

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 17 日現在

機関番号：63904

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2010～2014

課題番号：22128006

研究課題名（和文）アーバスキュラー菌根共生系から根粒共生系への進化基盤の解明

研究課題名（英文）Evolutionary basis from arbuscular mycorrhizal symbiosis and root nodule symbiosis

研究代表者

川口 正代司（Kawaguchi, Masayoshi）

基礎生物学研究所・共生ステム研究部門・教授

研究者番号：30260508

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 100,700,000 円

研究成果の概要（和文）：マメ科植物ミヤコグサの分子遺伝解析から、根粒の発生制御に複数の茎頂メリステム(SAM)の制御因子が関わっていることを示した。根粒とSAMに共通する発生制御基盤があること等を明らかにし、「根粒」の進化モデルを提唱した。また自己組織的な反応拡散ダイナミクスが、SAMの発生・維持に重要であることを示した。アーバスキュラー菌根菌（AM菌）とアツギケカビ類のゲノムを解読した。共生菌はキナーゼ様遺伝子を多様化させており、共生に必要なシグナル伝達経路の存在が示唆された。AM菌と植物のトランスクリプトーム解析から、両者は脂肪酸やリン酸などの代謝産物を補うことで共生状態を維持していることが示唆された。

研究成果の概要（英文）：Through the molecular genetic analyses using a model legume *Lotus japonicus*, we provided additional evidence for the existence of common genetic regulatory mechanisms for nodule formation and shoot apical meristem (SAM) development. Besides, mathematical modeling showed that the reaction-diffusion dynamics is probably required for the SAM development. Nodule and its regulatory system might have been evolved in part by co-opting a gene network of the self-organized SAM development.

Genomes of an arbuscular mycorrhizal (AM) fungus and Endogonales fungi were decoded. Diversification of kinase-like genes was found in the symbiont genomes, indicating existence of signal transduction pathways that are required for symbiotic interaction between the fungi and the host plants. Transcriptome analysis of AM fungi and plants during AM development suggests that the symbiotic association is maintained by mutual complementation of metabolites such as fatty acids and phosphate between them.

研究分野：植物発生遺伝学

キーワード：共生 進化 根粒 アーバスキュラー菌根菌 茎頂メリステム 数理解析 ゲノム解読

### 1. 研究開始当初の背景

アーバスキュラー菌根菌 (AM 菌) は菌糸を介して土壤中のリンを植物に与える菌類であり、共生の起源は植物が陸上に進出した 4~5 億年前と推測されている (図 1)。近年、この AM 菌と植物の共生系を基盤として、マメ科植物と根粒菌の共生窒素固定系 (新規複合適応形質) が進化してきたことが分かってきた (図 1)。しかしながら、AM 菌は宿主なくして増殖できない絶対共生菌であり、そのゲノムの実体はほとんど明らかにされていなかった。

一方、マメ科植物の根に形成される根粒がどのように進化してきたかについては分かっていなかった。

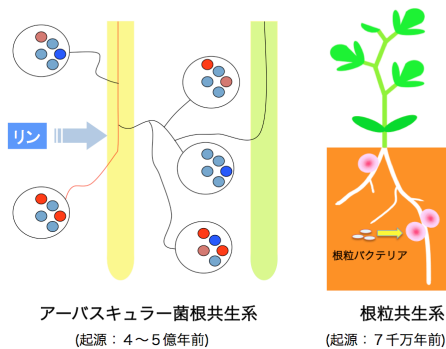


図1 アーバスキュラー菌根共生系と根粒共生系

### 2. 研究の目的

本研究では、AM 共生系を基盤として、マメ科植物に「根粒」という窒素固定器官 (新規複合適応形質) が生み出された分子メカニズムと進化過程を明らかにする。

また、AM 菌 (*Rhizophagus irregularis*) と、それより起源が古いと考えられている *Endogone* 類 (*Endogone pisiformis*, *Sphaerocreas pubescens*) のゲノム解読を行うことで、太古の植物微生物共生の分子基盤とその進化過程を明らかにする。

### 3. 研究の方法

(1) マメ科モデル植物のミヤコグサより単離した根粒形成変異体を用いて、共生状態と非共生状態の表現型を詳細に解析した。また、共生の原因遺伝子を分子遺伝解析と次世代シーケンサーにより特定し、根粒共生遺伝子の分子機能を明らかにした。

平行して、共生に関わる原因遺伝子間の相互作用を遺伝学的あるいは生化学的手法等により解析し、制御ネットワークを明らかにした。ミヤコグサで得られた知見を、シロイヌナズナやイネの豊富な遺伝子機能情報等と照合することで、根粒が進化してきた道筋を推定した。

(2) *Rhizophagus irregularis* のゲノム解読は、Roche 454 FLX Titanium を用いて行った。*Endogone* 類については、ゲノム DNA を増幅し、

次世代シーケンサー PacBio RS II を用いてゲノム配列を決定した。AM 菌とミヤコグサの RNA-seq 解析は、HiSeq2000 を用いて行い、植物については共生状態と非共生状態を比較し発現変動遺伝子を抽出し、AM 菌については外生菌糸と内生菌糸のトランスクリプトのプロファイルを比較した。

### 4. 研究成果

#### (1) 根粒形成の進化プロセスの解明

ミヤコグサ根粒形成及菌根共生変異体の原因遺伝子を複数同定した。具体的には根粒形成に必須の TRICOT, VAG1、根粒形成と菌根共生の両者に必要とされる NENA, NSP1、全身的な根粒制御機構に関わる KLAIVIER, CLV2, PLENTY, TML を同定した。このうち TRICOT, VAG1, KLAIVIER, CLV2 が茎頂メリステムの維持にも必要とされる遺伝子であった (図 2)。また根粒の全身制御を司る CLE ペプチド (CLE-RS1, CLE-RS2) の活性型分子構造を特定すると共に、この遺伝子を直接活性化する転写因子が根粒発生に必須の転写因子 NIN であることを明らかにした。

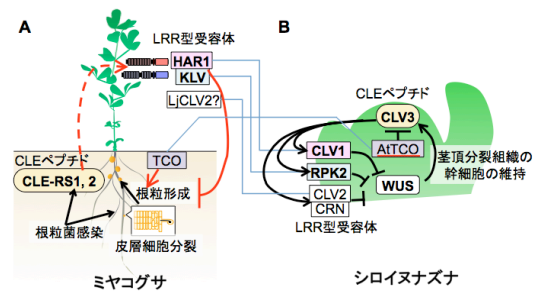


図2 ミヤコグサにおける根粒形成制御とシロイヌナズナにおける茎頂メリステムの制御

根粒発生とその制御に必要とされる原因遺伝子の中に複数の茎頂メリステムの遺伝子のオルソログが存在したことから、茎頂メリステムの制御ネットワークが、窒素固定バクテリアとの相互作用によって、マメの祖先種に流用されたと考えられる。

また、シロイヌナズナやイネ等の茎頂メリステムの制御ネットワークは、基本的にアクチベータとインヒビターよりなる反応拡散モデルの相互作用様式と同じであり、反応拡散系に基づくシミュレーション解析により、*wuschel* や *clv1*, *klavier* 等の茎頂メリステム変異体の表現型 (図 3) やレーザー処理後のメリステムの再生実験を再現できることが分かった。自己組織化する反応拡散ダイナミクスが、バクテリアとの相互作用によって流用されたと考えられる。しかしその際、遠距離移動できるインヒビター (糖修飾 CLE ペプチド) のスイッチは、WUSCHEL から NIN (RWP-RK モチーフを持つ転写因子) に転換したことが示唆された。NIN は植物の窒素シグナリングを司る転写因子のホモログである

ことが知られており、また、根粒形成の全身制御に関わるミヤコグサの HAR1 や硝酸応答性の CLE ペプチド(CLE-RS2)のシロイヌナズナオルソログ (それぞれ CLV1 や CLE2) は、近年窒素シグナリングに関わっていることが示唆されている。

以上のことから、初期のマメ科植物は現在根粒菌となる窒素固定バクテリアとの相互作用において、茎頂メリステムの制御ネットワークのみならず、窒素環境に適応するシグナル伝達経路を流用することによって、「根粒」という複合適応形質を進化したと考えられる。

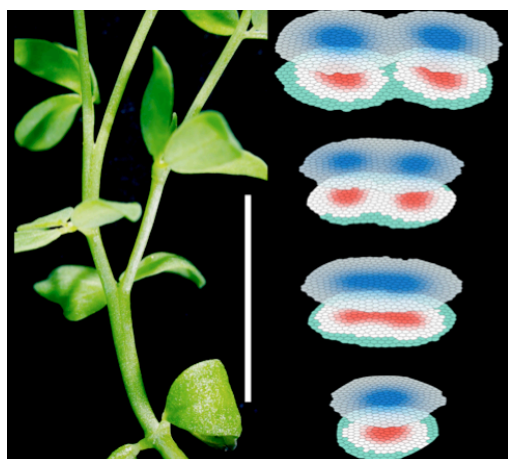


図3 ミヤコグサ根粒過剰着生変異体 *klavier* のシュートの二分岐と反応拡散モデルによる茎頂メリステムのシミュレーション

## (2) AM 菌のゲノム解読

Glomus Genome Project Consortium との共同研究により *R. irregularis* (図4) ゲノム配列の解読を行い、101Mb のドラフト配列から 28,232 の遺伝子を予測した。AM 菌は多核体でありヘテロカリオンが指摘されてきたが、予想に反しゲノム内の遺伝子多型が少なかった。ゲノム中にはキナーゼや小分子分泌タンパク質などシグナル伝達や細胞間コミュニケーションに関わる遺伝子が多様化しており、植物との相互作用に関与している可能性が考えられた。また、リン酸代謝やリン酸獲得に関わる遺伝子も多く存在しており、共生の機能発現に関わっていると考えられる。

## (3) Endogone 類のゲノム解読

*S. pubescens* のゲノム配列から 16,798 遺伝子、*E. pisiiformis* のゲノム配列から 19,725 遺伝子をそれぞれ予測した。両菌種ともチロシンキナーゼ様遺伝子が多様化していた。AM 菌やラン菌根菌などの内生菌根菌もチロシンキナーゼ様遺伝子の多様化が見られることから、これらの遺伝子は植物との共生に必要なシグナル伝達経路に関与してい

る可能性がある。

## (4) AM 菌根の RNA-seq 解析

菌根形成時には 3,641 遺伝子が発現変動していた。特に、分泌タンパク質やトランスポーター、脂肪酸代謝、アミノ酸代謝、リボソーム、ヒストン遺伝子に発現上昇遺伝子が濃縮されており、これらの遺伝子が菌根形成や共生機能発現に関与している可能性が示された。これまで同定されている菌根形成に関わる転写因子以外にも多くの転写因子遺伝子が発現変動していた。菌根形成で発現誘導される脂肪酸合成関連遺伝子を多数同定した。AM 菌は脂肪酸合成酵素を欠損することから、植物は AM 菌が必要とする脂肪酸を合成し AM 菌に供給している可能性がある。AM 菌 *R. irregularis* の外生菌糸と内生菌糸で遺伝子発現量が異なるものは 2,998 遺伝子存在し、発現遺伝子レベルで明確な分化が認められた。

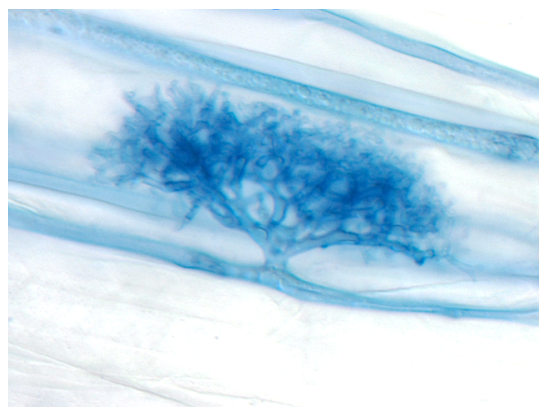


図4 AM 菌(*Rhizophagus irregularis*)の樹枝状体

## 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37件)

- ① Suzaki, T., Yoro, E., and Kawaguchi, M. (2015). Leguminous plants: inventors of root nodules to accommodate symbiotic bacteria. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 316, 111-158. 査読有り doi: 10.1016/bs.ircmb.2015.01.004.
- ② Handa, Y., Nishide, H., Takeda, N., Suzuki, Y., Kawaguchi, M., and Saito, K. (2015). RNA-seq transcriptional profiling of an arbuscular mycorrhiza provides insights into regulated and coordinated gene expression in *Lotus japonicus* and *Rhizophagus irregularis*. *Plant Cell Physiol.* in press. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26009592>
- ③ Takeda, N., Handa, Y., Tsuzuki, S., Kojima, M., Sakakibara, H., and Kawaguchi, M. (2015). Gibberellins interfere with symbiosis signaling and gene expression and alter

- colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* 167, 545–557. 査読有り doi:10.1104/pp.114.247700.
- ④ Fukushima, K., Fujita, H., Yamaguchi, T., Kawaguchi, M., Tsukaya, H., and \*Hasebe, M. (2015) Oriented cell division shapes carnivorous pitcher leaves of *Sarracenia purpurea*. *Nat. Commun.* 6, 6450. 査読有り doi: 10.1038/ncomms7450.
- ⑤ Funamoto, R., Saito, K., Oyaizu, H., Aono, T., and Saito, M. (2015). pH measurement of tubular caecules of an arbuscular mycorrhizal 25, 55–60. 査読有り doi:10.1007/s00572-014-0588-1.
- ⑥ Suzaki, T., and Kawaguchi, M. (2014). Root nodulation: a developmental program involving cell fate conversion triggered by symbiotic bacterial infection. *Curr. Opin. Plant Biol.* 21, 16–22. 査読有り doi: 10.1016/j.pbi.2014.06.002.
- ⑦ Daum, G., Medzihradsky, A., Suzaki, T., and Lohmann J.U. (2014). A mechanistic framework for noncell autonomous stem cell induction in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: 14619–14624. 査読有り doi: 10.1073/pnas.1406446111.
- ⑧ Sasaki, T., Suzaki, T., Soyano, T., Kojima, M., Sakakibara, H. and Kawaguchi, M. (2014). Shoot-derived cytokinins systemically regulate root nodulation. *Nat. Commun.* 5: 4983. 査読有り doi: 10.1038/ncomms5983.
- ⑨ Soyano, T., Hirakawa, H., Sato, S., Hayashi, M., and Kawaguchi, M. (2014). NODULE INCEPTION creates a long-distance negative feedback loop involved in homeostatic regulation of nodule organ production. *Proc Natl Acad Sci USA* 111, 14607–14612. 査読有り doi: 10.1073/pnas.1412716111.
- ⑩ Suzaki, T., Ito, M., Yoro, E., Sato, S., Hirakawa, H., Takeda, N., and Kawaguchi, M. (2014). Endoreduplication-mediated initiation of symbiotic organ development in *Lotus japonicus*. *Development* 141, 2441–2445. 査読有り doi: 10.1242/dev.107946.
- ⑪ Yoro, E., Suzaki, T., Toyokura, K., Miyazawa, H., Fukaki, H., and Kawaguchi, M. (2014). A positive regulator of nodule organogenesis, NODULE INCEPTION, acts as a negative regulator of rhizobial infection in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* 165, 747–758. 査読有り http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24722550
- ⑫ Wakabayashi, T., Oh, H., Kawaguchi, M., Harada, K., Sato, S., Ikeda, H., and Setoguchi, H. (2014). Polymorphisms of E1 and GIGANTEA in wild populations of *Lotus japonicus*. *J. Plant Res.* 127, 651–660. 査読有り doi: 10.1007/s10265-014-0649-8.
- ⑬ Kojima, T., Saito, K., Oba, H., Yoshida, Y., Terasawa, J., Umehara, Y., Suganuma, N., Kawaguchi, M., and Ohtomo, R. (2014). Isolation and phenotypic characterization of *Lotus japonicus* mutants specifically defective in arbuscular mycorrhizal formation. *Plant Cell Physiol.* 55, 928–941. 査読有り doi: 10.1093/pcp/pcu024.
- ⑭ Kikuchi, Y., Hijikata, N., Yokoyama, K., Ohtomo, R., Handa, Y., Kawaguchi, M., Saito, K., and Ezawa, T. (2014). Polyphosphate accumulation is driven by transcriptome alterations that lead to near-synchronous and near-equivalent uptake of inorganic cations in an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* 204, 638–649. 査読有り doi: 10.1111/nph.12937.
- ⑮ Fujita, H., Aoki, S., and Kawaguchi, M. (2014). Evolutionary dynamics of nitrogen fixation in the legume-rhizobia symbiosis. *PLoS ONE* 9, e93670. 査読有り doi: 10.1371/journal.pone.0093670.
- ⑯ Tisserant, E. (他 43 名), Kawaguchi, M. (16 番目), Saito, K. (28 番目) (2013). The genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insights into the oldest plant symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110, 20117–20122. 査読有り doi: 10.1073/pnas.1313452110.
- ⑰ Okamoto, S., Shinohara, H., Mori, T., Matsubayashi, Y., and Kawaguchi, M. (2013). Root-derived CLE glycopeptides control nodulation by direct binding to HAR1 receptor kinase. *Nat. Commun.* 4, 2191. 査読有り doi: 10.1038/ncomms3191.
- ⑱ Takeda, N., Tsuzuki, S., Suzaki, T., Parniske, M., and Kawaguchi, M. (2013). *CERBERUS* and *NSPI* of *Lotus japonicus* are common symbiosis genes that modulate arbuscular mycorrhiza development. *Plant Cell Physiol.* 54, 1711–1723. 査読有り doi: 10.1093/pcp/pct114.
- ⑲ Tameshige, T., Fujita, H., Watanabe, K., Toyokura, K., Kondo, M., Tatematsu, K., Matsumoto, N., Tsugeki, R., Kawaguchi, M., Nishimura, M., and Okada, K. (2013) Pattern dynamics in adaxial-abaxial specific gene expression are modulated by a plastid retrograde signal during *Arabidopsis thaliana* leaf development. *PLoS Genet.* 9, e1003655. 査読有り doi: 10.1371/journal.pgen.1003655.
- ⑳ Suzaki, T., Ito, M., and Kawaguchi, M. (2013). Genetic basis of cytokinin and auxin functions during root nodule development. *Frontiers in Plant Science* 4, 42. 査読有り doi: 10.3389/fpls.2013.00042.

- ⑳ Fujita, H. and Kawaguchi, M. (2013). Pattern formation by two-layer Turing system with complementary synthesis. *J. Theor. Biol.* 322, 33-45. 査読有り doi: 10.1016/j.jtbi.2013.01.008.
- ㉑ Murakami, Y., Yokoyama, H., Fukui, R., and Kawaguchi, M. (2013). Downregulation of *NSP2* expression in developmentally young regions of *Lotus japonicus* roots in response to rhizobial inoculation. *Plant Cell Physiol.* 54, 518-27. 査読有り doi: 10.1093/pcp/pct008.
- ㉒ Suzaki, T., Kim, C.S., Takeda, N., Szczygłowski, K., and Kawaguchi, M. (2013). TRICOT encodes an AMP1-related carboxypeptidase that regulates root nodule development and shoot apical meristem maintenance in *Lotus japonicus*. *Development* 140, 353-361. 査読有り doi: 10.1242/dev.089631.
- ㉓ Suzaki, T., Yano, K., Ito, M., Umehara, Y., Suganuma, N., and Kawaguchi, M. (2012). Positive and negative regulation of cortical cell division during root nodule development in *Lotus japonicus* is accompanied by auxin response. *Development* 139, 3397-4006. 査読有り doi: 10.1242/dev.084079.
- ㉔ Hakoyama, T., Oi, R., Hazuma, K., Suga, E., Adachi, Y., Kobayashi, M., Akai, R., Sato, S., Fukai, E., Tabata, S., Shibata, S., Wu, G.J., Hase, Y., Tanaka, A., Kawaguchi, M., Kouchi, H., Umehara, Y., and Suganuma, N. (2012). The SNARE protein SYP71 expressed in vascular tissues is involved in symbiotic nitrogen fixation in *Lotus japonicus* nodules. *Plant Physiol.* 160, 897-905. 査読有り doi: 10.1104/pp.112.200782.
- ㉕ Chen, J., Moreau, C., Liu, Y., Kawaguchi, M., Hofer, J., Ellis, N., and Chen, R. (2012). Conserved genetic determinant of motor organ identity in *Medicago truncatula* and related legumes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 11723-8. 査読有り doi: 10.1073/pnas.1204566109.
- ㉖ Sandal, N., Jin, H., Rodriguez-Navarro, D.N., Temprano, F., Cvitanich, C., Brachmann, A., Sato, S., Kawaguchi, M., Tabata, S., Parniske, M., Ruiz-Sainz, J.E., Andersen, S.U., and \* Stougaard, J. (2012). A set of *Lotus japonicus* Gifu x *Lotus burttii* recombinant inbred lines facilitate map-based cloning and QTL mapping. *DNA Res.* 19, 317-23. 査読有り doi: 10.1093/dnares/dss014.
- ㉗ Hakoyama, T., Niimi, K., Yamamoto, T., Isobe, S., Sato, S., Nakamura, Y., Tabata, S., Kumagai, H., Umehara, Y., Brossuleit, K., Petersen, T.R., Sandal, N., Stougaard, J., Udvardi, M.K., Tamaoki, M., Kawaguchi, M., Kouchi, H., and Suganuma, N. (2012). The integral membrane protein SEN1 is required for symbiotic nitrogen fixation in *Lotus japonicus* nodules. *Plant Cell Physiol.* 53, 225-36. 査読有り doi: 10.1093/pcp/pcr167.
- ㉘ Fujita, H., Toyokura, K., Okada, K., and Kawaguchi, M. (2011) Reaction-diffusion pattern in shoot apical meristem of plants. *PLoS ONE* 6, e18243. 査読有り doi: 10.1371/journal.pone.0018243.
- ㉙ Okamoto, S., Nakagawa, T., and Kawaguchi, M. (2011) . Expression and functional analysis of a *CLV3*-like gene in the model legume *Lotus japonicus*. *Plant Cell Physiol.* 52 1211-21. 査読有り doi: 10.1093/pcp/pcr071.
- ㉚ Krusell, L., Sato, N., Fukuhara, I., Koch, B., Grossmann, C., Okamoto, S., Oka-Kira, E., Otsubo, Y., Aubert, G., Nakagawa, T., Sato, S., Tabata, S., Duc, G., Parniske, M., Wang, T. L., Kawaguchi, M., and Stougaard, J. (2011). The *Clavata2* genes of pea and *Lotus japonicus* affect autoregulation of nodulation. *Plant J.* 65, 861-71. 査読有り doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04474.x.
- ㉛ Yoshida, C., Funayama-Noguchi, S., and Kawaguchi, M. (2010). *plenty*, a novel hypernodulation mutant in *Lotus japonicus*. *Plant Cell Physiol.* 51, 1425-35. 査読有り doi: 10.1093/pcp/pcq115.
- ㉜ Kouchi, H., Imaizumi-Anraku, H., Hayashi, M., Hakoyama, T., Nakagawa, T., Umehara, Y., Suganuma, N., and Kawaguchi, M. (2010) . How many peas in a pod? Legume genes responsible for mutualistic symbioses underground. *Plant Cell Physiol.* 51, 1381-97. 査読有り doi: 10.1093/pcp/pcq107.
- ㉝ Groth, M., Takeda, N., Perry, J., Uchida, H., Dräxl, S., Sato, S., Tabata, S., Kawaguchi, M., Wang, T. L., and Parniske, M. (2010). *NENA* a *Lotus japonicus* homolog of Sec13, is required for rhizodermal infection by arbuscularmycorrhiza fungi and rhizobia but dispensable for cortical endosymbiotic development. *Plant Cell* 22, 2509-26. 査読有り doi: 10.1105/tpc.109.069807.
- ㉞ Miyazawa, H., Oka-Kira, E., Sato, N., Takahashi, H., Wu, G. J., Sato S., Hayashi, M., Betsuyaku, S., Nakazono, M., Tabata, S., Harada, K., Sawa, S., Fukuda, H., and Kawaguchi, M. (2010). A receptor-like kinase, KLAVIER, mediates systemic regulation of nodulation and non-symbiotic shoot development in *Lotus japonicus*. *Development* 137, 4317-25. 査読有り doi: 10.1242/dev.058891.

[学会発表] (計 16 件)

- ① 杉村悠作、半田佳宏、菊地裕介、江沢辰広、川口正代司、齋藤勝晴、環境微生物系学会合同大会「アーバスキュラー菌根菌の内生菌糸と外生菌糸の RNA-seq 解析」2014/10/24-10/27 アクトシティ浜松 コンgressセンター（静岡県浜松市）
- ② 小林裕樹、川口正代司、日本植物学会第78回大会「外生菌根菌ホンシメジの新規全ゲノム解読」2014/9/12-9/14 明治大学生田キャンパス（神奈川県川崎市）
- ③ 齋藤勝晴、日本土壌肥料学会「次世代シーケンサーでアーバスキュラー菌根を解析し分かったことやっぱり分からなかったこと」2014/9/11-9/13 名古屋大学（愛知県名古屋市）
- ④ 藤田浩徳、川口正代司、JSMB/SMB 2014 OSAKA 「Model for Stomatol Pattern Formation in Plants」2014/7/29-8/1 大阪国際会議場（大阪府大阪市）
- ⑤ 半田佳宏、川口正代司、日本菌学会第58回大会「*Sphaerocreas pubescens* と *Endogone pisiiformis* のゲノム解析は陸上植物の真菌との共生の進化について理解を深める」2014/6/13-6/15 サイエンスヒルズこまつ（石川県小松市）
- ⑥ 藤田浩徳、川口正代司、第14回日本発生生物学会「植物茎頂分裂組織における反応拡散パターン」2014/5/27-5/29 ウィンク愛知（愛知県名古屋市）
- ⑦ 齋藤勝晴、日本シダ学会「菌根共生から根粒共生への進化の分子基盤」2011/9/17 東京大学駒場キャンパス（東京都目黒区）

〔図書〕（計2件）

- ① 小林裕樹、川口正代司、ゲノムから見える外生菌根菌の進化、生物の科学「遺伝」、2013年、67巻4号、472-477
- ② 宮澤日子太、山谷紘子、川口正代司、根粒形成のオートレギュレーション、植物の生長調節、査読なし、2011年、46巻2号、120-127

〔産業財産権〕

○出願状況（計0件）

名称：  
 発明者：  
 権利者：  
 種類：  
 番号：  
 出願年月日：  
 国内外の別：

○取得状況（計0件）

名称：  
 発明者：  
 権利者：

種類：  
 番号：  
 出願年月日：  
 取得年月日：  
 国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等  
[http://www.nibb.ac.jp/sections/evolutionary\\_biology\\_and\\_biodiversity/kawaguchi/](http://www.nibb.ac.jp/sections/evolutionary_biology_and_biodiversity/kawaguchi/)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

川口 正代司 (KAWAGUCHI MASAYOSI)  
 基礎生物学研究所・共生システム研究部門・教授  
 研究者番号：30260508

(2) 研究分担者

齋藤 勝晴 (SAITO, KATSUHARU)  
 信州大学・農学部・准教授  
 研究者番号：40444244

(3) 連携研究者

武田 直也 (TAKEDA, NAOYA)  
 基礎生物学研究所・共生システム研究部門・助教  
 研究者番号：60571081  
 壽崎 拓哉 (SUZAKI, TAKUYA)  
 基礎生物学研究所・共生システム研究部門・助教  
 研究者番号：40575825

(4) 研究協力者

藤田 浩徳 (FUJITA, HIRONORI)  
 半田 佳宏 (HANDA, YOSHIHIRO)  
 小林 裕樹 (KOBAYASHI, YUKI)  
 佐々木 武馬 (SASAKI, TAKEMA)  
 養老 瑛美子 (YORO, EMIKO)  
 高原 正裕 (TAKAHARA, MASAHIRO)  
 吉田 千枝 (YOSHIDA, CHIE)  
 岡本 暁 (OKAMOTO, SATORU)  
 宮澤 日子太 (MIYAZAWA, HIKOTA)  
 篠原 秀文 (SHINOHARA, HIDEFUMI)  
 松林 嘉克 (MATSUBAYASHI, YOSHIKATSU)  
 征矢野 敬 (SOYANO, TAKASHI)  
 榊原 均 (SAKAKIBARA, HITOSHI)  
 林 誠 (HAYASHI, MAKOTO)  
 菅沼 教生 (SUGANUMA, NORIO)  
 山田 明義 (YAMADA, AKIYOSHI)  
 江沢 辰広 (EZAWA, TATSUHIRO)