

令和 3 年 6 月 7 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H05029

研究課題名(和文) 鱗翅目幼虫中腸における栄養・解毒の複合系代謝制御機構の解明

研究課題名(英文) Nutrition-detoxification complex metabolism in lepidopteran larval midgut

研究代表者

吉永 直子 (Yoshinaga, Naoko)

京都大学・農学研究科・助教

研究者番号：40456819

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：鱗翅目幼虫腸内に含まれる脂肪酸-アミノ酸縮合物FACsは幼虫の窒素代謝効率化に関わる。ハスモンヨトウ幼虫のFACs生合成酵素は、鱗翅目特異的なカルボキシルエステラーゼの一種で機能未知のタンパク質と突き止めた。同種に対してゲノム編集によりFACs分解酵素L-ACY-1を欠損した系統の作出に成功した。この欠損系統は野生型と比べて生育に遅延が見られ、解毒能力の低下が示唆された。クチナシ葉の有毒物質gardenosideに対して幼虫は多量の γ -alanineで中和解毒を行うが、この誘導には配糖体のグルコースが関わっていると明らかにした。幼虫体内の栄養代謝と解毒代謝の複雑なクロスリンクが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

鱗翅目幼虫は特殊な窒素代謝系を獲得しており、窒素栄養価の低い植物を餌としながら窒素同化を効率的に行う。特に農業害虫では、棘や毒、営巣といった天敵に対する防御を一切せず、成長速度を最大化して、高密度に繁殖することで生存戦略とする種が多数見られる。この戦略では、食餌から吸収した栄養を成長・繁殖にどこまで投入できるかが鍵となっており、制約となりうるのが解毒にかかるコストである。この観点から窒素代謝と解毒代謝の直接的な関係を明らかにした研究は少なく、今後の植物保護とペストコントロールに重要な知見となった。

研究成果の概要(英文)：FACs, fatty acid-amino acid condensates in the gut of lepidopteran larvae, are involved in efficient nitrogen metabolism in larvae. The FACs biosynthetic enzymes in *Spodoptera litura* larvae are lepidopteran-specific carboxylesterases with unknown functions. By genome editing of the same species, we succeeded in generating a line lacking the FACs-degrading enzyme, L-ACY-1. These lines showed delayed growth compared to the wild type, and also their detoxification ability seemed to be reduced. The larvae neutralize gardenoside, a toxic substance found in gardenia leaves, by accumulating a large amount of γ -alanine in the intestine. We found the induction was triggered by the glycoside glucose. The complex cross-link between nutrient metabolism and detoxification metabolism in the larval body was revealed.

研究分野：化学生態学

キーワード：鱗翅目幼虫 窒素代謝 解毒 FACs iridoids

1. 研究開始当初の背景

昆虫の中でも鱗翅目(チョウ目)幼虫、芋虫は中腸が体の大半を占め、「歩く胃袋」といってもいいほど、食べること・育つことに特化した形態をもつ。特に農業害虫として近年注目されているハスモンヨトウ・オオタバコガといった暴食性の広食性幼虫は窒素吸収効率が高く、ベジタリアンでありながら短期間で驚異的な成長曲線を描く。さらに植物防御物質や農薬に対する解毒システムも優れて発達していることが近年報告されている。一般に鱗翅目の解毒メカニズムは被子植物との億年単位の共進化によって形作られ、面白いことに、近縁種でも一括りにできないほど多様でユニークな種特異性を持つ。しかしながら、系統学的な研究は一部のチョウ類に限られ、ハスモンヨトウのような農業害虫が生物進化と農耕の歴史の中でいかに高い解毒能力と栄養代謝システムの双方を獲得してきたかは全く研究されていない。

【窒素代謝制御】

ハスモンヨトウの腸内に含まれる不飽和脂肪酸とグルタミンの縮合物(FACs)が幼虫の窒素代謝の効率化に寄与することがわかっている。FACsはそもそも植物の間接防御応答のエリシターとして注目されてきた。幼虫に食害されたトウモロコシの傷口にFACsが付着すると、トウモロコシ全身性の防御応答を引き起こし、幼虫の天敵である寄生蜂を誘引する揮発成分を放出させる。つまり幼虫自身にとっては不利に働く化合物を何故幼虫がわざわざ生合成するのか、その生理的意義を初めて明らかにした。この研究は、暴食性農業害虫の窒素代謝制御を利用した防除・植物保護という着眼点を与えた発端である。FACsは上述の重要農業害虫全てに共通して含まれる他、幅広い鱗翅目昆虫で見つかっており、普遍性が高いにも拘らず、生合成酵素や系統学的な研究などはほとんど進んでいない。

【解毒代謝】

これまでクチナシに含まれるイリドイドの一種 gardenoside に対するハスモンヨトウの解毒戦略を明らかにしてきた。Gardenosideは摂食時に腸内でアグリコンが遊離・開環し、幼虫のタンパク質に非特異的に結合することで、消化不良・致死性のダメージを引き起こすと考えられている。しかしながら、クチナシ葉を摂食したハスモンヨトウでは、アグリコンを不活化するために尋常でない量の β -alanine(他のアミノ酸濃度の100倍以上)が中腸内に分泌されることを発見した。アグリコンの一部は結合物質となり無毒化されるものの、 β -alanineが量的に足りないことが原因で、最終的にハスモンヨトウは死亡する。この現象で注目すべきは、ハスモンヨトウが未知の有毒物質に対して、方向性としては間違っていない解毒戦略を示した点である。解毒のためにアミノ酸代謝がフル稼働することから、解毒と栄養代謝のクロスリンクを研究するのに好適である。

2. 研究の目的

本研究は広食性のヤガ科農業害虫であるハスモンヨトウ幼虫を用い、クチナシ毒 gardenoside 解毒時におけるアミノ酸誘導メカニズムを明らかにし、幼虫自身の栄養代謝との関連を明らかにする。また、同種幼虫のFACs生合成酵素及び分解酵素の同定とノックアウトにより、FACsが生育速度を評価すると共に、解毒能に与える影響を探ることで、解毒と栄養代謝の関わりを探り、農業害虫防除につながる知見を求める。

3. 研究の方法

【昆虫飼育】

ハスモンヨトウは室温 25 °C、4:00 - 20:00 を明期、20:00 - 4:00 を暗期とする 16L8D で飼育した。人工飼料インセクタ LFS (日本農産工業) を与え、初齢から 4 齢までの幼虫は直径 9 cm、高さ 2 cm のシャーレに濾紙を敷いて、5 齢以降は 15 * 18 * 7 cm の飼育容器に普通紙を敷いて飼育した。成虫は幼虫と同様の温度、照明で普通紙を敷いた同飼育容器に蓋の一部をキッチンペーパーで置き換えた半開放系で飼育し、餌としてはちみつを与えた。卵はキッチンペーパーから採卵した。

【摂食試験】

ハスモンヨトウは 22:00 に脱皮直前の個体を 6 穴ウェルプレートのそれぞれのウェルに 1 匹ずつ隔離して絶食させ、脱皮した個体に対して翌朝の 10:00 に試料を与え、摂食開始の確認をもって摂食試験の開始とし、その 48 時間後の 10:00 を摂食試験の終了とした。

【中腸組織の抽出】

使用するエッペンチューブの風袋を測定した。それぞれの摂食試験の終わった個体を氷水に 1 分間晒して麻酔し、体表の水をプロワイプで拭いた後、肛門より 1 cm を切除し、背を切り開いた。腸管内容物を取り出して中腸組織、および囲食膜を取り除き、エッペンチューブに取り出した。重量を測定して腸管内容物の重量を求め、1 mg に対して 3 μ L の 0.1 N HCl を加え、ベッスルでホモジナイズし、10,000 g、室温で 10 分間遠心して沈殿を分離し、これを腸管内容物抽出物とした。

【腸管内容物抽出物の AQC 処理】

腸管内容物抽出物を別のエッペンチューブに 10 μ L とり、0.1 N HCl を 90 μ L 加えて 10 倍希釈した。エッペンチューブにこれを 10 μ L とり、0.1 N HCl に溶解した 50 μ M の AABA 10 μ L、100 mM borate buffer (pH 9.0) 60 μ L を加えて混合した。この溶液に AcCN に溶解した 10 mM AQC 溶液を 20 μ L 加えて 55°C で 10 分間反応させた。反応終了後、シリンジフィルター (DISMIC-13HP045AN; ADVANTEC) で濾過して 1 μ L を LCMS 分析に供した。

【LCMS によるアミノ酸分析】

LCMS 分析は逆相カラム (Mightysil RP-18 GP 2.0 \times 50 mm i.d.; Kanto Chemical Co., Inc) を送液ポンプ (LC-20 AD、Shimadzu) に接続した。高速液体クロマトグラフ質量分析計 (LCMS-2020、Shimadzu) で溶出溶液に 0.1% ギ酸入り AcCN と 0.1% ギ酸入り蒸留水 (HPLC 用; 和光純薬) を用いて分析を行った。分析は 2 分間 1% (H₂O/AcCN、v/v)、7 分間で 1-15%、次の 3 分間で 15-24% の勾配をかけた。DL 温度は 250°C、nebulizer gas flow は 1.5 L/min、カラムオーブンは 40°C、分析モードは ESI-ポジティブモードとした。また、分析はスキャンモードで行った。

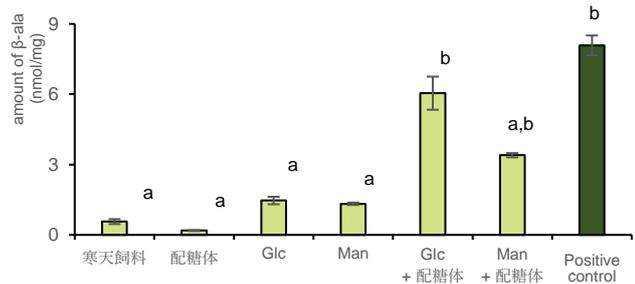
4. 研究成果

(1) ハスモンヨトウ幼虫腸管における β -alanine 誘導メカニズムの解明

クチナシ由来イリドイド gardenoside を摂食したハスモンヨトウの解毒機構の詳細を明らかにした。Gardenoside はハスモンヨトウ腸管内で β -グルコシダーゼにより開環し、タンパク質等に非特異的に吸着することで毒性を発揮する。これに対し、ハスモンヨトウは腸管内に多量の β -alanine を誘導し、競合的に結合させることで毒性を中和することがわかっていたが、どのようなメカニズムで β -alanine を誘導するのかはわかっていなかった。そこで、クチナシ葉抽出物を用いた β -alanine 誘導化合物を精製・同定した。予想では β -グルコシダーゼによって遊離した gardenoside アグリコンに β -alanine 誘導活性があると思われたが、予想に反し、配糖体そのものに β -alanine 誘導活性は見られず、遊離したグルコースにわずかにあることが明らかになった。さらにグルコースと配糖体を同時に摂食させた場合に、クチナシ生葉を食べた時と同程度の β -alanine が腸管内で誘導されることを確認した (Fig. 1)。このような共力活性は他のマンノース等の糖では見られなかったことから、配糖体の糖が遊離していることが重要であると示唆された。グルコースはクチナシに限らず様々な植物に普遍的に含まれることを考えれば、驚くべき発見である。これまで配糖体型の植物毒に対する昆虫側の解毒応答に配糖体から遊離した糖が関わっていた例はほとんど知られていない。イリドイドに対抗してアミノ酸を分泌する鱗翅目は他にも多数報告があるが、糖に応答してアミノ酸を誘導したとする報告は無く、新しい知見である。しかも、ハスモンヨトウはグルコースだけでなくマンノース等、他の糖にも同様に応答して β -alanine を誘導した。 β -alanine はイリドイドだけでなくグルタルアルデヒド様の毒性を持つ植物二次代謝物に対しても同様に無毒化できると考えられ、幅広い食性を持つハスモンヨトウがより普遍的な植物有毒成分配糖体に適応している可能性が出てきた。クチナシ葉抽出物中の有機層にはハスモンヨトウの β -alanine 誘導活性を抑制する活性成分が含まれることも明らかにした。

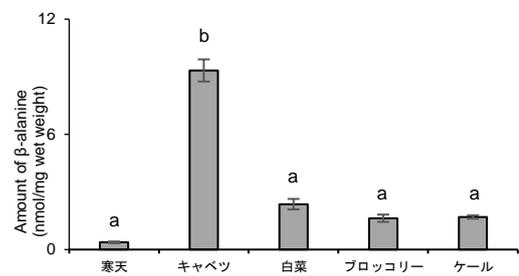
一方、無毒な植物でも糖を含有する場合、無駄に β -alanine を誘導することになるが、そのことが生理的に不利に働く可能性もある。キャベツはハスモンヨトウの主食となりうるが、糖が多量に含有される。実際にキャベツを食べたハスモンヨトウで β -alanine の誘導を確認した (Fig. 2) が、生育速度は他の野菜を食べた場合と比較して有意な差は見られなかった。キャベツ中にはイリドイドが報告されており、別の低分子化合物が β -alanine 誘導のエリシターと考えられる。その活性低分子がキャベツ抽出物中の水溶性画分に含まれることを突き止めた。

ハスモンヨトウと同じ広食性鱗翅目幼虫であるオオタバコガではクチナシ及びキャベツのいずれを摂食させた場合も、このような解毒機構を持たないことが明らかになった。オオタバコガではクチナシを摂食後も支障なく蛹化したことから、ハスモンヨトウとは異なる解毒機構を持つ可能性が示唆された。



(n = 3, Mean \pm SE, $P < 0.05$, 異なる文字間に有意差あり, Tukey-Kramer test)

Fig. 1 グルコースによる β -alanine 誘導と共力活性



n = 3, mean \pm SD, Tukey-Kramer test, $P < 0.05$, 異なる文字間に有意差あり

Fig. 2 アブラナ科植物摂食時のハスモンヨトウ中腸の β -alanine誘導

(2) ハスモンヨトウの FACs 生合成酵素の同定

鱗翅目昆虫における FACs 生合成酵素の同定に成功した。ハスモンヨトウ週齢幼虫を解剖し、得られた粗酵素液のマイクロソーム画分より FACs 生合成能を指標に活性酵素を精製した。LCMSMS 及び MALDI-TOF-MS 分析とデータベースサーチの結果、鱗翅目特異的なカルボキシルエステラーゼファミリーの一種で機能未知のタンパクであることが示唆された。カルボキシルエステラーゼはエステル結合、アミド結合、チオエステル結合の加水分解および合成反応を触媒し、脂質代謝に関わるものも少なくない。昆虫のもつカルボキシルエステラーゼはアミノ酸配列に基づく系統樹解析から 14 グループに分類される。今回同定した酵素はチョウ目特異的エステラーゼのグループに含まれる。カイコではカルボキシルエステラーゼの 6 割以上がチョウ目特異的エステラーゼの酵素であり、さらにその多くは中腸で発現していることがわかっている。チョウ目幼虫はほとんどが植物食であり、目全体で見れば、他の昆虫目と比較してもかなり広範な植物種を餌として利用する。したがって、多様な植物成分を分解する必要がある、ほかの昆虫とは異なる特異的なカルボキシラーゼ群が進化してきたと考えられてきた。ハスモンヨトウは広食性であり、単食性 (monophagous) のカイコと比べるとチョウ目特異的エステラーゼの遺伝子数は約 1.5 倍に膨れており、これはハスモンヨトウが多種多様な植物を摂食することをよく説明する。この候補遺伝子の腸菌を用いた発現系で異種発現を試みた。pCold I を用いた低温誘導や Rosetta-gami B 株によるジスルフィド結合の形成促進等を試みたが発現タンパクの可溶化が困難だった。そこで昆虫細胞-バキュロウイルス発現系を用いた異種発現を構築したが、発現した recombinant タンパク質は培地中に分泌されたものの、FACs 生合成能は確認できなかった。現在、ゲノム編集 CRISPR/Cas9 による当該酵素遺伝子のノックアウト系統作出を試みている。

(3) ゲノム編集によるハスモンヨトウの FACs 分解酵素 L-ACY-1 ノックアウト

農業害虫である鱗翅目幼虫は、栄養豊富な圃場の作物に特化した生理を持つ。窒素同化効率を高め、生育期間を短縮することを天敵に対する防御戦略とすることで、爆発的な増殖と暴食を可能にした。この特殊な機能を裏付けるのが一部の鱗翅目幼虫の腸内に多量に見られる FACs であり、これを生合成・分解するサイクルによってアミノ酸代謝の中心であるグルタミン代謝を促進していると考えられる。これらの仮説を、FACs 代謝酵素をノックアウトすることで検証した。まず、鱗翅目幼虫ハスモンヨトウにおいてゲノム編集 CRISPR/Cas9 を用いた特定酵素のノックアウト系統作出方法を確立した。これを用いて、FACs 代謝酵素のうち分解酵素とされるアミノアシラーゼ L-ACY-1 をノックアウトしたハスモンヨトウ系統を確立した。この系統は FACs を生合成するものの分解できず、糞中に多量の FACs を放出する。野生型を比較してみると、生育に遅延があり、FACs 生合成・分解サイクルが窒素代謝と成長戦略に重要であることが改めて示唆された。また、CHN 元素分析による窒素含量を定量したところ、同系統は野生型と比べて窒素同化効率が低下する現象が見られた。分解酵素のみを欠損しただけで生育に差が出たことは、FACs の窒素代謝に与える影響が予想を上回る重要性を持っていたことを意味する。このような発育遅延は、野外では天敵との遭遇率を上げるだけでなく、寄生虫による寄生率の上昇にも繋がることが想定される。また、解毒能力にも影響が出ることが示された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Nakata Ryu, Yoshinaga Naoko, Teraishi Masayoshi, Okumoto Yutaka, Mori Naoki	4. 巻 83
2. 論文標題 An easy, inexpensive, and sensitive method for the quantification of chitin in insect peritrophic membrane by image processing	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 1624 ~ 1629
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2019.1611407	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 Kazama Haruna, Oohata Yuuto, Takanashi Takuma, Tokoro Masahiko, Ishiguri Yoichi, Mori Naoki, Yoshinaga Naoko	4. 巻 45
2. 論文標題 Inhibitory substances contained in calcium carbonate wettable powder on the oviposition of the peach fruit moth, <i>Carposina sasakii</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Pesticide Science	6. 最初と最後の頁 16 ~ 23
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1584/jpestics.D19-066	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 Yoshida Tatsuya, Ujiie Rinako, Savitzky Alan H., Jono Teppei, Inoue Takato, Yoshinaga Naoko, Aburaya Shunsuke, Aoki Wataru, Takeuchi Hirohiko, Ding Li, Chen Qin, Cao Chengquan, Tsai Tein-Shun, Silva Anslém de, Mahaulpatha Dharshani, Nguyen Tao Thien, Tang Yezhong, Mori Naoki, Mori Akira	4. 巻 117
2. 論文標題 Dramatic dietary shift maintains sequestered toxins in chemically defended snakes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 5964 ~ 5969
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1919065117	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 吉永直子	4. 巻 78
2. 論文標題 植物の揮発成分誘導応答に見る昆虫 - 植物間の化学戦略	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 AROMA RESEARCH	6. 最初と最後の頁 23 ~ 27
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 Nakata Ryu, Yoshinaga Naoko, Teraishi Masayoshi, Okumoto Yutaka, Huffaker Alisa, Schmelz Eric A, Mori Naoki	4. 巻 82
2. 論文標題 A fragmentation study of isoflavones by IT-TOF-MS using biosynthesized isotopes	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 1309 ~ 1315
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2018.1465810	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 Ohata Yuto, Tetsumoto Yuuki, Morita Sayo, Mori Naoki, Ishiguri Yoichi, Yoshinaga Naoko	4. 巻 -
2. 論文標題 Triterpenes induced by young apple fruits in response to herbivore attack	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	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) 10.1093/bbb/zbab077	査読の有無 有
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 Yano Mariko, Inoue Takato, Nakata Ryu, Teraishi Masayoshi, Yoshinaga Naoko, Ono Hajime, Okumoto Yutaka, Mori Naoki	4. 巻 46
2. 論文標題 Evaluation of antixenosis in soybean against <i>Spodoptera litura</i> by dual-choice assay aided by a statistical analysis model: Discovery of a novel antixenosis in Peking	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Pesticide Science	6. 最初と最後の頁 182 ~ 188
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1584/jpestics.D21-006	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 Inoue Takato, Nakata Ryu, Savitzky Alan H., Yoshinaga Naoko, Mori Akira, Mori Naoki	4. 巻 46
2. 論文標題 Variation in Bufadienolide Composition of Parotoid Gland Secretion From Three Taxa of Japanese Toads	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Chemical Ecology	6. 最初と最後の頁 997 ~ 1009
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10886-020-01217-y	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

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 吉永 直子、志野 真実子、吉岡 英晃、岩井 崇晃、内藤 裕彬、齊藤 準、森 直樹
2. 発表標題 クチナシ由来イリドイドをめぐる鱗翅目昆虫の解毒戦略
3. 学会等名 日本分子生物学会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 吉永直子
2. 発表標題 昆虫 - 植物間の化学的相克を活かした 次世代型農業害虫管理
3. 学会等名 農学進歩賞受賞講演（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 吉永直子
2. 発表標題 植物イリドイドをめぐるチョウ目昆虫の様々な戦略
3. 学会等名 日本応用動物昆虫学会公開シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野村泰介、義本裕介、宮下正弘、吉永直子、森直樹
2. 発表標題 昆虫由来エリシターFACsの生合成酵素の探索
3. 学会等名 日本農芸化学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉岡英晃、岩井崇晃、吉永直子、森直樹
2. 発表標題 クチナシ毒 gardenoside に対するハスモンヨトウ幼虫の解毒応答メカニズム
3. 学会等名 日本農芸化学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Haruna Kazama1*, Takuma Takanashi2, Masahiko Tokoro2, Yoichi Ishiguri3, Naoki Mori1, Naoko Yoshinaga1
2. 発表標題 Effect of inhibitory substances contained in calcium carbonate wettable powder on oviposition of peach fruit moth, <i>Carposina sasakii</i> (Lepidoptera: Carposinidae)
3. 学会等名 International Society of Chemical Ecology (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yuuki Tetsumoto1*, Naoko Yoshinaga1, Yoichi Ishiguri2*, Naoki Mori1
2. 発表標題 Identification and investigation of compounds induced in apple fruits by insect attack
3. 学会等名 International Society of Chemical Ecology (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 風間春奈1, 高梨琢磨2, 所雅彦2, 石栗陽一3, 森直樹1, 吉永直子1
2. 発表標題 モモシクイガに対する炭酸カルシウム水和剤の産卵阻害活性
3. 学会等名 日本農芸化学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大畑勇統, 森田沙代, 吉永直子, 石栗陽一, 森直樹
2. 発表標題 リンゴの傷害応答性トリテルペン類縁体の経時変化
3. 学会等名 日本農芸化学会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 田端純 (編)	4. 発行年 2018年
2. 出版社 CRC Pr I Lic	5. 総ページ数 296
3. 書名 Chemical Ecology of Insects : Applications and Associations with Plants and Microbes	

1. 著者名 下村政嗣	4. 発行年 2021年
2. 出版社 シーエムシー出版	5. 総ページ数 350
3. 書名 バイオミメティクス・エコミメティクス	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>京都大学 化学生態学研究室 http://www.chemeco.kais.kyoto-u.ac.jp/</p>

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
研究協力者	大門 高明 (Daimon Takaaki) (70451846)	京都大学・大学院農学研究科・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