

科学研究費助成事業「新学術領域研究（研究領域提案型）」 研究概要

〔令和4年度事後評価用〕

令和4年6月30日現在

機関番号：82401

領域設定期間：平成29年度～令和3年度

領域番号：3902

研究領域名（和文）進化の制約と方向性～微生物から多細胞生物までを貫く表現型進化原理の解明～

研究領域名（英文）Evolutionary theory for constrained and directional diversities

領域代表者

倉谷 滋 (KURATANI Shigeru)

国立研究開発法人理化学研究所 生命機能科学研究センター・チームリーダー

研究者番号：00178089

交付決定額（領域設定期間全体）：(直接経費) 1,237,400,000 円

研究成果の概要

この研究プログラムは、生物の多様性をもたらした進化の機構について、「揺らぎ応答理論」と呼ばれる物理学的法則を応用することにより、これまで説明のできなかった進化現象に光を当て、化石、発生、形態構造、生態システムからゲノム、遺伝子に至るまで、多岐にわたるレベルにおいて総合的理解を目指すものであり、5年間にわたる研究活動の末、計画班、公募班のものをあわせて80本を超える論文を国際学術雑誌に発表するにいたった。それはCell, Nature等のトップジャーナル、Nature姉妹誌などに発表された論文を多数含み、国際的にも注目を浴びることとなった。これは、進化生物学に新たな潮流をもたらすだけではなく、進化の方向性を予想できる可能性を示すものと考えられる。

研究分野：進化生物学

キーワード：進化生物学、表現型進化、揺らぎ応答理論、実験進化学、理論構築

1. 研究開始当初の背景

生物は進化を通じ多様化を遂げるが、無制限に変幻自在というわけではない。例えば、脊椎動物は二対以上の手足を持たず、昆虫類の基本的ボディプランも変化しない。動物の胚発生過程における遺伝子発現レベルにおいても、遺伝子発現プロファイルの多様性が保守的になっている段階がある。このように、進化的多様性の制約や方向の偏りがさまざまな階層に生じていることが、過去の研究からみえてきた（新学術領域「複合適応形質の遺伝子基盤解明（長谷部代表、本課題計画班の長谷部・倉谷・深津・入江・古澤が参画。2009～2014年、事後評価A+）」）。しかし、進化的な多様性の制約と方向性はいまだ個別な現象の記載に留まり、そうした進化が起こるメカニズムも明らかになっていない。どのような機構的背景で制約された進化、あるいは方向性のある進化が起こるのか、さらには、現存の生物がどのような進化可能性を持つのか、こうした問題に本領域は取り組んだ。計画研究代表者は、進化学（全員）、物理学（金子、古澤）、形態発生学（倉谷、長谷部）、共生生物学（深津）、生命情報科学（入江）という異分野を専門とする研究者からなり、いずれも現代の進化研究を先導し、国際的評価が高い。このような第一線の進化研究グループが、物理学を背景とする理論生物学の研究者と密にコラボレーションを行い、表現型変化の可変性という問題に実験と理論の双方からアプローチする研究提案は世界に類を見ない、新規性の高いものといえる。本邦の進化学と物理学が持つアドバンテージを背景とし、諸外国とは一線を画する独創性を有する。

2. 研究の目的

ダーウィンの自然淘汰理論、木村資生の中立進化理論を中心に据えた「現代進化論の総合説」は、突然変異やそれによって生じた表現型がどのように集団内に広がり、進化に寄与するかを主に説明するが、多様性に限りや方向性があることや、変異によらない表現型の可変性が進化にどう寄与するかについては、特定の生物の表現型や、確率論的偶然に依拠した説明はあるものの、理論化のレベルにはいたっていない。計画班の金子が率い、古澤が参画した ERATO 金子複雑系生命プロジェクト（金子代表、2004～2010 年、事後評価 A+）や計画班の入江が参画した「複雑生命システム動態研究教育拠点」（2011～2016 年、金子代表）では、物理学理論を背景とした理論研究及び実験進化研究を行うことにより、生物個体が持つ表現型の揺らぎ（やわらかさ/硬さ）の変化方向が進化的多様性の方向と相關するという考えを提唱した（揺らぎ応答進化理論）。この理論は、変異が生じる前の表現型特性がどのように進化に影響を与えるかを説明した点で独自であり、これまで総合説にはなかったものである。本領域では、さまざまな生物の多様な表現型を対象とし、短い時間スケールで観察される表現型揺らぎと、長期的時間スケールで起こる表現型進化の制約や方向性がどのように相關するかを明らかにし、揺らぎ進化理論の適用範囲の検証と修正を行い、表現型進化の制約と方向性の機構的背景を理解することを目的とした。そして、従来の進化理論を包含した、より包括的な新理論の構築を目指した。

3. 研究の方法

本領域では、個体間差や環境変化による表現型変化、発生上の揺らぎなど、短期的時間スケールで観察される表現型揺らぎを定量し、長期的な時間スケールで起こる表現型進化の制約や方向性との関係を実験的に解析、それに基づき、揺らぎ応答進化理論の検証と修正を行い、制約進化理論を構築する。その目的に向けて、【研究項目 1】 表現型の揺らぎ・環境応答の定量解析、【研究項目 2】 進化的制約・方向性の定量解析、【研究項目 3】 制約進化理論の構築、の 3 項目のもとに研究を行うこととした。進化学全体における普遍的な原理を探求するため、分子から生態系レベルにわたる多様な生物材料と、多様な進化現象（遺伝子発現プロファイル進化、環境耐性進化、発生進化、共生進化等）を対象とした。

4. 研究の成果

【研究項目 1】 表現型揺らぎと環境応答・進化応答を定量するため、各班が異なる生物材料を用いて研究を進めた結果、領域発足前は大腸菌を用いた実験（下記古澤班）のみにより妥当性が示されていた揺らぎ応答進化理論が、分子進化（下記市橋班）、個体発生（下記入江班）など様々な階層において成立することが示され、当初目的を達成した。

【研究項目 2】 進化の時間スケールの異なる大腸菌、出芽酵母、脊椎動物を用いて、表現型進化がどのように制約をされているかを定量的に解析し、その背後にあるメカニズムを推察できるデータ取得を実現、その進化的制約からの逸脱がどのように生じるかに関して新たな知見を得ることに成功した。例えば、大腸菌ではどの薬剤に耐性になるかに制約がかかっていたが、それは、転写因子による制御のバランスに由来していることがわかった。さらに、脊椎動物の発生過程では、器官形成期に環境変動や突然変異による変化表現型変化が小さいという制約がかかっていたが、これは、異なる発生ステージ間の制御遺伝子の使いまわしに由来していることがわかった。以上から、さまざまな生物における異なる時間スケールの進化において生じる制約は、どれも遺伝子制御ネットワークにおけるバランスによって引き起こされている可能性が高いことがわかり、当初目標を達成した。

【研究項目 3】 金子班を中心として行われた理論的研究に加え、金子班・古澤班・倉谷班・大林班の共同研究により、揺らぎ応答進化理論の適用範囲が進化過程を経ることによって拡大することがわかった。そして、従来の揺らぎ応答進化理論に、異なる階層間の相互作用を加えることで、細胞内の分子集団やホスト-パラサイト系などの生態系において、表現型進化の制約や進化のしやすい方向性を定量的に推定できるようになった。

以上のように、表現型の揺らぎと進化の制約・方向性について、分子レベルから生態系レベルまで様々な階層での定量解析が進み、揺らぎ応答進化理論が広い範囲で成り立つことが示された。さらに、表現型の少数自由度への制約や階層進化理論など、従来の揺らぎ応答進化理論を超える枠組みの構築に成功した。本領域の申請時には、計画班により細胞レベルから動植物などの多細胞レベルの解析が計画されていたが、公募班の参入により、分子レベル（市橋班・上野班）や微生物生態系（細田班）など、当初の予定を超えた多様な階層において、表現型揺らぎと進化的制約の関係が明らかとなった。これらの結果は、設定目標を予定通り達成するとともに、今後の進化学に大きな影響を与える包括的な進化理論の構築をもたらしたことから、目標を達成できたと判断している。

5. 主な発表論文等（受賞等を含む）

1. *Hirasawa, T., Hu, Y., Giles, S., Uesugi, K., Hoshino, M., Manabe, M., and Kuratani, S. (2022). Morphology of Palaeospondylus and its affinity to tetrapod ancestors *Nature*, 606, 109-112.
2. Koganezawa, Y., Umetani, M., Sato, M., *Wakamoto, Y. (2022) History-Dependent Physiological Adaptation to Lethal Genetic Modification under Antibiotic Exposure. *eLife*. 11, e74486.
3. Kanai, Y., *Tsuru, S., and *Furusawa, C. (2022). Experimental demonstration of operon formation catalyzed by insertion sequence. *Nucleic Acids Res.* 50, 1673-1686.
4. *Uchida, Y., Shigenobu, S., Takeda, H., Furusawa, C., and *Irie, N. (2022). Potential contribution of intrinsic developmental stability toward body plan conservation. *BMC Biology* 20, 82.
5. Fukumori, K., *Oguchi, K., Ikeda, H., Shinohara, T., Tanahashi, M., Moriyama, M., Koga, R., and *Fukatsu, T. (2022) Evolutionary dynamics of host organs for microbial symbiosis in tortoise leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *mBio* 13, e03691-21.
6. *Tsuchimatsu, T., and *Fujii, S. (2022). The selfing syndrome and beyond: diverse evolutionary consequences of mating system transitions in plants. *Phil. Trans. R. Soc. B*, in press.
7. *Nakashima, S., *Kobayashi, T.J. (2022). Acceleration of evolutionary processes by learning and extended Fisher's fundamental theorem. *Phys. Rev. Res.* 4, 013069.
8. Mizuuchi, R., *Furubayashi, T., and Ichihashi, N.* (2022) Evolutionary transition from a single RNA replicator to a multiple replicator network *Nat. Commun.s*, 13, 1460
9. *Ishikawa, Y., Kimura, M.T., and Toda, M.J. (2022). Biology and ecology of the Oriental flower-breeding *Drosophila elegans* and related species. *Fly* 16, 207-220.
10. *Terashima, H., Hori, K., Ihara, K., *Homma, M., and Kojima, S. (2022) Mutations in the stator protein PomA affect switching of rotational direction in bacterial flagellar motor. *Sci. Rep.* 12, 2979.
11. Ishishita, S., Kitahara, S., Takahashi, M., Iwasaki, S., Tatsumoto, S., Hara, I., Kaneko, Y., Kinoshita, K., Yamaguchi, K., Harada, A., Ohmori, Y., Ohkawa, Y., Go, Y., Shigenobu, S., Matsuda, Y., and Sauzuki T.* (2022) Uterus-specific transcriptional regulation underlies eggshell pigment production in Japanese quail. *PLoS One*, 17, e0265008
12. *Ishikawa, A., Yamanouchi, S., Iwasaki, W., and Kitano, J. (2022). Convergent copy number increase of genes associated with freshwater colonisation in fishes. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, in press.
13. *Tang, Q-Y., and *Kaneko, K. (2021) Dynamics-evolution correspondence in protein structures. *Phys. Rev. Lett.* 127, 098103.
14. Leong, JCK., *Li, Y., Uesaka, M., Uchida, U., Omori, A., Hao, M., Wan, W., Dong, Y., RenSi Zhang, Y., Zeng, T., Wang6,F., Chen, L., Wessel, G., Livingston, BT., Bradham, C., Wang, W., and *Irie, N. (2021). Derivedness Index for Estimating Degree of Phenotypic Evolution of Embryos: A Study of Comparative Transcriptomic Analyses of Chordates and Echinoderms. *Front. Cell Dev. Biol.* 9,749963.
15. *Fukushima, K., Narukawa, H., Palfalvi, G., and *Hasebe, M. (2021). A discordance of seasonally covarying cues uncovers misregulated phenotypes in the heterophyllous pitcher plant *Cephalotus follicularis*. *Proc. Biol. Sci.* 288, 20202568.
16. *Mano, H., and *Hasebe, M. (2021). Rapid movements in plants. *J. Plant Res.* 134, 3–17.
17. *Phuangphong, S., Tsunoda, J., Wada, H., *Morino, Y (2021) Duplication of spiralian-specific TALE genes and evolution of the blastomere specification mechanism in the bivalve lineage *EvoDevo* 12,11.
18. *Okada K, Katsuki M, Sharma MD, Kiyose K, Seko T, Okada Y, Wilson AJ, Hosken DJ.(2021). Natural selection increases female fitness by reversing the exaggeration of a male sexually selected trait. *Nat. Commun.*12, 3420.
19. *Higashiyama, H., Koyabu, D., Hirasawa, T., Werneburg, I., Kuratani, S., and Kurihara, H. Mammalian muzzle as an evolutionary novelty (2021). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 118, e2111876118.
20. Nojiri, T., Wilson, L.A.B., López-Aguirre, C., Tu, V.T., Kuratani, S., Ito, K., Higashiyama, H., Son, N.T., Fukui, D., Sadier, A., Sears, K.E., Endo, H., Kamihori, S., and *Koyabu, D.* Embryonic evidence uncovers convergent origins of laryngeal echolocation in bats (2021). *Curr. Biol.* 31, 1353-1365.e3.
21. Ueno, H., Kato, M., Minagawa, Y., Hirose, Y., and *Noji, H (2021). Elucidation and control of low and high active populations of alkaline phosphatase molecules for quantitative digital bioassay.

- Protein Sci.* 30, 1628-1639.
22. *Amunts K, et al. (2021). 1q21.1 distal copy number variants are associated with cerebral and cognitive alterations in humans. *Transl. Psychiatry* 11, 182.
 23. Bergoglio E, *Suzuki IK, Togashi K, Tsuji M, Takeuchi S, *Koizumi H, and *Emoto K. (2021) Spatial and temporal diversity of DCLK1 isoforms in developing mouse brain. *Neuro. Res.* 170 154-165.
 24. Wada, Y., Ohsawa, S., and *Igaki, T. (2021). Yorkie ensures robust tissue growth in Drosophila ribosomal protein mutants. *Development*, 148, dev198705.
 25. Akai, N., *Ohsawa, S., Sando Y., and *Igaki, T. (2021). Epithelial cell-turnover ensures robust coordination of tissue growth in Drosophila ribosomal protein mutants. *PLoS Genetics*, 17, e1009300.
 26. *Ishikawa, A., Stuart, Y.E., Bolnick, D.I., and Kitano, J. (2021). Copy number variation of a fatty acid desaturase gene *Fads2* associated with ecological divergence in freshwater stickleback populations. *Biol. Lett.* 17, 20210204.
 27. *Kato, T., and *Kobayashi, T.J. (2021). Understanding adaptive immune system as reinforcement learning. *Phys. Rev. Res.* 3, 013222.
 28. Sakata, A., and *Kaneko, K. (2020) Dimensional reduction in evolving spin-glass model: correlation of phenotypic responses to environmental and mutational changes. *Phys. Rev. Lett.* 124, 218101.
 29. Itao, K., and *Kaneko, K. (2020) Evolution of Kinship Structures Driven by Marriage Tie and Competition., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 117, 2378-2384.
 30. Li, Y., Omori, A., Flores, R., Satterfield, S., Nguyen, C., Ota, T., Tsurugaya, T., Ikuta, T., Ikeo, K., Kikuchi, M., Leong, J., Reich, A., Hao, M., Wan, W., Dong, Y., Ren, Y., Zhang, S., Zeng, T., Uesaka, M., Uchida, Y., Li, X., Shibata, T., Bino, T., Ogawa, K., Shigenobu, S., Kondo, M., Wang, F., Chen, L., Wessel, G., Saiga, H., Cameron, R., Livingston, B., Bradham, C., Wang, W., and *Irie, N. (2020). Genomic insights of body plan transitions from bilateral to pentameric symmetry in Echinoderms. *Commun.s Biol.* 3, 371.
 31. Reis, F., Kirsch, R., Pauchet, Y., Bauer, E., Bilz, L. C., Fukumori, K., Fukatsu, T., Kolsch, G., and *Kaltenpoth, M. (2020) Bacterial symbionts support larval sap feeding and adult folivory in (semi-)aquatic reed beetles. *Nat. Commun.* 11, 2964.
 32. *Maeda, T., Iwasawa, J., Kotani, H., Sakata, N., Kawada, M., Horinouchi, T., Sakai, A., Tanabe, K., and *Furusawa, C. (2020). High-throughput laboratory evolution reveals evolutionary constraints in Escherichia coli. *Nat. Commun.* 11, 5970.
 33. *Furusawa, C., and Irie, N. (2020). Toward understanding of evolutionary constraints: experimental and theoretical approaches. *Biophys. Rev.* 12, 1155-1161.
 34. Suda, H., Mano, H., Toyota, M., Fukushima, K., Mimura, T., Tsutsui, I., Hedrich, R., Tamada, Y., and *Hasebe, M. (2020). Calcium dynamics during trap closure visualized in transgenic Venus flytrap. *Nat. Plants* 6, 1219–1224.
 35. Palfalvi, G., Hackl, T., Terhoeven, N., Shibata, T.F., Nishiyama, T., Ankenbrand, M., Becker, D., Förster, F., Freund, M., Iosip, A., Kreuzer, I., Saul, F., Kamida, C., Fukushima, K., Shigenobu, S., Tamada, Y., Adamec, L., Hoshi, Y., Ueda, K., Winkelmann, T., Fuchs, J., Schubert, I., Schwacke, R., Al-Rasheid, K., *Schultz, J., *Hasebe, M., and *Hedrich, R. (2020). Genomes of the Venus flytrap and close relatives unveil the roots of plant carnivory. *Curr. Biol.* 30, 2312-2320.
 36. Yoshida, K., Kawakami, K., Abe, G. and T., and *Tamura, K. (2020) Zebrafish can regenerate endoskeleton in larval pectoral fin but the regenerative ability declines. *Dev. Biol.* 463, 110-123.
 37. Tsuchimatsu, T., Kakui, H., Yamazaki, M., Marona, C., Tsutsui, H., Hedhly, A., Meng, D., Sato, Y., Städler, T., Grossniklaus, U., Kanaoka, M.M., Lenhard, M., Nordborg, M., and *Shimizu, K.K., (2020). Adaptive reduction of male gamete number in the selfing plant *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Commun.* 11, 2885.
 38. Soga, N., Ota, A., Nakajima, K., Watanabe, R., Ueno, H., and *Noji, H (2020). Monodisperse Liposomes with Femtoliter Volume Enable Quantitative Digital Bioassays of Membrane Transporters and Cell-Free Gene Expression. *ACS Nano* 14, 11700-11711
 39. Cordeiro, IR., Yu, R., and *Tanaka, M. (2020). Regulation of the limb shape in the Chinese softshell turtle: insights into the evolution of interdigital cell death. *Evol. Dev.* e12352.
 40. *Ishikawa, Y., Fujiwara, M., Wong, J., Ura, A., and Kamikouchi A.* (2020). Stereotyped Combination of Hearing and Wind/Gravity-Sensing Neurons in the Johnston's Organ of Drosophila. *Front. Physiol.* 10, 1552
 41. Furabayashi, T., Ueda, K., Bansho, Y., Motoooka, D., Nakamura, S., Mizuuchi, R., and *Iehihashi, N. (2020). Emergence and diversification of a host-parasite RNA ecosystem through Darwinian evolution. *eLIFE* 9:e56038
 42. Kintaka, R., Makanae, K., Namba, S., Kato, H., Kito, K., Ohnuki, S., Ohya, Y., Andrews, B.J., Boone, C., and *Moriya, H. (2020). Genetic profiling of protein burden and nuclear export overload. *Elife* 9.
 43. Yasuoka, Y.*, Matsumoto, M., Yagi, K., and Okazaki, Y (2020). Evolutionary History of GLIS Genes Illuminates their Roles in Cell Reprogramming and Ciliogenesis. *Mol. Biol. Evol.* 37, 100-109.
 44. *Ohbayashi, R., Hirooka, S., Onuma, R., Kanesaki, Y., Hirose, Y., Kobayashi, Y., Fujiwara, T., Furusawa, C., and *Miyagishima, SY (2020). Evolutionary changes in DnaA-independent chromosomal replication in cyanobacteria. *Front. Microbiol.* 11:786.
 45. Abe, G., Hayashi, T., Yoshida, K., Yoshida, T., Kudoh, H., Sakamoto, J., Konishi, A., Kamei, Y., Takeuchi, T., Tamura, K. and Yokoyama, H*. (2020) Insights regarding skin regeneration in non-

- amniote vertebrates: skin regeneration without scar formation and potential step-up to a higher level of regeneration. *Semin. Cell Dev. Biol.* 100, 109-121.
46. Higuchi, S., Sugahara, F., Oisi, Y., Pascual Anaya, J., Takagi, W., and *Kuratani, S. (2019). Inner ear development in cyclostome and the evolution of vertebrate semicircular canals. *Nature* 565, 347-350.
 47. *Nishide, Y., Kageyama, D., Yokoi, K., Tanaka, H., Futahashi, R., and Fukatsu T.* (2019) Functional crosstalk across IMD and Toll pathways: insight into the evolution of incomplete immune cascades. *Proc. Biol. Sci.* 286, 20182207.
 48. *Okada, Y., Katsuki, M., Okamoto, N., Fujioka, H., and Okada, K. (2019). A specific type of insulin-like peptide regulates the conditional growth of a beetle weapon. *PLoS Biol.* 17, e3000541.
 49. Cordeiro, IR., Kabashima, K., Ochi, H., Munakata, K., Nishimori, C., Laslo, M., Hanken J., and *Tanaka, M. (2019). Environmental oxygen exposure allows for the evolution of interdigital cell death in limb patterning. *Dev. Cell* 50, 155-166.
 50. *Ohbayashi, R., Nakamachi, A., Hatakeyama, TS., Kanesaki, Y., Watanabe, S., Chibazakura, T., Yoshikawa, H., and *Miyagishima, SY (2019) Coordination of polyploid chromosome replication with cell size and growth in a cyanobacterium. *mBio*, 10(2), e00510-19.
 51. *Kobayashi-Kirschvink, K. J., Nakaoka, H., Oda, A., Kamei, K. F., Noshio, K., Fukushima, H., Kanesaki, Y., Yajima, S., Masaki, H., Ohta, K., and *Wakamoto, Y. (2018) Linear Regression Links Transcriptomic Data and Cellular Raman Spectra. *Cell Systems* 7, 104-117.E4.
 52. Furusawa, C., and *Kaneko, K. (2018). Formation of dominant mode by evolution in biological systems. *Phys. Rev E*. 97, 042410.
 53. *Hiruma, K., Kobae, Y., and Toju, H. (2018). Beneficial associations between Brassicaceae plants and fungal endophytes under nutrient-limiting conditions: evolutionary origins and host–symbiont molecular mechanisms. *Curr. Opin. Plant Biol.* 44, 145-154.
 54. Eguchi, Y., Makanae, K., Hasunuma, T., Ishibashi, Y., Kito, K., and *Moriya, H. (2018). Estimating the protein burden limit of yeast cells by measuring the expression limits of glycolytic proteins. *Elife* 7.
 55. Ando, T., Matsuda, T., Goto, K., Hara, K., Ito, A., Hirata, J., Yatomi, J., Kajitani, R., Okuno, M., Yamaguchi, K., Kobayashi, M., Takano, T., Minakuchi, Y., Seki, M., Suzuki, Y., Yano, K., Itoh, T., Shigenobu, S., Toyoda, A., and *Niimi, T. (2018). Repeated inversions within a *pannier* intron drive diversification of intraspecific colour patterns of ladybird beetles. *Nat. Commun.* 9, 3843.
 56. *Pascual-Anaya, J., Sato, I., Paps, J., Yandong, R., Sugahara, F., Higuchi, S., Takagi, W., Ruiz-Villalba, A., Ota, K. G., Wang, W., and Kuratani, S. (2018). Hagfish and lamprey Hox genes reveal conservation of temporal colinearity in vertebrates. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 859-866.
 57. *Kaneko, K. and *Furusawa, C. Macroscopic Theory for Evolving Biological Systems Akin to Thermodynamics. (2018) *Ann. Rev. Biophys* 47, 273-290.
 58. *Matsuura, Y., Moriyama, M., Lukasik, P., Vanderpool, D., Tanahashi, M., Meng, X.Y., McCutcheon, J.P., and Fukatsu, T.* (2018) Recurrent symbiont recruitment from fungal parasites in cicadas. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115, E5970-E5979.
 59. *Takeuchi, N., Hogeweg, P., and Kaneko, K. (2017). The origin of a primordial genome through spontaneous symmetry breaking. *Nat. Commun.* 8 , 250.
 60. Hu, H., Uesaka, M., Guo, S., Shimai, K., Lu, TM., Li, F., Fujimoto, S., Ishikawa, M., Liu, S., Sasagawa, Y., Zhang, G., Kuratani, S., Yu, JK., Kusakabe, T.G., Khaitovich, P., and *Irie, N. (2017). Constrained vertebrate evolution by pleiotropic genes. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1722–17
 61. *Anbutsu, H., Moriyama, M., Nikoh, N., Hosokawa, T., Futahashi, R., Tanahashi, M., Meng, X.Y., Kuriwada, T., Mori, N., Oshima, K., Hattori, M., Fujie, M., Satoh, N., Maeda, T., Shigenobu, S., Koga, R., and *Fukatsu, T. (2017) Small genome symbiont underlies cuticle hardness in beetles. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114, E8382-E8391.
 62. 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.

【受賞】

計画・倉谷滋 日本進化学会教育啓発賞、計画・金子邦彦 日本進化学会賞、木村資生記念学術賞
 計画・深津武馬 沖縄研究奨励賞（分担者） 計画・長谷部光泰 紫綬褒章、iMOSS Golden spore award 2019（黄金胞子賞）、公募・田村宏治 日本進化学会学会賞、木村資生賞、日本動物学会学会賞、公募・守野孔明 発生生物学会発表賞、筑波大学若手教員奨励賞、成茂動物科学振興賞（日本動物学会）、Young Scientist Award for Presentation, Joint Annual Meeting of 51st JSDB and 70th JSCB 公募・土松隆志（奨励賞（日本植物学会） 文部科学大臣表彰 若手科学者賞公募・上野博史 Best poster awards in Protein Engineering Canada Conference 2018、公募・田中幹子第 41 回猿橋賞 公募・石川由希 内藤コンファレンス ポスター賞、公募・晝間敬 学術奨励賞（日本植物病理学会）公募・安岡有理 若手優秀発表賞（日本進化学会）第 19 回日本進化学会研究奨励賞 公募・石川麻乃日本動物学会奨励賞、日本進化学会研究奨励賞、科学技術分野の文部科学大臣表彰 若手科学者賞、24 回日本生態学会宮地賞

【ホームページ】

領域 Web Page: <https://constrained-evo.org>