

令和 2 年 6 月 22 日現在

機関番号：11501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03718

研究課題名(和文) 根圏における植物 微生物の共生関係が植物 植食性昆虫の進化に与える影響の解析

研究課題名(英文) Analyses of effects of plant-microbe interactions in rhizosphere on evolution of plant-phytophagous insect interactions

研究代表者

横山 潤 (Yokoyama, Jun)

山形大学・理学部・教授

研究者番号：80272011

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、植物と植食性昆虫の関係に与える根圏共生微生物の影響を明らかにすることを目的とした。研究系として、ハシリドコロ(ナス科) ルイヨウマダラテントウ及びクララ(マメ科) チョウ目昆虫を用いた。根圏共生微生物相の解析(単離法、メタゲノム解析)の結果、ハシリドコロからは *Ilyonectria*、*Ceratobasidium* が広範囲で得られ、クララでは *Mesorhizobium* を中心とした根粒菌相を持っていた。感染実験により、一部の微生物との共培養は根の成長に有意な正の効果があることが示された。また、植食性昆虫の発育に与える影響は、植物の地域集団ごとに異なっている可能性が示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物と植食性昆虫の関係は、両生物群の多様化を促す共進化の顕著な実例である。この関係を通して、植物は様々な防御機構を持つに至った。共生微生物は植物の成長を促進することがあり、防御物質を作る場でもある根の発達促進は、地上部を食べる昆虫にも影響する可能性がある。この3つの生物の関係がわかれば、植物と昆虫の関係の進化に新しい視点が加えられる。本研究では、根の共生微生物の昆虫への影響を直接的に示すことはできなかったが、共生微生物が植物の成長を促進する可能性が示された。植物の地域集団によって植食性昆虫の成長に影響があることもわかり、これらを今後つないで、これら3つの生物の関係を明らかにしたい。

研究成果の概要(英文)：This study intended to reveal the tripartite interactions among plants, phytophagous insects, and endophytic microorganisms (bacteria and fungi) inhabited in belowground organs. For the purposes, we conducted i) floristic investigations of endophytic microorganisms in plants of two study systems (endophytic fungi from *Scopolia japonica* and symbiotic bacteria from *Sophora flavescens*), ii) experimental considerations of effects of microorganisms to root characteristics of plants, and iii) comparisons of food qualities of plants with microorganisms between populations with and without specific phytophagous insects. We found that i) the study plants had their specific floras of microorganisms in belowground organs, ii) a part of the microorganisms has the ability of growth promotion of belowground organs, and iii) growth performance of specific phytophagous insects was different from plant populations though obvious tendencies related to presence/absence of the insects cannot be found.

研究分野：多様性生物学

キーワード：共生 寄生 植物 植食性昆虫 真菌類 バクテリア 進化 生物多様性

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

植物と植食性昆虫の関係は、共進化の主要な事例としてよく知られており、両生物群の多様化に直結する重要な生物間相互作用である。特に二次代謝産物に基づく植物の被食防御機構の進化は、共進化過程が多様化に直接影響する重要な実例となっている(逃避-放散共進化: Thompson 1994, *The Coevolutionary Process*, Univ. of Chicago Press)。植物の二次代謝産物の中でも、12,000 種以上の既知分子種を誇るアルカロイド類は、その多様性と生物活性の強さから、防御物質としての重要性が最も高いものである。それと同時に、アルカロイド類は分子種ごとに含有する植物群が極端に偏っていることも、共進化と関連する現象として重要である。このような特性から、アルカロイド類は植物と植食性昆虫の共進化を考える際の指標物質として極めて重要な進化的意義を持っている。

植物の生産するアルカロイド類は、植物自身の二次代謝系に由来する一方で、一部は共生する菌類によって合成されることもある。特に重要な役割を果たしているのが、エンドファイト真菌類である(Omacini et al., 2001, *Nature* 409: 78-81; Arnold et al., 2003, *PNAS* 100: 15649-15654)。例えばイネ科植物に共生する *Neotyphodium* spp. は、アルカロイドを生産し植物の被食防御に関わるエンドファイト真菌類としてよく知られる。しかし、植物が本来持たないアルカロイド分子種を合成するエンドファイト真菌類は、一部のグループに限られている(イネ科-*Neotyphodium*, *Epichloe*, *Astragalus*, *Oxytropis* (マメ科) - *Undifilum*, *Ipomoea* (ヒルガオ科) - *Periglandula*)。エンドファイト真菌類による生理活性物質の合成は他にも知られているが(Nicoletti & Fiorentino 2015: *Agriculture* 5: 918-970)、それらが植物の生体防御にどのように機能しているかは、ほとんど分かっていない。

それではアルカロイド類など生理活性物質を生産しないエンドファイト菌類は、本当に植食性昆虫に対する生体防御には関連がないのだろうか。アルカロイド類は、植物体内の何処でも合成可能な訳ではなく、実際には限られた場所で合成され、植物体内各所に輸送される。合成の場所として根が重要な役割を果たしていることも多く、この場合根の発達は、合成の場の増加によって直接的に、あるいは合成のために必要な窒素分の吸収等の役割の拡大によって間接的に、地上部に供給されるアルカロイド類の生産に影響を及ぼす。根の発達の程度や形態(分枝のパターンなど)は、根圏のエンドファイト真菌類の影響を受ける事も知られている(Dovana et al. 2015, *PLoS ONE* 10: e0143353)。また、根は菌根菌や根粒菌などの共生微生物の重要な感染部位である。さらに、根圏のエンドファイト真菌類の1つである *Metalizium* spp. は昆虫病原菌でもあり、感染の結果死んだ昆虫の遺骸から直接窒素を植物に供給する役割を果たしていることも示されている(Behie et al. 2012: *Science* 336: 1576-1577)。このように、根圏のエンドファイト真菌類は、アルカロイド類の合成場所である根の形態や発達の程度に影響し、合成に必要な窒素分の吸収に直接的・間接的に関連することによって、植物の生体防御に大きく寄与していると考えられる。しかし、その実体についてはほとんど分かっていない。

上記から、根でアルカロイド類を合成する植物では、根圏に共生する微生物からの窒素源の供給、および根の形態やバイオマス制御が、地上部を摂食する植食性昆虫に影響する可能性が考えられる。実際、植食性昆虫の中には地域ごとに利用する植物が異なるものが多く、同じ植物種でも地域によっては被食状況が異なる事がある(Tilmon 2008, *Specialization, Speciation, and Radiation*, Univ. of California Press)。しかし、その背景にある微生物との相互作用の集団間変異については、これまで注目される事がなかった。特に植食性昆虫が直接利用する部位と異なる、地下部における微生物との関係については、全く顧みられていないのが現状である。

### 2. 研究の目的

本研究では、根圏に生育する共生微生物、特にエンドファイト真菌類が、植物の根の発達や窒素分吸収に与える影響を介して、植物と植食性昆虫の関係性をどのように変化させるのかを明らかにすることを目的とした。そのために、顕著なアルカロイド類を持つ植物と、それらを餌にする特異的な植食性昆虫のペアを用いて、(1) 根圏の共生微生物相(菌根菌、根粒菌、エンドファイト(バクテリア、真菌類))を明らかにし、(2) 各共生微生物、特にエンドファイト真菌類が根の形態などに与える影響を評価し、(3) 植食性昆虫を用いた飼育実験によって、特異的な植食性昆虫の影響を受ける集団と受けない集団の餌植物としての質を比較する。これら一連の研究結果から、植物と植食性昆虫の関係性の進化に共生微生物、特に根圏のエンドファイト真菌類がどのような影響を与えるのかを明らかにしようとした。

### 3. 研究の方法

研究系として、以下の2つの系を用いた。(i) ハシリドコロ(ナス科) ルイヨウマダラテントウ: 主要アルカロイドはトロパンアルカロイドであるアトロピン、ヒヨスチアミン。アーバスキュラー菌根をもつと考えられる。植食性昆虫は甲虫で幼虫・成虫ともに摂食。(ii) クララ(マメ科) ウスベニオオノメイガ: 主要アルカロイドはリジンアルカロイドであるマトリン。アーバスキュラー菌根をもつと考えられ、根粒も形成する。植食性昆虫は鱗翅類で幼虫時のみ摂食。これらは、植物が広域に分布し、野外での材料の収集および栽培が容易なものである。(i) の系については、長野県を中心にハシリドコロ依存型のルイヨウマダラテントウが知られている(白井, 1988, *日本生態学会誌*. 38: 111-119; 増澤・渡辺, 1991, *環境科学年報* 信州大学. 13: 76-79)。(ii) の系については、研究開始当初はウスベニオオノメイガは中部日本以

外では極めて稀と考えていた（詳細は後述）。両系とも東北地方、関東～本州中部（埼玉県・長野県）、西日本（四国）に研究のための集団を設定した他、必要に応じて他所の集団も解析に加えた。

#### （１）根圏の共生微生物相の解明

各対象植物を5-10月に採集し、採集した個体から得た根を次亜塩素酸ナトリウム水溶液とエタノールで表面殺菌した。その後、植物試料を培地に展開して、培養可能微生物の単離を行った。ハシリドコロについては主に根茎から、クララについては主に根粒から微生物の単離を行った。単離した微生物の株について、バクテリアの場合は16SrDNA、真菌類の場合は核rDNA ITS領域の塩基配列を決定することによって分子同定を行った。得られた配列を用いて系統解析を行い、各菌種間の系統関係を明らかにした。

これと並行して、根茎（ハシリドコロ）および根粒（クララ）からDNAを抽出し、16SrDNA（バクテリア）および核rDNA ITS領域（真菌類）のプライマーで増幅したサンプルをライブラリとし、Illumina社のMiSeqによる次世代シーケンスによるメタゲノム解析を実施した。ハシリドコロのサンプルによる真菌類のメタゲノム解析については、北海道システム・サイエンス株式会社（<http://www.hssnet.co.jp/>）に委託し、リード当り300塩基のペアエンド解析で、10万リード取得を目標に、FASTAQ形式のリード配列、クオリティデータを得た。クララのサンプルによるバクテリア類のメタゲノム解析については、日鉄住金環境株式会社（<https://www.eco-tech.nipponsteel.com/>）に委託し、リード当り250塩基のペアエンド解析で、7~10万リード取得を目標に、FASTAQ形式のリード配列、クオリティデータを得た。得られた配列の構成と、単離培養で得られた微生物の構成を比較し、それぞれの微生物相の相違を調べた。

#### （２）単離した微生物の感染実験

ハシリドコロから単離したエンドファイト真菌類については、種子を表面殺菌後、MS培地上に静置して一定期間培養し、さらに種子から微生物が生じないことを確かめた上で、以降の実験に用いた。Dovana et al. (2015, PLoS ONE, 10: e0143353)の方法に従って、種子を0.2Msuc培地上で一定期間培養し、単離したエンドファイト真菌類を根側の近傍の培地上に接種して、さらに一定期間培養して根の形態などの変化を調査した。

クララについては、ハシリドコロと同様に種子を表面殺菌後、MS培地上に静置して一定期間培養し、さらに種子から微生物が生じないことを確かめた上で、発芽した個体を滅菌済みのパーミキュライトを敷いた培養容器に植え、一定量の培養済みバクテリアをパーミキュライトに満遍なく接種して、一定期間培養した。その後、地上部の大きさなどを調査した。

#### （３）特異的植食性昆虫の飼育実験

各調査集団から採集した植物を、それぞれの植物に特異的な植食性昆虫（ハシリドコロの場合はルイヨウマダラテントウ、クララの場合はウスベニオオノメイガ）に与えて摂食させ、植食性昆虫の摂食量および幼虫の発育にかかる日数を記録した。飼育実験に用いる植物は、野外から採集した植物、および温室・培養室等で栽培した植物を用い、葉を一定面積に切って容器内に入れることで昆虫に与えた。

## 4. 研究成果

### （１）根圏の共生微生物相の解明

ハシリドコロについては、岩手県軽米町および遠野市、山形県天童市、群馬県上野村、埼玉県秩父市、長野県茅野市、山梨県甲府市、京都府京都市、高知県長岡郡大豊町、宮崎県西臼杵郡五ヶ瀬町から植物体を得た。これらの地点から採集した個体の根茎を用いて、合計1374株の内生菌類を単離した。最も多く単離された真菌は *Ilyonectria* spp. で、この属全体で単離株の30%以上を占めた。特にこの属は、今回用いたすべてのハシリドコロ個体から得られた唯一の真菌であった。次に多く単離されたのは *Monacrosporium sinense* で、単離菌株全体の13.5%を占め、岩手2地点と群馬以外のすべての地点から単離された。また、*Plectosphaerella* sp. は単離菌株全体の7.0%を占め、京都と高知以外のすべての地点から得られた。地域的には、山形の個体からは *Fusarium nematophilum* が最も多く単離され、京都の個体からは *Volutella* sp. が最も多く単離された。遠野の個体からは *Chaetomium* sp. が最も多く単離された。地域ごとに得られた内生菌種数をみると、長野集団が最も多く18種で、次に埼玉集団が16種であった。種数が少なかったのは軽米集団で4種、ついで京都個体で6種であった。Shannon-Wienerの多様度指数は山梨集団で最も高く3.40で、次に長野集団が3.23であった。一方多様度が低いのは軽米集団で0.84、次に群馬集団で1.73であった。遠野集団は2.70と、埼玉集団(2.71)と同程度の値であった。遠野集団は1個体から得られた真菌種は多くはなかったが、個体間で共通した内生菌種が少なかったことが多様性を高めたと考えられる。

根茎から得られた内生菌類相が、個体ごとに違うのかを調べるために、Bray-Curtisの非類似度に基づく非計量多次元尺度（NMDS）解析を行ったところ、軽米、山形、群馬、山梨の個体は地域ごとにまとまりがあり、値が0.5×0.5の範囲に収まった。一方、長野、宮崎の個体は他の地域に比べると個体ごとに異なる内生菌類相を示す傾向があった。全体的にNMDS解析の結果は、地域間の距離と内生菌類相に関連がないことを示していると考えられ、このことを確かめるためにマンテル検定を行った結果、Bray-Curtisの非類似度と2点間の地理的距離に有意な相関はなかった(p値=0.61)。

一方、ハシリドコロの根茎から得られたDNAを基に、真核生物のrRNA遺伝子ITS1領域の

PCR産物を得て、これらを次世代シーケンサーで解析し、q値<30を除いて解析を行った結果、各個体から26,555~65,310リードのアノテーション可能な配列が得られた。この中にはハシリドコロ由来の配列も含まれており(1,104~13,562:解析したリード全体の3.7%~21.2%)。これらの配列を除いて、真菌類由来の配列と同定されたものは、23,556~53,666リードであった。これらの多くは子のう菌類で、その比率は真菌類のリードの51.0%(長野)~96.2%(埼玉)に及んだ。子のう菌類内での存在比率は産地・個体によって大きく異なっていたが、ズキンタケ綱ピョウタケ目(単離で得られた菌では*Monacrosporium sinense*に最も近い)が多い個体がある一方、フンタマカビ綱ボタタケ目(単離で得られた菌では*Ilyonectria* sp.に最も近い)が多く得られた個体もあった。一方、担子菌類は長野と高知の1個体で多く得られたが(長野:アノテーション可能なリードの約23%、高知:アノテーション可能なリードの約15%)、その他の個体で少なかった。得られた担子菌類のリードの多く(78%以上)は真正担子菌綱アンズタケ目に同定され、さらにその多くがCeratobasidiaceaeに同定された。高知個体では、クロイボタケ綱プレオスポラ目が多く得られたものがあり、埼玉個体ではロウタケ目が多く得られたものもあった。これらは培養では得られていない菌だが、これらを除くと、メタゲノム解析で得られた配列と培養によって得られた菌類の間には、大きな種構成の違いはないと思われた。

クララについては、根粒からのバクテリア類の単離を中心に行なった。クララは四国、九州の一部を除くと絶滅危惧種にこと指定されていないものの、近年生育環境である草原環境が失われつつあることと、特に東日本では生育環境にイタチハギの侵入が著しく、生育地点と個体数の減少が顕著である。本研究でも調査集団の探索に時間がかかってしまった。クララは、貯蔵根として機能している太い直根が発達するが、これに直接生じる根粒はほとんどなく、この直根から生じる、あるいはこれらとは別に茎の基部から生じる細い根に、主に根粒が形成されていた。サンプリングは、青森県平川市、山形県北村山郡大石田町、山形県南陽市、福島県喜多方市、茨城県石岡市、埼玉県児玉郡神川町、山梨県北杜市、静岡県富士宮市、奈良県宇陀市、高知県四万十市、高知県宿毛市で行い、各地点から根粒のついた植物体ないし根粒を採集した。これらの地点から採集した根粒を用いて、YEM寒天培地上でバクテリア類の単離を行った。その結果、全ての根粒から*Mesorhizobium*属の根粒菌が同定された。この他、青森県平川市と山形県大石田町からは*Rhizobium*属が、山形県南陽市からは*Bradyrhizobium*属と*Methylobacterium*属が、青森県平川市からは*Burkholderia*属が、それぞれ単離された。この他、根粒菌ではないバクテリア類として、7属(*Acinetobacter*属、*Dyella*属、*Pseudomonas*属、*Cohnella*属、*Lysinibacillus*属、*Paenibacillus*属、*Mycobacterium*属)が同定された。

一方、クララの根粒から得られたDNAを基に、バクテリアの16SrRNA遺伝子の部分配列のPCR産物を得て、これらを次世代シーケンサーで解析し、q値<30を除いて解析を行った結果、各個体から66,854~98,768リードのアノテーション可能な配列が得られた。これらの中にはクララの葉緑体ゲノム、およびミトコンドリアゲノムの配列も含まれているが、それらを除いて解析すると、そのほとんどが*Mesorhizobium*属の配列であり、それ以外のバクテリア類の配列は非常に少なかった。

中国の先行研究(Jiao et al. 2015, Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 65:497-503)によってクララから単離された根粒内バクテリアは、*Bradyrhizobium*属、*Mesorhizobium*属、*Rhizobium*属、*Sinorhizobium*属、*Phyllobacterium*属の5属であった。この研究では、*Mesorhizobium*属も単離頻度の高い根粒菌として同定されていたが、一方で特に単離頻度が高い根粒菌の種がサンプリング地点によって異なっており、山西省(高塩土壌)では*Sinorhizobium fredii*が、陝西省(酸性土壌)では*Bradyrhizobium elkanii*がそれぞれ同定されていた。この研究のサンプリングポイント間の直線距離の最大値は、本研究のサンプリングポイント間の直線距離の最大値(青森県平川市~高知県宿毛市)とほぼ同じであり、それでもこのような違いが生じたことには、何かその他の環境要因(標高や土壌の違いなど)が関連している可能性がある。また、本研究では中国で単離された5属に加え、*Methylobacterium*属、及びいわゆる'-rhizombia'である*Burkholderia*属が新たに記録され、クララは7属の根粒菌と野外で根粒を形成できることがわかり、クララがさらに多様な根粒菌と共生できる種であることが示された。

## (2) 単離した微生物の感染実験

ハシリドコロから単離したエンドファイト真菌類については、ハシリドコロの種子を用いた実験系を当初計画した。しかし、ハシリドコロの種子からは高頻度(用いた種子の約80%)に真菌類が単離され、しかもこれらの真菌類は、根茎から単離される真菌類と全く異なっていた(得られた真菌類の67%が*Fusarium* sp.、その他、*Cladosporium* sp.、*Alternaria* sp.、*Botrytis* sp.などが単離された)。ハシリドコロの種子を用いた感染実験のコントロールが難しいと判断されたので、より一般的な真菌類の効果を探るために、シロイヌナズナを用いた実験に切り替えて実施した。

感染させた菌株は、全個体から単離された*Ilyonectria* sp.、単子菌類の中では最も高頻度に単離された*Ceratobasidium* sp.、根の病原菌として知られ、*Ilyonectria robusta*などと同様の病徴を示し、系統的にも近い*Dactylonectria* sp.を用いた。培地に真菌を静置してから21日後、*Ceratobasidium* sp.を接種した培地では、シロイヌナズナの根の伸長(分枝したものも含めた根の総長)にわずかに負の影響が現れた。*Dactylonectria* sp.はシロイヌナズナの根の総長に影響を与えなかった。一方、*Ilyonectria* sp.はシロイヌナズナの根の総長を増加させた。

*Ceratobasidium* sp.はラン科の共生菌として知られている一方で、病原性を示すものも知られており、植物に対して多様な生態的振る舞いを示す。本研究で用いた *Ceratobasidium* sp.は、系統解析の結果、アナモルフである *Rhizoctonia* の菌糸融合群 1 (AG-1) に属する菌と単系統となることがわかった。この群の菌は多様な植物に感染して病徴を示すことが知られており、実験の結果はこのことを反映している可能性がある。一方 *Ilyonectria* sp.は、一般的には根に病気を引き起こす真菌である。しかし、*Ilyonectria* sp.が一部の植物のバイオマスに中立または正の影響を与えることが知られている (Day et al., 2016, *Biological Invasions*. 18: 231–243)。今回の結果からは、ハシリドコロから単離された *Ilyonectria* spp.の少なくとも一部の株は、寄生的というよりはむしろ共生的である可能性が考えられる。

クララから単離した根粒内のバクテリア (根粒菌を含む) 各種を接種する実験を行なったが、短期的な成長に有意な差は見られなかった。これは、クララの種子が大きく、初期成長に微生物の感染がほとんど影響しないことを示していると考えられる。栽培実験は継続しており、長期的な影響について、今後検証する必要がある。

### (3) 特異的植食性昆虫の飼育実験

ハシリドコロについては、食害を受ける関東～中部集団およびそこに生息するルイヨウマダラテントウと、食害を受けない集団および、通常はハシリドコロを利用していないルイヨウマダラテントウ集団を用いて、摂食および飼育実験を行った。研究開始当初は、野外から採集した植物個体を実験に用いていたが、葉の鮮度が実験結果に影響することが明らかになったため、実験に用いる全ての産地の個体を温室内で栽培し、鮮度を調整して実験に用いることにした。ルイヨウマダラテントウ集団間で、ハシリドコロの摂食による成長の度合いの違いには明確な傾向がなく、ルイヨウマダラテントウの自然条件下での食草利用はハシリドコロの利用可能性と明確な関係はなさそうであることが示された。一方で、ルイヨウマダラテントウ集団の起源に関係なく、ハシリドコロ集団の由来によって発育期間の長短が生じることが明らかになった。ルイヨウマダラテントウによる自然条件下での食害との明確な関係は認められなかったが、ハシリドコロの食草としての質は、集団間で異なる可能性が示された。

一方、クララと特異的な植食性昆虫であるウスベニオオノメイガの系については、当初ウスベニオオノメイガの食害の影響が強い地域に限られていることを想定して研究計画を立てていた。しかしクララの調査を全国的に行うにつれて、ウスベニオオノメイガの食害はかなり広い地理的範囲に及んでいることが明らかになり、少なくとも山形県 (経年発生を確認)、高知県の集団では大規模な食害を確認することができた。本研究では経年発生を確認した山形県の集団を用いてウスベニオオノメイガの継代飼育を試みたが成功せず、飼育実験の試みにはその都度採取した幼虫個体を用いた。結果的にウスベニオオノメイガを用いた飼育実験は確立の途上で、今後継代飼育の確立とクララ栽培個体の調整をさらに進める予定である。同時に、より一般的な植食性昆虫であるルリシジミを用いた実験系の確立を進めている。

最近のエンドファイト真菌類の感染実験と植食性昆虫への影響に関するメタアナリシスの結果は、感染による負の影響は実験手法によって打ち消されてしまう可能性があることを示している (Gange et al. 2019, *New Phytologist* 223: 2002-2010)。また、特異性の高い植食性昆虫よりは、特異性の低い植食性昆虫の方が顕著な影響が出た可能性もある。本研究では地域集団による植食性昆虫のパフォーマンスの違いを明確に示すことはできなかったが、確立した培養微生物株や植物、および昆虫を用いて、実験系を見直すことで、当初想定したような効果を見出すことができるのではないかと考えており、もしその効果を明確に示せれば、本分野におけるインパクトのある研究に発展すると考えている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 5件）

1. 発表者名 小泉翠夏・横山 潤
2. 発表標題 ハシリドコロ ( <i>Scopolia japonica</i> , ナス科) の地下部内生菌類相の解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会 (仙台)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 星山美樹・横山 潤
2. 発表標題 クララ (マメ科) における根粒内バクテリア構成の解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会 (仙台)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 星山美樹・横山 潤
2. 発表標題 クララ ( <i>Sophora flavescens</i> , マメ科) の根粒内バクテリア構成の解析
3. 学会等名 東北植物学会第9回大会 (秋田大会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤田マリン・星山美樹・横山 潤
2. 発表標題 同所的に生育するハギ属メドハギ亜属2種の根粒内バクテリア相の比較
3. 学会等名 東北植物学会第9回大会 (秋田大会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 星山美樹・横山潤
2. 発表標題 クララ ( <i>Sophora flavescens</i> , マメ科) における根粒内バクテリア構成の地理的変異
3. 学会等名 東北植物学会第8回大会 (青森大会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小泉翠夏・横山潤
2. 発表標題 根茎でアルカロイドを合成するハシリドコロ ( <i>Scopolia japonica</i> , ナス科) の地下部菌類相の解析
3. 学会等名 東北植物学会第8回大会 (青森大会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中曽根大輝・松林圭・藤山直之
2. 発表標題 東北地方のヤマトアザミテントウにみられる寄主植物への非対称な局所適応
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会 (神戸)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sih Kahono, Naoyuki Fujiyama, Ignatius Sudaryadi, Hari Purwanto
2. 発表標題 Rapid responses of an herbivorous ladybird beetle, <i>Henosepilachna vigintioctopunctata</i> to the invasion of a novel host plant, <i>Centrosema molle</i> to Java, Indonesia.
3. 学会等名 International Symposium on Rapid Evolutionary Change of Invertebrates, Plants, and their Interactions under Ecological Disturbance (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1 . 発表者名 Naoyuki Fujiyama
2 . 発表標題 "Phenotyping" of host-use ability as the critical step in studies on population divergence in herbivorous insects via adaptation.
3 . 学会等名 International Symposium on Rapid Evolutionary Change of Invertebrates, Plants, and their Interactions under Ecological Disturbance (招待講演) (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Daiki Nakasone, Kei Matsubayashi, Naoyuki Fujiyama,
2 . 発表標題 Asymmetric local adaptation of a thistle-feeding ladybird beetle.
3 . 学会等名 International Symposium on Rapid Evolutionary Change of Invertebrates, Plants, and their Interactions under Ecological Disturbance (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Miki Hoshiyama, Jun Yokoyama
2 . 発表標題 Bacterial compositions in root nodules of Japanese populations of <i>Sophora flavescens</i> (Fabaceae).
3 . 学会等名 International Symposium on Rapid Evolutionary Change of Invertebrates, Plants, and their Interactions under Ecological Disturbance (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Suika Koizumi, Jun Yokoyama
2 . 発表標題 Analyses of culturable fungal flora of underground organs of an alkaloid-containing toxic plant, <i>Scopolia japonica</i> (Solanaceae).
3 . 学会等名 International Symposium on Rapid Evolutionary Change of Invertebrates, Plants, and their Interactions under Ecological Disturbance (国際学会)
4 . 発表年 2019年



1. 発表者名 星山美樹・横山潤
2. 発表標題 クララ（マメ科）の根粒内バクテリア構成の解析
3. 学会等名 日本微生物生態学会第33回大会（山梨）
4. 発表年 2019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	福田 達哉 (Fukuda Tatsuya)  (00432815)	東京都市大学・知識工学部・教授  (32678)	
研究分担者	藤山 直之 (Fujiyama Naoyuki)  (90360958)	山形大学・理学部・教授  (11501)	