

令和元年6月21日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H03282

研究課題名(和文)植物におけるプレニル化ポリフェノール代謝の総理解

研究課題名(英文) Comprehensive understanding on the metabolism of prenylated polyphenols in plants

研究代表者

矢崎 一史 (Yazaki, Kazufumi)

京都大学・生存圏研究所・教授

研究者番号：00191099

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,200,000円

研究成果の概要(和文)：プレニル化フェノールは、生理活性物質として従前約1,000種が同定されているが、その生合成酵素に関しては未だ不明な点が多い。本研究では、膜結合型プレニル化酵素の結晶化に向け、取得した8植物科に渡る29個の遺伝子を用い、N-末端並びにC-末端にGFP-Hisタグを付加した58種のコンストラクトを作成し、蛋白質発現、可溶化、アフィニティー精製のスクリーニングに供した。その結果、GFP蛍光が認められたものが9種、可溶化ができたものが4種、Ni-NTAにより精製までできたものが2種類であった。並行して、古細菌の酵素の結晶構造を基にモデリングを行い、生化学データに裏打ちされた3次元構造の構築を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

プレニル化フェノールは、薬学、農学、食品科学の分野で注目される天然有機化合物で、多くは薬用植物から単離同定され、これまでに約1,000種の構造が明らかになっている。一方、その生合成のカギを握るプレニル基転移酵素は、膜結合型でその全体像には不明な点が多い。そこで本研究では、8科に渡る植物から29種の同酵素遺伝子を単離し、大量発現を試みた。この酵素の機能を分子レベルで知るとは、人の健康にメリットのある天然物の安定供給につながると期待される。

研究成果の概要(英文)：Prenylated polyphenols are intensively studied as bio-active compounds in pharmaceutical and agricultural fields, and thus far ca. 1,000 compounds are known. Prenyltransferases involved in those natural compounds are newly identified protein family, and due to the membrane-bound property the catalytic mechanisms are yet largely unknown. Toward crystallization of this enzyme family, this study aimed the high production of these enzymes in heterologous hosts as budding yeast, taking 29 genes isolated from 8 different plant families, to which GFP-His tag was attached both at N- and C-terminal. The resulting proteins were evaluated at protein expression level, solubilization, and affinity purification, resulting in 9 clones showed GFP fluorescence, 4 clones were solubilized, and two was successfully purified, while their protein amounts was still low for crystallization. In parallel, 3D modeling was done based on our biochemical data and archaea prenyltransferase crystal structure.

研究分野：植物生化学

キーワード：生合成 プレニル化 ポリフェノール 膜結合型酵素

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

プレニル化されたポリフェノール化合物は、生理活性物質として主に薬学、農学領域などで天然物有機化学的な研究が盛んに行われ、1,000 種近くが同定されている (Tahara et al., 1995; Botta et al., 2005)。プレニル化される母核化合物はフラボノイドやクマリン類などフェノール類に代表され、多くのプレニル化フェノールが薬用植物の生理活性本体として特定されてきた。注目すべきは、プレニル基の存在がこれら生理活性において大きな役割を果たしているという点である (Yazaki et al., 2009)。

こうした背景から、二次代謝系フェノールのプレニル基転移酵素(以下 PT と略記)遺伝子は 1970 年代から世界中で探索されたが、30 年以上に渡り全く不明であった。それを世界で最初に同定したのは筆者の研究室で、フラボノイドのプレニル化酵素遺伝子 N8DT の発見がこの研究領域を切り開いた (Sasaki et al., 2008)。これがブレイクスルーとなり、次々とフラボノイドの PT がマメ科植物から単離され、さらに応募者は、ビールの苦味酸を生合成するホップ PT の発見 (Tsurumaru et al., 2012)、また初めてのクマリン特異的 PT を相次いで報告し (Karamat et al., 2014; Munakata et al., 2014)、一貫してこの領域をリードしてきた。

フェノール基質 PT ファミリーの急速な発展の一方で、植物の PT がなぜ非常に高い基質特異性、生産物特異性を示すか、その酵素特性を担うドメインがどこか、さらにはどのアミノ酸が触媒機能をどのように担っているのか依然不明のままである。また、植物の PT はほとんど例外なくプラスチドに局在しており、MEP 経路由来のプレニル基質を利用するため、その基質であるフェノール性化合物は細胞質で作られプラスチドへ輸送される必要がある。しかし、この過程に必須な輸送体は全くの未解明である。

植物二次代謝は有用天然物質の宝庫であるが、生合成酵素による「代謝」と物質の「輸送」による集積機構は、コインの表と裏の関係であり、両方が正しく制御されて初めて物質の生産が成り立つ。この全体像を明らかにするためには、PT の結晶化による代謝の分子機構解明と基質供給を司る輸送機構解明を統合した研究が必要である。

### 2. 研究の目的

本研究ではまず、芳香族基質 PT のアミノ酸配列から特異的基質や生産物を予測可能にする分子情報基盤を確立することを目指す。プレニル化酵素の生合成研究で、現在欠損している知識は、C-C 結合と C-O 結合を形成する 2 種があるプレニル化反応の内、これまでに O-PT が一分子たりとも同定されていないことで、触媒機能の総合理解には酸素官能基にプレニル基を導入する O-PT の発見が必須である。応募者は最近、世界で初のクマリン基質 O-PT 遺伝子 AkPT5 をアシタバ(セリ科)から見いだした。AkPT5 はクマリンの水酸基にジメチルアリルジリン酸 (DMAPP) のプレニル基を導入する O-PT であるが、この発見により、初めてドメインシャフリング等による C-プレニル化反応と O-プレニル化反応の生化学的解析が可能となった。これらを使ってキメラ酵素を作り、生産物特異性を担うドメインを明らかにするとともに、これまでに得た遺伝子リソースを利用して基質特異性を担うドメインを明らかにする。

第 2 点として、サブ分子レベルでの触媒機能を理解するためには、蛋白質の結晶構造解析が今や主流となっている。しかし本酵素ファミリーは 9 回膜貫通型の蛋白質で、通常的手法では結晶化は不可能である。そこで、応募者の研究室でこの 8 年間で独自に蓄積してきた多数のプレニル化酵素遺伝子とその類似遺伝子 30 種余りの cDNA を元に、構造生物学が専門の水谷博士(分担者)の協力を得て、酵母 (*Pichia pastoris* あるいは *Saccharomyces cerevisiae*) をホストとした GAP repair cloning 手法を介し、効率的な GFP 融合蛋白質の作成プラットフォームを構築して、網羅的にプレニル化酵素と GFP 融合蛋白質の発現解析を行う。次いで GFP 蛍光の強度とゲルろ過クロマトグラフィーにより蛋白質のフォールディングの均一性を評価し、結晶化に適合するものを選抜、結晶化条件のスクリーニングに供する。結晶の得られたものから優先的に放射光施設 SPring-8 の構造生物学ビームラインで測定に供し、膜たんぱく質の結晶構造の解析を行う。

植物細胞内においてプレニル化される側の基質は細胞質で作られるため、プレニル化フェノールの生産には「フラボノイドをプラスチドに正しく輸送供給するメカニズム」が存在するはずであるが、その実態は大きな謎として残されている。これを明らかにするため、プレニル化化合物のプラスチド輸送体の同定とその輸送機能解析を目的とする。本研究にはプレニル化フラボノイドの誘導生産系を有するダイズ培養細胞を実験材料とする。全く新奇な輸送体遺伝子の同定を目指すため、発現情報を用いた *in silico* での候補遺伝子の絞り込みと、形質転換植物のプラスチドを用いた後述する独自の輸送機能スクリーニングを適用する。

上記の研究を総合することで、時空間的な酵素遺伝子の発現と、酵素機能の分子機構、さらにオルガネラをまたいだ細胞内の基質動態が明らかとなり、ユニークな生理活性プレニル化フェノールの生産に関する分子情報が解明される。

### 3. 研究の方法

植物の芳香族基質プレニル基転移酵素は、いずれも 9 回の膜貫通  $\alpha$ -ヘリックスを持つ。本研究では、従前より多数蓄積してきた 30 種を超える遺伝子リソースを利用し、GAP repair cloning と発現解析を代表の矢崎が、構造生物学を専門とする分担者の水谷公彦博士は、膜結合型プレニル化酵素の結晶化と構造生物学的研究を行う役割分担とした。

### 1) 基質特異性と生産物特異性を制御する PT の特異的なドメインの特定

本項目では、ドメインシャフリングによるプレニル化反応の解析を行った。まず基質認識ドメインの決定には、アシタバから単離したクマリンの O-PT である AkPT5 と、フラボノイドのプレニル化を行う AkPT7 の 2 種の酵素遺伝子を用い、ドメインシャフリングにより一連のキメラ酵素を作成した。両者のアミノ酸配列相同性は 76% で、キメラの繋ぎ目は 100% 相同性部位とし、9 種のキメラをクロスオーバー PCR にて作成した。発現のホストは植物 PT 発現で成功率の高い *Nicotiana benthamiana* を用い、効率化のために独自に確立したワンチューブアッセイ系を適用した。

アシタバから最近申請者がクローニングした O-プレニル化酵素 AkPT5 は、クマリンの bergaptol の 5 位の OH をプレニル化する。アシタバにはこの PT とアミノ酸配列相同性が 70% の AkPT1 があり、こちらはクマリンの 6 位をプレニル化する C-PT である。これらの組み合わせを使って、C-プレニル化と O-プレニル化の違いを担うドメインを、上記同様のドメインシャフリングによるキメラ酵素を用いて絞り込んだ。

タンパク質の結晶化に向けては、Molecular Dimensions 製膜蛋白質結晶化キット MemStart/MemSys/MemGold/MemPlus、96 穴結晶化プレートによる結晶化スクリーニングを準備した。結晶化ができた場合には、重原子  $\text{KAu}(\text{CN})_2$  または  $\text{K}_2\text{PtCl}_4$  をソーキングして単波長異常分散法 (SAD 法) で位相を決定し、電子密度マップの作成、モデルの構築を行う計画とした。

### 2) 植物 PT の分子解剖に資する PT 蛋白質結晶構造の解明 (発現系の構築)

分担者 (水谷) が開発した GAP repair cloning 用のプラスミド 9PrAGS-DDGFP は、メタノールで強力に誘導される AOX1 プロモーターで外来遺伝子をドライブできる。制限酵素で直線化した PT 遺伝子の両端にプラスミドと相同配列を付加し、*P. pastoris* KM71 株または GS115 株に導入することで、発現プラスミドの構築と発現系の構築を同時に達成するデザインとした。

メタノール含有培地 (BMM) にて形質転換体中の PT-GFP 融合体の発現を誘導し、共焦点レーザー蛍光顕微鏡 FV1000-D にて発現量と細胞内局在を評価し、PT 蛋白質の発現確認ののち、菌体をグラスビーズで破砕し、その膜画分を各種の界面活性剤 (DDM、DM、OG、LDAO、Anzergent3-14、FosCholine12、C12E9) で可溶化を試み、適切な可溶化剤を模索した。蛍光を指標に PT 蛋白質の可溶化効率を決定し、蛍光検出ゲルろ過クロマトグラフィー (FSEC: Superose12 10/300、島津 LC10Ai) を行い、結晶化に適した単分散のピークが得られたものについて PT 蛋白質の大量精製を進めることとした。有望なクローンが絞り込めたら、大量培養装置を使って誘導培養を行い、菌体から膜画分を回収して上記の界面活性剤を用いて可溶化を行い、Ni アフィニティークロマト IMAC Sepharose 6 FF (GE 製) で精製する。精製後の PT-GFP 融合体を TEV プロテアーゼにて GFP を切断し、再度 Ni クロマトグラフィーに供し、PT 蛋白質を精製する。蛋白濃度 10 mg/mL を目標に、脱塩と濃縮は限外ろ過 (Vivaspin 6-10K or 20-10K) を行う計画とした。

### 3) プラスチド局在の新奇な内向きフェノール輸送体の同定

ダイズ培養細胞は、酵母エキスのエリシター処理によりプレニル化フラボノイド生産を誘導することが知られている。そのため、この誘導系ではプラスチドに基質となるフラボノイド誘導体の供給を担う輸送体遺伝子も同様に発現制御されていることが考えられる。そこで、エリシター処理により代謝遺伝子群と同調的に発現誘導される遺伝子で、トランジットペプチドを有し、かつ輸送体をコードする 6 回以上の膜貫通領域をコードする遺伝子のトリプルポジティブ遺伝子を検索した。In silico 検索の結果、プラスチドへのトランジットペプチドを有する膜タンパク質をコードするものを候補としてリストアップした。

得られた候補遺伝子群に対し、ダイズ培養細胞をエリシター処理し、経時的な発現変動を定量的リアルタイム PCR により検討した。その中で、エリシター処理によりプレニルフラボノイドの生産に先立って誘導される遺伝子を解析の第一の候補とした。輸送体の発現は構成的である可能性もあるため、構成的に発現するプラスチド型膜タンパク質遺伝子も第二の候補とした。

### 4) 細胞内の時空間的な基質供給と、反応触媒機能の統合によるプレニル化産物の生産制御

ドメインシャフリングから得られる生化学的データを、結晶構造解析から得られる触媒反応機構と照合し、プレニル化酵素の基質認識、触媒機構の特異性に関する分子メカニズムを考察した。輸送体の時空間的な発現特性データも組み込み、代謝・輸送の両面からプレニル化化合物の生産制御の総理解に資することを目指した。

## 4. 研究成果

初年度は、これまで全く未解明であった、単純フェニルプロパノイドを基質とする PT 遺伝子を、キク科のカワラヨモギの RNA-Seq の中から見いだすことができた。このユニークな性質を有する酵素の生化学的解析を行うことには大きなメリットがあると判断し、キメラ酵素の作成に優先して、植物で初めてとなる単純フェニルプロパノイド基質の PT の解析を行った。その結果、本酵素は単一蛋白質で 2 つのジメチルアリル基を芳香環に導入できる、極めてユニークなジプレニル基転移酵素であることが判明した。この遺伝子の解析は学術的価値が高いと

判断し、それを優先したため、キメラ酵素の作成は平成 29 年度にシフトすることとなった。

次年度以降においては、実験推進計画の順番を最終年度と入れ替え、先に様々な特徴を有する 29 種類の PT の GFP 融合タンパク質を酵母において発現させるべく Gap Repair Cloning を行い、29 種全てを酵母に発現させて GFP 蛍光の強弱と、ゲル濾過による分子の均一性を評価するスクリーニングに注力した。これまで筆者らが取得して来た 8 種の植物科にまたがる 10 属あまりの植物種に由来する 29 個のプレニル化酵素遺伝子を網羅的に発現スクリーニングに供し、N-末端ならびに C-末端に GFP あるいは GFP-His のタグを付加した 58 種のコンストラクトを作成し、タンパク質発現、可溶化、アフィニティー精製の順に実験に供した。実験の効率化のため、ホストは出芽酵母とし、gap repair cloning により一連の実験を遂行した。その結果、58 種の発現プラスミドの内、GFP 融合タンパク質の蛍光が認められたものが 9 種、可溶化が達成できたものが 4 種、Ni-NTA により精製までできたものが 2 種類であった。しかし最終ステップまで達成した 2 種のプレニル化酵素についても、タンパク質の絶対量が結晶化に供するのには著しく不足であることが判明した。

これと並行して、結晶化が不可能だったことを想定し、各酵素の特徴的な化学的性質を元にドメインシャフリングを介した酵素機能とアミノ酸配列の相関について生化学的データを収集し、古細菌から得られた本ファミリーの結晶構造を基にしたモデリングにより、生化学データに裏打ちされた 3 次元構造の構築を行った。

本研究においては、代謝酵素のみならず、細胞内の基質供給の実態、すなわちフラボノイドなどのプレニルアクセプタ基質が細胞質で作られるのに対し、プレニルドナー基質であるプレニルジリン酸は MEP 経路に由来するためにプラスチドのストロマに局在しており、この両者がどのようにして PT 分子上で出会うことができるのか、といった謎に挑んでいた。この細胞内の基質供給の実態まで探ろうとしたアプローチにおいては、プレニル化体を大量に蓄積するホップの雌花は入手時期に限られる上に樹脂物質の混入により生化学実験には不適であることや、材料の入手しやすい柑橘類の外果皮からはインタクトなプラスチドを単離することが技術的に不可能であることが判明し、実験遂行に行き詰まった。また、プラスチドが単離可能なタバコやカイワレダイコンではプレニル化ポリフェノールを合成しないこともあって、代替化合物を用いたプラスチド輸送実験を繰り返し行っていたが、期待されるような輸送活性が再現性良く得られず、この部分の実験に関しては、打開策を見いだせなかった。

## 5 . 主な発表論文等

[ 雑誌論文 ] ( 計 12 件 )

- (1) Kakegawa H., Shitan N., Kusano H., Ogita S., Yazaki K., Sugiyama A.  
Uptake of adenine by purine permeases of *Coffea canephora*.  
Biosci., Biotech., Biochem., Vol. 83, 1300~1305, 2019
- (2) Takanashi K., Nakagawa Y., Aburaya S., Kaminade K., Aoki W., Saida-Munakata Y., Sugiyama A., Ueda M., Yazaki K.  
Comparative proteomic analysis of *Lithospermum erythrorhizon* reveals regulation of a variety of metabolic enzymes leading to comprehensive understanding of the shikonin biosynthetic pathway.  
Plant Cell Physiol., Vol. 60, 19 ~ 28, 2019
- (3) Nomura T, Iwase H, Saka N, Takahashi N, Mikami B, Mizutani K  
High-resolution crystal structures of the glycoside hydrolase family 45 endoglucanase EG27II from the snail *Ampullaria crosseana*.  
Acta Crystallogr D Struct Biol., Vol. 75, 426-436, 2019
- (4) Kusano H., Ohnuma M., Mutsuro-Aoki H., Asahi T., Ichinosawa D., Onodera H., Asano K., Noda T., Horie T., Fukumoto K., Kihira M., Teramura H., Yazaki K., Umemoto N., Muranaka T., Shimada H.  
Establishment of a modified CRISPR/Cas9 system with increased mutagenesis frequency using the translational enhancer dMac3 and multiple guide RNAs in potato.  
Scientific Rep., 13753, 2018
- (5) Saeki H., Hara R., Takahashi H., Iijima M., Munakata R., Kenmoku H., Fuku K., Sekihara A., Yasuno Y., Shinada T., Ueda D., Nishi T., Sato T., Asakawa Y., Kurosaki F., Yazaki K., Taura F.  
An aromatic farnesyltransferase functions in biosynthesis of the anti-HIV meroterpenoid daurichromenic acid.  
Plant Physiol., Vol. 178, 535 ~ 551, 2018
- (6) Tsuno, Y., Fujimatsu, T., Endo, K., Sugiyama, A., Yazaki, K.  
Soyasaponins, a new class of root exudates in soybean (*Glycine max*).  
Plant Cell Physiol., Vol. 59, 366 – 375, 2018

- (7) Kitajima, S., Aoki, W., Shibata, D., Nakajima, D., Sakurai, N., Yazaki, K., Munakata R., Taira, T., Kobayashi, M., Aburaya, S., Hibino S., Yano, H.  
Comparative multi-omics analysis reveals diverse latex-based defense strategies against pests among latex-producing organs of the fig tree (*Ficus carica*).  
Planta, Vol. 247, 1423-1438, 2018
- (8) Yazaki, K.  
*Lithospermum erythrorhizon* cell cultures: Present and future aspects.  
Plant Biotech., Vol. 34, 131 – 142, 2017
- (9) Iijima, M., Munakata, R., Takahashi, H., Kenmoku, H., Nakagawa, R., Kodama, T., Asakawa, Y., Abe, I., Yazaki, K., Kurosaki, F., Taura, F.  
Identification and characterization of daurichromenic acid synthase active in anti-HIV biosynthesis.  
Plant Physiol., Vol. 174, 2213 – 2230, 2017
- (10) Yazaki, K., Arimura, G., Ohnishi, T.  
“Hidden” terpenoids in plants: Their biosynthesis, localisation and ecological roles.  
Plant Cell Physiol., Vol. 58, 1615 – 1621, 2017
- (11) 矢崎一史  
植物における高機能性ポリフェノールの生合成と蓄積.  
日本ポリフェノール学会誌, Vol. 5, 15-21, 2016
- (12) Munakata, R., Olry, A., Karamat, F., Courdavault, V., Sugiyama, A., Date, Y., Krieger, C., Silie, P., Foureau, E., Papon, N., Grosjean, J., Yazaki, K., Bourgaud, F., Hehn, A.  
Molecular evolution of parsnip membrane-bound prenyltransferases for linear and/or angular furanocoumarin biosynthesis.  
New Phytol., Vol. 211, 332-344, 2016

[学会発表](計 11 件)

- (1) Kazufumi Yazaki  
Shikonin production of *Lithospermum erythrorhizon*, a model system of secondary metabolic lipids in plants  
The 23rd International Symposium on Plant Lipids (ISPL) 2018(招待講演)(国際学会), 8<sup>th</sup> – 13<sup>th</sup>, July, 2018 (Yokohama)
- (2) 矢崎一史  
脂溶性物質のアポプラスト集積に関わる生物学的イベント  
第36回日本植物細胞分子生物学会(招待講演), 2018年8月26日~28日(金沢)
- (3) 矢崎一史  
植物の特異的スマートセルとその制御戦略  
関西スマートセルフォーラム2018(招待講演), 2018年11月9日(大阪)
- (4) 棟方涼介、竹村知陽、杉山暁史、鈴木秀幸、關 光、村中俊哉、河野典明、吉松嘉代、河原信雄、山浦高夫、Alain Hehn、矢崎一史  
カラヲヨモギのフェニルプロパン特異的プレニル化酵素は連続的プレニル化を触媒する  
第35回日本植物細胞分子生物学会年会, 2017年8月29日~8月31日(さいたま)
- (5) 影山丈士、杉村哲、棟方涼介、百瀬眞幸、梅基直行、小原一郎、三沢典彦、新藤一敏、矢崎一史  
ホップのリナロール/ネオリドール合成酵素の機能解析と分子進化  
第35回日本植物細胞分子生物学会年会, 2017年8月29日~8月31日(さいたま)
- (6) Ueoka, H., Miyawaki, T., Sasaki, K., Ichino, T., Yamamoto, K., Ohara, K., Sakurai, N., Suzuki, H., Shibata, D., Yazaki, K.  
Functional analysis of geranyl diphosphate synthase localized in cytosol in *Lithospermum erythrorhizon*  
The 2nd Asia Research Node Symposium on Humanosphere Science, 19<sup>th</sup> - 21<sup>st</sup> July, 2017 (Taipei)
- (7) Ueoka, H., Miyawaki, T., Sasaki, K., Ichino, T., Yamamoto, K., Ohara, K., Sakurai, N., Suzuki, H., Shibata, D., Yazaki, K.

- (8) 竹村知陽、棟方涼介、杉山暁史、鈴木秀幸、關 光、村中俊哉、山浦高夫、矢崎一史  
植物におけるフェニルプロパノイド特異的プレニル基転移酵素遺伝子の単離と機能解析  
第 26 回イソプレノイド研究会例会、2016 年 9 月 20 日～9 月 20 日(長崎)
- (9) 竹村知陽、棟方涼介、杉山暁史、鈴木秀幸、關 光、村中俊哉、山浦高夫、矢崎一史  
キク科カラヨモギにおけるフェニルプロパノイド特異的プレニル化酵素の cDNA 単離と  
機能解析  
第 58 回日本植物生理学会大会、2017 年 3 月 16 日～03 月 19 日(鹿児島)
- (10) 影山丈士、杉村哲、棟方涼介、百瀬眞幸、梅基直行、小原一郎、三沢典彦、新藤一敏、  
矢崎一史  
ホップ (*Humulus lupulus* L.) 雌花のリナロール/ネロリドール合成酵素の機能解析  
第 34 回日本植物細胞分子生物学会、2016 年 9 月 1 日～9 月 3 日(上田)
- (11) 竹村知陽、棟方涼介、杉山暁史、鈴木秀幸、關 光、村中俊哉、山浦高夫、矢崎一史  
カラヨモギにおけるフェニルプロパノイドのプレニル化酵素遺伝子の機能解析  
第 34 回日本植物細胞分子生物学会、2016 年 9 月 1 日～9 月 3 日(上田)

〔図書〕(計 1 件)

- (1) (編集) 水谷正治、土反伸和、杉山暁史  
基礎から学ぶ植物代謝生化学  
羊土社、2019

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

該当なし

取得状況(計 0 件)

該当なし

〔その他〕

ホームページ等

京都大学生存圏研究所 森林圏遺伝子統御分野 矢崎研究室

<http://www.rish.kyoto-u.ac.jp/lpge/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究分担者

研究分担者氏名：水谷 公彦

ローマ字氏名：MIZUTANI, Kimihiko

所属研究機関名：京都大学

部局名：大学院農学研究科

職名：助教

研究者番号(8桁)：40314281

### (2) 研究協力者

研究協力者氏名：該当なし

ローマ字氏名：

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、研究者個人に帰属されます。