

令和 5 年 6 月 6 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2017～2022

課題番号：17K07509

研究課題名（和文）網羅的ゲノム比較解析による共生的窒素固定系の起源と進化原理の解明

研究課題名（英文）Study of the origin and evolutionary principle of the symbiotic nitrogen fixation system by comprehensive genomic comparative analysis

研究代表者

青木 誠志郎 (Aoki, Seishiro)

東京大学・大学院新領域創成科学研究科・客員共同研究員

研究者番号：10334301

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,000,000円

研究成果の概要（和文）：根粒共生は窒素固定を伴った植物と菌の間の相互作用である。この共生系の進化条件と原理を解明するため、起源に焦点を当てて分子進化・系統解析を行った。根粒形成遺伝子の系統樹を用いた新たな手法による解析の結果、主要な根粒形成遺伝子群がフランキアからプロテオバクテリアに水平移行し、その後マメ科と共生する根粒菌が誕生し、更にプロテオバクテリアへと遺伝子水平移行が起きた可能性が高いことが示された。また、根粒形成遺伝子群の一部に平行進化が複数見つかリ、この共生には強い自然選択が働いた可能性が示唆された。さらに、研究の遅れていた分類群の新しい株のゲノム解析により、分子進化の加速現象が明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の分子進化・系統解析により、マメ科と共生できる根粒菌の起源が、フランキア由来の主要な根粒形成遺伝子群が水平移行した、プロテオバクテリアである可能性が高いことが明らかになった。さらに、一部の根粒形成遺伝子群は、異なる分類群で複数回独立に平行進化することで生まれた可能性が示された。根粒共生系はタンパク質の生産に必要な窒素固定を伴う、生物にとって重要な生物間相互作用であり、その起源を明らかにすることは、根粒共生の進化的な条件や原理を理解する上での第一歩となると考えられる。今後は、共生を利用していなかった農作物などへの窒素固定の能力の付与など、応用研究への展開が期待される。

研究成果の概要（英文）：Nodule symbiosis is an interaction between plants and bacteria that involves nitrogen fixation. In order to elucidate the conditions and principles of this symbiotic system, we carried out molecular evolutionary analyses of the origin of nodulation. We developed a method to investigate the origin of the function of symbiotic genes from the phylogenetic tree of nodulation genes. As a result of this analysis, we revealed the possibility that the gene cluster of common nodulation genes was horizontally transferred from Frankia to  $\alpha$ -Proteobacteria, and that some of the  $\alpha$ -Proteobacteria evolved into  $\beta$ -rhizobia. It was also shown that the gene cluster of  $\beta$ -rhizobia may have been transferred to  $\beta$ -rhizobia. Parallel evolution of some nodulation genes was found, suggesting strong natural selection for this symbiosis. We also analyzed the genome of new strains of understudied rhizobial taxa and revealed the accelerated molecular evolution of some nodulation genes.

研究分野：進化生物学

キーワード：共生 根粒菌 根粒形成遺伝子 遺伝子水平移行 分子進化 系統解析 Azorhizobium

## 1. 研究開始当初の背景

根粒共生系は生物にとって重要な生物間相互作用であり、タンパク質の生産に必要な窒素固定を伴う。この共生では、植物は根粒と呼ばれるコブ状の構造を形成し、その中でバクテリアの生育を促進する。一方、バクテリアは窒素固定を行い、植物が利用できるアミノ酸を合成することで、相互に利益を得る相利的な関係が築かれている。ただし、根粒共生は全ての植物やバクテリアにおいて可能というわけではなく、特定の組み合わせに限られることが分かっている。また、植物とバクテリア両者においてこの共生ができる生物群は、単系統ではなく系統樹上で複数の多系統群に分かれ、比較的遠縁で小さなグループとして存在している。これまでこの共生系の研究では、個々のグループにおけるモデル植物や農作物とその共生バクテリアを用いた、個別の解析が行われてきた。しかし近年になって、それらの研究を総合的に考え、進化の中でいつ、どのような条件がそろったことで、根粒共生が可能になったのかについての議論が始まっている。このような背景から、本研究では根粒共生系の進化的な条件や原理を明らかにするため、共生系の起源の解析を行った。

根粒共生の起源と進化の過程は、長い間植物とバクテリアの両方にとって謎とされてきた。根粒形成をする植物は、被子植物のうちマメ目、ウリ目、バラ目、ブナ目の中に、多系統群として分かれて存在している。4つの植物の目は真正双子葉植物バラ類の中で窒素固定クレード(単系統群)を形成しており、このクレードが起源した時期に根粒形成に必要な派生的な特徴が進化したと考えられている。このような特徴は根粒形成の素因(predisposition of nodulation)と呼ばれている。一方、窒素固定クレードの中で、共生が可能な植物分類群それぞれは遠縁であり、マメ科以外は限られた少数の種で構成されている。そのため、本研究の開始時の2017年頃には植物における根粒形成の起源は、素因が進化した後、各植物分類群で根粒共生が複数回起源したという「複数回起源説」が支持されていた。

この共生を利用するバクテリアもまた、真正細菌のアクチノバクテリア(放線菌)とプロテオバクテリアの中で、いくつかの分類群に分かれて存在することが知られている。アクチノバクテリアの中ではフランキア属のみが共生機能を持ち、ウリ目、バラ目、ブナ目の中の8科の植物の根粒に共生することが知られている。プロテオバクテリアの中ではプロテオバクテリアとプロテオバクテリアに根粒共生可能なバクテリアが存在し、それらの集まりは根粒菌と呼ばれている。根粒菌は単系統ではなく、プロテオバクテリアとプロテオバクテリアの8科15属に多様に分布しており、それぞれ根粒菌と根粒菌と総称されている。根粒菌はマメ科の多くの植物に着生することが知られており、その他一部にはバラ目のアサ科のParasponia属と共生できる菌も存在することがわかっている。フランキア属と根粒菌が共生できる植物は重複しておらず、細胞内共生の方法や根粒の構造にも違いが見られるため、これら2つの共生バクテリアの関係は長い間謎とされてきた。さらに根粒菌においても、プロテオバクテリアの中でどのグループが起源なのかという問題は、バクテリアの地理的分布や植物との共生関係などから類推されることが多く、系統学的な解析は少なかった。世界中のマメ科農作物に優先的に共生するのは根粒菌であり、根粒菌は発見も遅れ、マメ科の中でも限られた共生(ネムノキ亜科など)が知られているだけで、宿主範囲も限定的である。これらの知見から、根粒菌のいずれかが根粒菌全体の起源であるという考えが世界的な定説となっている。

根粒形成に関する研究では、どのような植物とバクテリアの組み合わせがこの共生を効率的に利用できるのかについての農学的・分類学的解析や、共生に必要な要素は何かについての生理学的・分子遺伝学的解析が多く行われてきた。しかし、共生が可能な生物やその組み合わせの起源と進化についての研究の数はまだ限られている。さらに、たとえ起源について系統学的な解析が行われたとしても、生物の種の系統樹から推測されることがほとんどであり、根粒形成に関連のある遺伝子(根粒形成遺伝子)を用いた根粒共生系の進化に関する考察は、バクテリアと植物の両者において本研究の開始時にはまだほとんど行われていなかった。

## 2. 研究の目的

これまでに述べてきたように、今後の根粒共生系の研究では、個々の解析を包括的な視点から考え、その進化が可能になった条件と原理についての理解を深めることが重要と考えられる。そのためには、まず共生系全体の起源と進化過程に関する研究が必要であろう。過去に、我々は根粒共生系のうち、マメ科-根粒菌共生系におけるバクテリア側の起源とその後の進化過程について、根粒形成遺伝子群の分子進化解析から推測する手法を開発し、論文を発表した(Aoki et al. 2013)。その後、同様な手法を用いた論文もいくつか発表されたが、本研究が開始された2017年時点では、根粒菌を含めたバクテリア側におけるこの共生の起源に関しては議論が続き、植物側における進化的研究も根粒形成に関与する遺伝子群からの解析の報告はほとんどなかった。

そこで本研究では、窒素固定を伴う根粒共生系の進化の条件と原理の解明を目指し、その起源の解析を行った。ゲノム解析された生物が多数存在するバクテリア側については、共生の起源の解明を目的として、いくつかの手法を開発しつつ、ゲノム解析データを用いた分子進化、系統解析を行った。また、ゲノム情報が不足しているバクテリア分類群のデータを補完することを目的に、新規な菌のゲノム解析を行った。一方、植物側については、バクテリアとは異なり、ゲノムの解析が行われた植物は限られていたため、マメ科植物との比較解析の準備を目的に、マメ科に近縁で根粒形成しない植物群における、モデル植物の探索を試みた。

### 3. 研究の方法

従来の根粒共生系の起源と進化に関する研究では、共生に関与する植物とバクテリアの生物群を種の系統樹の中で特定し、分類地理学的な考察を通じて進化の歴史を考える方法が主流であった。一方で、種の系統樹ではなく遺伝子系統樹を考慮する手法については、分子遺伝学的解析が進み植物とバクテリア双方で根粒形成遺伝子群の特定が進んだ後も、研究は進展していなかった。そこで我々は共生に必要な機能遺伝子を用いた系統解析を行い、根粒菌とフランキアにおける根粒共生の起源を調査することを考えた。ほとんどの根粒菌は根粒形成に必須な機能を持つ根粒形成遺伝子群 (nodulation (nod) genes) を共有している。これらの nod 遺伝子群はどこかに起源を持ち、水平移行を通じてそれまで細胞内共生することのなかったバクテリア間で伝播することによって、さまざまな分類群で共生が可能になったと考えられている。一方フランキアでは遺伝学的解析が難しく、このような遺伝子群の報告は現在でもほとんどない。このため我々は根粒菌に焦点を当て、根粒形成遺伝子群の水平移行の方向を推定することで、共生の起源の推定を行うこととした。

遺伝子水平移行の解析では、一般的には遺伝子系統樹における種の系統樹との樹形の違いに注目し、水平移行と仮定することで違いの原因を説明して、さらに移行の方向を推定する方法が用いられている。しかし根粒菌は前述のように、比較的遠縁で少数のバクテリアの多系統群の集合であり、プロテオバクテリア全体の種の系統樹と比較しても、遠く離れた生物群の間の水平移行の方向や順序の推定は困難であった。そこで我々は、根粒形成遺伝子群のタンパク質としての機能に注目することで、遺伝子系統樹自体から水平移行を解析することを試みた。根粒形成遺伝子群のほとんどは、Nod 因子と呼ばれるリポキチンオリゴサッカライドの合成と分泌に関わる酵素やチャネルタンパク質、転写因子などをコードしており、元々は糖の生合成経路に関わる遺伝子がリクルートされて生まれたと推測されている。我々はこのリクルートに関する仮定として、(i) 根粒菌の祖先における遺伝子重複によって根粒形成遺伝子が生まれた場合と、(ii) 根粒形成しないバクテリアから水平移行した遺伝子が根粒菌の祖先で根粒形成機能を獲得した場合があると考えた。さらに、重複あるいは水平移行前の根粒形成しないバクテリアの祖先遺伝子は、種の系統樹に従った垂直伝播をしている可能性も考慮した。このようなリクルートに関する系統樹上のシグナルを探索することで、根粒形成遺伝子群の起源を水平移行とその方向性から解析した。

ところで、根粒形成遺伝子群の水平移行の後、それぞれの分類群における根粒菌は独立に進化したと考えられており、この遺伝子群の配列自体にも分類群ごとの特徴が進化したと考えられている。そのような特徴の一つとして、nod 遺伝子群を用いて描かれた系統樹では、*Azorhizobium caulinodans* の枝だけが非常に長くなるという現象が知られている。このような異常な現象は、以前から nod 遺伝子群の系統解析において問題とされていた。農作物と共生する *Rhizobium* や *Bradyrhizobium* などの根粒菌では、多数の株のゲノム解析がなされているのに対し、非農作物であるセスパニアと共生する *A. caulinodans* では今まで ORS571 株のゲノム解析がおこなわれただけであり、*Azorhizobium* 属全体でも 2 株のみと、この分類群の研究は大幅に遅れていた。過去の根粒菌の系統解析では、ORS571 株の遺伝子のみが使用されていたため、*A. caulinodans* の枝の特異性がこの株に起因するのか、それとも種や属レベルでの特徴なのかは明確にはわかっていなかった。そこで本研究では *A. caulinodans* の新株である Th 4A 株のゲノムを解析することにした。解析は PacBio の RSII を用い de novo アセンブリにより全長を決定した。

### 4. 研究成果

#### (1) 共通 nod 遺伝子群の分子系統解析

これまでに発見された全ての根粒菌は、一部の *Bradyrhizobium* の株を除いて、nod 遺伝子群をもつことが知られている。この遺伝子群の中で、根粒菌全体に共有されるものは共通 nod 遺伝子群と呼ばれ、通常 nodABCDIJ の 6 遺伝子から構成される。2013 年に我々はこの中の nodIJ 遺伝子群の分子系統解析を行った。その結果、nodIJ は プロテオバクテリアのハウスキーピング遺伝子 ATPase/permease 遺伝子群の重複によって生まれ、その後 Nod 因子の分泌に関わる共生遺伝子群として 根粒菌において分子進化を遂げてリクルートされ、さらにその後 根粒菌から 根粒菌へ水平移行して広まったと推測された。その後、2015 年にスウェーデンの研究室がフランキアのゲノム解析をもとに nodABC について同様な解析を行い、nodA はアクチノバクテリアのどこかの種からフランキアへの遺伝子水平移行、nodB についてはフランキアにおける遺伝子重複、また nodC は何らかのバクテリアからフランキアに水平移行した遺伝子が起源であった

可能性が示された。

これまでの nod 遺伝子の系統解析の研究では、多くが根粒菌の遺伝子のみを用いた解析が行われてきた。そこで、本研究では、ゲノムが解析されたバクテリア全てを網羅して共通 nod 遺伝子群の詳細な系統解析を行っている。これまでの解析の結果、まず nodABC のクラスターがアクチノバクテリアと プロテオバクテリアに属する非根粒菌にも存在することが明らかになった。特に プロテオバクテリアの非根粒菌の nodABC は、根粒形成するフランキアと 根粒菌の間で水平移行の仲介役となっていた可能性があることが示唆された。ただし、これらの遺伝子は配列が短く、系統樹における枝の信頼性が低くなるという問題がある。そのため現在、信頼性の高い枝を構築できる OTU を nodABC それぞれについて選定し、配列を結合することで、より確実な系統関係を得るための解析に取り組んでいる。また、nodD については根粒菌以外の生物における相同遺伝子や、根粒菌における遺伝子重複の痕跡は見つからなかった。そのため nodD に関しては、未知のどこかのバクテリアから根粒菌への水平移行があったこと以外にはわかっていない。nodIJ については 2013 年の発表通り、根粒菌に起源し、その後 根粒菌に水平移行したことがわかっていたが、実は 根粒菌での遺伝子重複前に、フランキアから相同遺伝子の水平移行と遺伝子変換 (gene conversion) が起きた可能性があることが明らかになった。さらに、この遺伝子変換が、根粒菌の起源までに 2 回独立して起きた可能性が示唆されている。これらの結果に基づき、今後さらに MAG などの配列を含めた大規模な解析を進める予定である。

## (2) nodM の分子系統解析

nod 遺伝子群には共通 nod 遺伝子群以外にも様々な遺伝子が存在し、その多くは宿主特異的 nod 遺伝子群と呼ばれている。これらの遺伝子の中で、nodIJ のように遺伝子重複に起源する可能性のあるものを、系統プロファイル法を用いて探索した。その結果、nodM 遺伝子が重複起源であることがわかり、以下のような nodIJ とは異なるいくつかの進化的な特徴が明らかになった。

1. nodM はハウスキーピング遺伝子 glmS の遺伝子重複によって生まれたことが判明した。
2. nodM は 根粒菌の特定の分類群に限定して存在していることがわかった。
3. 根粒菌では nodM は見つからなかった。
4. 遺伝子重複は、根粒菌の Bradyrhizobium と Ensifer (Sinorhizobium) で 2 回独立して起こり、異なる起源から 2 つの nodM の系統が生まれた可能性が高いことが示唆された。
5. Ensifer で生まれた nodM は、その後 Rhizobium に水平移行した可能性が推測された。
6. nodM-nolF-nolG の遺伝子クラスターは、Ensifer meliloti と Rhizobium galicum で 2 回独立して生まれた可能性が推測された。
7. nolK-noeL-nodM の遺伝子クラスターも、Rhizobium etli と Bradyrhizobium 属で 2 回独立して生まれた可能性が示唆された。

nodM, nolF, nolG, nolK, noeL は Nod 因子の合成に関わるタンパク質として知られている。上記の結果からは、nodM に関連するいくつかの平行進化が起こっていることが示唆されるため、Nod 因子の合成には強い自然選択が働いている可能性が考えられる。現在これらの解析について論文の執筆を進めている。

## (3) Azorhizobium caulindans の新規な株 Th 4A のゲノム解析

A. caulindans Th 4A 株のゲノム解析を PacBio RSII を用いて行った。2 つのアセンブリプログラム Canu と Flye による de novo 解析を実施し、その結果、全ゲノムとして 5.38Mb の配列が決定された。初期のアセンブリ配列には、2 つのプログラム間で 1,368 箇所の違いが観察されたが、Quiver プログラムによるポリッシュを行うことで、違いは 11 箇所に劇的に改善された。Th 4A 株にはプラスミドは存在せず、染色体 1 本が環状につながっていることが確認された。DFAST を用いてこの配列を解析した結果、97.631% の ANI に基づいて A. caulindans と同定された。また Azorhizobium 属を対象とした CheckM では、completeness が 95.86%、contamination が 2.02% であった。また、染色体の配列には共生アイランドとして、tRNA-Gly の tandem repeat に挟まった 141.7kb の領域が確認された。

さらに、Th 4A 株と ORS571 株の間で nod 遺伝子群の分子進化速度を比較解析した。その結果、Rhizobium, Bradyrhizobium, Mesorhizobium における種内の株間の速度よりも、約 10 倍も速い分子進化速度が観察された。この進化速度の加速は、共生アイランドの他の領域よりも特に nod 遺伝子群で顕著であることが確認された。過去の nod 遺伝子群の系統解析で Azorhizobium の枝が長くなり、多くが外群に位置してしまっただけの原因は、この分子進化の加速によるものである可能性が示唆された。現在この進化速度の加速と GC 含量との関係についての解析を進めており、結果を論文として執筆している。

## (4) ヒメハギ科カスミヒメハギ Polygala paniculata の分類学的、系統学的解析

根粒形成ができる植物は、マメ科を含むマメ目以外にもバラ目、ニレ目、ウリ目の中のいくつかの植物群が知られており、これらの植物における根粒形成能力の起源について、前述の「複数回起源説」に加えて、2018 年に「1 回起源、複数回欠失説」が発表され、現在もこの 2 つの説の

間で論争が行われている。「複数回起源説」におけるマメ科での根粒形成の起源についても、マメ科ジャケツイバラ亜科の80%は根粒形成を行わないことなどから、いくつかの説が提唱されている。このような論争を解決するためには、根粒共生を行う植物と行わない植物との生理学、遺伝学、分子生物学的な違いの解析が重要と考えられる。そこで、本研究ではマメ科に近縁でありながら根粒形成をしない植物とマメ科植物の比較解析を行うため、非根粒形成植物の中でもマメ科植物に最も近縁とされる1つのヒメハギ科を調査し、特にカスミヒメハギがモデル生物としての適性を持つことを明らかにした。パラオから採集したヒメハギ科カスミヒメハギについて、同定のためのマーカーとして *rbcL* 配列を解析し、分子系統学的解析を行った。この植物を含むヒメハギ科植物の系統解析を行うことで、カスミヒメハギのヒメハギ科内における系統的な位置を明らかにした。共同研究者の解析により、カスミヒメハギは実験室環境でも容易に栽培でき、遺伝子導入が可能であることなど、モデル植物としての利用可能性が確認された。また、ゲノムサイズはモデルマメ科植物であるミヤコグサと同程度であると推定され、接種実験によりAM菌とも高効率で共生することが明らかになった。この解析結果を2020年に論文として発表した (Tokumoto et al. 2020)。

Seishiro Aoki, Motomi Ito, and Wataru Iwasaki “From - to -Proteobacteria: The origin and evolution of rhizobial nodulation genes *nodIJ*” *Molecular Biology and Evolution* (2013) 30:2494-2408

Yuji Tokumoto, Kayo Hashimoto, Takashi Soyano, Seishiro Aoki, Wataru Iwasaki, Mai Fukuhara, Tomomi Nakagawa, Kazuhiko Saeki, Jun Yokoyama, Hironori Fujita, Masayoshi Kawaguchi “Assessment of *Polygala paniculata* (Polygalaceae) characteristics for evolutionary studies of legume-rhizobia symbiosis.” *Journal of Plant Research* (2020) 133: 109-122 (2021年度 JPR 論文賞受賞)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Masaru Bamba, Seishiro Aoki, Tadashi Kajita, Hiroaki Setoguchi, Yasuyuki Watano, Shusei Sato, Takashi Tsuchimatsu	4. 巻 96
2. 論文標題 Massive rhizobial genomic variations associated with partner quality in Lotus-Mesorhizobium symbiosis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 FEMS Microbiology Ecology	6. 最初と最後の頁 f1aa202
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/femsec/fiaa202	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 -
1. 著者名 Bamba Masaru, Aoki Seishiro, Kajita Tadashi, Setoguchi Hiroaki, Watano Yasuyuki, Sato Shusei, Tsuchimatsu Takashi	4. 巻 32
2. 論文標題 Exploring Genetic Diversity and Signatures of Horizontal Gene Transfer in Nodule Bacteria Associated with Lotus japonicus in Natural Environments	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Molecular Plant-Microbe Interactions	6. 最初と最後の頁 1110~1120
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1094/MPMI-02-19-0039-R	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 -
1. 著者名 Yano Koji, Aoki Seishiro, Liu Meng, Umehara Yosuke, Suganuma Norio, Iwasaki Wataru, Sato Shusei, Soyano Takashi, Kouchi Hiroshi, Kawaguchi Masayoshi	4. 巻 24
2. 論文標題 Function and evolution of a Lotus japonicus AP2/ERF family transcription factor that is required for development of infection threads	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 DNA Research	6. 最初と最後の頁 193-203
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/dnares/dsw052	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 -
1. 著者名 Tokumoto Yuji, Hashimoto Kayo, Soyano Takashi, Aoki Seishiro, Iwasaki Wataru, Fukuhara Mai, Nakagawa Tomomi, Saeki Kazuhiko, Yokoyama Jun, Fujita Hironori, Kawaguchi Masayoshi	4. 巻 133
2. 論文標題 Assessment of Polygala paniculata (Polygalaceae) characteristics for evolutionary studies of legume-rhizobia symbiosis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 109~122
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10265-019-01159-x	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 -

1. 著者名 Hiruma Kei, Aoki Seishiro, Utami Yuniar Devi, Okamoto Masanori, Kawamura Nanami, Nakamura Masami, Ohmori Yoshihiro, Sugita Ryohei, Tanoi Keitaro, Sato Toyozo, Iwasaki Wataru, Saijo Yusuke	4. 巻 bioRxiv
2. 論文標題 A fungal secondary metabolism gene cluster enables mutualist-pathogen transition in root endophyte <i>Colletotrichum tofieldiae</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/2022.07.07.499222	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 -

〔学会発表〕 計13件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 晝間敬, 青木誠志郎, 川邑菜々美, 内山朱美, 岩崎渉, 西條雄介.
2. 発表標題 菌の植物ホルモン合成クラスターの活性化が植物共生糸状菌 <i>Colletotrichum tofieldiae</i> の寄生化を促す.
3. 学会等名 日本植物病理学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 浜口悠貴, 松井求, 青木誠志郎, 岩崎渉.
2. 発表標題 真核生物におけるアミノアシルtRNA合成酵素(ARS)レパートリーの推定による翻訳系の進化過程の解明へ.
3. 学会等名 Tokyo Bioinformatics Meeting
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 浜口悠貴, 松井求, 青木誠志郎, 岩崎渉.
2. 発表標題 真核生物アミノアシルtRNA合成酵素(ARS)の局在予測ツールの開発.
3. 学会等名 生命情報科学若手の会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 番場大・青木誠志郎・梶田忠・瀬戸口博明・綿野泰行・佐藤修正・土松隆志
2. 発表標題 遺伝子水平伝播による根粒菌Partner quality variationの創出
3. 学会等名 日本植物分類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 番場大・青木誠志郎・梶田忠・瀬戸口博明・綿野泰行・佐藤修正・土松隆志
2. 発表標題 ミヤコグサ野生系統の生育と共生根粒菌ゲノムの関連
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Seishiro Aoki, Motomi Ito, Wataru Iwasaki
2. 発表標題 From Beta- to Alpha-proteobacteria: The origin and evolution of rhizobial nodulation genes nodIJ
3. 学会等名 7th International Legume Conference (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Masaru Bamba, Milagros Leon-Barrrios, Marcelino del Arco-Aguilar, Seishiro Aoki, Koji Takayama, Tadashi Kajita
2. 発表標題 Lotus species in Canary Islands and noduling bacterial communities in their habitats
3. 学会等名 7th International Legume Conference (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 番場大, 青木誠志郎, 梶田忠, 瀬戸口浩彰, 綿野泰行, 佐藤修正, 土松隆志
2. 発表標題 ミヤコグサ野生系統の生育に対する根粒菌遺伝子型の影響
3. 学会等名 日本植物分類学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 番場大, 青木誠志郎, 梶田忠, 瀬戸口浩彰, 綿野泰行, 佐藤修正, 土松隆志
2. 発表標題 ミヤコグサ根粒菌の全ゲノム配列解析と交互接種実験から探るマメ科植物-ミヤコグサ根粒菌の共生特異性の進化
3. 学会等名 植物微生物研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 番場大, 青木誠志郎, 梶田忠, 瀬戸口浩彰, 綿野泰行, 佐藤修正, 土松隆志
2. 発表標題 日本各地の野生ミヤコグサに共生する根粒菌の単離と系統解析
3. 学会等名 日本進化学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 番場大, 青木誠志郎, 梶田忠, 瀬戸口浩彰, 綿野泰行, 佐藤修正, 土松隆志
2. 発表標題 日本各地の野生ミヤコグサ(Lotus japonicus)に共生している根粒菌の系統解析
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 徳本雄史、征矢野敬、青木誠志郎、福原舞、中川知己、横山潤、藤田浩徳、川口正代司
2. 発表標題 ヒメハギ科カスミヒメハギ ( <i>Polygala paniculata</i> L.) の根粒共生進化研究に向けた種特性の解析.
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 番場 大、青木 誠志郎、梶田 忠、瀬戸口 浩彰、綿野 泰行、佐藤 修正、土松 隆志
2. 発表標題 日本各地より採集された野生ミヤコグサに共生する根粒菌の系統解析
3. 学会等名 植物微生物研究会
4. 発表年 2017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	伊藤 元己  (Ito Motomi)  (00193524)	東京大学・大学院総合文化研究科・特任研究員   (12601)	
研究 分担者	岩崎 渉  (Iwasaki Wataru)  (50545019)	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・教授   (12601)	

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
---------	---------