

令和 6 年 5 月 24 日現在

機関番号：10101

研究種目：挑戦的研究（開拓）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K18239

研究課題名（和文）「水生植物-表層共生細菌相互作用解析によるホロビオント共進化機構の解明」

研究課題名（英文）Elucidation of holobiont co-evolution mechanism by analyzing aquatic plant-surface symbiotic bacteria interactions

研究代表者

森川 正章（Morikawa, Masaaki）

北海道大学・地球環境科学研究院・教授

研究者番号：20230104

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 20,000,000円

研究成果の概要（和文）：本研究課題では淡水水生植物の微生物共生に着目し、宿主植物と表層共生微生物について植物生理学的研究と微生物学的研究の両面から相互作用分子機構を理解した。Acinetobacter属およびPseudomonas属共生細菌は、構造の異なる細胞外多糖・リポ多糖を生産し、宿主植物の異なる場所に付着してその成長を促進することが示された。一方、植物個体内では、細菌付着>鉄利用率上昇>窒素代謝とクロロフィル代謝促進>葉緑体の発達>光合成活性上昇という応答により成長促進していることが判明した。さらに、Bacillus属の共生細菌はペプチダーゼを分泌することによって宿主植物の成長を促進していることを発見した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究はこれまで未解明であった、淡水水生植物と表層共生微生物による成長促進作用について双方の研究からその分子機構を明らかにした。これは地球生物圏を支える仕組みの一部を理解するものであると共に両者のホロビオントとしての共進化を理解する手がかりを提供する。一方、研究の対象とした淡水水生植物ウキクサは光合成による廃水浄化作用を有し、増殖した植物バイオマスは資源価値が高いことが指摘されているため、ここで得られた知見は省エネ水処理技術および有用バイオマス生産技術にも利用可能であることから、資源循環型低炭素社会基盤の構築にも寄与する。

研究成果の概要（英文）：In this research project, we focused on the microbial symbiosis of freshwater aquatic plants, and investigated the interaction molecular mechanisms between host plants and surface symbiotic microorganisms from both plant physiological and microbiological studies. Symbiotic bacteria of the genus Acinetobacter and Pseudomonas were shown to produce exopolysaccharides and lipopolysaccharides with different structures, so that they attach to different locations on the host plant and promote its growth. On the other hand, within a plant body, the growth was found to be promoted through the following responses; bacterial adhesion > increased iron utilization efficiency > promotion of nitrogen and chlorophyll metabolism > chloroplast development > increased photosynthetic activity. Furthermore, we discovered that surface symbiotic bacteria of the genus Bacillus promote the growth of host plants through secreting extracellular peptidases.

研究分野：環境微生物学

キーワード：ホロビオント 共生 ウキクサ 植物成長促進細菌 相互作用分子機構

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

小型浮遊性水生植物ウキクサは、葉(葉状体)が水面に接していることに加えて光が当たる根にもクロロフィルを有し、光合成による生成酸素が共存する細菌群を活性化し有機物分解活性を格段に高める。私たちは 2008 年に北海道大学植物園の池から浮遊性水生植物：ウキクサ(Lemnoideae 亜科)を採取し、その表層付着細菌群からフェノール分解細菌 P23 を単離した。次亜塩素酸で一度無菌化したコウキクサに P23 を再付着・優占化した P23 共生コウキクサは、期待通りに光条件下で持続的にフェノールを高速分解した。ここでさらに驚いたことは、P23 共生コウキクサがフェノールの有無に関わらず無菌コウキクサに比べて約 2 倍もの速度で成長したことであった(Yamaga et al. Environ. Sci. Technol. **44**(16), 6470, 2010)。その後、P23 が生産する主要成長促進因子が分子量 5,000 Da 以上の細胞外多糖(バイオフィルム マトリックス)・リポ多糖であることを発見し、その合成遺伝子群も特定した(国際特許 WO2017/002929、論文投稿準備中)。また、ウキクサは一般植物共生細菌が生産する成長促進因子(低分子植物ホルモン類)であるオーキシン、ジベレリン、エチレン合成阻害剤の外部投与には応答しないことも見出している(Utami et al. Front. Chem. **6**, 251, 2018)。すなわち水生植物-微生物共生には、従来の土壌圏植物共生微生物では見つかっていない高分子を介した相互作用が存在する。これは、水生植物が常に水の流れにさらされているために、外部共生する微生物群は宿主植物に強く付着してバイオフィルムを形成する必要があり、さまざまなマトリックス接着因子(細胞外/表層多糖、分泌タンパク質 etc.)を進化させてきたことが予想される。その接着因子の構造をウキクサが感知して成長やストレスに関わる遺伝子群の発現を制御しているらしい。植物ホルモン類(低分子)は水中の環境では容易に拡散してしまうため有効な情報伝達手段にならないことは容易に予想され、外部から投与してもウキクサには作用しなかったことも合理的といえる。以上の準備状況から、本研究課題「水生植物-表層共生細菌相互作用解析によるホロビオント共進化機構の解明」を構想するに至った。近年、動物や植物の生理生態や進化を深く理解するためには、自身のゲノム情報だけでなく共生微生物を含めたホロゲノムやホロビオントの視点が必要との認識が高まっている。本研究課題は陸上水圏の淡水水生植物-微生物共生の世界に初めて着目し、「どのように表層(外部)共生細菌が細胞外マトリックスの構造を進化させ、宿主植物がその構造をどのように認識できるように進化したのか？あるいはその逆か？」という深い謎に挑戦するものであり、相利共生進化に関する新たな研究領域の開拓を目指した。

2. 研究の目的

植物と微生物の共生に関する研究は、主に穀物や野菜などの作物を対象とした土壌微生物の病原性や成長促進活性などについて精力的に進められてきた。本申請課題で対象とする浮遊性の小型水生植物ウキクサ(通称 Duckweed)は、個体の構造および発生段階が単純でその成長は個体数の増加で容易に計測できる。さらに、水耕栽培のために培地成分等の環境要因を厳密に評価できるという利点がある。多検体の同時無菌栽培も容易で、複合微生物系を含めた共生微生物の動態と成長への影響を迅速に評価できる理想的なモデル植物である。ウキクサは単子葉維管束植物に分類される最小の顕花植物である一方で、世界最大の花を咲かせるショクダイオオコンニャクと同じサトイモ科に属している。ウキクサのゲノムサイズは 160Mb~1,800Mb と多様で、面白いことに個体サイズとはおよそ逆相関の関係にある。その形態は、茎をもたず根と葉(正式には“葉状体”)の区別もあいまいであり、根すら失ったミジンコウキクサは独特の進化を遂げている(ゲノムサイズ 970Mb)。栄養増殖による個体倍加時間が 2~3 日、タンパク質含量最大 40%、デンプン含量最大 50%という圧倒的なバイオマス資源価値を有する次世代植物でもある。また生育に伴う環境水からの窒素やリンの吸収除去作用により排水浄化装置としても機能するため、資源循環型産業や低炭素化社会に向けた実用技術開発も行われている。米国ベンチャーは宇宙船内生産を目指した無重力栽培技術にも取り組んでいる。私たちは JST-ALCA 課題「共生微生物を活用した水生バイオマスの効率生産」(2011~2019 年度)で、100 属 300 株を超える圧倒的な共生微生物コレクションを構築した。その結果、ウキクサやヨシなどの水圏に生息する水生植物と共生する細菌群集構造は、土壌の植物根圏細菌叢とは大きく異なることが分かった。不思議なことに、これまで未培養微生物に分類されていた細菌群も水生植物からは高い確率で単離培養が可能で、新門 *Armatimonadetes* 細菌(Tamaki et al. (2011) Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **61**, 1442-1447)や稀培養微生物 *Acidobacteria* 属および *Verrucomicrobia* 属細菌(Tanaka et al. (2017) Microbe Environ. **32**(3) 288-292)の単離にも成功している。これは淡水圏における宿主植物と共生微生物の相互作用には未解明の部分が多いことを示唆している。また、ウキクサ成長促進細菌も多数取得しており、その一部について特許登録済みである「植物成長強化剤及びそれを用いた植物栽培方法」(特許第 6429143 号)。そこで、これまでのウキクサ共生成長促進細菌の確固たる研究基盤を生かして、水生植物微生物共生総体(ホロビオント)の生存戦略を分子レベルで理解し、宿主植物と共生微生物の生物共進化の新たな側面に光を当てることを本研究の目標とした。

3. 研究の方法

研究は、微生物学的研究と植物生理学的研究の両面から推進した。

【微生物学的研究】

方法 1. ウキクサ成長促進因子(遺伝子)の構造-機能相関 (北海道大 森川)

1-1. *Acinetobacter calcoaceticus* P23

本細菌は 2010 年にコウキクサ成長促進細菌(10 日後の成長速度約 2 倍)として初めて報告した外部付着共生細菌であり、その成長促進因子(PGF-P23)が細胞外多糖および外膜リポ多糖(糖組成 GlcNAc:Glc:Gal= 17:2:1)であること、およびその生産に必要な固有の糖転移酵素遺伝子群を見出している(P23_2757-2767/11 遺伝子,国際特許 WO2017/002929, 論文投稿準備中)。

この遺伝子群のうち (1)土壌細菌 ADP1 との相同遺伝子は 6 個であるのに対して、(2)ヒト日和見感染 ATCC19606 株には 8 個、(3)レタス根圏細菌 NRRLB-41902 株には 10 個存在する。(2)および(3)に固有の遺伝子群がそれぞれヒト細胞と植物細胞への付着に関わる多糖構造を決定しているのかも知れない。そこでまず、(2)(3)についてコウキクサへの成長促進活性を P23 と比較し遺伝子構造と機能の相関について考察する。なお、P23 についてはレタス根への付着とクロロフィル増加に伴う弱い成長促進活性を確認している (Suzuki et al. (2014) J. Biosci. Bioeng. 118(1), 41-44)。

1-2. *Pseudomonas fulva* Ps6

P23 と同じ北大植物園池から取得したコウキクサ早期付着細菌 Ps6 は、P23 を上回るウキクサ成長促進活性(10 日後の成長速度 2.5 倍)を有するが、両株の共付着には相加的成長促進効果は見られなかった (Yamakawa et al. (2018) Plant Growth Regul. 86(2), 287-296)。その成長促進因子 PGF-Ps6 は、やはり細胞外多糖と細胞外膜リポ多糖であることが示唆されているが、その構造の詳細および当該合成遺伝子については未解明である。そこで、PGF-P23 で確立した精製法に準じて、培養上清を硫酸アンモニウム沈殿した後に透析、エタノール沈殿法とフェノール抽出法により多糖画分を精製後、構造解析を行う。また、Ps6 ドラフトゲノム解析を行い候補となる遺伝子群を探索する。PGF-P23 と PGF-Ps6 の構造比較によって、ウキクサ成長促進に必要な共通の糖鎖構造および葉状体(主に P23 が付着)と根(主に Ps6 が付着)に対する選択付着特性の要因について考察する。

1-3. *Bacillus pumilus* B10

ごく最近に取得した新規細菌であり、Ps6 とほぼ同等の高いコウキクサ成長促進活性を有している。興味深いことに本細菌の活性因子 PGF-B10 は多糖ではなく分泌タンパク質であることが示唆されている(未発表)。目的タンパク質バンドをブロッティングし、N-末端アミノ酸配列 7 残基を決定し、公開されている *B. pumilus* ASM157820v1 (CP011007.1) ゲノムにコードされている全タンパク質 ORF と比較したが、同じ配列を有するタンパク質はなかった。そこで、M10 についてもドラフトゲノム解析を行うことによって、PGF-B10 遺伝子を同定する。次に枯草菌 *Bacillus subtilis* 168 など PGF-B10 組換えタンパク質を大量生産し、その活性を確認した後抗マウス抗体を作製する。本抗体あるいは GST-タグ PGF-M10 を利用した pull-down 法やカルボジイミド架橋反応によって PGF-M10 に対するウキクサ表面受容体タンパク質の取得を目指す。

方法 2. 付着細菌相互の拮抗と協同に関する解析 (北海道大 森川)

P23 は葉状体に、Ps6 は逆に根に付着することから、両者の住み分け共存を期待して共付着実験を行ったが、付着の順番に関係なく初期には P23 がコウキクサ表面全体を占有し、やがて Ps6 が再興してくる現象を観察した。また、共付着時のコウキクサ成長促進活性はそれぞれ単独の活性の平均値に留まった。これは PGF-P23 と PGF-Ps6 がいずれも多糖類のために相加・相乗効果が見られなかった可能性がある。そこで、タンパク質を PGF とする M10 と P23 および M10 と Ps6 の組み合わせについても共付着実験を行い両者の付着細胞量および場所の変遷を追跡し、コウキクサ成長促進活性との関係を探る。

【植物生理学的研究】

方法 3. ウキクサ応答機構 (京都大 小山)

以上の共生細菌 3 種 + 仲介細菌が単独あるいは共付着したウキクサと無菌ウキクサから経時的に RNA を抽出し、cDNA ライブラリー作製後 RNAseq 解析を行う。発現量変化の比較により、それぞれの成長促進因子に応答する遺伝子群を特定し、上位下位関係および因子の複合効果についても解析を試みる。既に、ウキクサ 22,000 遺伝子のうち P23 の付着に応答する遺伝子群として 206 遺伝子が見つかり、特に植物の成長に不可欠な細胞壁 (セルロース)合成遺伝子とクロロフィル合成(グルタミン酸合成)遺伝子発現量が上昇する一方、逆にストレス応答遺伝子群の発現量が顕著に低下(ストレスの緩和)していた (未発表)。これは成長促進機構の独立した 2 つの経路の存在を示唆する。

4. 研究成果

【微生物学的研究】

1-1. *Acinetobacter* 属細菌 P23 は、コウキクサの主に根に付着して高い植物成長促進活性を有する。その成長促進因子:PGF は細胞外多糖・リポ多糖である。驚いたことに、ヒト日和見感染

株 ATCC1966 も P23 と同等のコウキクサ成長促進活性を有し、レタス根圏細菌株 NRRL B-41902 よりもむしろ高い活性を有することが判明した。それぞれの成長促進活性は、P23(1.73 倍)、ATCC1966(1.77 倍)、NRL B-41902(1.55)、対照株 ADP1(1.05 倍)であった。このことから、ADP1 にはない 5 つの細胞外多糖・リポ多糖合成遺伝子が活性型構造に重要であることと、5 つの遺伝子にはある程度の多様性が許容されることが判明した。

1-2. *Pseudomonas* 属細菌 Ps6 は、コウキクサの主に根に付着して高い植物成長促進活性を有する。Ps6 は少なくとも 2 種類の PGF を分泌生産し、うちひとつは Man(41%) : Glc(25%) : GalA(14%) : Lac(8%) : その他(12%) で構成される多糖化合物であることが判った。多くの *Pseudomonas* 属細菌は ManA と GulA からなるアルギン酸を多糖化合物として分泌生産するが、Ps6 はアルギン酸ではなくグルコマンナン様多糖化合物を生産することが明らかとなった。Ps6 のドラフトゲノムを解読した結果、マンノース転移酵素遺伝子を 4 つ見出したが、いずれも多糖合成遺伝子クラスターを形成しておらず当該遺伝子は特定できなかった。一方、アルギン酸合成遺伝子クラスターは他の *Pseudomonas* 属細菌と共通するものを保有していた。コウキクサの葉状体に付着する *Acinetobacter* 属細菌 P23 の細胞外多糖・リポ多糖は GlcNAc(85%)、Glc(10%)、Gal(5%) であることから、N-アセチルグルコサミン骨格を有する多糖 : P23 型は葉状体に、グルコマンナン骨格を有する細胞外多糖・リポ多糖 : Ps6 型は根に対する親和性が高い可能性が示唆された。

1-3. *Bacillus* 属細菌 B10 のドラフトゲノム解析の結果、*Bacillus pumilus* ではなく *Bacillus altitudinis* と同定できた。さらに、B10 が分泌する PGF が分子量 57kDa の Zn-カルボキシペプチダーゼであることをつきとめた。同遺伝子をプラスミドベクターに組み込み *Bacillus subtilis* ANA1 で発現させた結果、コウキクサの成長を加速することも確認した。共生細菌が分泌生産するペプチダーゼが植物の成長を促進する鍵分子であるという画期的な発見である。この結果から、*Bacillus* 属細菌の場合は、植物細胞表層タンパク質の一部を分解することが刺激となって成長促進作用を誘発している可能性が示唆された。抗体の作成については十分量の Zn-カルボキシペプチダーゼを生産することができず断念した。

2. P23 および Ps6 と B10 をコウキクサに共付着させることを試みたが、付着量にバラつきが大きく再現性のある結果を得ることができなかった。これは、Zn-カルボキシペプチダーゼを含む加水分解酵素を B10 が分泌生産していることによるものと推定される。

一方、B10 の共生機構解析を進めるなかで、自然突然変異株(以下、B10X)を偶然に取得した。B10X は B10 由来成長促進因子を生産せず、逆にコウキクサの成長を大きく阻害した。そこでコウキクサ共培養液中から B10X が生産する成長阻害因子を探索した結果、1-Butanol で抽出可能な低分子化合物群であることが判った。一方、植物とは共生しない窒素固定土壌細菌 *Azotobacter vinelandii* がコウキクサ表層で増殖し、窒素を含まない水環境でもコウキクサを生育させることを新たに発見した。さらに、この相利共生関係はコウキクサに対して限定的であることも判った。

【植物生理学的研究】

成長促進細菌 *Pseudomonas fulva* Ps6、*Acinetobacter calcoaceticus* P23、*Bacillus altitudinis* B10 がコウキクサの遺伝子発現に与える影響評価を行うため、研究室内で成長促進効果および再現性の高い遺伝子発現様式をしめす栽培条件(サンプリング条件)を探索した。その結果、実験開始時のコウキクサの状態の均一化と栽培時に明暗周期をもつ外部環境が重要であることを見出した。この条件下で、4 時間毎 6 回(24 時間)の連続的なサンプリングを 3-4 反復で行い、それらのサンプルの発現遺伝子を RNAseq で網羅的に解析した。

Pseudomonas fulva Ps6 は解析した中で最も成長促進効果が高く、Ps6 はコウキクサにとって重要な一群の鉄代謝関連遺伝子とその転写制御遺伝子(bHLH 型)の発現量を低下させた。つまり、Ps6 はコウキクサの鉄の利用効率を上げていた。また、葉緑体内で活性酸素種(ROS)の除去に働く Fe-SOD と APX をコードする遺伝子の発現を上昇した。これらの結果は、コウキクサの緑化をこの細菌が促進することを説明できると共に、実験に用いた栽培条件下でコウキクサは、この成長促進細菌がない場合は鉄欠乏ストレスを生じており、細菌はそれを劇的に緩和していることを示している。以上により、Ps6 はコウキクサの 1. 鉄利用効率を上昇させて 2. 窒素代謝とクロロフィル代謝を促進し、3. 葉緑体の発達により、4. 光合成活性を上昇させる、という一連のコウキクサ成長促進機構の存在を示唆することができた。

Acinetobacter calcoaceticus P23 は、ストレス状態にあるコウキクサのストレスを緩和することで成長促進効果を生みだしていると本研究開始段階で推定していたが、ストレス状態の再現性が取れていなかった。本研究で厳密な培養条件下での実験を行った結果、*Pseudomonas fulva* Ps6 と同様に重要な鉄代謝関連遺伝子の発現低下と葉緑体の活性酸素種消去系遺伝子の発現上昇がみられた。両成長促進細菌はコウキクサの緑化を促進することから、発達した葉緑体に関する遺伝子群について両細菌で似た発現変動がみられたのであろう。また、研究開始時には不明であったストレス要因の少なくとも一つは鉄欠乏であると考えられた。一方で、*Pseudomonas fulva* Ps6 の効果と比較して、*Acinetobacter calcoaceticus* P23 の遺伝子発現変動に与える影響(影響を受ける遺伝子の数・種類)は限定的であったことから、P23 のコウキクサ成長促進活性が Ps6 よりも低いことが説明できる。

Bacillus altitudinis B10 のコウキクサの遺伝子発現に与える影響評価は研究期間内に達成す

ることができなかったが、この細菌もコウキクサの緑化を促進していることから、*Pseudomonas fulva* Ps6、*Acinetobacter calcoaceticus* P23 と一部共通の発現変動様式を示すことが予想される。実際に、厳密な比較培養条件を確立する以前のバラツキの大きいRNAseq データにおいて、成長促進細菌 *Pseudomonas fulva* Ps6、*Acinetobacter calcoaceticus* P23 と共通の一部の鉄代謝関連遺伝子と葉緑体の活性酸素消去系遺伝子の発現量への影響が *Bacillus altitudinis* B10 でも同様に見られていた。これらの結果は、系統・性質が大きく異なる細菌による成長促進効果を引き起こすコウキクサのシグナル経路が収斂していくことを示唆しており、今後の研究はその経路の活性化メカニズムを含む細菌種特異的なシグナル伝達経路の解明に焦点が絞られる。

以上、ウキクサホロビオン共進化機構の理解が大きく進展した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Ishizawa Hidehiro, Kaji Yukiko, Shimizu Yuki, Kuroda Masashi, Inoue Daisuke, Makino Ayaka, Nakai Ryosuke, Tamaki Hideyuki, Morikawa Masaaki, Ike Michihiko	4. 巻 21
2. 論文標題 Spontaneous cell lysis by <i>Pelomonas saccharophila</i> MRB3 provides plant-available macronutrients in hydroponic growth media and accelerates biomass production of duckweed	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Water and Environment Technology	6. 最初と最後の頁 49 ~ 58
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2965/jwet.22-054	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 Shuvro Sajjad Kamal, Jog Rahul, Morikawa Masaaki	4. 巻 100
2. 論文標題 Diazotrophic bacterium <i>Azotobacter vinelandii</i> as a mutualistic growth promoter of an aquatic plant: <i>Lemna minor</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Growth Regulation	6. 最初と最後の頁 171 ~ 180
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10725-022-00948-0	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 該当する
1. 著者名 Toyama Tadashi, Mori Kazuhiro, Tanaka Yasuhiro, Ike Michihiko, Morikawa Masaaki	4. 巻 35
2. 論文標題 Growth Promotion of Giant Duckweed <i>Spirodela polyrhiza</i> (Lemnaceae) by <i>Ensifer</i> sp. SP4 Through Enhancement of Nitrogen Metabolism and Photosynthesis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Plant-Microbe Interactions	6. 最初と最後の頁 28 ~ 38
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1094/MPMI-06-21-0157-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 Muranaka Tomoaki, Ito Shogo, Kudoh Hiroshi, Oyama Tokitaka	4. 巻 25
2. 論文標題 Circadian-period variation underlies the local adaptation of photoperiodism in the short-day plant <i>Lemna aequinoctialis</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 iScience	6. 最初と最後の頁 104634 ~ 104634
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.isci.2022.104634	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 Juma Patrick Otieno, Fujitani Yoshiko, Alessa Ola, Oyama Tokitaka, Yurimoto Hiroya, Sakai Yasuyoshi, Tani Akio	4. 巻 13
2. 論文標題 Siderophore for Lanthanide and Iron Uptake for Methylo-trophy and Plant Growth Promotion in Methylobacterium aquaticum Strain 22A	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Microbiology	6. 最初と最後の頁 921635
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmicb.2022.921635	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 Khairina Yeni, Jog Rahul, Boonmak Chanita, Toyama Tadashi, Oyama Tokitaka, Morikawa Masaaki	4. 巻 268
2. 論文標題 Indigenous bacteria, an excellent reservoir of functional plant growth promoters for enhancing duckweed biomass yield on site	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Chemosphere	6. 最初と最後の頁 129247 ~ 129247
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.chemosphere.2020.129247	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 該当する

1. 著者名 森川正章	4. 巻 38(7)
2. 論文標題 ウキクサホロビオントが開くグリーンサーキュラーエコノミーへの扉	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 バイオインダストリー	6. 最初と最後の頁 2-9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Morikawa Masaaki	4. 巻 X
2. 論文標題 Remediation by Floating Plants	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Design of Materials and Technologies for Environmental Remediation	6. 最初と最後の頁 651 ~ 681
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/698_2021_830	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計17件（うち招待講演 5件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 津田祐伍, 北山七海, 大坪真樹, 伊藤照悟, 森川正章, 小山時隆
2. 発表標題 コウキクサの成長を促進する植物成長促進細菌 <i>Pseudomonas fulva</i> Ps6 株が植物の遺伝子発現に与える影響評価
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 森川正章
2. 発表標題 省エネ水質浄化と有用バイオマス生産を加速する微生物が使う3つの戦略
3. 学会等名 環境バイオテクノロジー学会（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 森川正章
2. 発表標題 浮遊植物と表層共存細菌との相利共生相互作用
3. 学会等名 日本生化学会北海道支部例会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Masaaki Morikawa
2. 発表標題 Dual function of environmental bacteria that enable duckweed prosperity
3. 学会等名 6th International Conference on Duckweed Research and Applications（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Sajjad Kamal, Rahul Jog, Masaaki Morikawa
2. 発表標題 A soil bacterium <i>Azotobacter vinelandii</i> contributes to growth promotion of duckweed through nitrogen fixation, bacterial synergism and EPS production
3. 学会等名 6th International Conference on Duckweed Research and Applications (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yeni Khairina, Rahul Jog, 森川正章
2. 発表標題 微細藻類との栄養競合を回避しつつウキクサの成長を担保する環境細菌
3. 学会等名 環境バイオテクノロジー学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Huyen Thi Thanh Pham, Masaaki Morikawa
2. 発表標題 Reconstruction of a duckweed holobiont that reduces nutrient competition with microalgae
3. 学会等名 環境バイオテクノロジー学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Morikawa, Masaaki
2. 発表標題 What Students Can Do to Promote Sustainable Development Goals (SDGs) and Bio-Circular-Green Economy (BCGE)
3. 学会等名 Undergraduate Student Online Forum, Kasetsart University, Thailand (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Morikawa, Masaaki
2. 発表標題 Innovative research and advanced studies in agriculture and food
3. 学会等名 KU Online Academic Forum: In Celebration of the 79th Anniversary of Kasetsart University (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 森川正章
2. 発表標題 地球生物圏を38億年ささえる微生物とその恩恵
3. 学会等名 幌延地圏環境研究所2021年度特別講演会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 須藤美瑛奈、森川正章
2. 発表標題 ミジンコウキクサ (<i>W. globosa</i>) に対する成長促進細菌の探索
3. 学会等名 環境バイオテクノロジー学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 堀之内詢大、Rahul Jog、Desi Utami、森川正章
2. 発表標題 <i>Bacillus</i> sp. MRB10 株が生産する細胞外分泌タンパク質のウキクサ成長促進活性評価 (トピックス賞受賞)
3. 学会等名 環境バイオテクノロジー学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 黒田祥平、Yeni Khairina Kasman、森川正章
2. 発表標題 ウキクサ共生細菌が有する微細藻類成長抑制能の評価
3. 学会等名 環境バイオテクノロジー学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Shunitz Tanaka, Masaaki Kurasaki, Masaaki Morikawa, Yuichi Kamiya	4. 発行年 2023年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 681
3. 書名 Design of Materials and Technologies for Environmental Remediation	

〔産業財産権〕

〔その他〕

SATREPS タイ国・生物循環グリーン経済実現に向けたウキクサホロビオント資源価値の包括的開拓 https://www.jst.go.jp/global/kadai/r0204_thailand.html 北海道大学 大学院環境科学院 森川研究室 https://noah.ees.hokudai.ac.jp/emb/morikawalab/ ミクロ共生の秘めたちからを発掘して資源循環社会の実現に貢献せよ！ https://www.jst.go.jp/global/kadai/r0204_thailand.html

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	小山 時隆 (Oyama Tokitaka) (30324396)	京都大学・理学研究科・准教授 (14301)	

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			
タイ	カセサート大学	マヒドン大学	コンケン大学	他4機関