

# 菌根共生系における相互認識シグナル物質

奈良先端科学技術大学院大学  
バイオサイエンス研究科  
「植物環境ストレス応答特論」

平成20年11月5日（水）  
バイオサイエンス研究科大講義室

秋山 康紀

（大阪府立大学大学院・生命環境科学研究科）

# 「共生 (symbiosis)」の原義

1877年

Albert Bernhard Frank (1839-1900, 独) who was studying lichens, coins the word “symbiotismus (symbiosis)” to indicate the case when two species live on or in one another in a way which is not simply coexistence.

パスツール研究所HPより

\*lichen 地衣類, 地衣植物  
菌類と藻類とが共同体をなす植物群

# de Bary (1887)による生物間の様々な共生のタイプ分類

|     |   | 生物A                      |                          |                    |
|-----|---|--------------------------|--------------------------|--------------------|
|     |   | +                        | 0                        | -                  |
| 生物B | + | 相利共生<br>mutualism        | 片利作用(共生)<br>commensalism | 寄生<br>parasitism   |
|     | 0 | 片利作用(共生)<br>commensalism | 中立作用<br>neutralism       | 片害作用<br>amensalism |
|     | - | 寄生<br>parasitism         | 片害作用<br>commensalism     | 拮抗<br>antagonism   |

## 「菌根」という言葉の起源

1885年

Frank coins the word "**mykorrhiza (mycorrhiza)**" for the association of a fungus and plants roots.

パスツール研究所HPより

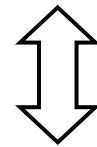
# 菌根菌とは何か？

菌根 = 菌類 + 根（菌類と植物根との共生形態）  
(Mycorrhiza) ↑  
菌根菌

松茸 + 松 = 外生菌根（根の外表面で共生）



<http://ss.ffpri.affrc.go.jp/labs/kouho/mori/mori-90.html>

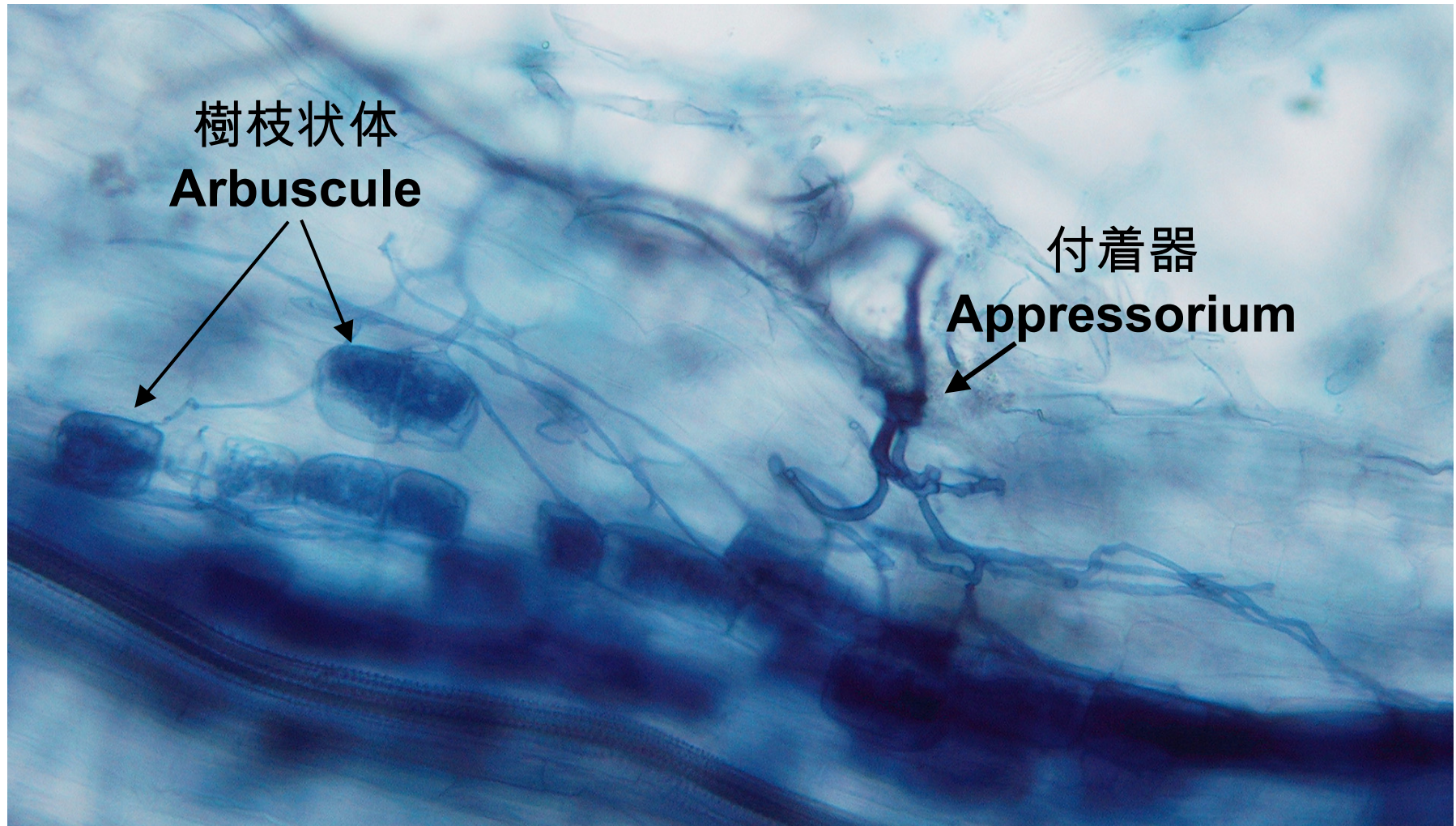


内生菌根（根の内部で共生）  
アーバスキュラー菌根菌

## アーバスキュラー菌根菌とは？

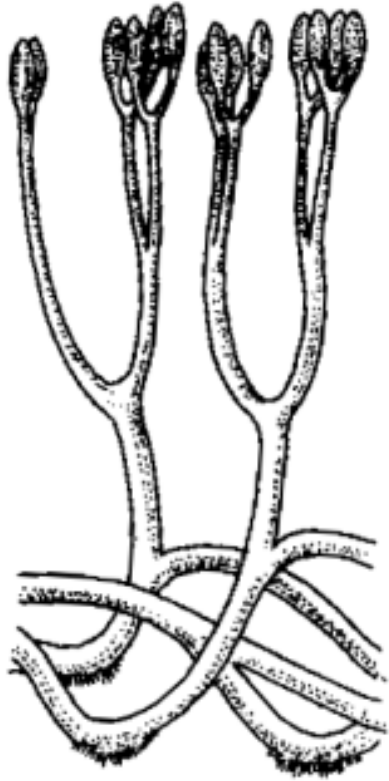
- ・ 根の皮層細胞内に樹枝状体(**arbuscule**)と呼ばれる栄養交換器官を形成する
- ・ 土壌中からリン酸を吸収して植物に供給する有用微生物
- ・ **80%以上**の陸上植物と共生できる  
(アカザ科・アブラナ科などの植物とは共生できない)
- ・ **約4.6億年前（オルドビス紀）**に出現  
(ちょうど植物が陸に上陸したころ)
- ・ 植物と共生しないとほとんど生育せず、次世代の胞子を作ることもできない (**絶対共生菌**)

# 根へのAM菌の侵入と樹枝状体形成



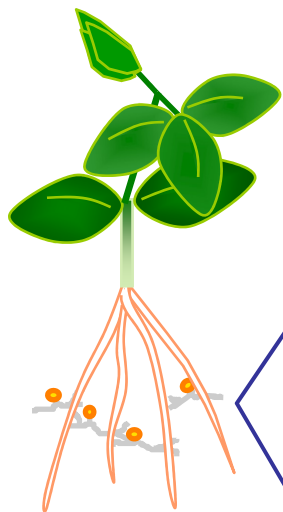
接種 3 週間後

# デボン紀に存在した原始陸上植物アグラオフィトン

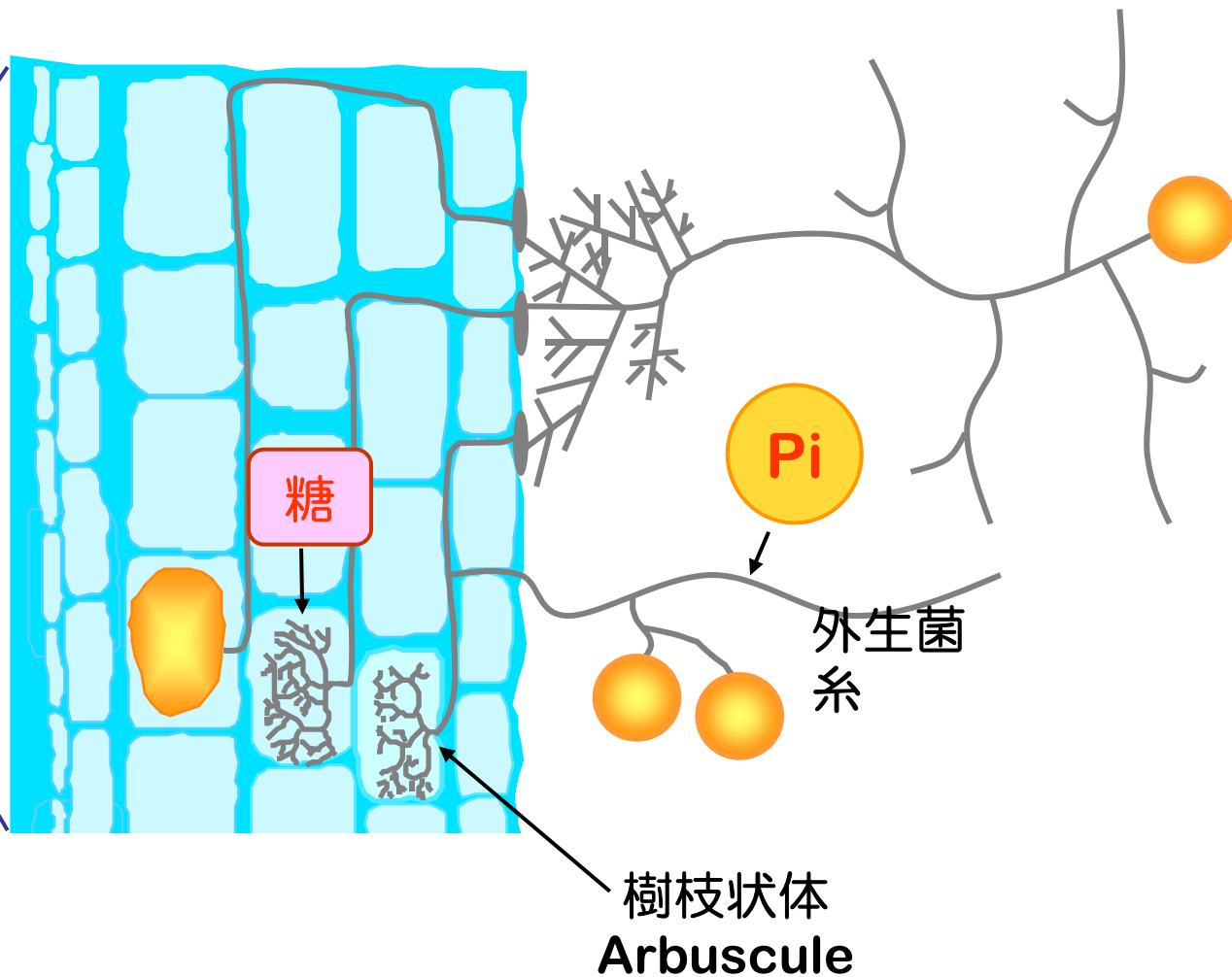


4億年前の地層から発見されたアグラオフィトンの仮根の化石に  
AM菌の樹枝状体が発見された Remy *et al.*, (1994)

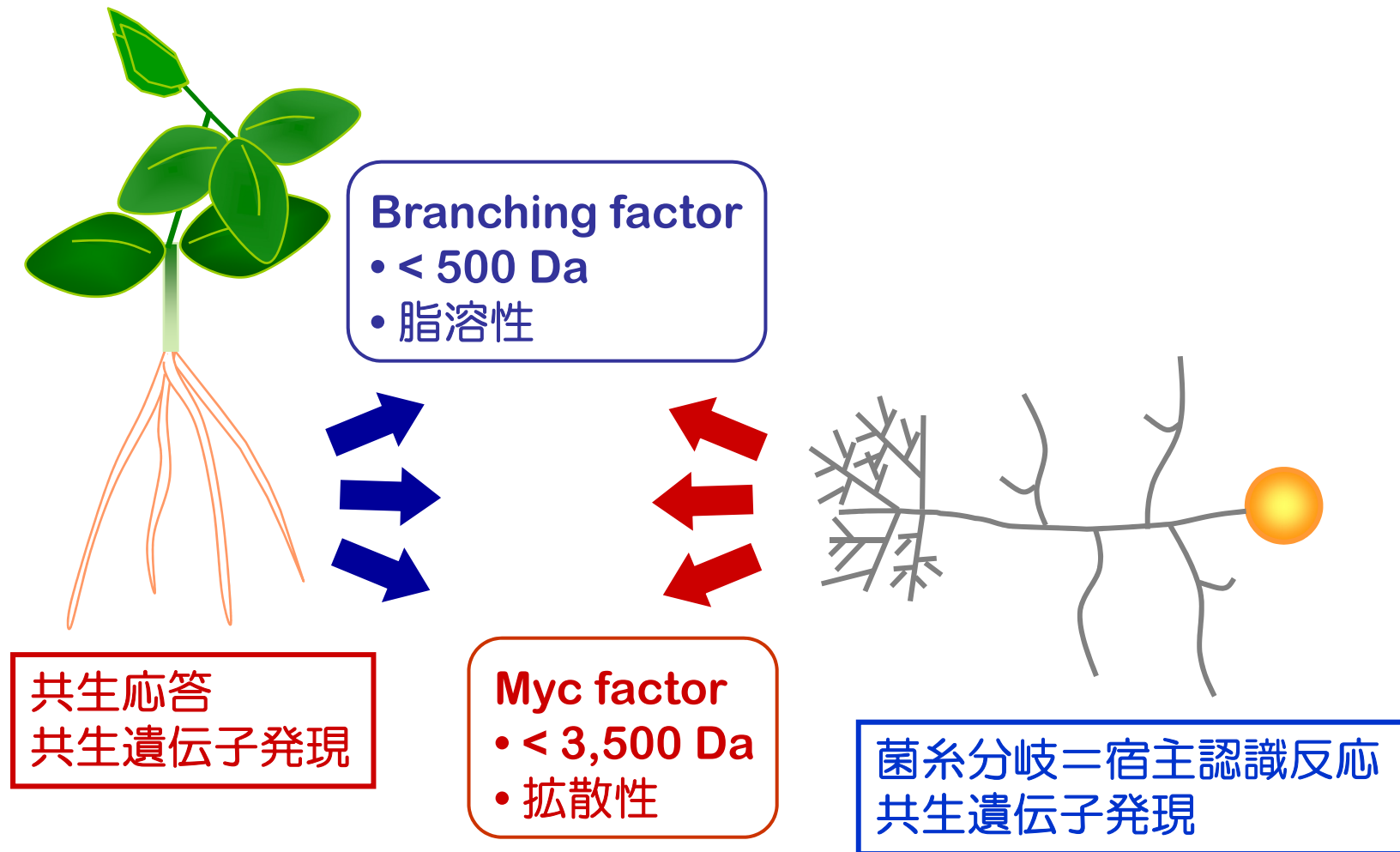
# AM菌の生活環



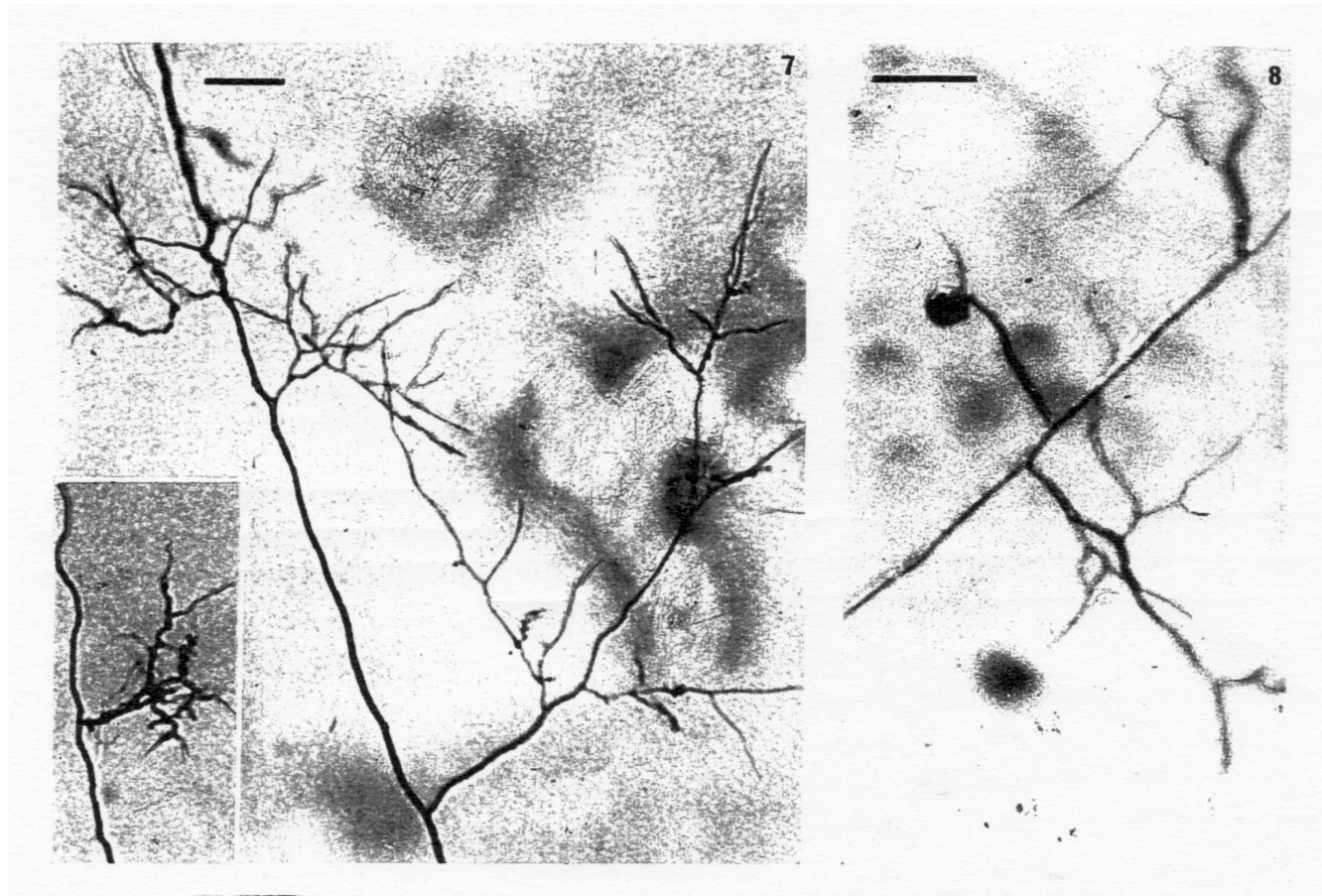
- ・ 生育促進
- ・ 耐病性の向上
- ・ 乾燥耐性の向上
- ・ 収量の増加



# AM菌-植物共生系における相互認識シグナル



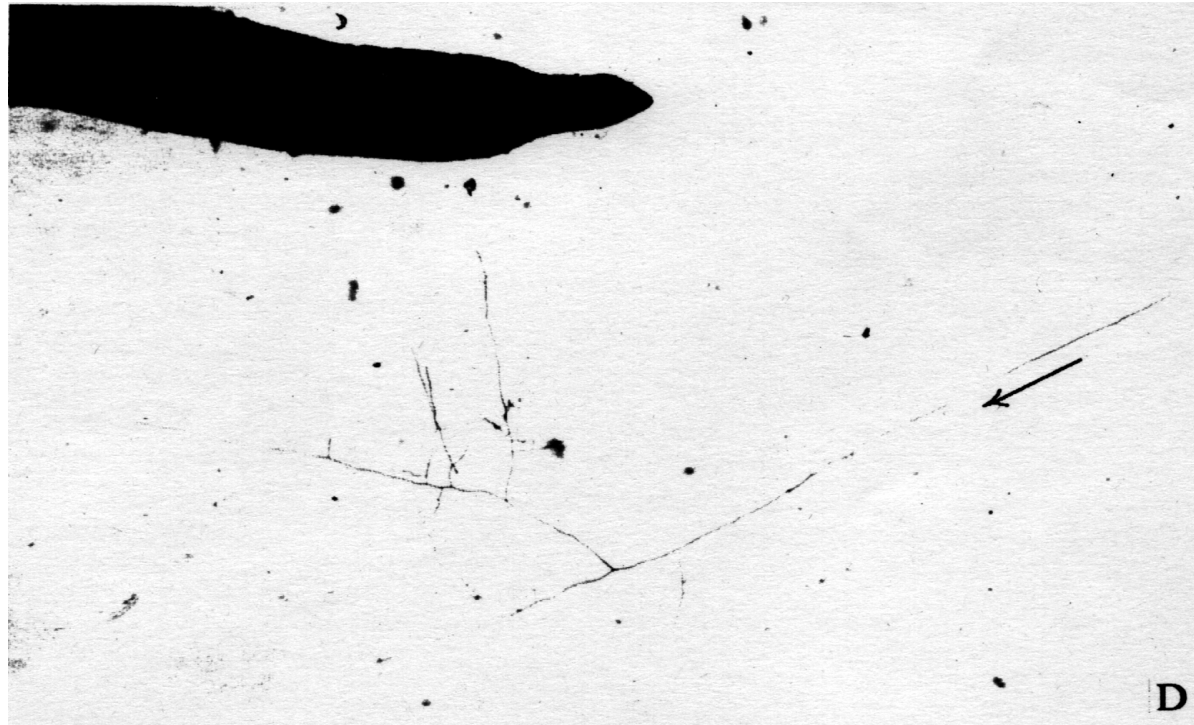
# 器官培養したクローバー根との **in vitro** 二者培養系で 観察された**AM**菌の菌糸分岐



“It appears to be localized response to **an unknown stimulus.**”

Mosse and Hepper (1975)

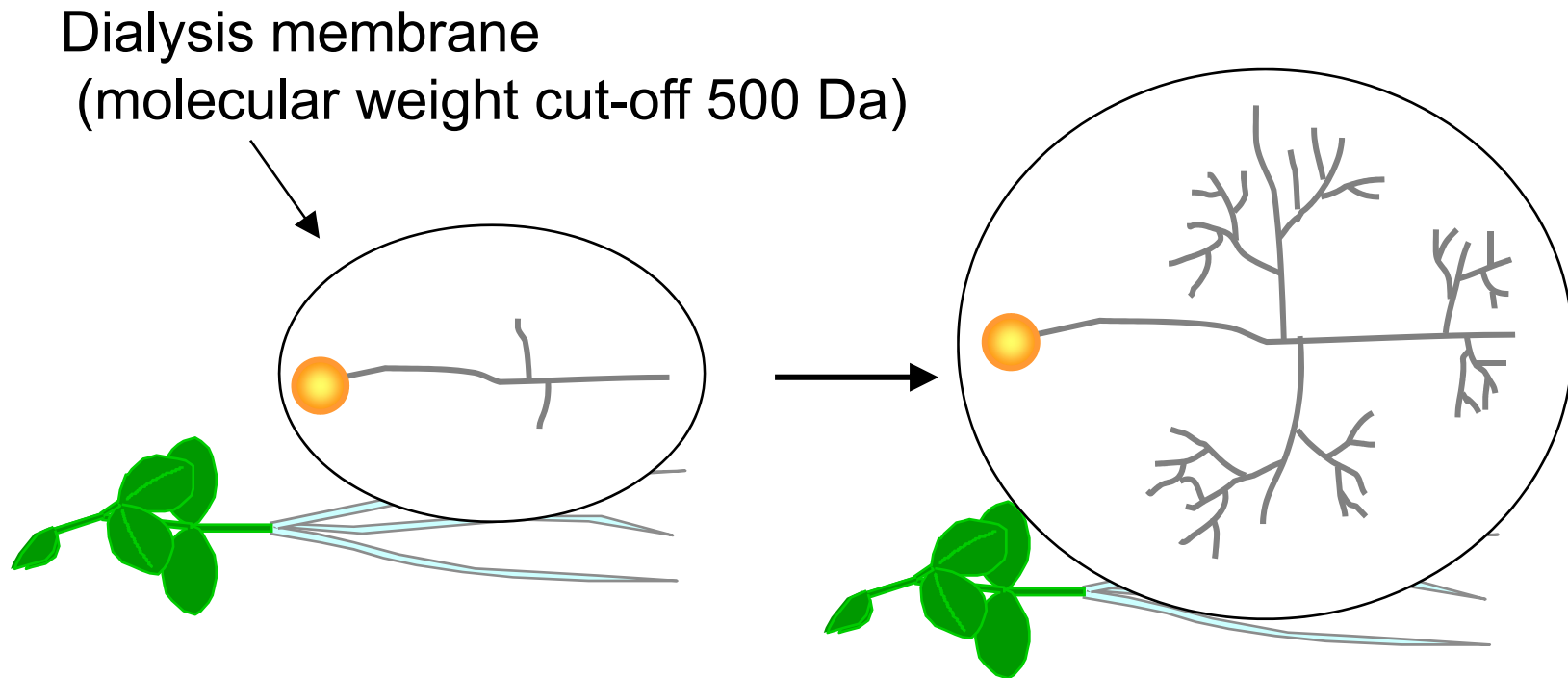
## タマネギ根の近傍で観察されたAM菌の菌糸分岐



“...may be the site of cytological changes necessary before hyphae from spores become physiologically infective.”

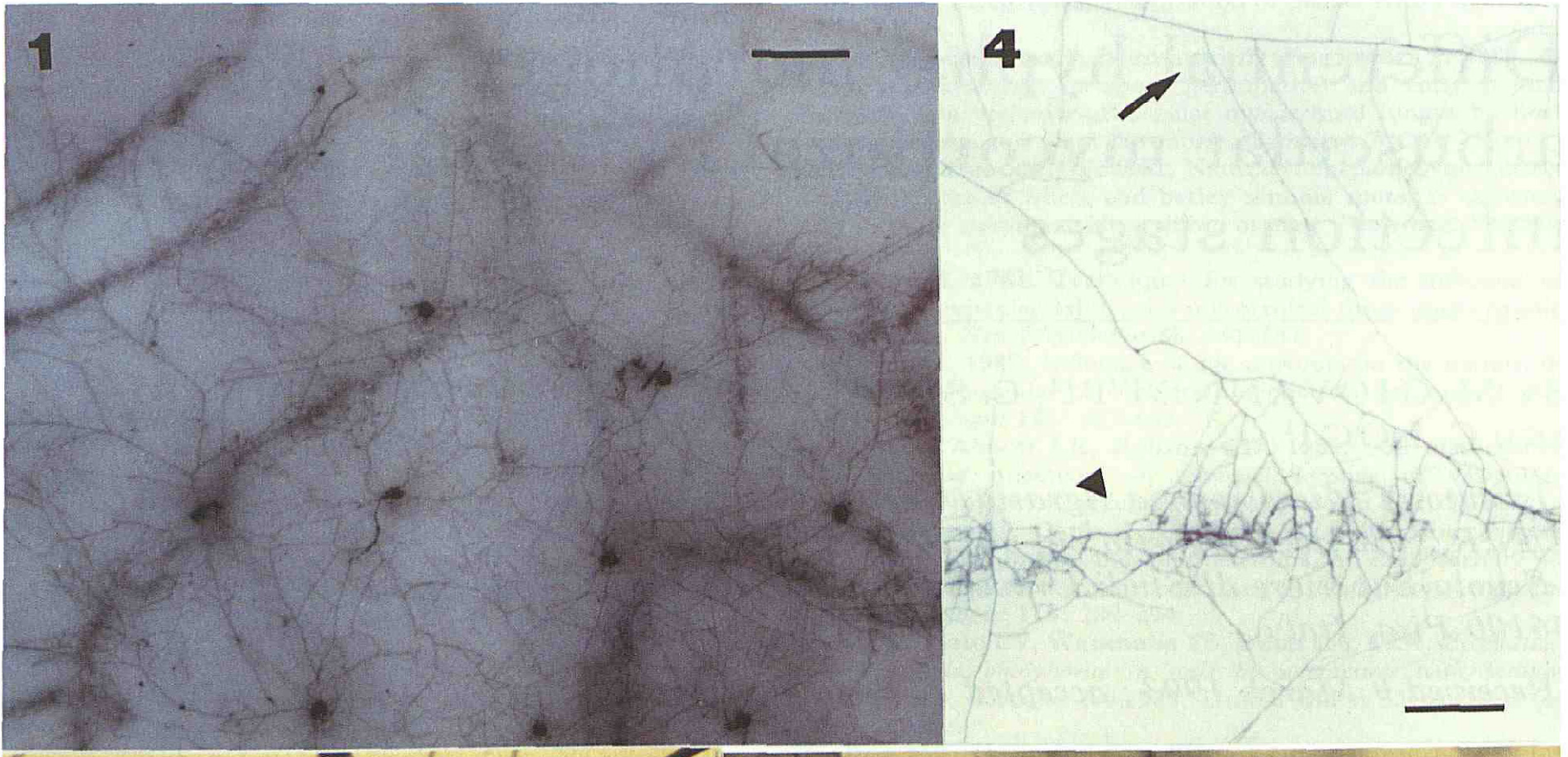
Powell (1976)

**AM菌の菌糸分岐は宿主認識反応であり、  
根から分泌される低分子化合物により引き起こされる**



Giovannetti *et al.* (1993, 1994, 1996).

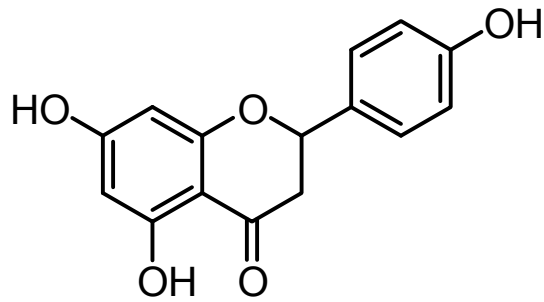
# バジル根の上に敷いたメンブレンフィルター上で 見られた**AM**菌の菌糸分岐



Giovannetti *et al.* (1993)

# フラボノイドはAM菌に対する共生シグナルか？

フラボノイドは根粒菌に対する共生シグナル (*nod* gene inducer)として働く

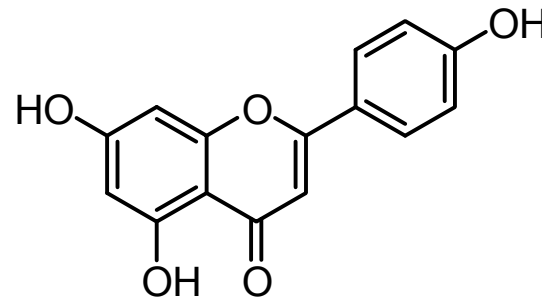


Naringenin

クローバー

*Trifolium repens*

Redmond *et al.*,  
*Nature* (1986).

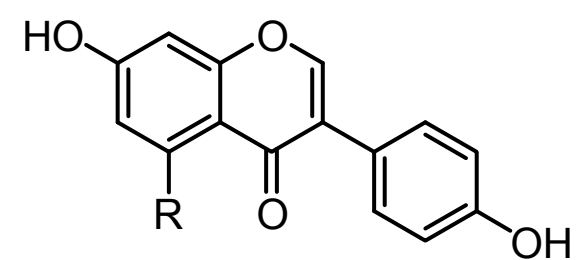


Luteolin

アルファルファ

*Medicago sativa*

Peters *et al.*,  
*Science* (1986).



Daidzein, R=H,  
Genistein, R=OH

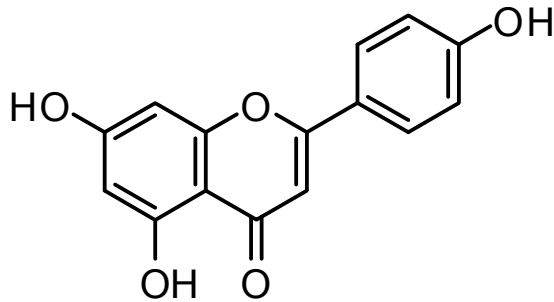
ダイズ

*Glycine max*

Kosslak *et al.*,  
*PNAS* (1987)

⇒ エンドウとソラマメのAM菌と共生しない変異体 (*myc*<sup>-</sup>)では根粒菌との共生能も失っていることが分かった。Duc *et al.*, (1989).

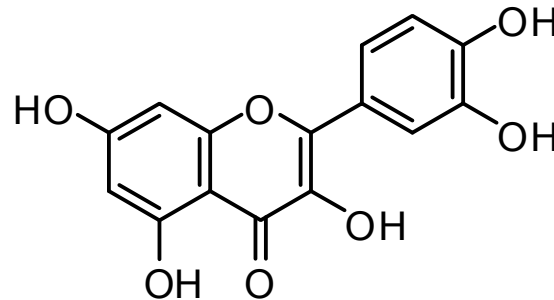
# AM菌の菌糸伸長を促進するフラボノイド



Apigenin

*Gigaspora margarita*

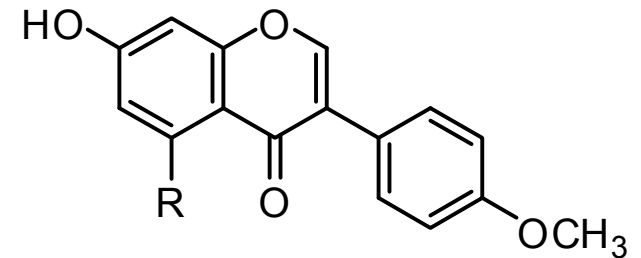
Gianinazzi-Pearson *et al.*  
(1989)



Quercetin

*Gigaspora margarita*  
*Glomus etunicatum*

Becard *et al.* (1992)



Formononetin, R=H  
Biochanin A, R=OH

*Glomus sp.*

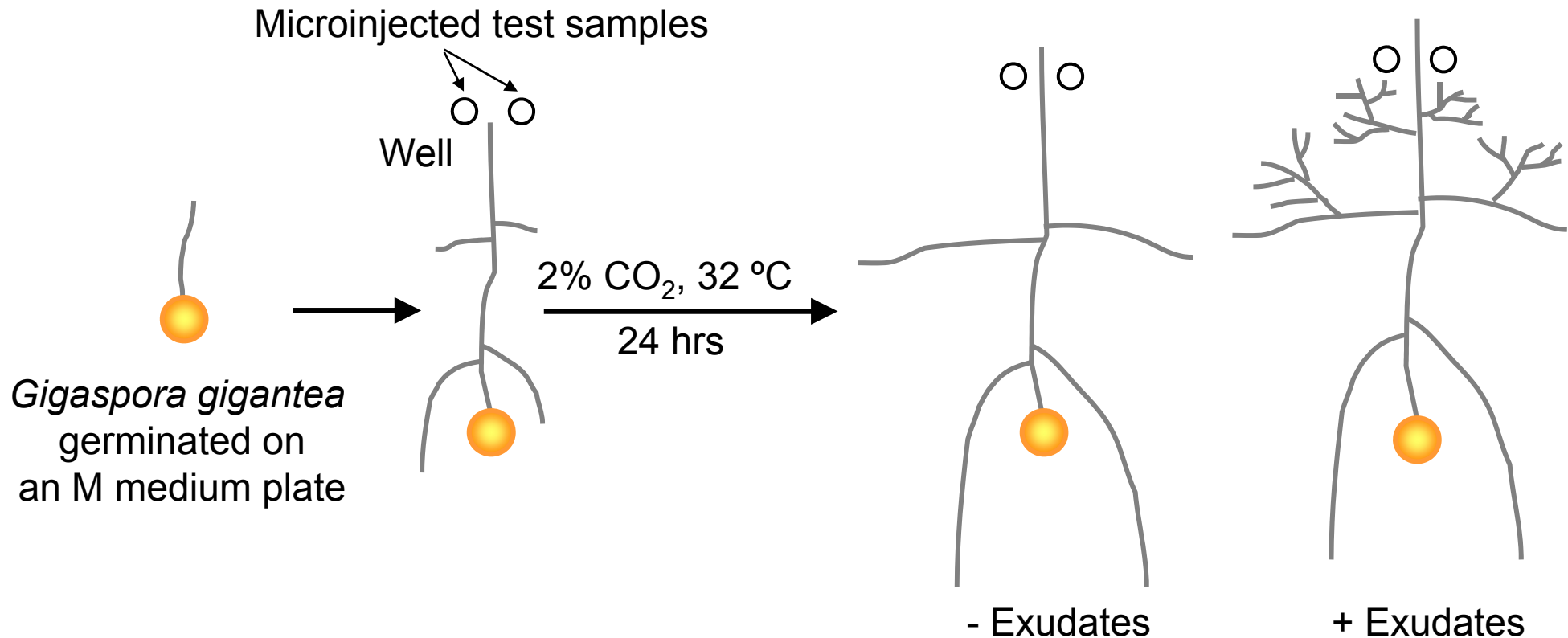
Siqueria *et al.* (1991)

フラボノイド生合成の鍵酵素であるカルコン合成酵素 (chalcone synthase) を欠損したトウモロコシ (*Zea mays*) でも菌根形成は正常に起こる。

Becard *et al.* (1995).

⇒フラボノイドはAM菌共生においては**必要な共生シグナルではない**

# マイクロインジェクション法によるAM菌の菌糸分岐アッセイ



Nagahashi and Douds (1999)

# 菌糸分岐活性はAM菌宿主の根分泌物中にのみ見られる

“Branching factor” named by Becard.

**Table 2.** Branching activity of purified exudates, obtained from root or cell cultures of various plant species, on hyphae of germinating spores of *Gigaspora gigantea*

| Family                          | Species                                  | Activity |
|---------------------------------|------------------------------------------|----------|
| Plant root exudates (seedlings) |                                          |          |
| Ombelliferea                    | <i>Daucus carota</i>                     | +        |
| Solanaceae                      | <i>Nicotiana tabacum</i>                 | +        |
| Gramineae                       | <i>Zea mays</i>                          | +        |
| Gramineae                       | <i>Sorghum bicolor</i>                   | +        |
| Leguminosae                     | <i>Pisum sativum</i>                     | +        |
| Leguminosae                     | <i>Pisum sativum</i> Myc <sup>-1 a</sup> | +        |
| Leguminosae                     | <i>Pisum sativum</i> Myc <sup>-2 a</sup> | +        |
| Brassicaceae                    | <i>Arabidopsis thaliana</i>              | 0        |
| Brassicaceae                    | <i>Brassica napus</i>                    | 0        |
| Brassicaceae                    | <i>Brassica oleracea</i>                 | 0        |
| Transformed root exudates       |                                          |          |
| Ombelliferea                    | <i>Daucus carota</i>                     | +        |
| Leguminosae                     | <i>Medicago sativa</i>                   | +        |
| Leguminosae                     | <i>Medicago truncatula</i>               | +        |
| Solanaceae                      | <i>Solanum esculentum</i>                | +        |
| Chenopodiaceae                  | <i>Beta vulgaris</i>                     | 0        |
| Cell culture exudates           |                                          |          |
| Ombelliferea                    | <i>Daucus carota</i>                     | 0        |

Buee *et al.*  
(2000).

# Branching factor はストリゴラクトンであった

nature

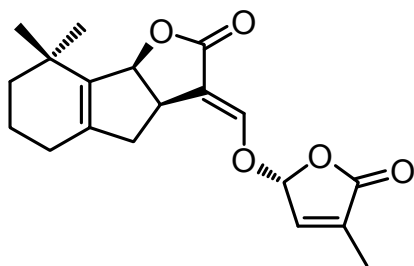
Vol 435|9 June 2005|doi:10.1038/nature03608

## LETTERS

### Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi

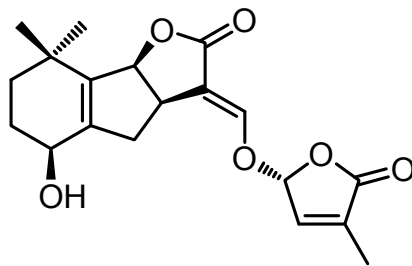
Kohki Akiyama<sup>1,2</sup>, Ken-ichi Matsuzaki<sup>1</sup> & Hideo Hayashi<sup>1</sup>

Akiyama *et al.* (2005)

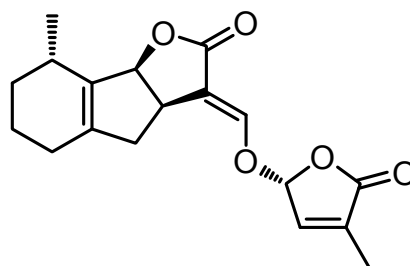


(+)-5-Deoxystrigol

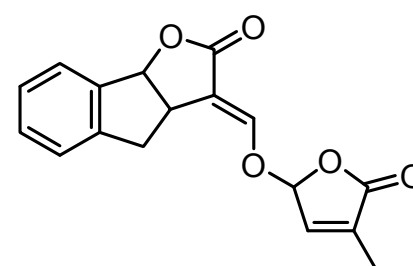
*Lotus japonicus*



(+)-Strigol



Sorgolactone

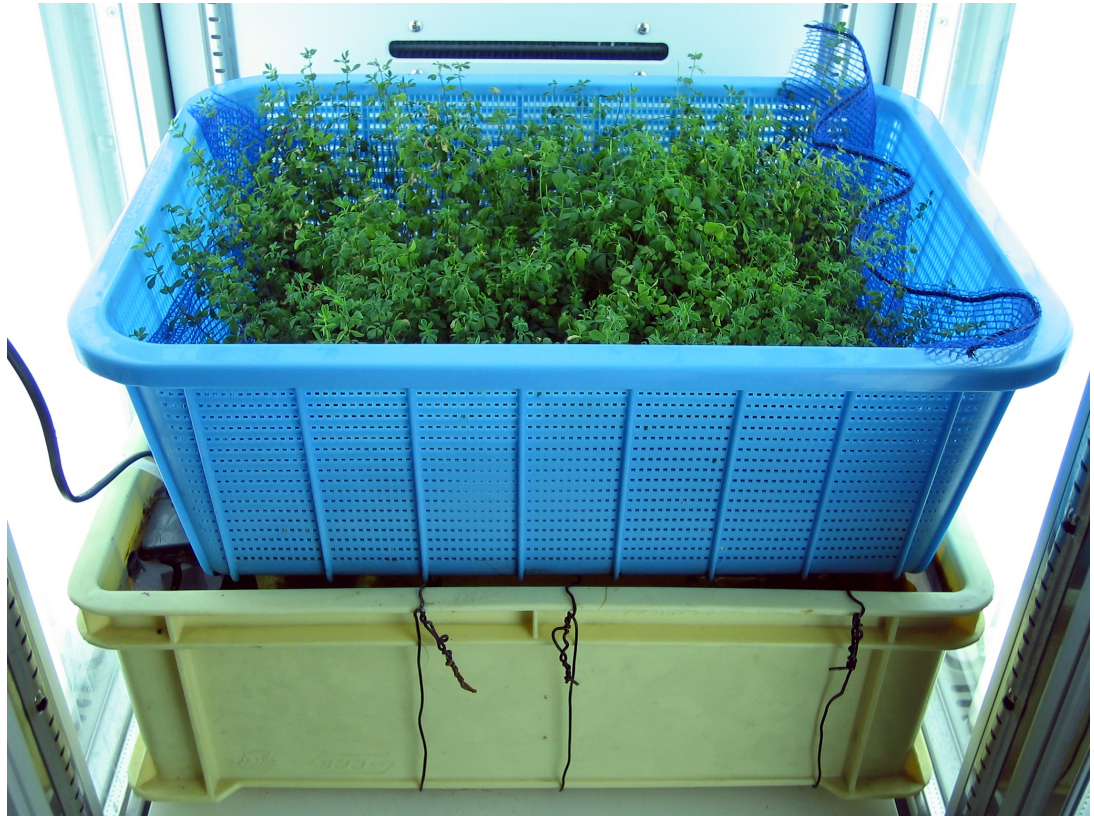


GR24

# BF単離に用いたミヤコグサ (*Lotus japonicus*)

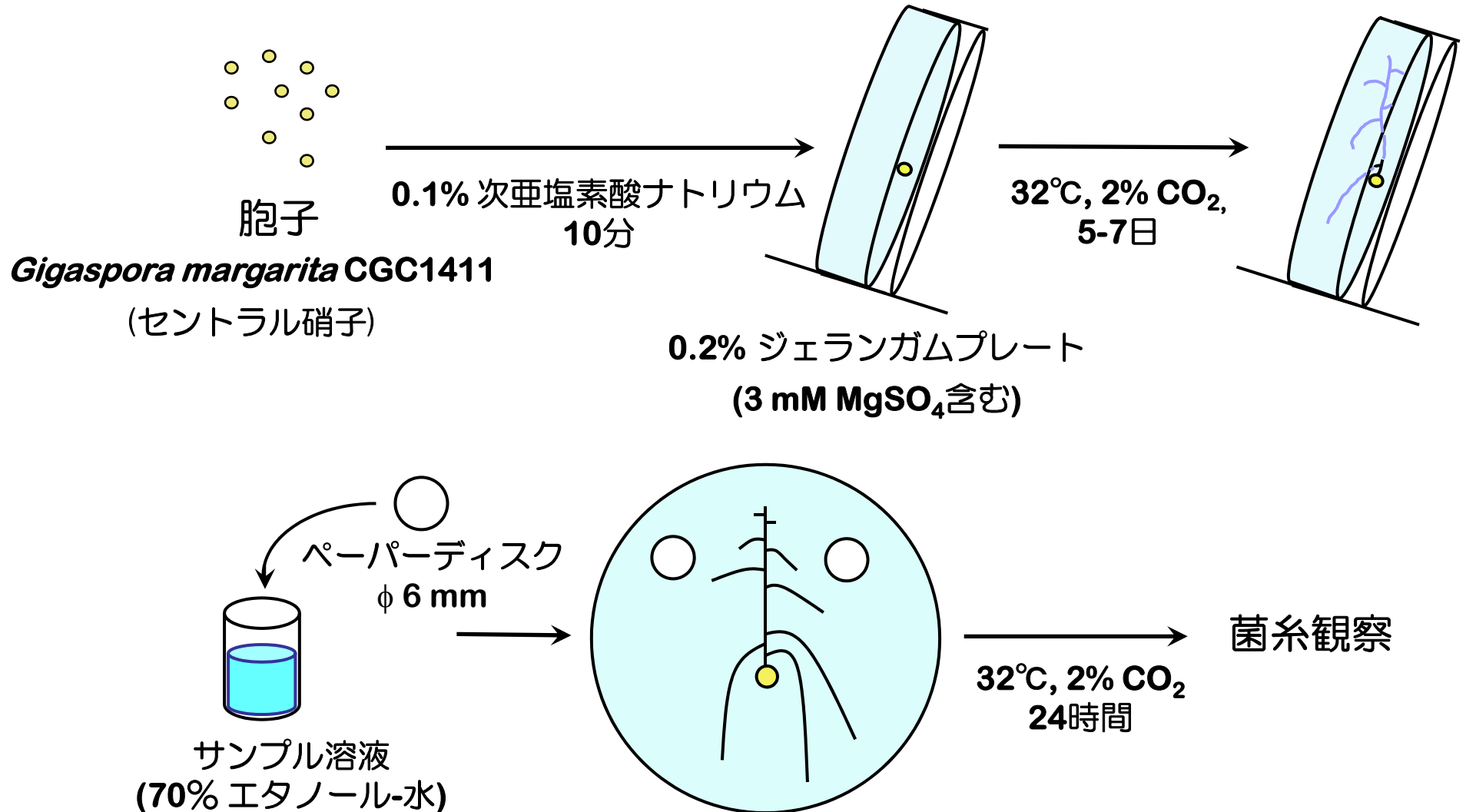


- 日本原産のマメ科の野草
- 分子遺伝学的研究に好適なマメ科モデル植物
- 菌根菌共生に関わる重要な遺伝子が単離されている
- 共生制御物質→分子機構  
(化学) (生物学)

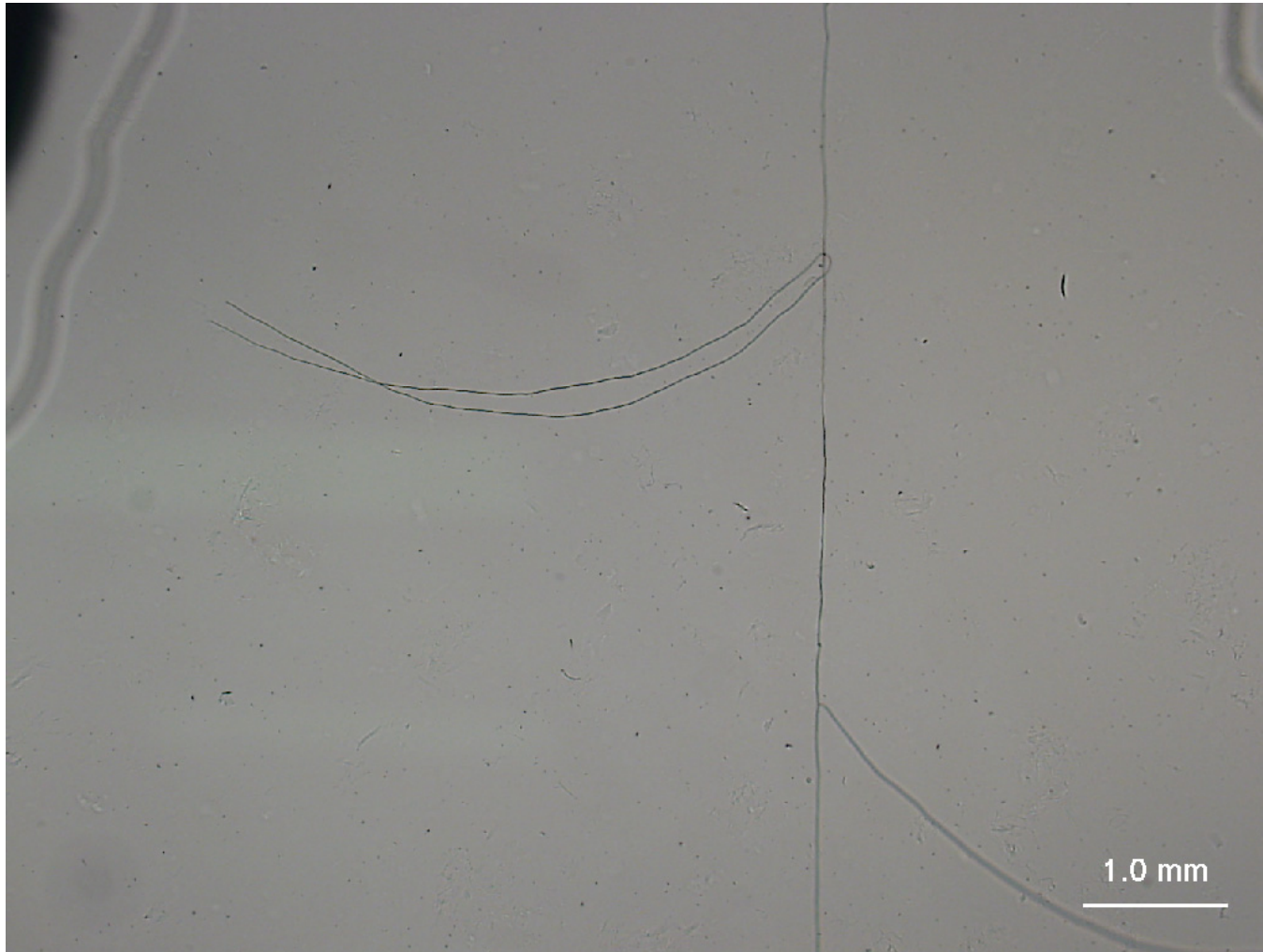


水耕栽培の一例  
10L/week→300L/week

# *Gigaspora margarita* を用いた菌糸分岐アッセイ



ミヤコグサ根分泌物酢酸エチル可溶中性物質画分による  
*Gigaspora margarita* の菌糸分岐の誘導



Recorded for 23 hrs (1 frame/hr)

## 9920 L の水耕液からのミヤコグサBFの単離

酢酸エチル可溶性物質画分 (11 g) 9920 Lの水耕液から調製

— Wakogel C-200 シリカゲルカラム (*n*-ヘキサン-酢酸エチル)

40% 酢酸エチル溶出区 (337 mg)

— Kieselgel 60 シリカゲルカラム (*n*-ヘキサン-アセトン)

20% アセトン溶出区 (85 mg) 0.3 µg/disc

— Kieselgel 60 シリカゲルカラム (トルエン-アセトン)

8, 12% アセトン溶出区 (51.2 mg)

— Inertsil SIL-100A 分取HPLC (15% エタノール-*n*-ヘキサン)

Rt 9-10 min (3.4 mg) 34 ng/disc

— Inertsil ODS-3 分取 HPLC (80% アセトニトリル-水)

Rt 7.8 min (0.86mg) 8.6 ng/disc

— Inertsil SIL-100A 分取 HPLC (15% エタノール-*n*-ヘキサン)

Rt 9.9 min (8.1 µg) 76 pg/disc

# 活性炭循環吸着法によるミヤコグサBFの単離

酢酸エチル可溶性物質画分 (4 mg) 20 L 水耕液・3日間循環吸着

— Wakogel C-200 シリカゲルカラム (*n*-ヘキサン – 酢酸エチル)

40% 酢酸エチル溶出区 (重量未測定)

— Inertsil ODS-3 分取 HPLC (40-100% アセトニトリル-水, 30分)

*R*<sub>t</sub> 22.3 min ピーク

— アセトニトリルを減圧留去

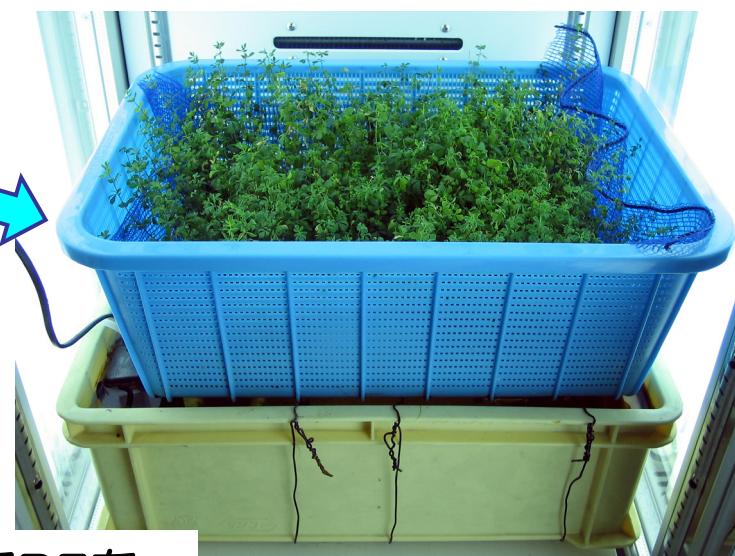
— 酢酸エチル抽出

— 減圧濃縮乾固

**Branching factor 18 μg**

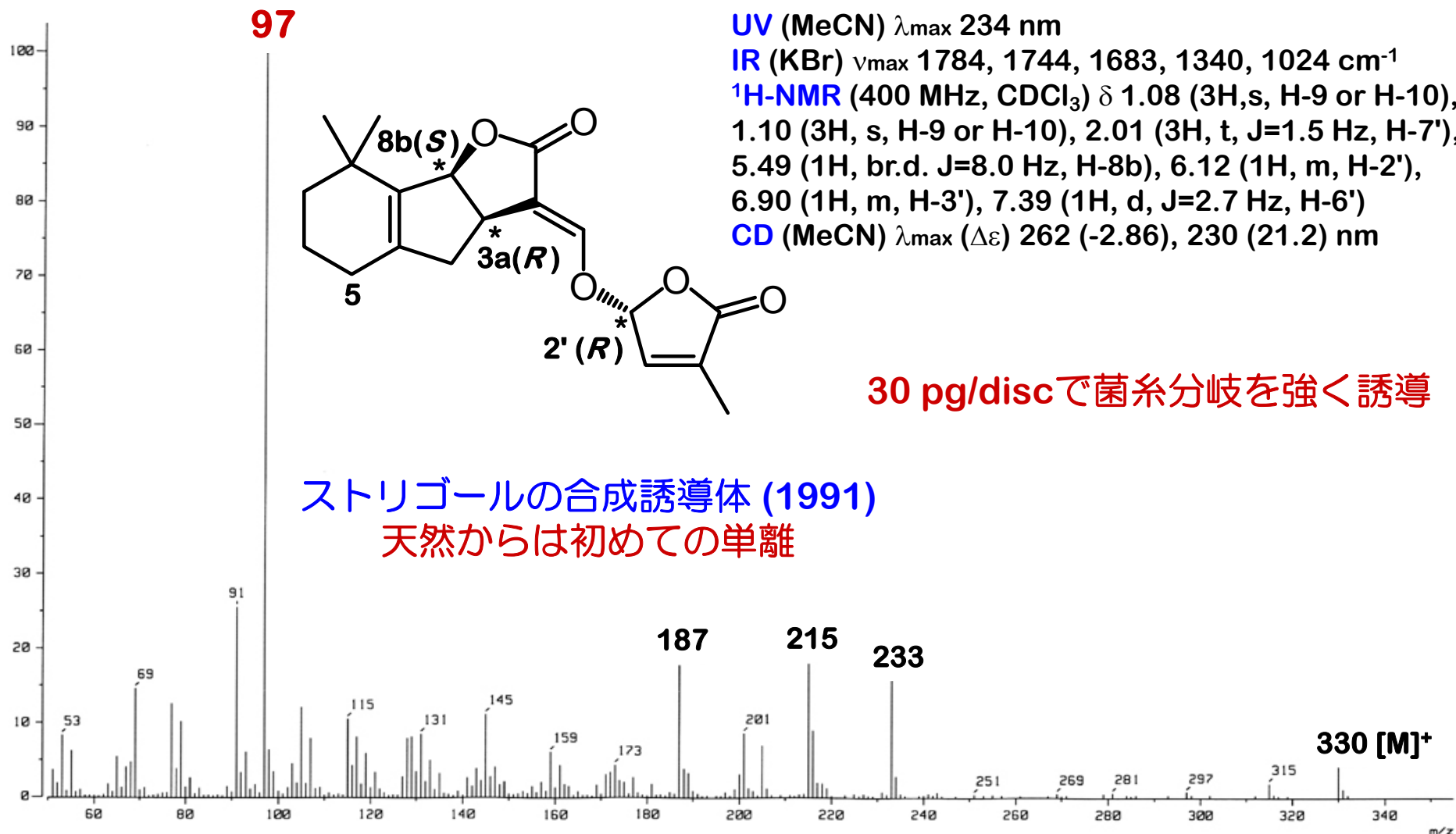


活性炭

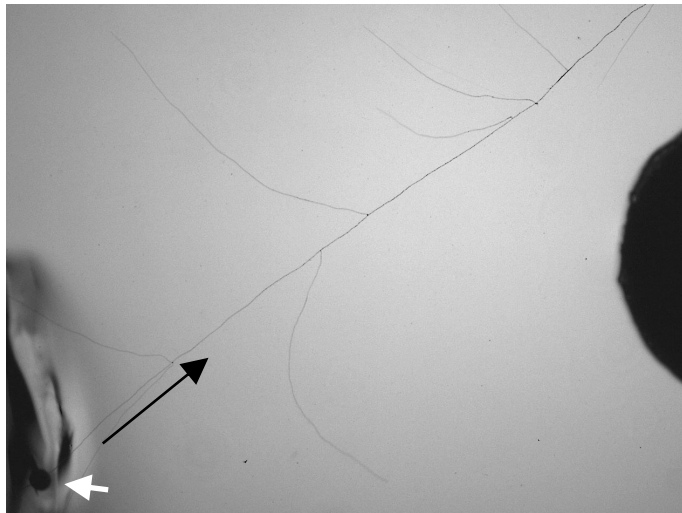


連続循環させてBFを  
水耕液から活性炭抽出

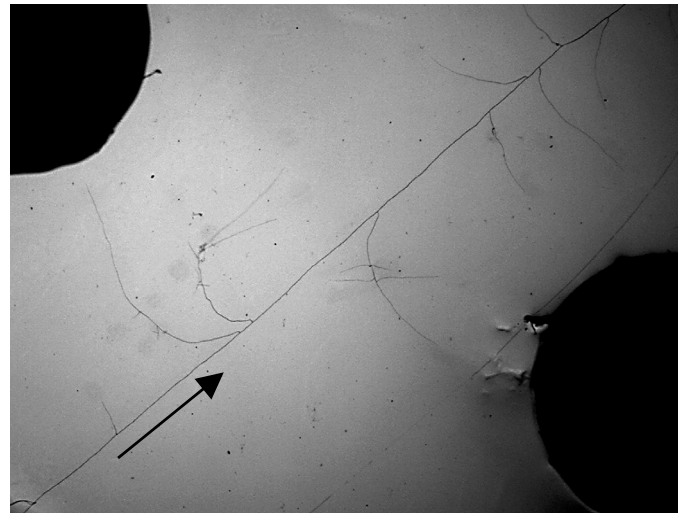
# ミヤコグサBF = 5-デオキシストリゴール



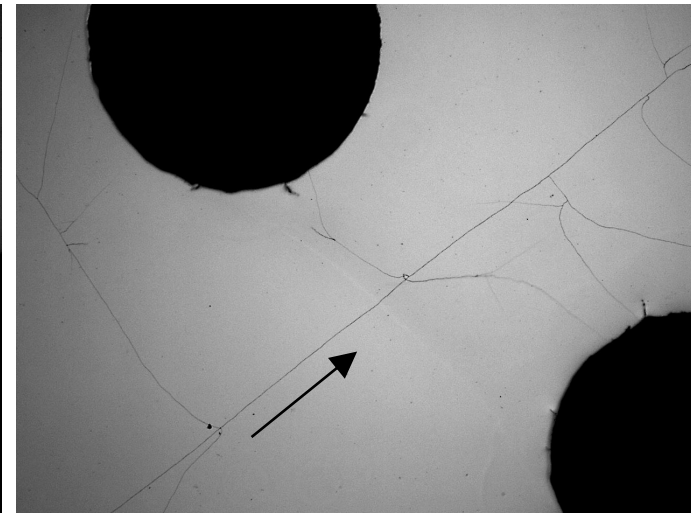
# 天然および合成5-デオキシストリゴールによる *G. margarita* の菌糸分岐誘導



Control (70% EtOH-H<sub>2</sub>O)

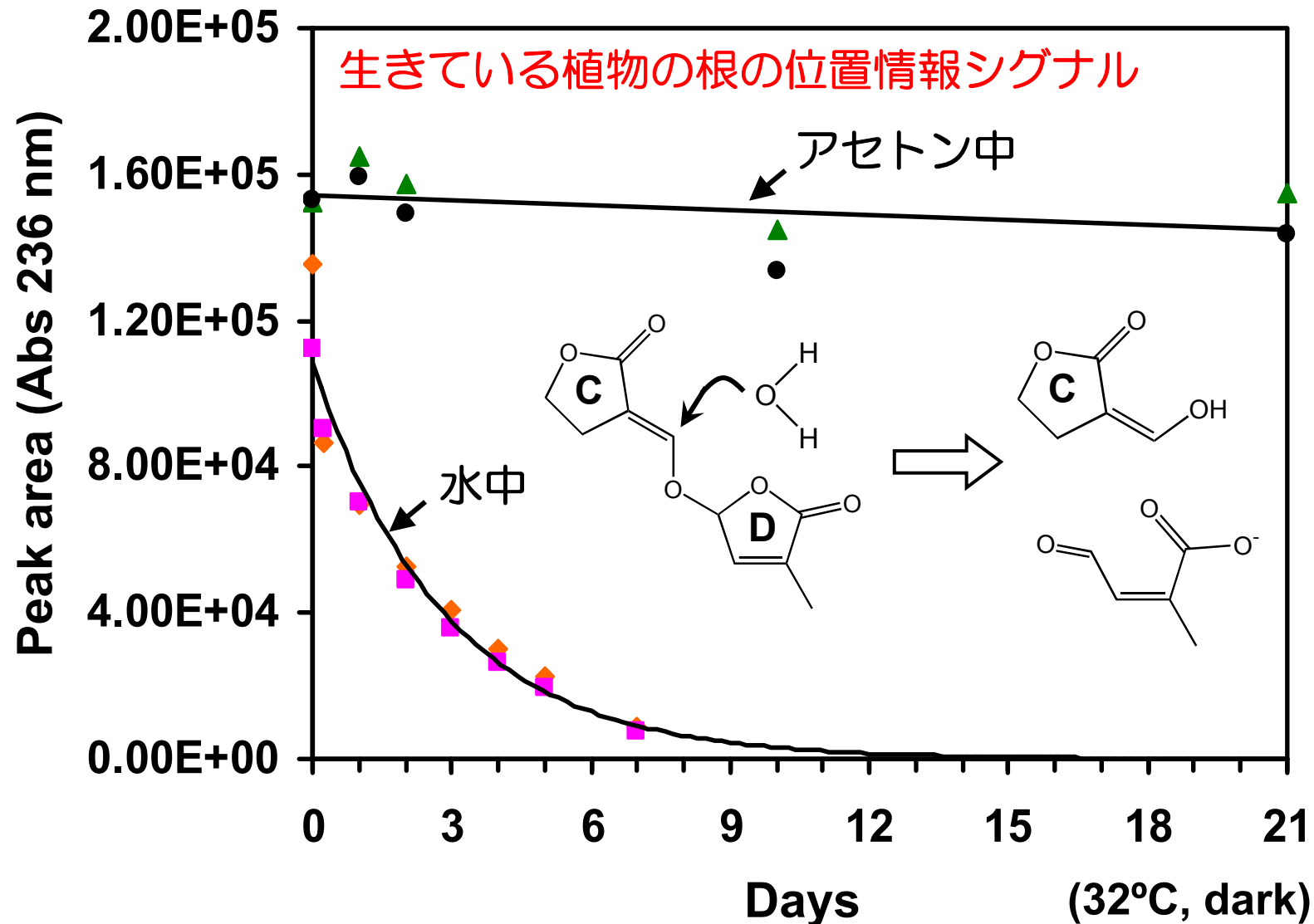


Natural 5-deoxy-strigol  
30 pg/disc  
(MEC 3 pg/disc)



Synthetic 5-deoxy-strigol  
100 pg/disc (racemic)  
(MEC <30pg/disc)

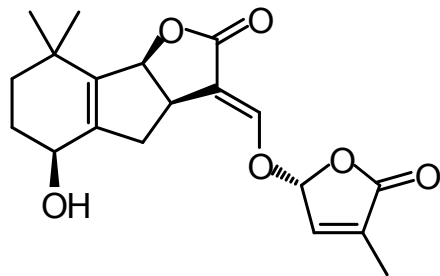
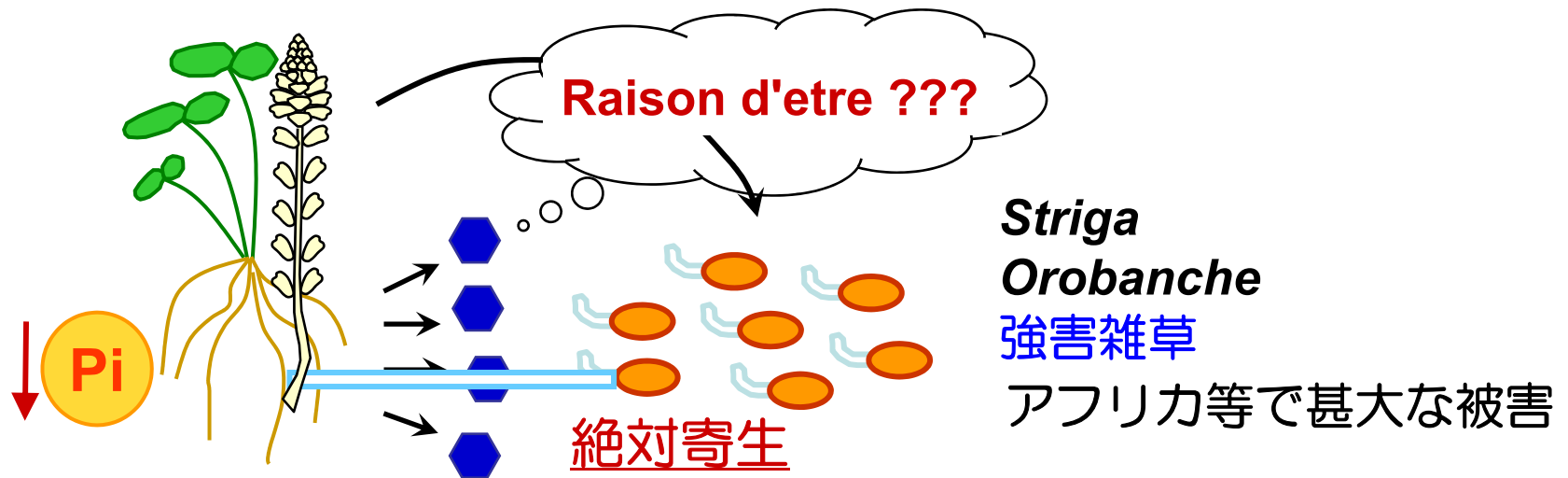
## 5-デオキシストリゴールの水およびアセトン中での安定性



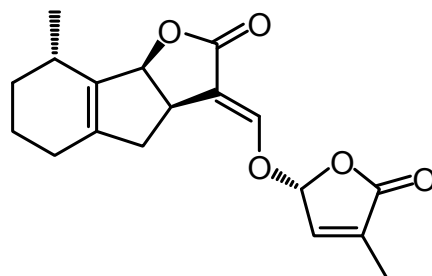
# 根寄生雑草種子発芽刺激物質ストリゴラクトン

## ストリゴラクトン (strigolactone)

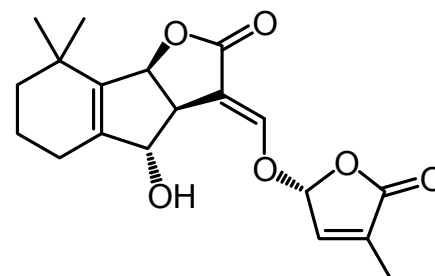
根寄生雑草の種子発芽を誘導する根から分泌される植物テルペノイド



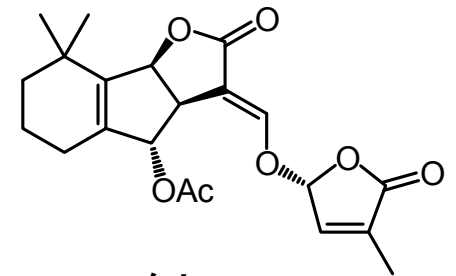
ストリゴール (1966)  
酢酸ストリギル (1966)



ソルゴラクトン  
(1992)



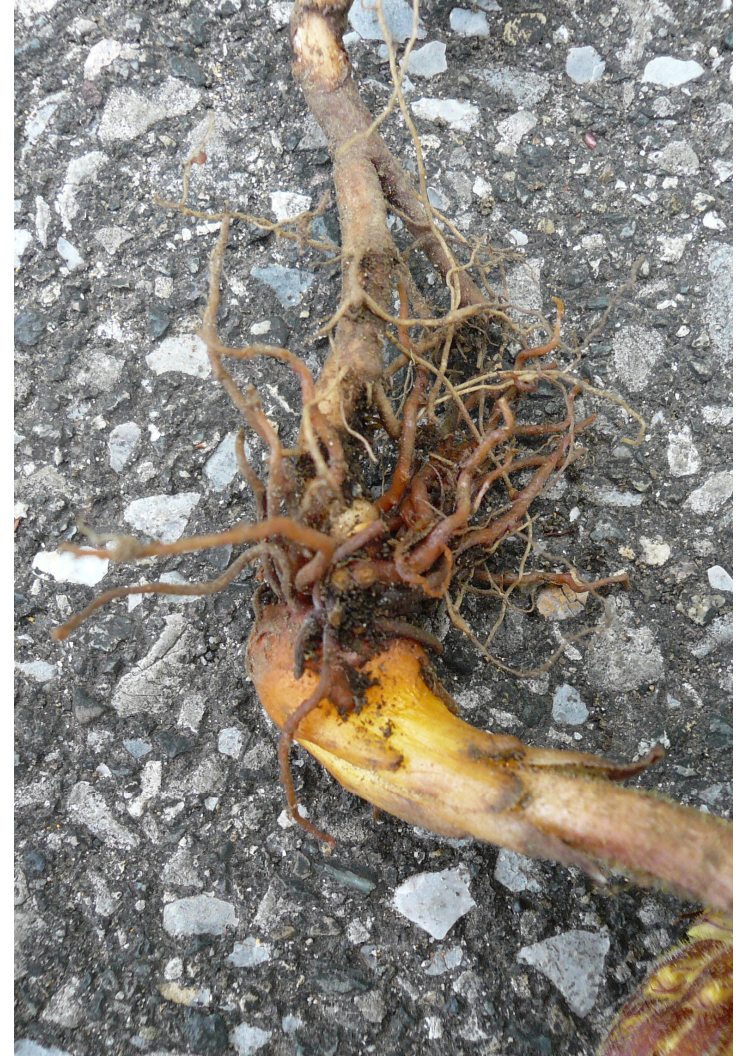
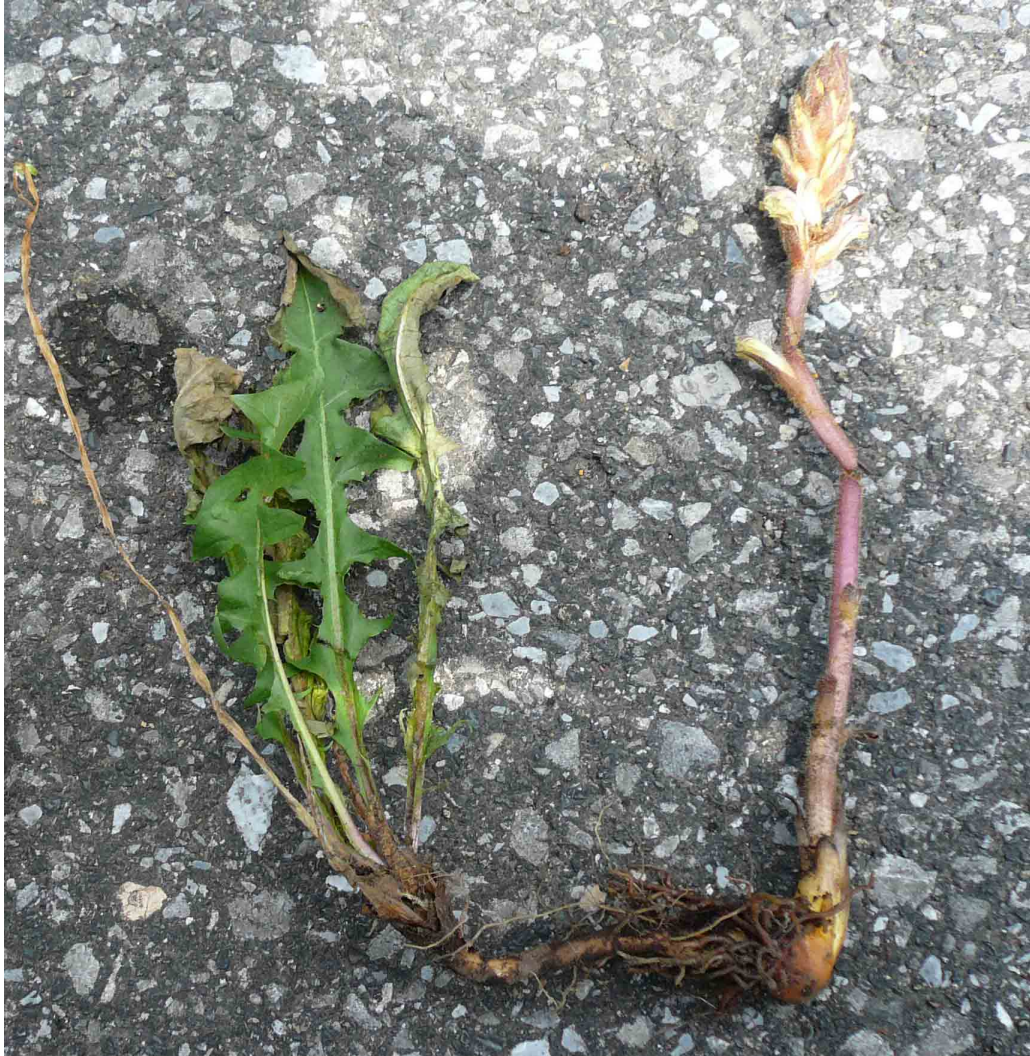
オロバンコール  
(1998)



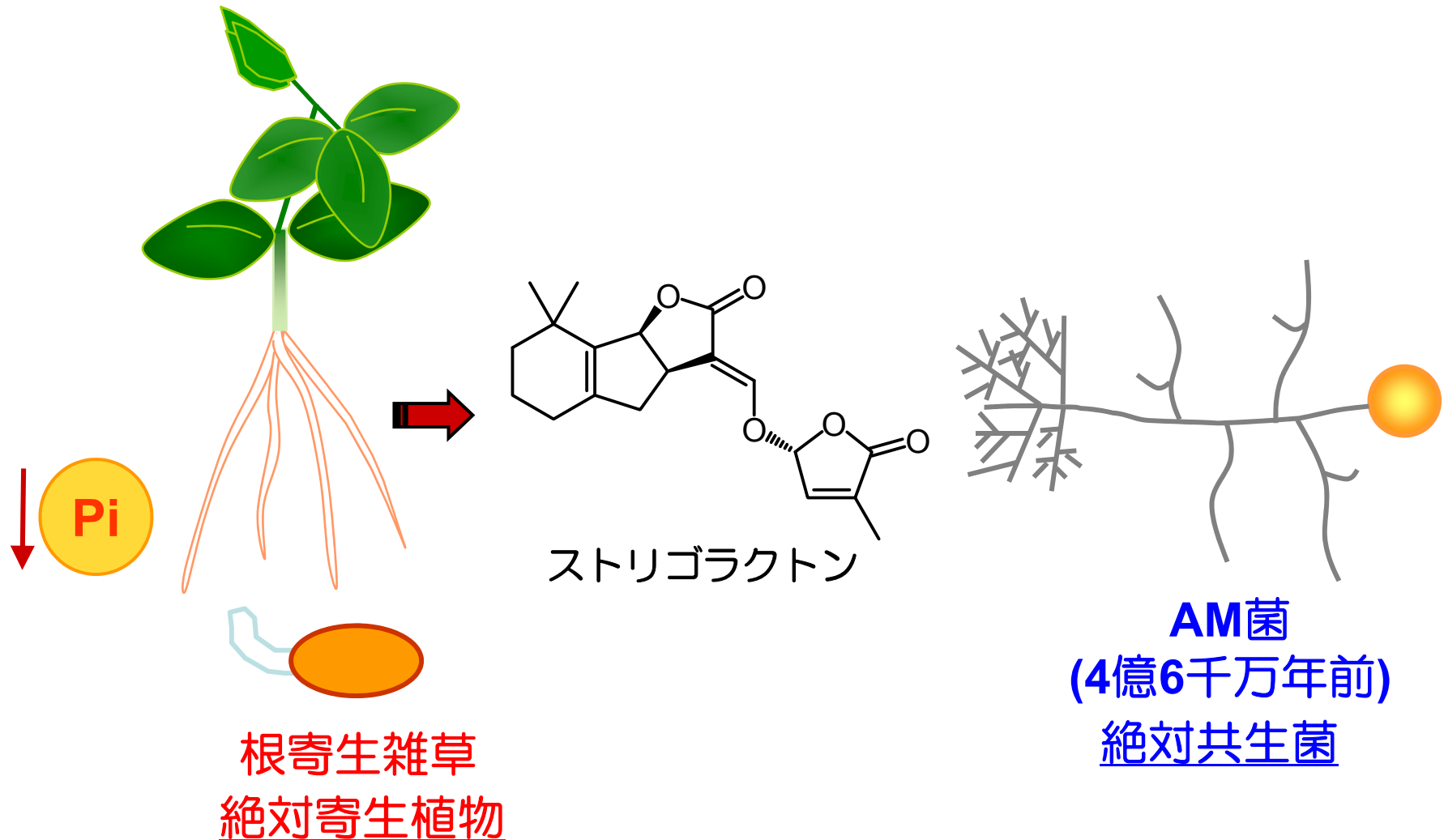
アレクトロール  
(1992)  
(2008)

単子葉・双子葉を問わず植物界に広く分布 = AM菌の宿主範囲と一致

# ヤセウツボ (*O. minor*) に寄生された赤クローバー



# 共生菌と寄生雑草が同じ物質を宿主シグナルとして感知



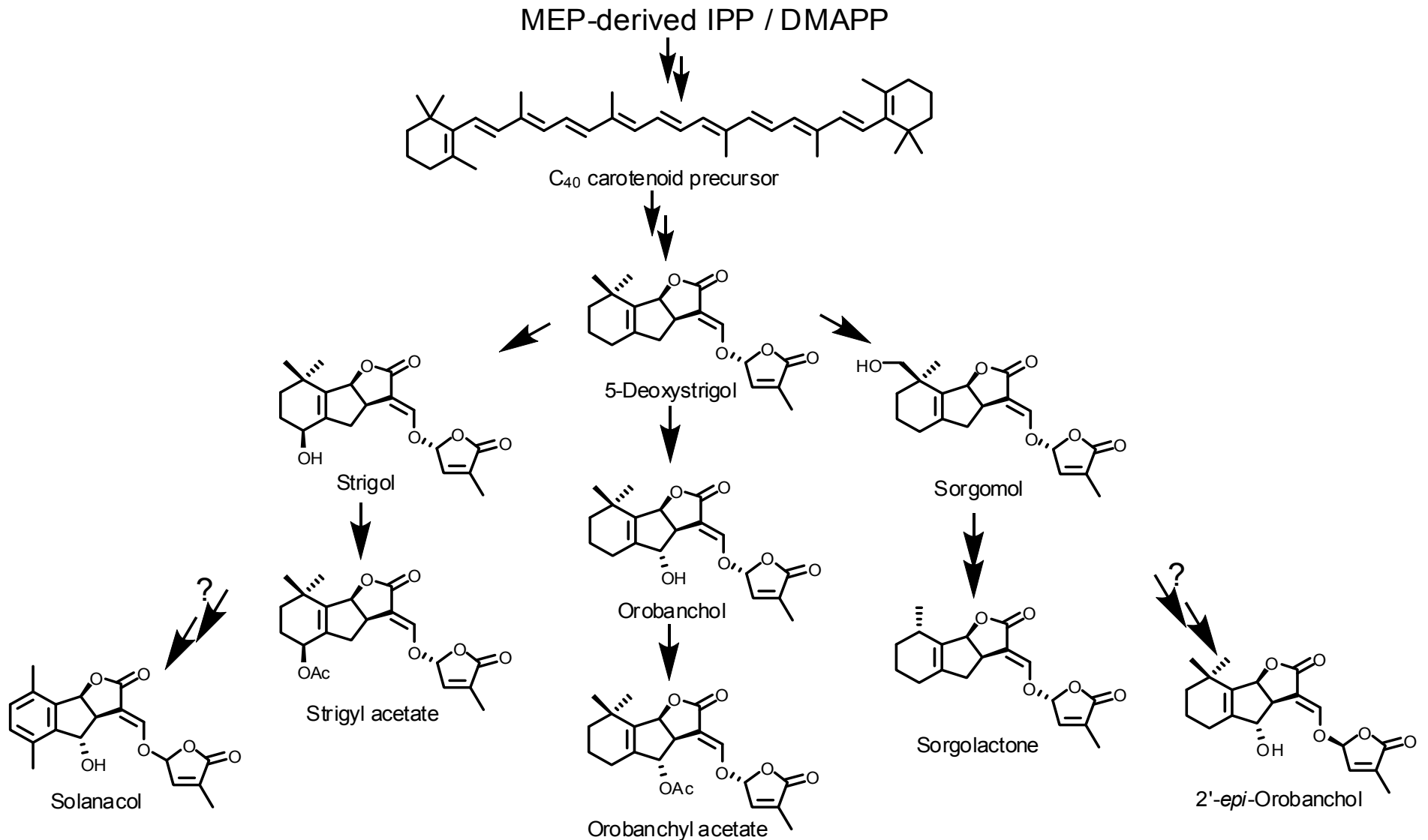
Akiyama, K., Matsuzaki, K., & Hayashi, H. *Nature* 435, 824-827 (2005).

# ストリゴラクトンの生産・分泌はリンおよび窒素栄養条件により制御される

|                                                                  | リン酸欠乏 | 窒素欠乏 |
|------------------------------------------------------------------|-------|------|
| 赤クローバー<br>Orobanchol                                             | 増加    | 変化なし |
| ソルガム<br>5-Deoxystrigol                                           | 増加    | 増加   |
| トマト<br>Orobanchol<br>Solanacol                                   | 増加    | n.d. |
| 白ルーピン(非宿主)<br>Orobanchol<br>Orobanchyl acetate<br>5-Deoxystrigol | 変化なし  | 変化なし |

Yoneyama *et al.* (2007a,b, 2008), López-Ráez *et al.* (2008)

# ストリゴラクトンは非メバロン酸経路由来のカロテノイドの酸化開裂を経て生合成される



Matusova *et al.* (2005)

# ストリゴラクトン生産が確認されている植物

## 単子葉植物

### イネ科

イネ  
ソルガム  
トウモロコシ  
キビ  
トウジンビエ

## 双子葉植物

### アオイ科

ワタ

### ツツラフジ科

コウモリカズラ

### セリ科

ニンジン

### マメ科

ミヤコグサ  
赤クローバー  
ラッカセイ  
レンゲ  
ヒヨコマメ  
ダイズ  
アルファルファ  
インゲン  
エンドウ  
シカクマメ  
クリムゾンクローバー  
ソラマメ  
アズキ  
ササゲ  
白花ルーピン

### ナス科

ナス  
トマト  
タバコ

### キク科

ゴボウ  
ベニバナ  
シュンギク  
コスモス  
クレタンウィード  
ヒマワリ  
レタス  
マリーゴールド

### ウリ科

キュウリ

### アマ科

アマ

### アブラナ科

ナタネ  
シロイヌナズナ

### アカザ科

ハウレンソウ

## 裸子植物

### マツ科

アカマツ

赤字はAM非宿主



## ARTICLES



# Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones

Mikihisa Umehara<sup>1</sup>, Atsushi Hanada<sup>1</sup>, Satoko Yoshida<sup>1</sup>, Kohki Akiyama<sup>2</sup>, Tomotsugu Arite<sup>3</sup>, Noriko Takeda-Kamiya<sup>1</sup>, Hiroshi Magome<sup>1</sup>, Yuji Kamiya<sup>1</sup>, Ken Shirasu<sup>1</sup>, Koichi Yoneyama<sup>4</sup>, Junko Kyoizuka<sup>3</sup> & Shinjiro Yamaguchi<sup>1</sup>

## ARTICLES

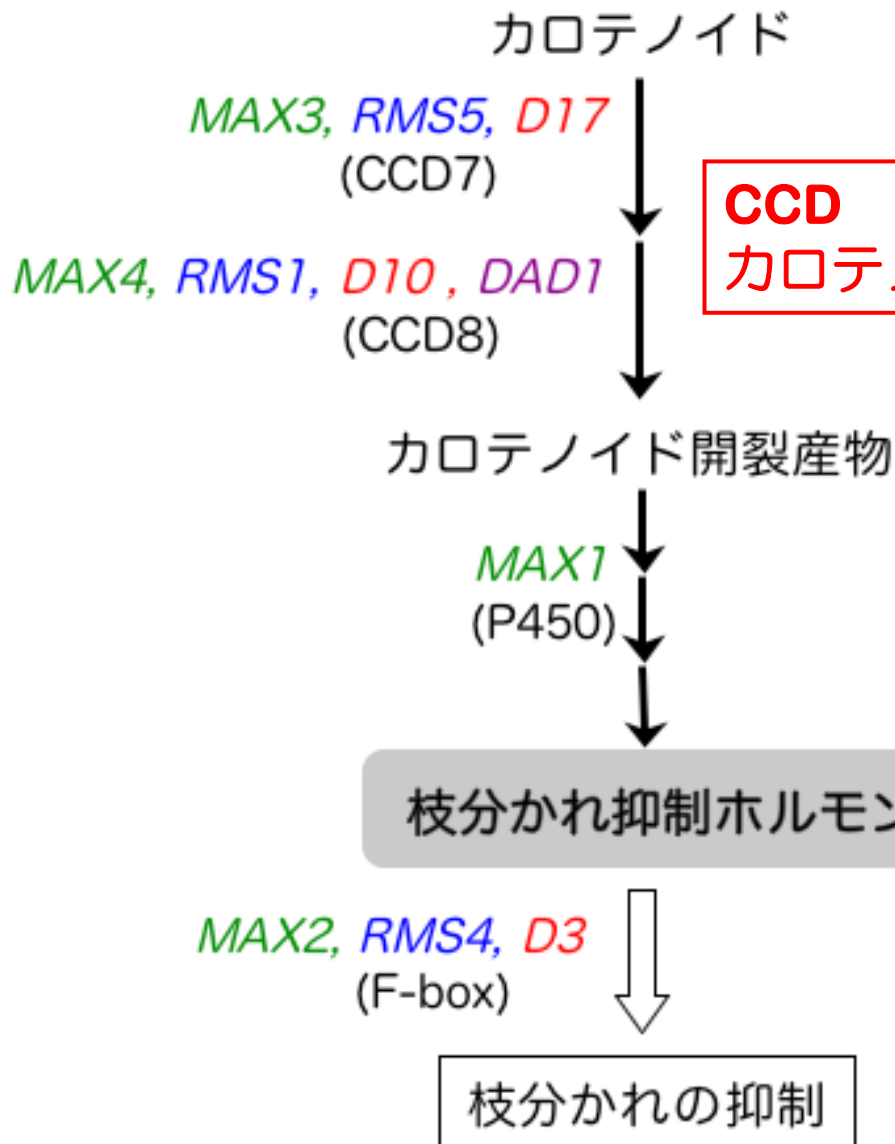


# Strigolactone inhibition of shoot branching

Victoria Gomez-Roldan<sup>1</sup>, Soraya Fermas<sup>2</sup>, Philip B. Brewer<sup>3</sup>, Virginie Puech-Pagès<sup>1</sup>, Elizabeth A. Dun<sup>3</sup>, Jean-Paul Pillot<sup>2</sup>, Fabien Letisse<sup>4</sup>, Radoslava Matusova<sup>5</sup>, Saida Danoun<sup>1</sup>, Jean-Charles Portais<sup>4</sup>, Harro Bouwmeester<sup>5,6</sup>, Guillaume Bécard<sup>1</sup>, Christine A. Beveridge<sup>3,7\*</sup>, Catherine Rameau<sup>2\*</sup> & Soizic F. Rochange<sup>1\*</sup>

Published online 10 August 2008.

# 枝分かれ過剰変異体 → CCD欠損変異体 → SL欠損変異体



**CCD**

カロテノイド酸化開裂酵素



野生型

*d10*

?

ストリゴラクトン (SL)  
or SL代謝産物

*MAX*; シロイヌナズナ  
*RMS*; エンドウ  
*D*; イネ  
*DAD*; ペチュニア

# SLアナログGR24による枝分かれ表現型の回復



野生型

-

+

*d10*

GR24  
(2  $\mu$ M)



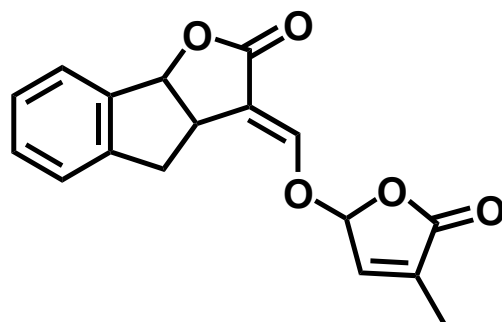
野生型

-

+

*max4*

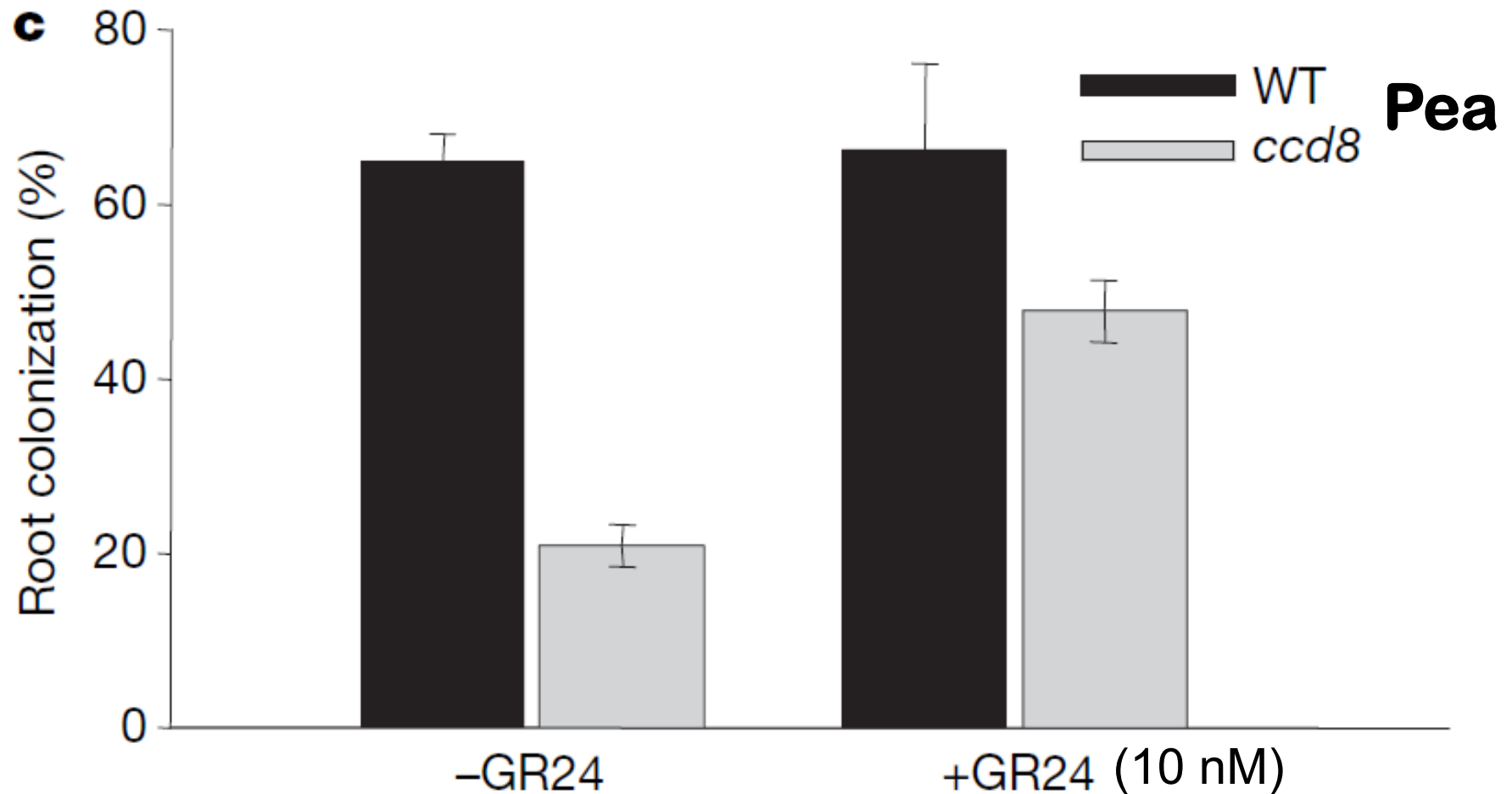
GR24  
(5  $\mu$ M)



**GR24**

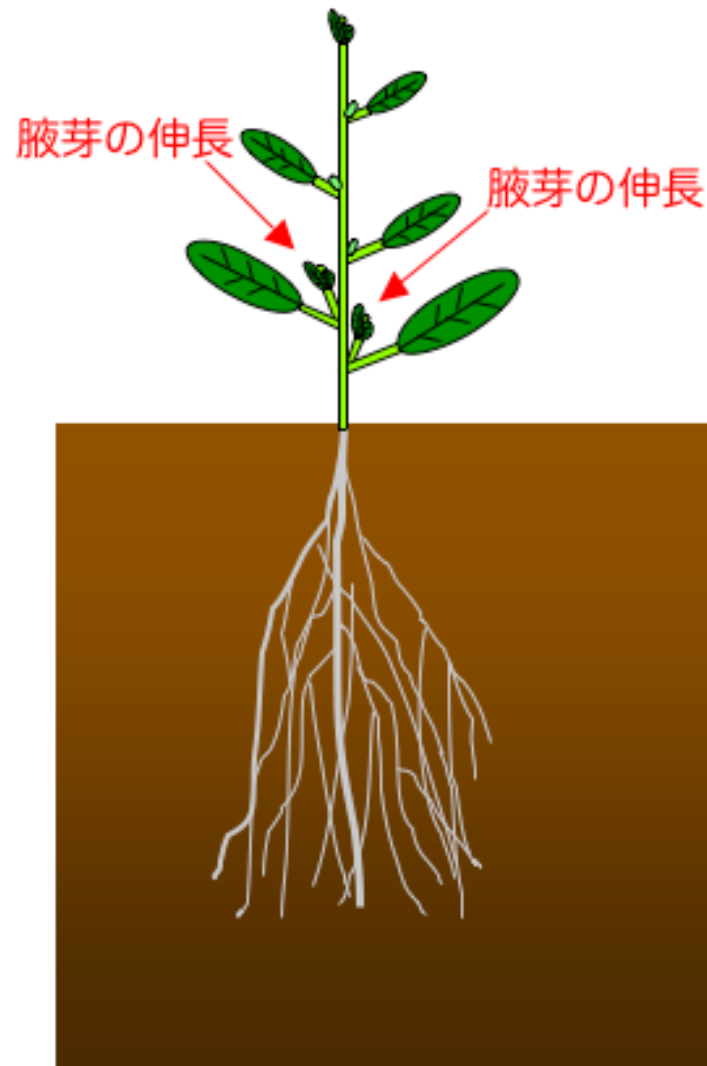
合成ストリゴラクトンアナログ

# ストリゴラクトンはAM共生に必須の植物因子である

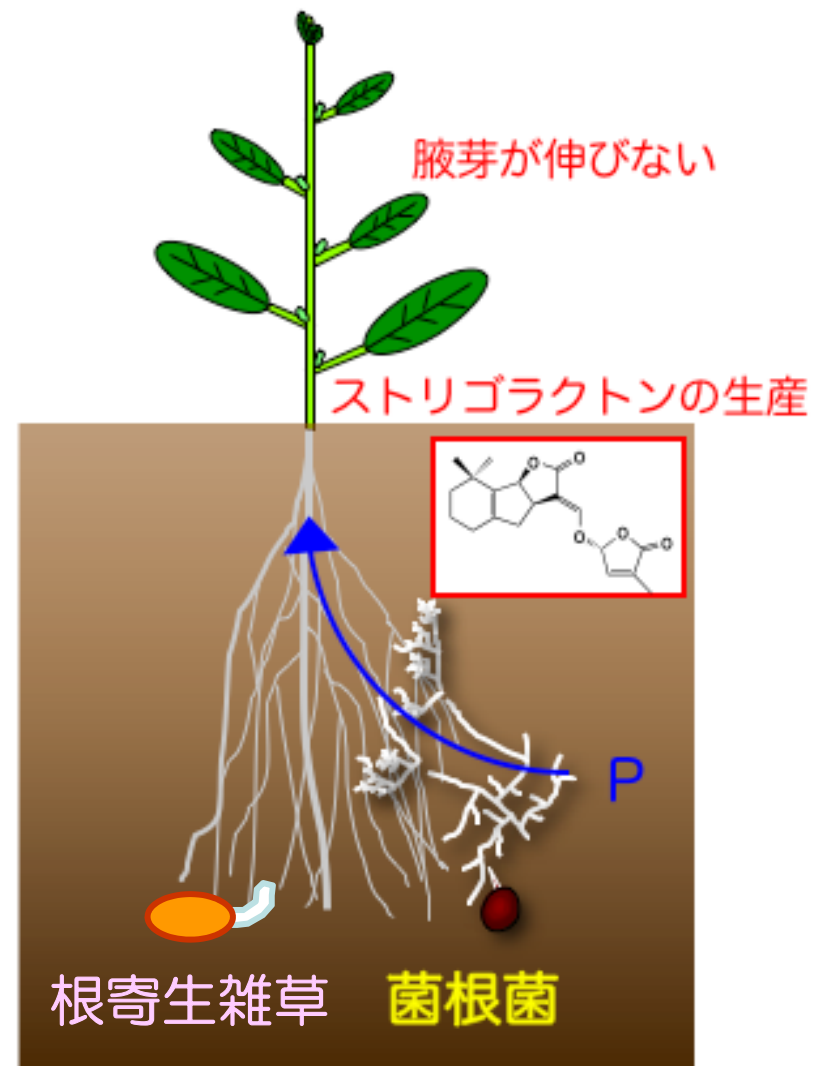


Gomez-Roldan *et al.* (2008)

# SL = 共生・寄生シグナル + シュート分岐抑制ホルモン



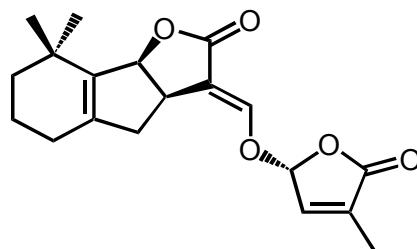
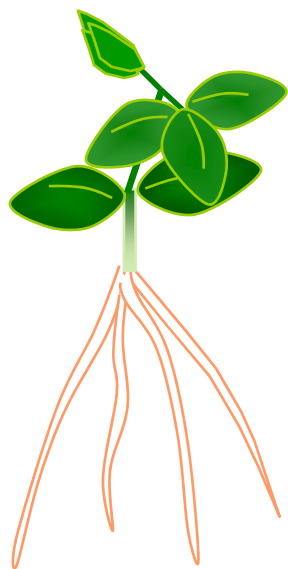
リン (P) が豊富な環境



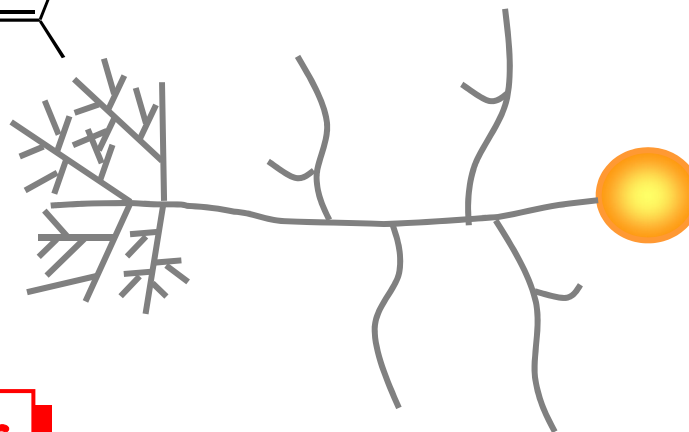
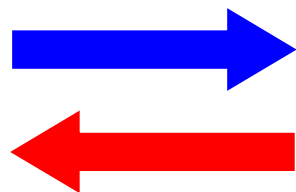
リン (P) が欠乏した環境

# AM 菌の生産する共生シグナル物質 Myc factor

宿主シグナル=ストリゴラクトン Akiyama *et al.*, (2005)



菌糸分岐=宿主認識反応  
共生遺伝子発現



共生応答  
共生遺伝子発現

**Myc factor**

未単離・未同定



Denarie



Bucher + Boller



Akiyama

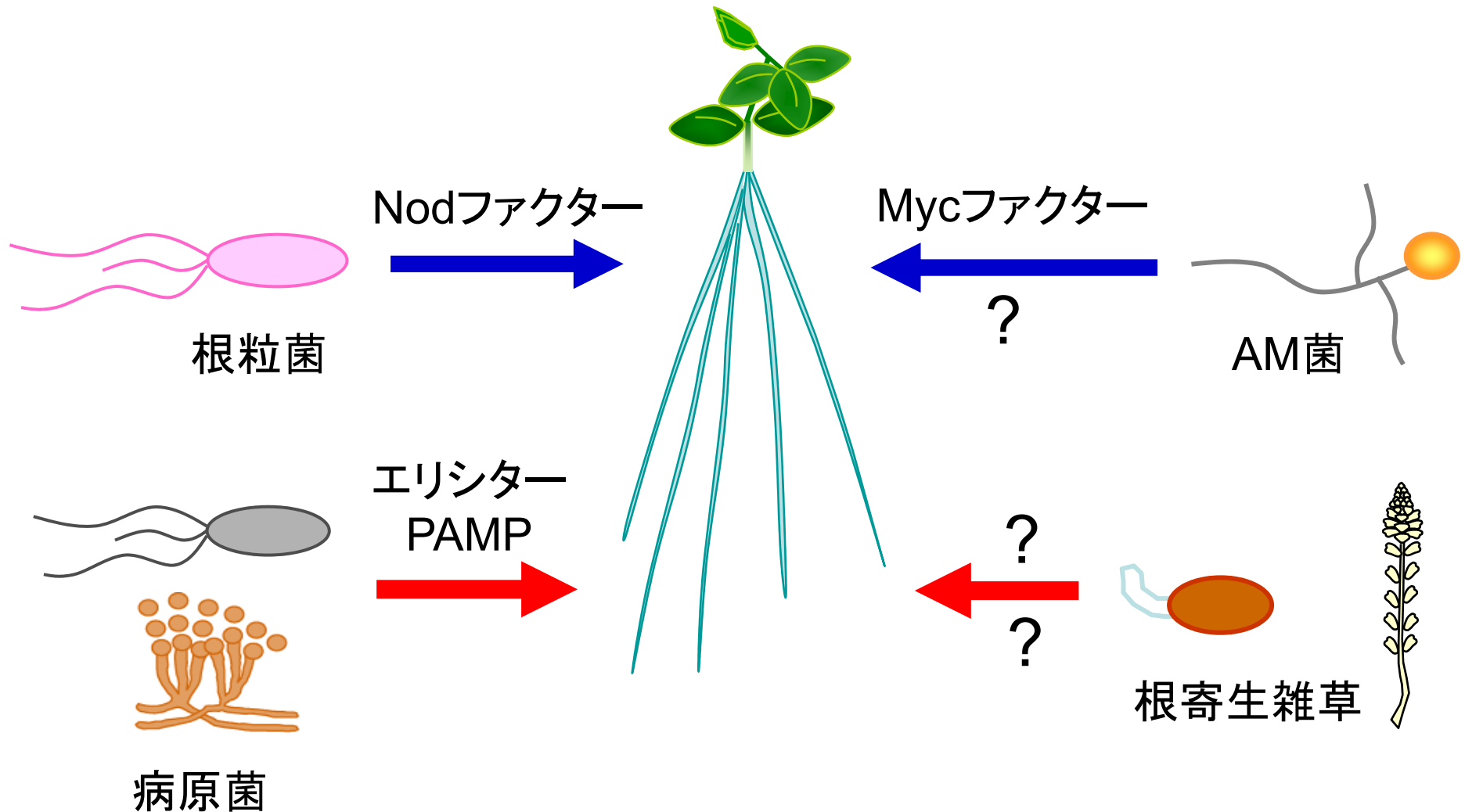


Bonfante



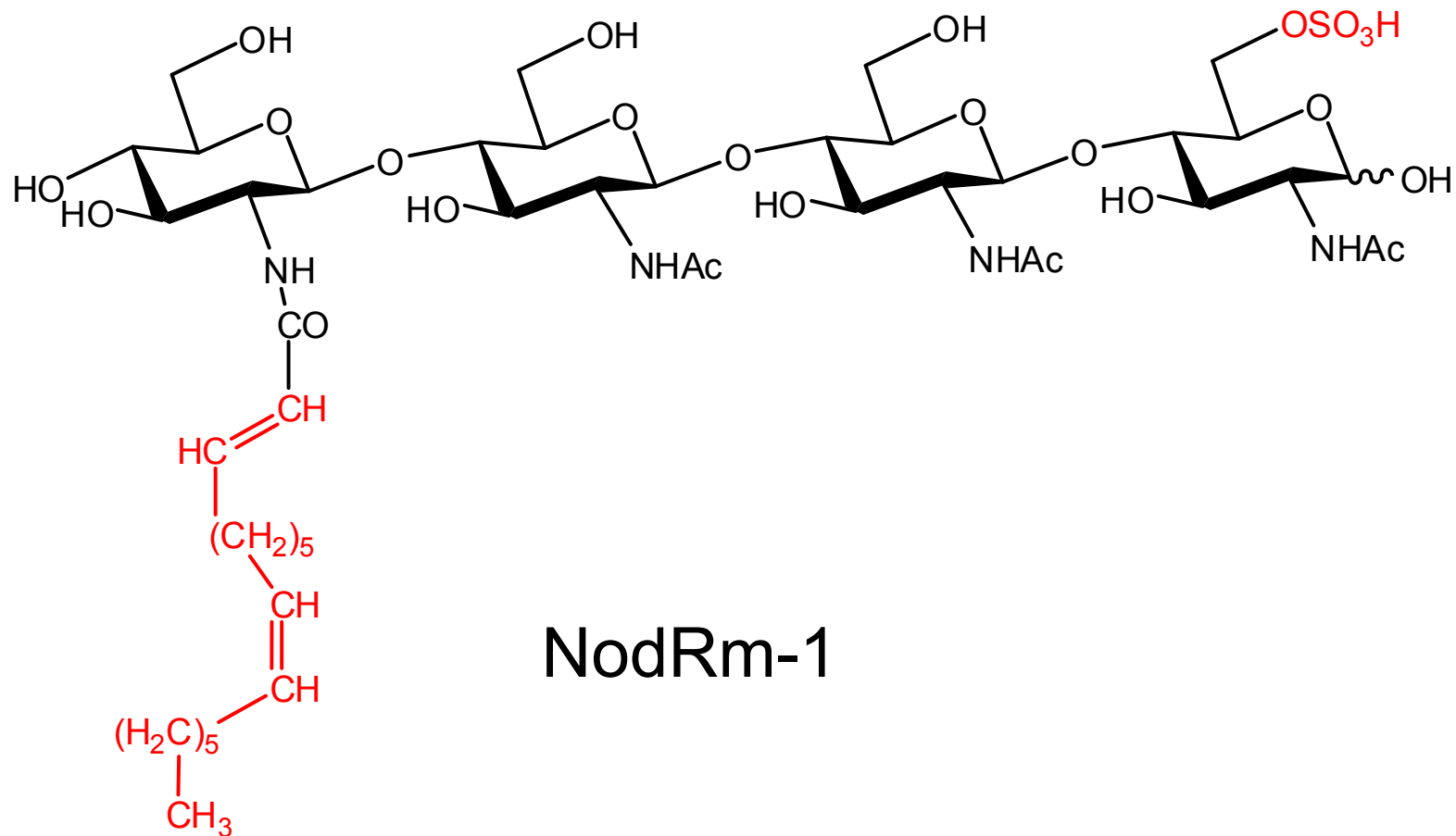
Oldroyd

# 植物-微生物相互作用における微生物側の化学シグナル

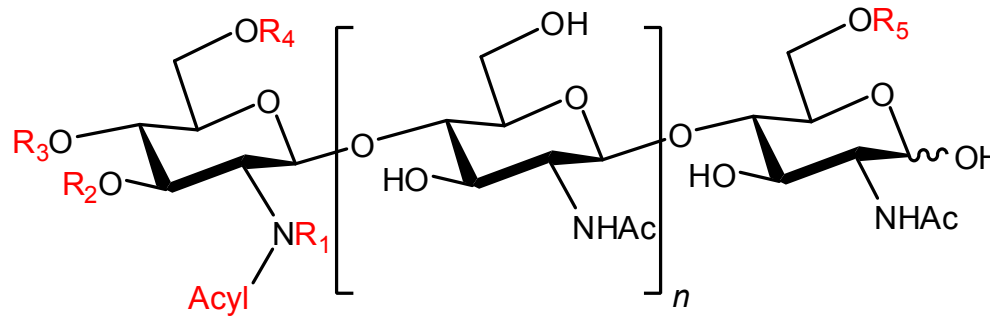


Symbiotic host-specificity of *Rhizobium meliloti* is determined by a sulphated and acylated glucosamine oligosaccharide signal

Patrice Lerouge, Philippe Roche, Catherine Faucher, Fabienne Maillet,  
Georges Truchet, Jean Claude Promé\* & Jean Dénarié  
*Nature* **344**, 781 - 784 (1990).

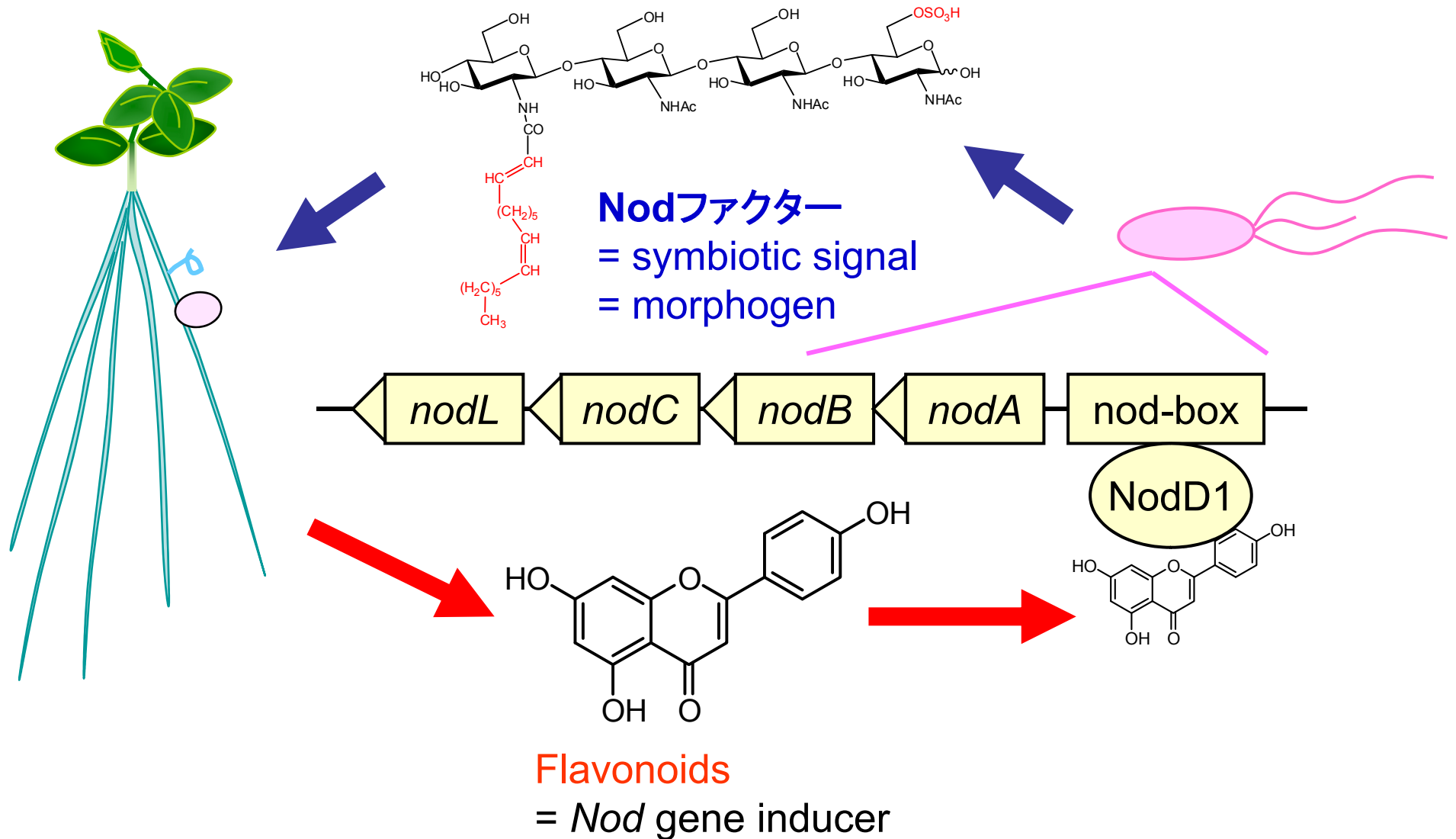


# これまでに単離されている主なNodファクター

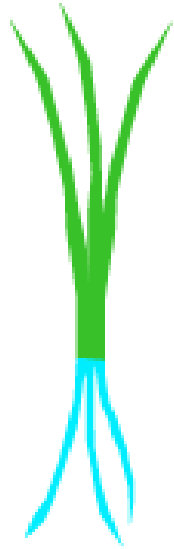


| 植物      | 根粒菌                                                   | Acyl              | R <sub>1</sub>  | R <sub>2,3</sub>        | R <sub>4</sub>     | R <sub>5</sub>    | <i>n</i> |
|---------|-------------------------------------------------------|-------------------|-----------------|-------------------------|--------------------|-------------------|----------|
| ダイズ     | <i>Bradyrhizobium japonicum</i>                       | C <sub>18:1</sub> | H               | H                       | H                  | MeFuc             | 3        |
| インゲン    | <i>Rhizobium etlii</i>                                | C <sub>18:1</sub> | CH <sub>3</sub> | NH <sub>2</sub> CO<br>H | H                  | AcFuc             | 3        |
| クローバー   | <i>Rhizobium leguminosarum</i><br>bv. <i>trifolii</i> | C <sub>18:0</sub> | H               | H                       | CH <sub>3</sub> CO | H                 | 2        |
|         |                                                       | C <sub>18:1</sub> |                 |                         |                    |                   |          |
|         |                                                       | C <sub>20:3</sub> |                 |                         |                    |                   |          |
|         |                                                       | C <sub>20:4</sub> |                 |                         |                    |                   |          |
| エンドウ    | bv. <i>viciae</i>                                     | C <sub>18:1</sub> | H               | H                       | CH <sub>3</sub> CO | H                 | 2,3      |
|         |                                                       | C <sub>18:4</sub> |                 |                         |                    |                   |          |
| アルファルファ | <i>Sinorhizobium meliloti</i>                         | C <sub>16:2</sub> | H               | H                       | H                  | SO <sub>3</sub> H | 2        |
| ミヤコグサ   | <i>Mesorhizobium loti</i>                             | C <sub>18:0</sub> | CH <sub>3</sub> | NH <sub>2</sub> CO      | NH <sub>2</sub> CO | AcMeFuc           | 3        |
|         |                                                       | C <sub>18:1</sub> |                 |                         |                    |                   |          |

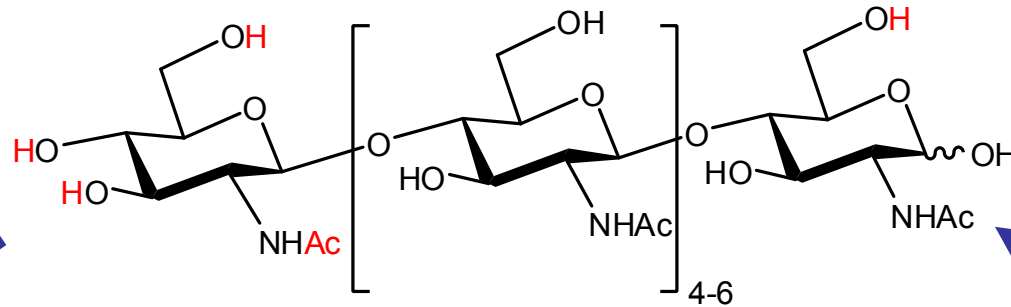
# マメ科植物と根粒菌におけるシグナルクロストーク



# キチン六糖～八糖はイネにおいて防御反応を誘導する



先天性免疫誘導  
(innate immunity)



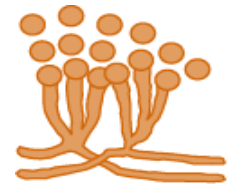
Chitin oligomers (DP=6,7,8)

Elicitor

PAMP, MAMP

(pathogen-associated molecular pattern)

(microbe-associated molecular pattern)



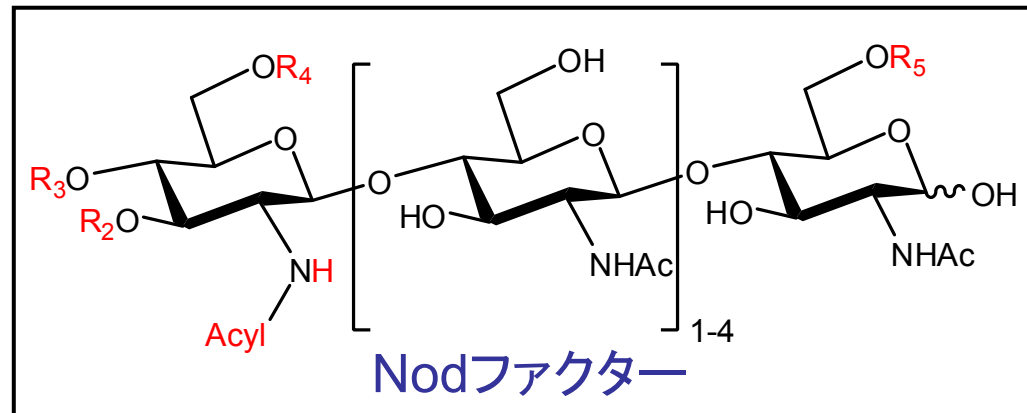
イネイモチ病

*Magnaporthe grisea*

細胞壁多糖

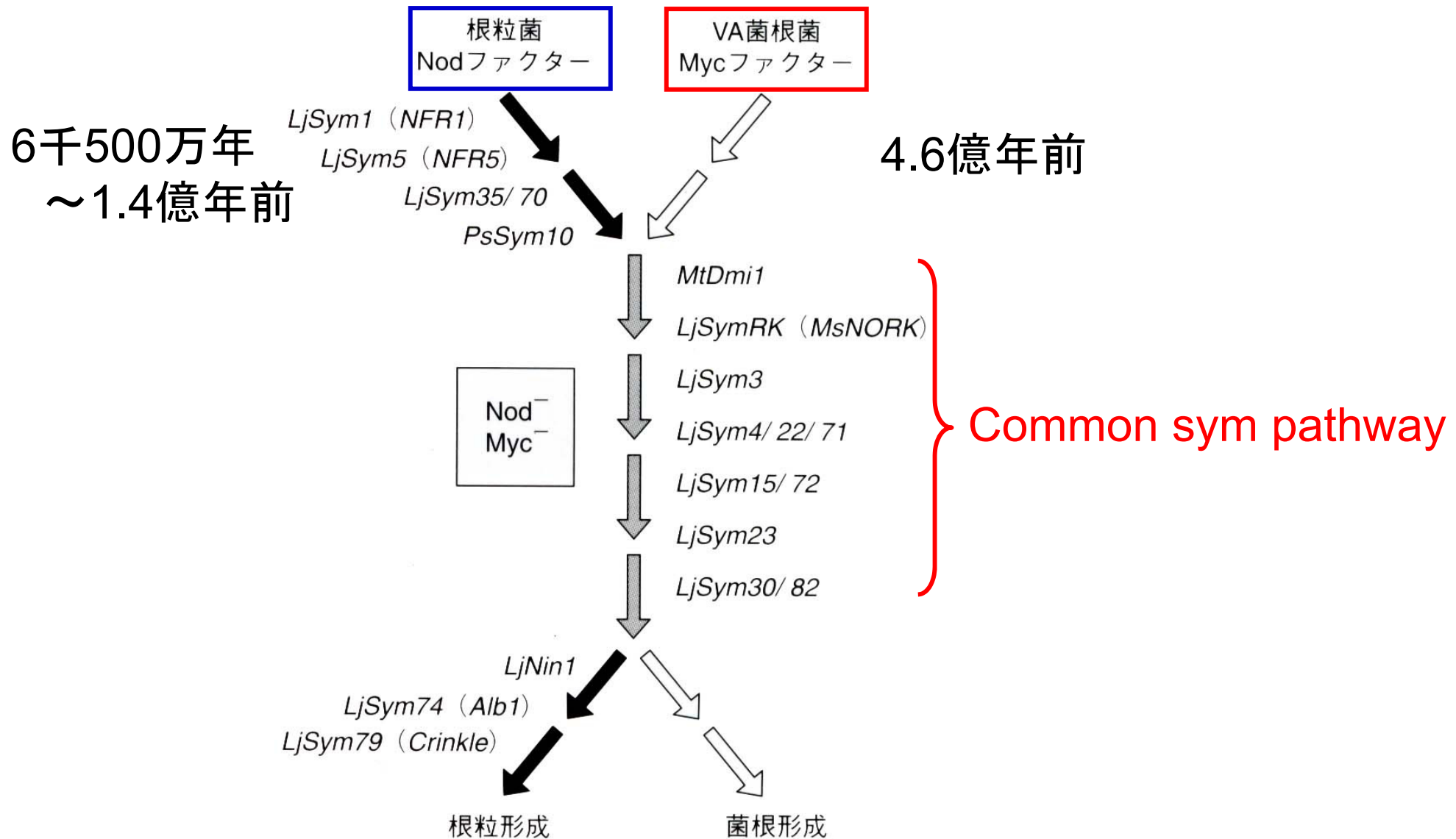
キチン

β-グルカン



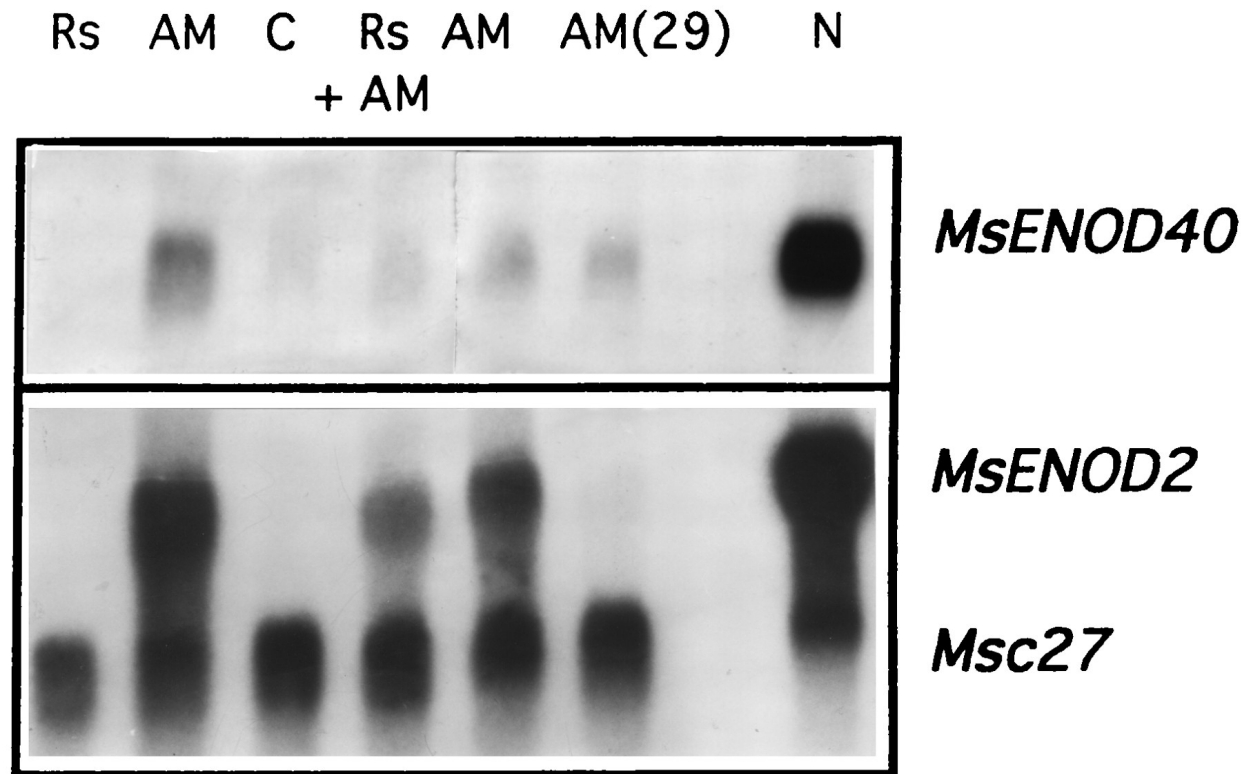
Nodファクター

# 根粒と菌根の形成の初期シグナル伝達経路には共通過程が存在する

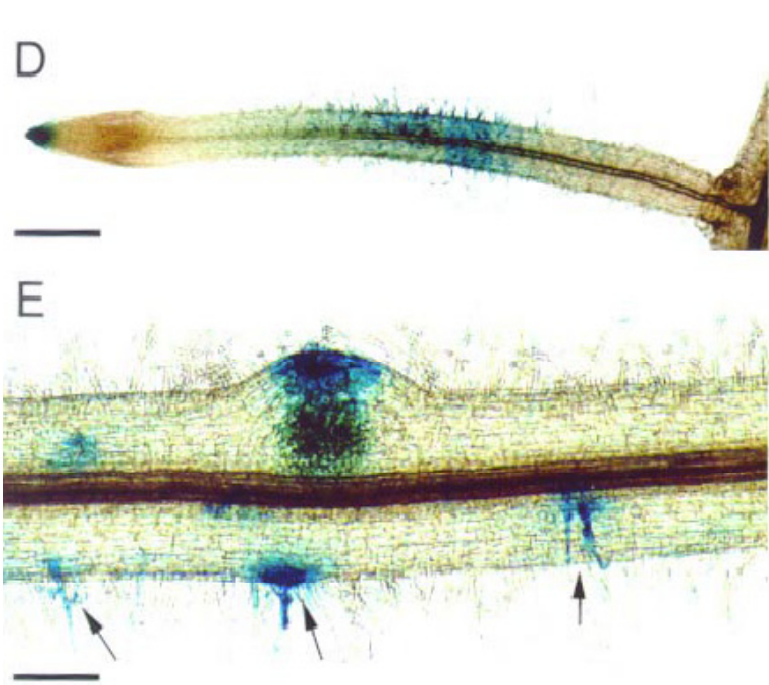


根粒形成初期に発現する遺伝子は菌根形成過程でも発現する

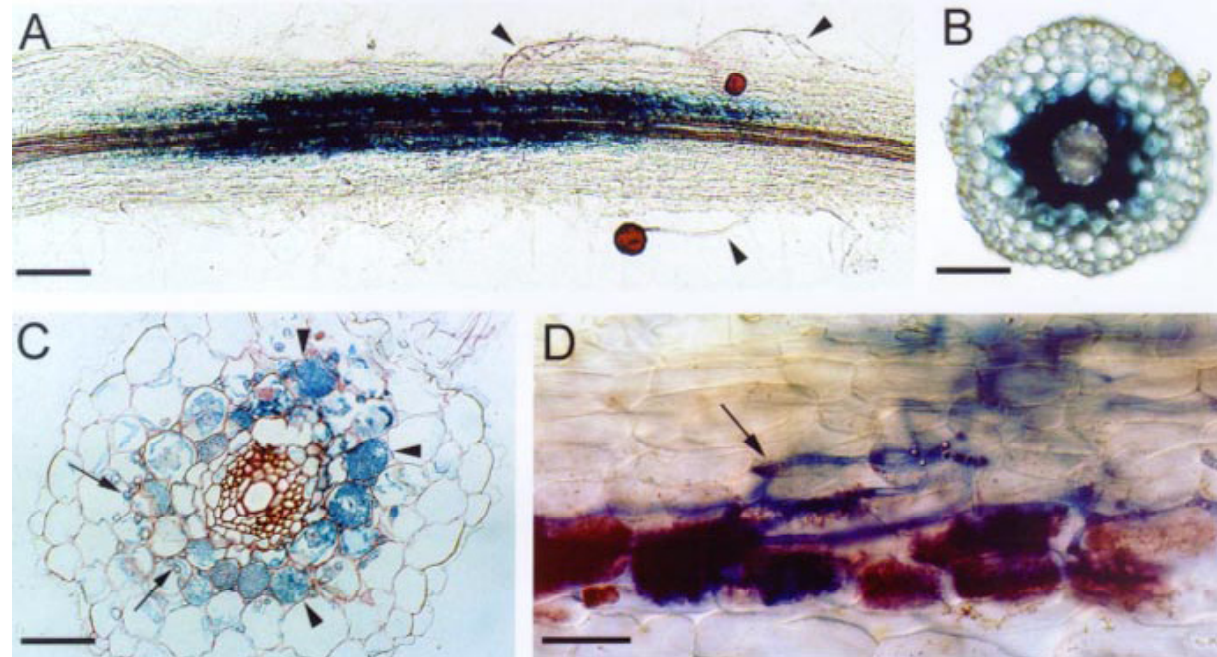
Expression of **early nodulin genes** in alfalfa mycorrhizae indicates that signal transduction pathways used in forming arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium*-induced nodules may be conserved  
van Rhijn *et al.*, *PNAS*, **94**, 5467-5472 (1997).



***Medicago truncatula* *ENOD11*: A Novel RPRP-Encoding Early Nodulin Gene Expressed During Mycorrhization in Arbuscule-Containing Cells**  
Journet *et al.*, *MPMI*, **14**, 737–748 (2001).



根粒菌接種



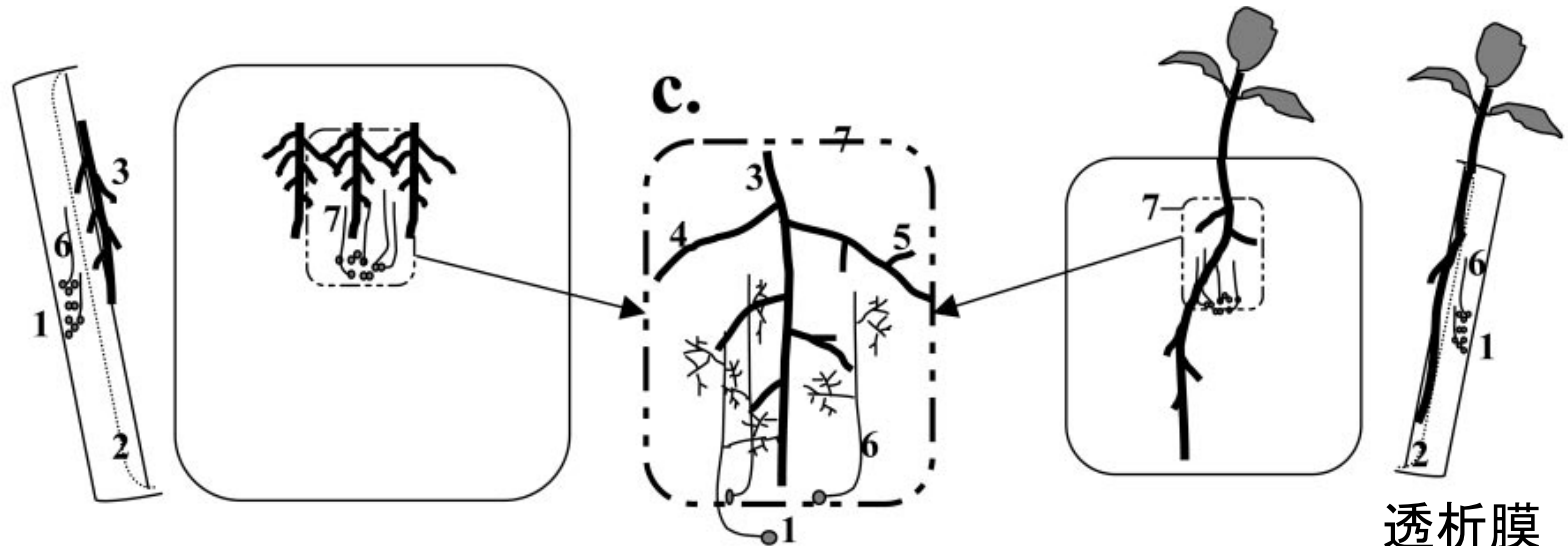
AM菌接種

Histochemical localization of GUS activity in the **transgenic line** L416 expressing *MtENOD11-gusA*

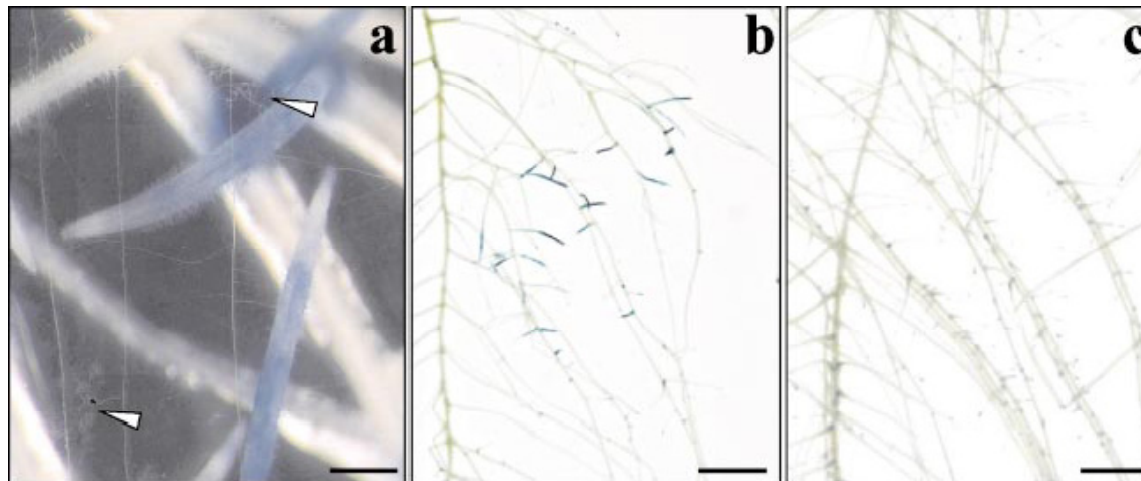
# AM菌は菌糸から共生応答遺伝子を誘導する拡散性物質を分泌する

## A Diffusible Factor from Arbuscular Mycorrhizal Fungi Induces Symbiosis-Specific *MtENOD11* Expression in Roots of *Medicago truncatula*

Kosuta *et al.*, *Plant Physiol.*, **131**, 1-11 (2003).



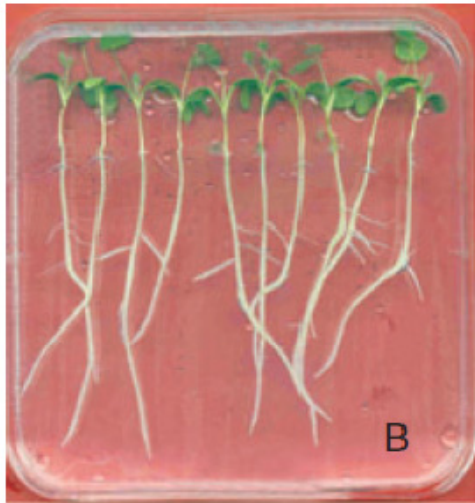
透析膜  
分画分子量 3500



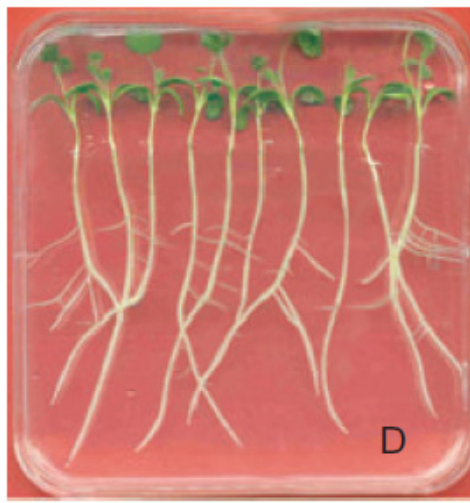
# AM菌の菌糸拡散性物質は側根形成を誘導する

**Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in *Medicago truncatula* via the DMI1/DMI2 signalling pathway**

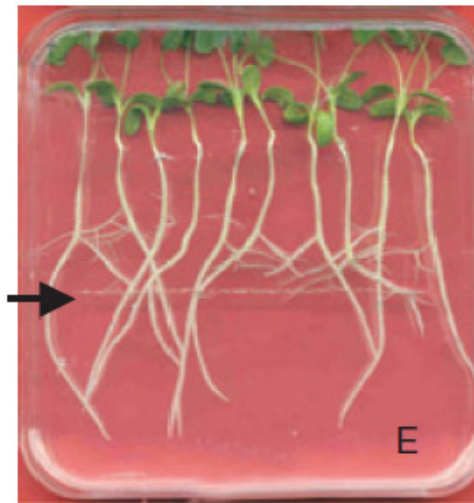
Boglarka Olah, Christian Briere, Guillaume Becard, Jean Denarie and Clare Gough  
*Plant J.*, **44**, 195-207 (2005).



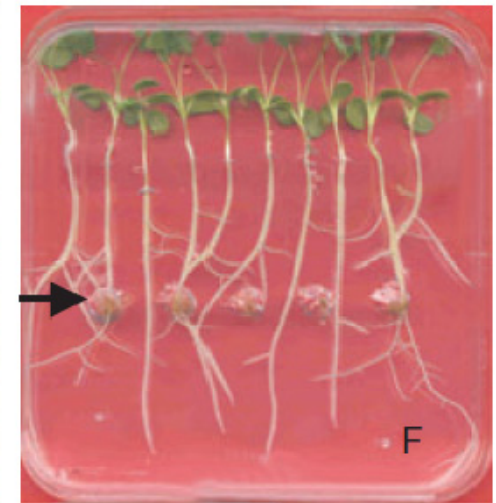
control



NF 100 nM



*Gigaspora  
margarita*

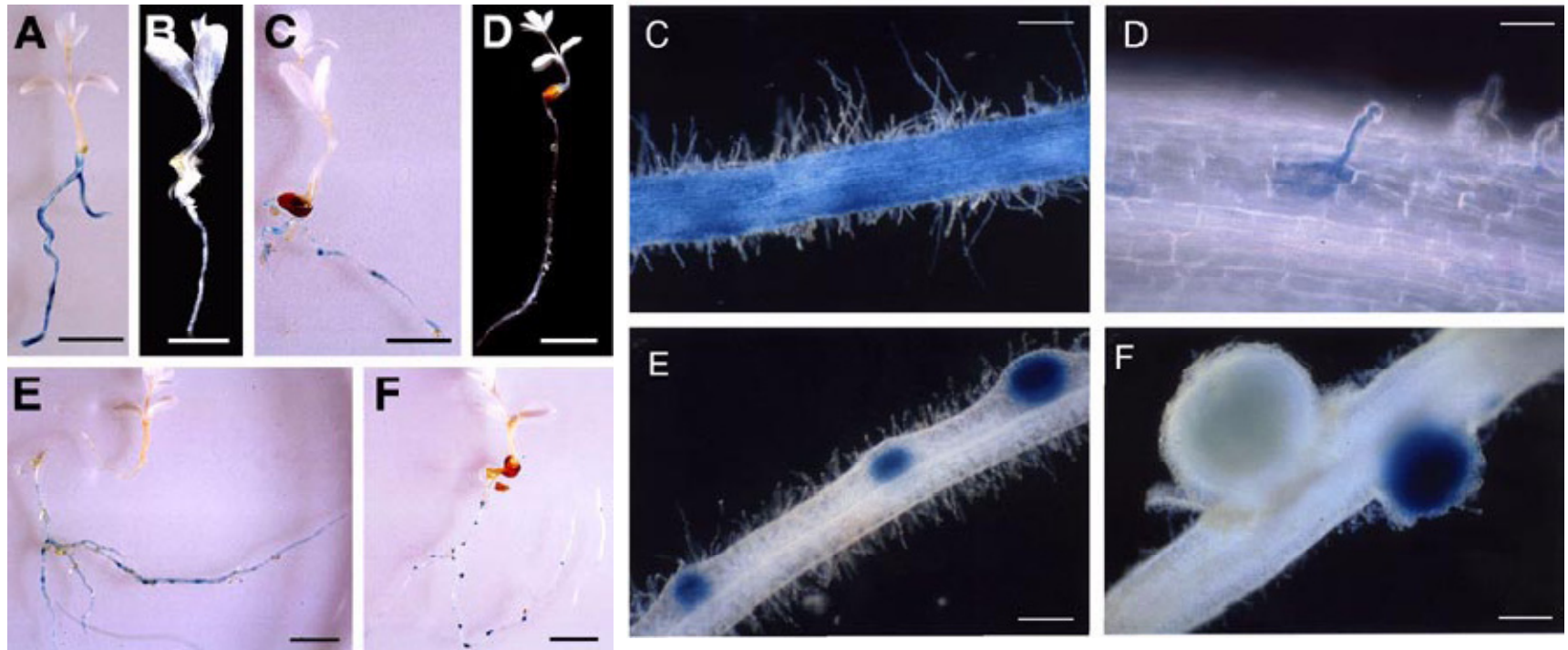
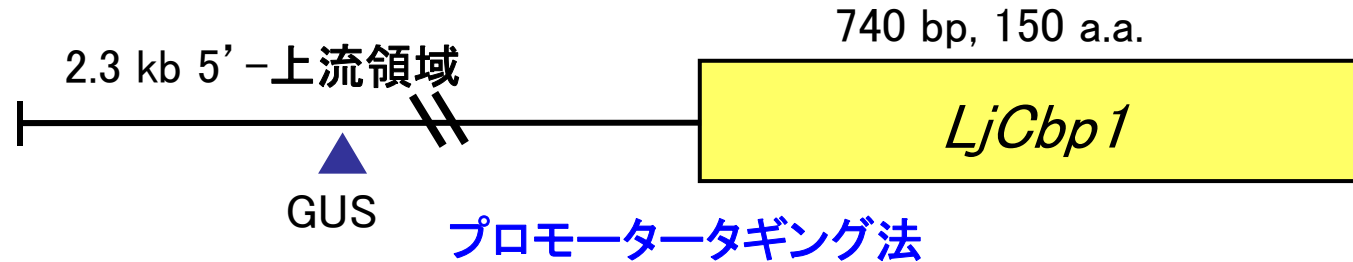


*Glomus  
intraradices*

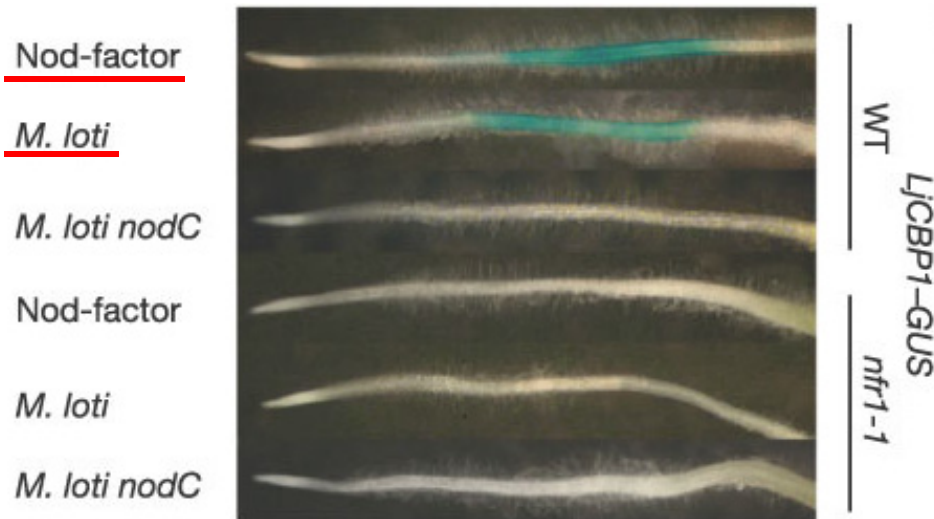
# Mesorhizobium loti Increases Root-Specific Expression of a **Calcium-Binding Protein Homologue** Identified by Promoter Tagging in *Lotus japonicus*

Webb *et al.*, *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **13**, 606-616 (2000).

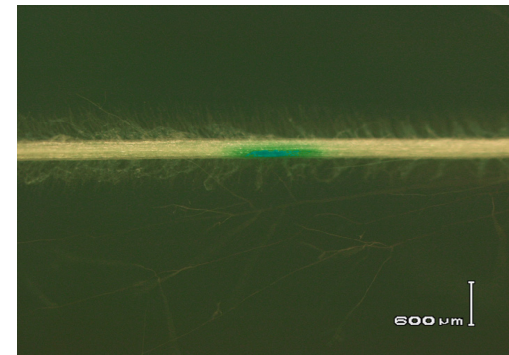
## *Lotus japonicus* T90 形質転換体



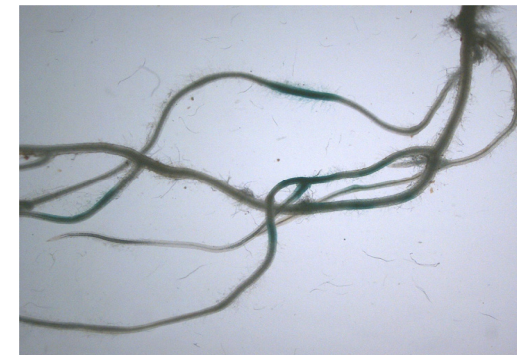
# *LjCbp1* プロモーターはNodファクターやAM菌によっても活性化される



Radutoiu, S. *et al.*, (2003)



*Gigaspora margarita*

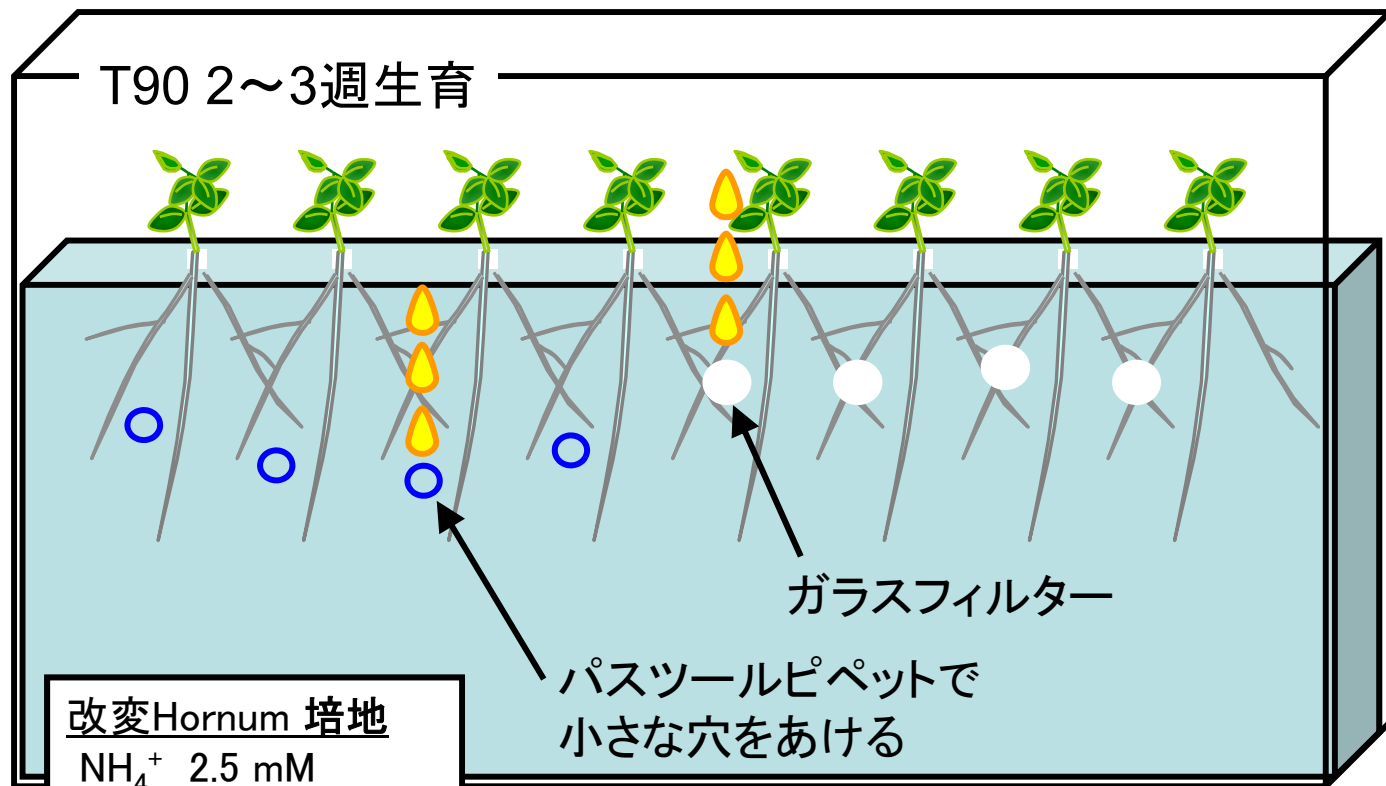


*Glomus intraradices*

**Parniske (2000) “Strong GUS expression in root areas infected with *G. intraradices*”**

# 角2号プレート法によるpCbp1-GUSレポーターアッセイ系

角2号シャーレ; 横14 cm X 縦 10 cm



## 改変Hornum 培地

$\text{NH}_4^+$  2.5 mM

$\text{NO}_3^-$  5 mM

$\text{PO}_4^{3-}$  0 mM

1% Bacto-agar

MES 2 mM (pH 6.6)

24°C

6時間

*in situ*

GUS染色

37°C, 24時間

# AM菌胞子・菌体抽出物によるpCbp1の活性化

*Glomus intraradices* 無菌胞子・菌体 (Premier Tech, Canada)

*Gigaspora margarita* 胞子 (サングリーン, 日本)

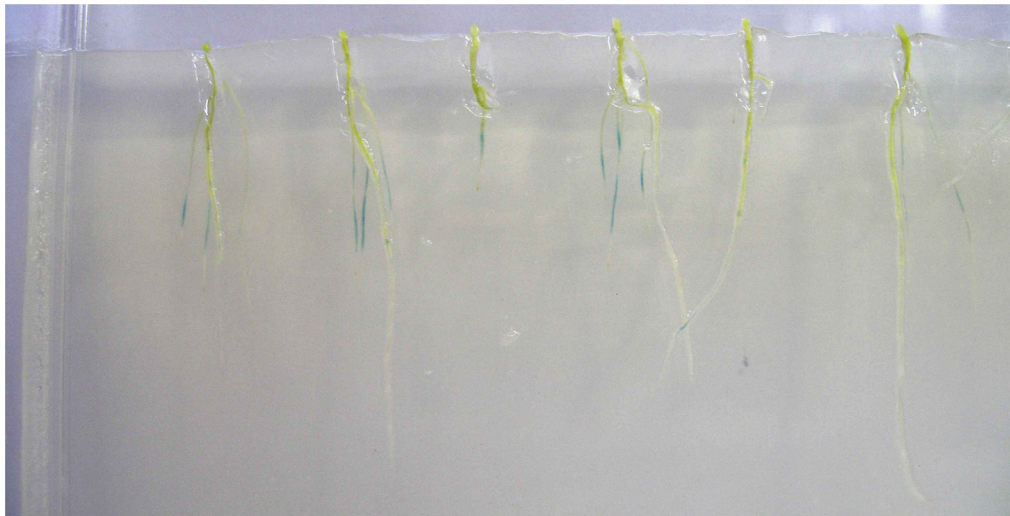
└ 溶媒抽出 (メタノール, 熱水)

粗抽出物

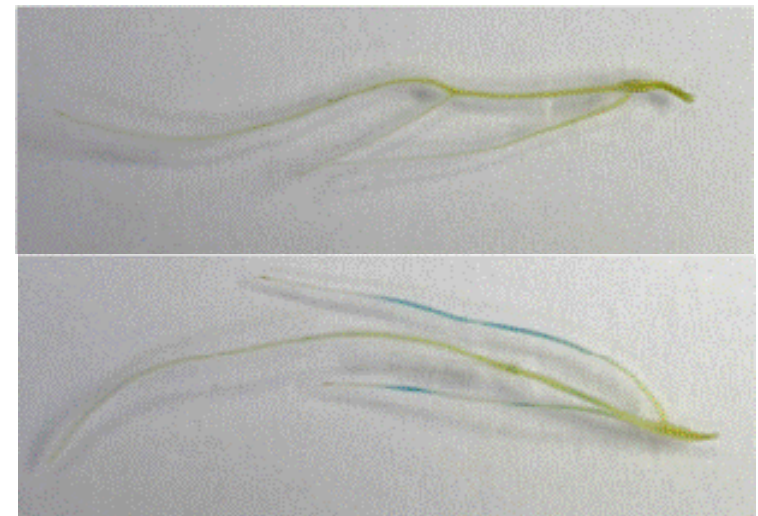
└ 溶媒分画 (酢酸エチル, *n*-ブタノール)

水層残渣

└ 各種クロマトグラフィーによる精製

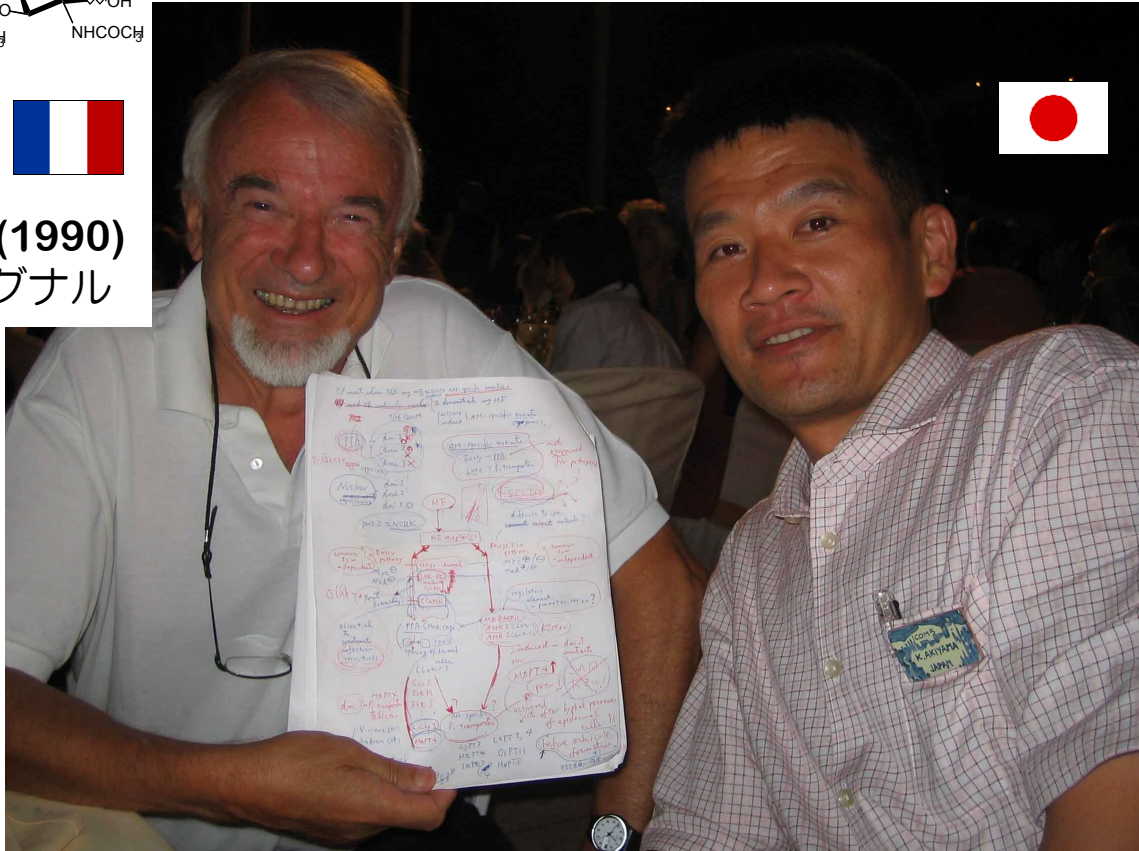
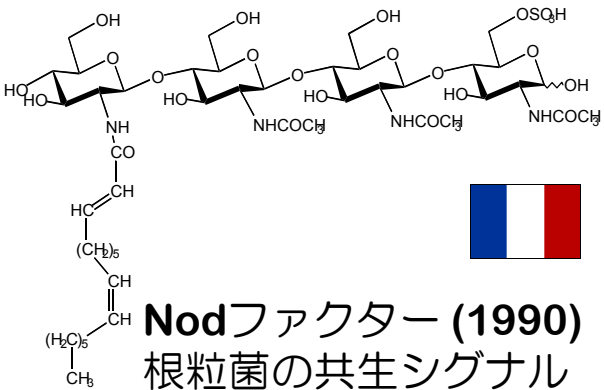


角2号プレート法におけるGUS呈色



上; 対照区, 下; 精製画分処理区

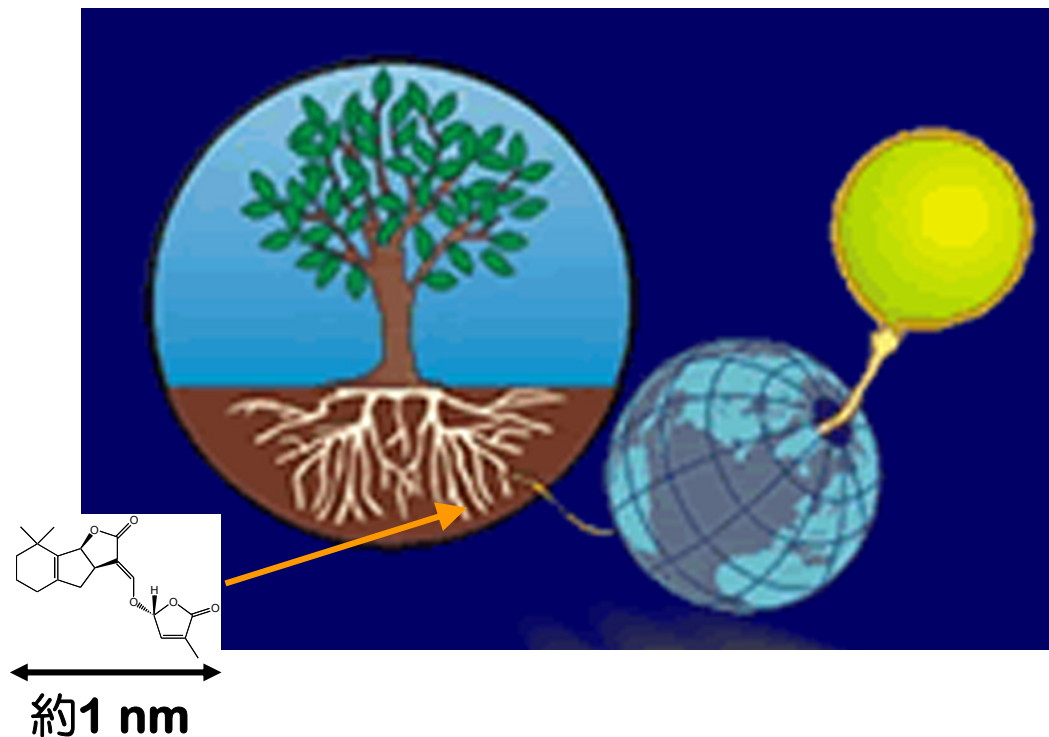
**Myc ファクター同定の競争相手 Jean Denarie博士**



第5回 国際菌根学会にて  
2006年7月23-27日 グラナダ, スペイン

# 地球上で最も普遍的な共生系 The Most Widespread Symbiosis on Earth

INVAMのロゴマーク  
(International Culture Collection of VA Mycorrhizal Fungi)



1 nmの小さな分子を通して緑の地球が見える

# 謝辞

林 英雄 教授 (大阪府立大学)

松岡 宏征 (平成10～12年)  
戎井 大二 (平成11～13年)  
西川 東 (平成11～13年)  
小野寺 直人 (平成12～14年)  
松崎 謙一 (平成14～16年)

岩下 麻実 (平成15年)  
八田 淳司 (平成16～19年)  
柏原 孝紀 (平成17～19年)  
上田 沙悠里 (平成17～20年)  
小笠原 新 (平成18年～)  
谷川 文章 (平成19年～)  
伊藤 誠祐 (平成19年～)  
松本 尚人 (平成20年～)  
筒井 一步 (平成20年～)  
西馬 謙太 (平成20年～)  
山田 明宏 (平成20年～)

川口 正代司 (東京大学)  
杉本 幸裕 (神戸大学)  
米山 弘一 (宇都宮大学)  
山口 信次郎 (理化学研究所)