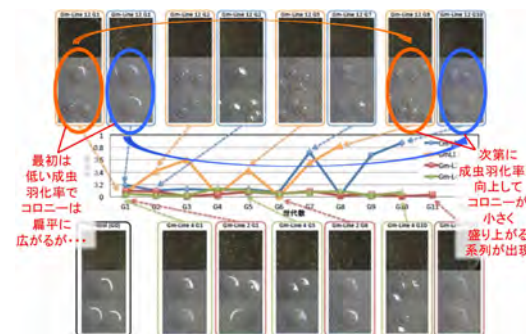


図6 人工共生 $\Delta mutS$ 高速進化大腸菌で再現的に観察された宿主の羽化率向上およびコロニー形態の変化

特筆すべきことに、実験を開始してから半年から1年ほどの間に、 $\Delta mutS$ 高速進化大腸菌の人工共生進化13系列の過半数において、宿主の羽化率が顕著な上昇を示すようになり、はじめは数%だったのが30~90%という高い羽化率を示す進化系列が次々と出現した(図5)。さらに、このような共生進化に伴い、大腸菌のコロニー形態に特徴的かつ一貫した変化が観察された。もとの大腸菌系統ではコロニーは扁平であるが、羽化率が向上した進化系列ではコロニーは小型で隆起した形状を呈した(図6)。多糖染色により、羽化率が向上した進化系列では菌体外多糖が顕著に減少していることが判明し、大腸菌コロニー形態の変化と関連する可能性が示唆された(図7)。これらの共生進化大腸菌系列において、羽化

率上昇の前後で遺伝子発現パターンをRNA-Seq法により網羅的に調べたところ、進化系列に関わらず、共生進化の前と後で遺伝子発現パターンがクラスタリングした(図8)。羽化率上昇後には、多くのABC輸送機構、ホストトランスフェラーゼ系、バイオフィーム形成、果糖/マンノース代謝、アミノ酸や糖ヌクレオチド代謝などに関連する遺伝子の発現が顕著に低下していた。各共生進化系列について共生進化大腸菌のゲノムリシーケンシングを行ったところ、ゲノムの部分欠失や重複など、ダイナミックなゲノム変化が観測された(図9)。

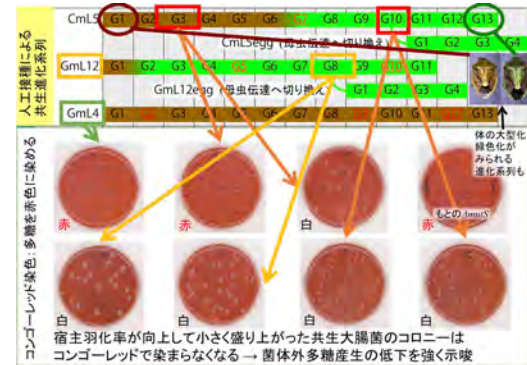


図7 人工共生 $\Delta mutS$ 高速進化大腸菌で再現的に観察された菌体外多糖産生の低下

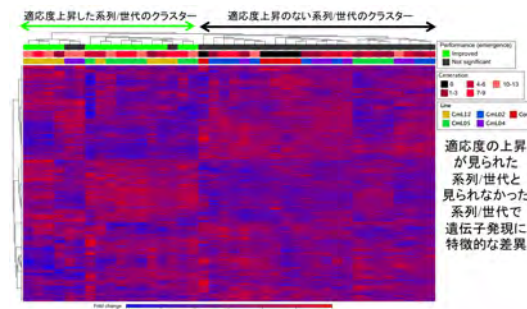


図8 人工共生 $\Delta mutS$ 高速進化大腸菌のRNA-Seqデータのクラスター解析5進化系列; CPM > 5の2,789遺伝子に基づく

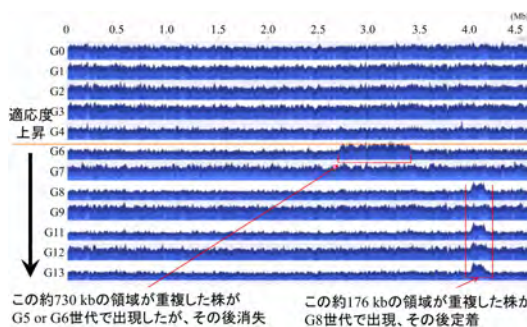


図9 人工共生 $\Delta mutS$ 高速進化大腸菌におけるゲノム部分重複 (CmL5系列: G6世代から宿主適応度が上昇)

(8) その他の成果

カメムシ類その他同所的な昆虫自然集団における共生細菌の探索と機能解析を実施する過程で、副産物的に以下に挙げる特筆すべき

研究成果が得られた：チャバネアオカメムシおよび近縁種における雌特異的な中腸共生器官の特殊化の発見 (Hayashi *et al.* 2015 *Appl Environ Microbiol*) ; クヌギカメムシ類における腸内共生細菌の卵塊ゼリー伝達の解明 (Kaiwa *et al.* 2014 *Curr Biol*)、ヒメナガカメムシにおける菌細胞形成機構の解明 (Matsuura *et al.* 2015 *PNAS*)、地球温暖化がカメムシ腸内共生系に与える影響の解析 (Kikuchi *et al.* 2016 *mBio*)、環境中の寄生真菌と昆虫内部共生真菌との進化生態学的な連続性の解明 (Matsuura *et al.* 2018 *PNAS*) など。

(9) 本研究成果の意義と展望

新規な昆虫一大腸菌人工共生系の創出に基づく本研究の独創性は傑出しており、共生進化の分子機構の解明、共生機構の共通性と多様性の把握、共生進化の初期段階の理解、共生進化のリアルタイムの観察や記載などについて、画期的な研究成果が得られた。大腸菌は最もよく理解されたモデル細胞であり、4.6 Mbのゲノムにコードされた約4,300 遺伝子のうちおよそ7割の機能が多少なりとも解明されている。この大腸菌を実験室内で昆虫と共生進化させ、その過程をつぶさに観察、記載、解明するのは、共生という生命現象の理解における1つの究極の形となるであろう。国際的に見ても類似の先行研究はなく、日本発の世界をリードする研究成果となるに違いない。今回、主要な道筋をつけることはできたが、まだ端緒についたばかりの段階であるといえる。より大規模に反復をとり、より長期的かつ継続的に大腸菌を共生進化させ、ゲノム再編成、ゲノム縮小、培養困難、必須共生などに至った大腸菌を作り出し、もって共生進化の本質をリアルタイムで再現的に観察・理解することを目指し、後継のプロジェクトに継承、発展させることが望まれる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 22 件)

① Matsuura Y, Moriyama M, Łukasik P, Vanderpool D, Tanahashi M, Meng XY, McCutcheon JP, Fukatsu T (2018) Recurrent symbiont recruitment from fungal parasites in cicadas. *Proc Natl Acad Sci USA* in press. DOI: 10.1073/pnas.1803245115

② Tanahashi M, Fukatsu T (2018) *Natsumushi* - An image measuring software for entomological studies. *Entomol Sci* in press. DOI: 10.1111/ens.12315

③ Anbutsu H, Moriyama M, Nikoh N, Hosokawa T, Futahashi R, Tanahashi M, Meng XY, Kuriwada T, Mori N, Oshima K, Hattori M, Fujie M, Satoh N, Maeda T, Shigenobu S, Koga R, Fukatsu T (2017) Small genome symbiont underlies cuticle hardness in beetles. *Proc Natl Acad Sci USA* 114:

E8382-E8391. DOI: 10.1073/pnas.1712857114

④ Salem H, Bauer E, Kirsch R, Berasategui A, Cripps M, Weiss B, Koga R, Fukumori K, Vogel H, Fukatsu T, Kaltenpoth M (2017) Drastic genome reduction in an herbivore's pectinolytic symbiont. *Cell* 171: 1520-1531. DOI: 10.1016/j.cell.2017.10.029

⑤ Tanahashi M, Kim JK, Watanabe K, Fukatsu T, Kubota K (2017) Specificity and genetic diversity of xylose-fermenting *Scheffersomyces* yeasts associated with small blue stag beetles of the genus *Platycerus* in East Asia. *Mycologia* 109: 630-642. DOI: 10.1080/00275514.2017.1382648

⑥ Fukumori K, Koga R, Nikoh N, Fukatsu T (2017) Symbiotic bacteria associated with gut symbiotic organ and female genital accessory organ of the leaf beetle *Bromius obscurus* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Appl Entomol Zool* 52(4): 589-598. DOI: 10.1007/s13355-017-0513-0

⑦ Hirota B, Okude G, Anbutsu H, Futahashi R, Moriyama M, Meng XY, Nikoh N, Koga R, Fukatsu T (2017) A novel, extremely elongated, and endocellular bacterial symbiont supports cuticle formation of a grain pest beetle. *mBio* 8: e01482-17. DOI: 10.1128/mBio.01482-17

⑧ Okude G, Koga R, Hayashi T, Nishide Y, Meng XY, Nikoh N, Miyanoshita A, Fukatsu T (2017) Novel bacteriocyte-associated pleomorphic symbiont of the grain pest beetle *Rhyzopertha dominica* (Coleoptera: Bostrichidae). *Zool Let* 3: 13. DOI: 10.1186/s40851-017-0073-8

⑨ Nishide Y, Onodera-Tanifuji N, Tanahashi M, Moriyama M, Fukatsu T, Koga R (2017) Aseptic rearing procedure for the stinkbug *Plautia stali* (Hemiptera: Pentatomidae) by sterilizing food-derived bacterial contaminants. *Appl Entomol Zool* 53: 407-415. DOI: 10.1007/s13355-017-0495-y

⑩ Tanahashi M, Meng XY, Fukatsu T (2017) A novel symbiotic ciliate (Ciliophora: Peritrichia) in the hindgut of a stag beetle (Coleoptera: Lucanidae). *Zool Sci* 34: 217-222. DOI: 10.2108/zs170012

⑪ Itoh H, Matsuura Y, Hosokawa T, Fukatsu T, Kikuchi Y (2017) Obligate gut symbiotic association in the sloe bug *Dolycoris baccarum* (Hemiptera: Pentatomidae). *Appl Entomol Zool* 52: 51-59. DOI: 10.1007/s13355-016-0453-0

⑫ Hosokawa T, Matsuura Y, Kikuchi Y, Fukatsu T (2016) Recurrent evolution of gut symbiotic bacteria in pentatomid stinkbugs. *Zool Let* 2: 34. DOI: 10.1186/s40851-016-0061-4

⑬ Kikuchi Y, Tada A, Musolin D, Hari N, Hosokawa T, Fujisaki K, Fukatsu T (2016) Collapse of insect-microbe symbiosis under simulated climate change. *mBio* 7: e01578-16. DOI: 10.1128/mBio.01578-16

⑭ Harumoto T, Anbutsu H, Lemaitre B, Fukatsu T (2016) Male-killing symbiont damages host's

dosage-compensated sex chromosome to induce embryonic apoptosis. *Nature Commun* 7: 12781. DOI: 10.1038/ncomms12781

⑮ Nishino T, Tanahashi M, Lin CP, Koga R, Fukatsu T (2016) Fungal and bacterial endosymbionts of eared leafhoppers of the subfamily Ledrinae (Hemiptera: Cicadellidae). *Appl Entomol Zool* 51: 465-477. DOI: 10.1007/s13355-016-0422-7

⑯ Hosokawa T, Ishii Y, Nikoh N, Fujie M, Satoh N, Fukatsu T (2016) Obligate bacterial mutualists evolving from environmental bacteria in natural insect populations. *Nature Microbiol* 1: 15011. DOI: 10.1038/nmicrobiol.2015.11

⑰ Moriyama M, Nikoh N, Hosokawa T, Fukatsu T (2015) Riboflavin provisioning underlies *Wolbachia*'s fitness contribution to its insect host. *mBio* 6: e01732-15. DOI: 10.1128/mBio.01732-15

⑱ Matsuura Y, Kikuchi Y, Miura T, Fukatsu T (2015) *Ultrabithorax* is essential for bacteriocyte development. *Proc Natl Acad Sci USA* 112: 9376-9381. DOI: 10.1073/pnas.1503371112

⑲ Hayashi T, Hosokawa T, Meng XY, Koga R, Fukatsu T (2015) Female-specific specialization of a posterior end region of the midgut symbiotic organ in *Plautia splendens* and allied stinkbugs. *Appl Environ Microbiol* 81: 2603-2611. DOI: 10.1128/AEM.04057-14

⑳ Hosokawa T, Kaiwa N, Matsuura Y, Kikuchi Y, Fukatsu T (2015) Infection prevalence of *Sodalis* symbionts among stinkbugs. *Zool Lett* 1: 5. DOI: 10.1186/s40851-014-0009-5

㉑ Kaiwa N, Hosokawa T, Nikoh N, Tanahashi M, Moriyama M, Meng XY, Maeda T, Yamaguchi K, Shigenobu S, Ito M, Fukatsu T (2014) Symbiont-supplemented maternal investment underpinning host's ecological adaptation. *Curr Biol* 24: 2465-2470. DOI: 10.1016/j.cub.2014.08.065

㉒ Matsuura Y, Hosokawa T, Serracin M, Tulgetsk GM, Miller TA, Fukatsu T (2014) Bacterial symbionts of a devastating coffee plant pest, the stinkbug *Antestiopsis thunbergii* (Hemiptera: Pentatomidae). *Appl Environ Microbiol* 80: 3769-3775. DOI: 10.1128/AEM.00554-14

[学会発表] (計 70 件)

① Fukatsu T (2017) Microbial symbionts involved in plant adaptation of their insect hosts. Gordon Research Conference "Plant-Herbivore Interaction" (Ventura, CA, USA)

② Fukatsu T (2016) Experimental evolution of insect-bacterium symbiotic association. The 16th International Symposium on Microbial Ecology (Montreal, Canada)

③ Fukatsu T (2016) Symbiotic bacteria underpinning insect-plant interactions. Keystone symposium "Phytobiomes: From Microbes to Plant Ecosystems" (Santa Fe, NM, USA)

④ Fukatsu T (2015) Symbiosis underpinning ecological adaptations in insects. Gordon Research Conference "Ecological & Evolutionary Genomics" (Biddeford, ME, USA)

⑤ Fukatsu T (2014) Biodiversity, symbiosis and evolution. 15th International Symposium on Microbial Ecology (Seoul, Korea)
他 65 件

[その他]

(1) ホームページ (計 1 件)

① 昆虫-大腸菌人工共生系による共生進化および分子機構の解明
<https://staff.aist.go.jp/t-fukatsu/KBNSHome.html>

(2) プレス発表 (計 6 件)

① 環境細菌から進化する共生細菌 - 日本列島の野外昆虫集団でとらえた共生進化過程
http://www.aist.go.jp/aist_j/press_release/pr2016/pr20160111/pr20160111.html
他 5 件

(3) ソフトウェア (計 1 件)

Natsumushi - An image measuring software for entomological studies
<https://unit.aist.go.jp/bpri/bpri-symbio/Natsumushi>

(4) 受賞 (計 2 件)

① 深津武馬 (2014) 日本進化学会学会賞

② 深津武馬 (2014) 木村資生記念学術賞

6. 研究組織

(1) 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

(2) 研究分担者

古賀 隆一 (KOGA, Ryuichi)

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

研究者番号: 80356972

二河 成男 (NIKOH, Naruo)

放送大学・教養学部・教授

研究者番号: 70364916

細川 貴弘 (HOSOKAWA, Takahiro)

九州大学・理学研究院・助教

研究者番号: 80722206

(平成 27 年度から)

中島 裕美子 (NAKAJIMA, Yumiko)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・准教授

研究者番号: 70244340

(平成 26 年度まで)