

令和 4 年 6 月 20 日現在

機関番号：12102

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2019～2021

課題番号：19K22268

研究課題名（和文）植物の光屈性および重力屈性メカニズムの解明

研究課題名（英文）Elucidation of the mechanism of phototropism and gravitropism of higher plants

研究代表者

繁森 英幸（Shigemori, Hideyuki）

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号：70202108

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 5,000,000円

研究成果の概要（和文）：光屈性や重力屈性制御物質であるMTBIやraphanusaninを用いて植物の光屈性および重力屈性現象機構を解明することを目的とした。これらの屈性制御物質の全合成を行い、その誘導体を種々合成して構造活性相関を調べて活性発現に重要な構造部位を特定した。また、これらの屈性制御物質を用いて種々の屈性現象に関わる生物活性試験を行い、その制御機構を解明した。さらに、MSイメージングを用いてこれらの屈性制御物質が屈性部位において偏差分布していることを明らかにした。以上のことから、屈性制御物質が光屈性や重力屈性に関与するとするBruinsma-Hasegawa説を支持する結果が得られた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

Oxford大学やCambridge大学など海外の著名な大学の教科書にBruinsma-Hasegawa説が記載されているものの、日本の高校の生物の教科書では相変わらず Darwin, Boysen-Jensen, Wentらの古典的な実験が図解入りで記載されており、Cholodny-Went説によって光屈性のメカニズムが説明され、大学入試でも出題されている。本研究を通して光屈性および重力屈性の全容が分子レベルから解明されることによって、生物の教科書が改訂・補完されることになれば、学術の面だけでなく教育の面においても極めて重要な意義がある。

研究成果の概要（英文）：The purpose of this study was to elucidate the mechanism of phototropism and gravitropism in plants using MTBI and raphanusanin, which are phototropism and gravitropism-regulated substances. Total syntheses of these tropism-regulated substances was carried out, various derivatives thereof were synthesized, and the structure-activity relationship of these compounds was investigated to identify the structural site important for the expression of activity. In addition, biological activity tests related to various tropism phenomena were conducted using these tropism-regulated substances, and the regulated mechanism was elucidated. Furthermore, using MS imaging, it was elucidated that these tropism-regulated substances were deviated and distributed at the tropic site. From the above, the results support the Bruinsma-Hasegawa theory that the tropism-regulated substances are involved in phototropism and gravitropism.

研究分野：天然物化学

キーワード：光屈性 重力屈性 屈性制御物質 raphanusanin MTBI Bruinsma-Hasegawa説 MSイメージング

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

Bruinsma-Hasegawa 説に基づいて、分子レベルでの光屈性制御物質の作用機構を解明する目的で、ダイコンの光屈性制御物質として見出した 4-methylthio-3-butenyl isothiocyanate (MTBI, 1) や raphanusanin (2) の生合成前駆体である MTBG (3) の全合成を試み、1,4-butanediol を出発原料として 12 行程で MTBG (3) の全合成を達成した<sup>1)</sup>。また、改良型ディファレンシャル・ディスプレイ RT-PCR 法を用いて raphanusanin (2) 誘導性遺伝子をランダムに解析して 4 つの候補遺伝子を同定し、ダイコンの伸長抑制に関与する因子として *RsCSN3* と命名した。化合物 2 処理の場合と同様に、*RsCSN3* 遺伝子の発現は光屈性刺激に対しても実際に伸長抑制が確認される刺激開始から数分以内に増加していた。つまり、この遺伝子は光誘導性の伸長抑制に関与している可能性が示唆された<sup>2)</sup>。さらに、Tissue print 法を用いて調べたところ、光側と影側組織での H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ならびに続くリグニンの偏差分布が観測された。さらに、化合物 1 および 2 を片側投与し、同様に観測した結果、投与側で H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> の偏差分布ならびに続くリグニンの偏差分布が観測された。以上のことから、ダイコン芽生えの光屈性は光側で生成される MTBI (1) および raphanusanin (2) によって制御されていることを明らかにした。一方で、トウモロコシから光屈性制御物質として見出した DIMBOA や MBOA に着目し、トウモロコシ芽生えに投与して屈曲角および H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> の蓄積を比較し、光側と影側組織での H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ならびに続くリグニンの偏差分布を観測した。さらに、ダイコン芽生えならびにトウモロコシ芽生えから重力屈性制御物質を見出してきた。したがって、これまでの結果から、ダイコンやトウモロコシを初めとして種々の植物から光[重力]屈性制御物質が得られるものと考えられ、それらの物質によって制御される光[重力]屈性メカニズムが存在するものと示唆される(図 1)。そのためには、光[重力]屈性制御物質の植物芽生えにおける動態およびそれらに関与する標的分子や遺伝子を見出す必要がある。しかしながら、これらの光屈性および重力屈性制御物質が光側組織または上側組織で生成された後の分子機構については不明であり、これらの屈性現象の全容解明には至っていない。

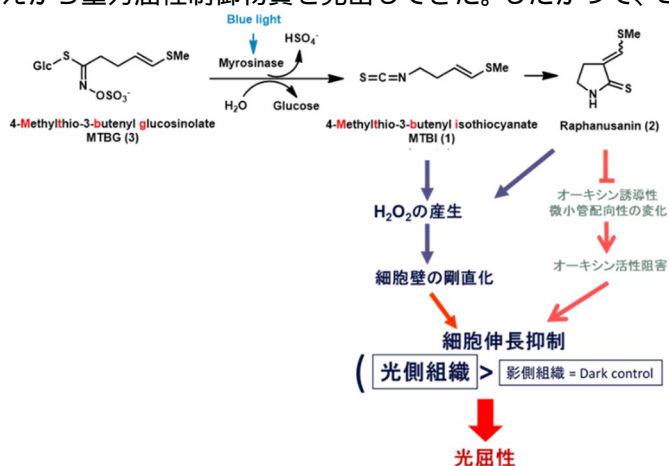


図 1. Bruinsma-Hasegawa 説に基づく光屈性制御物質によるダイコン光屈性メカニズム

### 2. 研究の目的

植物の光[重力]屈性メカニズムはこれまで、光[重力]刺激によるオーキシンの偏差分布によって屈曲が生じるとする Cholodny-Went 説で説明されてきた。一方で、光側[上側]組織で生成される成長抑制物質が光屈性に寄与するとして Bruinsma-Hasegawa 説が新たに提唱されている。すでに、光[重力]屈性制御物質としてダイコンから MTBI (1) および raphanusanin (2) を見出している。そこで本研究では、これらの屈性制御物質によるダイコンの屈性メカニズムを分子レベルで解明することを目的とした。

### 3. 研究の方法

#### (1) MTBI (1) および raphanusanin (2) ならびに類縁体の合成

Thiolane (4, 1.76 g) を窒素雰囲気下で無水 CH<sub>2</sub>Cl<sub>2</sub> に溶解し、0 で MeOTf を滴下し室温で 2.5 時間攪拌した。この反応液を一旦濃縮乾固した後、DMF と NaN<sub>3</sub> を加え、60 で 15.5 時間攪拌し通常の後処理を行い濃縮乾固して化合物 5 (2.51 g) を得た。化合物 5 (1.35 g) を窒素雰囲気下で無水 THF に溶解し、NCS を加え室温にて 2.5 時間攪拌した。これに Et<sub>3</sub>N を加え、80 で 2 時間加熱還流した。シリカゲルカラム (ヘキサン:CHCl<sub>3</sub> = 3:1) で精製し、化合物 6 を E 体および Z 体の混合物として 847 mg (E:Z=7.3:2.7) 得た。化合物 6 (847 mg) を窒素雰囲気下で無水 CHCl<sub>3</sub> に溶解し、Ph<sub>3</sub>P を加え攪拌し、CS<sub>2</sub> を加え、室温にて 3.5 時間攪拌した。セライト濾過してろ液を濃縮乾固して MTBI (1, 368 mg, E:Z=7.1:2.9) を得た。E-MTBI (E-1, 6.2 mg) を窒素雰囲気下で CH<sub>2</sub>Cl<sub>2</sub> に溶解させ、Sauer Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> (200 mg) を加えて、室温で 96 時間反応させた。分取 TLC (ヘキサン:EtOAc=4:1) で精製した後、濃縮乾固して E-raphanusanin (2, 2.6 mg) を得た。

一方で、化合物 5 (235 mg) を窒素雰囲気下で無水 CHCl<sub>3</sub> に溶解し、PPh<sub>3</sub> を加え攪拌し、CS<sub>2</sub> を滴下し、室温にて 3.5 時間攪拌した。反応液を減圧濃縮後、シリカゲルカラム (ヘキサン:CHCl<sub>3</sub>=12:5) で精製した後、濃縮乾固し、化合物 7 (116.8 mg) を得た。また、E-raphanusanin (2, 23.5 mg) を窒素雰囲気下で無水 CH<sub>2</sub>Cl<sub>2</sub> に溶解し、K<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> および、*n*-BuSH を加え、室温にて 24

時間攪拌した。通常の後処理を行った後、シリカゲルカラム(ヘキサン:酢酸エチル=4:1)で分離し、化合物 **8** (10.2 mg) および **9** (3.0 mg) を得た。さらに、*E*-MTBI (*E*-1, 6.7 mg) を窒素雰囲気下で H<sub>2</sub>O:MeOH=1:1 (1 mL) に溶解し、室温で 24 時間攪拌した。メタノールで希釈後、シリカゲル TLC (ヘキサン:EtOAc=2:1) で精製して化合物 **10** (1.7 mg) を得た。

#### (2) 片側投与試験

上記で得られた MTBI (**1**)、raphanusanin (**2**) および類縁体を 50% アセトンに溶解し、終濃度が 2.5 mM となるように調製した。Tween20 を終濃度 0.005% になるように加え、紙ワイパーに調製したサンプル溶液を染み込ませた。紙ワイパーをダイコン芽生えのフックの反対側にピンセットで貼り付け、屈曲変化を経時的に赤外線ビデオカメラで撮影し、屈曲角度を測定した。

#### (3) セクションテスト (抗オーキシン活性試験)

ダイコン芽生えのフック下 1 cm の位置からカミソリで 5 mm の切片を切り出し(セクション)、暗所にて 1 時間超純水中で振盪して内生オーキシンを除去した。リン酸ナトリウム緩衝液が入ったサンプル管に終濃度が 1 μM となるようにインドール酢酸(IAA)およびサンプルを加えた。各サンプル管に 5 本のセクションを入れ、18 時間暗所(25 °C)で振盪培養した。

#### (4) リグニンの蛍光観察

ダイコン芽生えのフック下 1 cm の位置からカミソリで 1 cm のセクションを切り出した。超純水が入ったサンプル管にサンプルを加えた。ポジティブコントロールとして H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> を用いた。各サンプル管にセクションを 5 本入れ、1 時間暗所(25 °C)で振盪培養した後、セクションを液体窒素で凍結させ、OTC コンパウンドに包埋した。クリオスタットを用いてセクションを樹脂ごと輪切りにし、スライドガラスに載せて蛍光顕微鏡を用いて観察した。

#### (5) MS イメージング

下胚軸が約 3.0 cm の長さにそろったダイコン芽生えにフックの背側から光刺激を与え、光刺激開始直後(0分)および 60 分後にフック直下から約 1.5 cm の範囲を切り出した。切り出した下胚軸サンプルは川本法用凍結包埋剤に包埋し、液体窒素で凍結させた。クライオスタットを用いて -20 °C の条件で厚さ 40 μm の輪切り切片および縦切り切片を作製した。切片をインジウムスズ酸化物で被覆したスライドガラスに載せ、各化合物を片側投与したダイコン芽生えも同様の方法で切片を作製した。ダイコン切片の光学像を、スキャナーを用いて獲得した後、スライドガラスを -cyano-4-hydroxycinnamic acid matrix 溶液でコーティングした。nano-PALDI-TOF-MS を使用して分子量 140 ~ 500 の範囲で陽イオンモードにおいて測定した。

### 4. 研究成果

#### (1) MTBI (**1**) および raphanusanin (**2**) ならびに類縁体の合成

ダイコンの光屈性制御物質である MTBI (**1**) を thiolane (**4**) を出発原料として 4 工程で効率よく合成した。また、MTBI (**1**) から raphanusanin (**2**) への変換は酸性アルミナを用いることで穏和な条件で効率良く行うことに成功した(図 2)。MTBI (**1**) の類縁体として、化合物 **5** をイソチオシアネート化することで MTBI (**1**) の二重結合還元体である化合物を得た。Raphanusanin (**2**) の 6 位の SMe 基を OMe 基に誘導した化合物は成長抑制活性が低いことが報告されているため、6 位に S を有する類縁体の合成を試みた。そこで、raphanusanin (**2**) を CH<sub>3</sub>CN に溶解させ、K<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> ならびに *n*-BuSH を加え反応させることで、raphanusanin (**2**) の S-メチル基を S-ブチル化した化合物 **8** およびジチオアセタール体 **9** を得た。また、合成過程で副生成物として得られた raphanusanin (**2**) の OMe 基付加体 **10** も同時に得た。

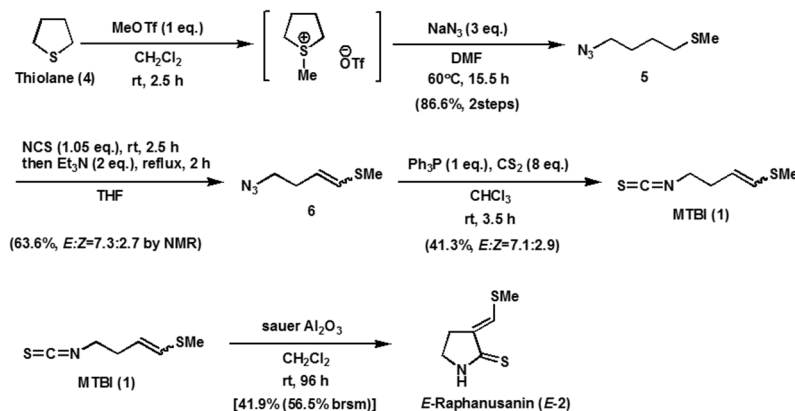


図 2 . MTBI (**1**) および Raphanusanin (**2**) の合成スキーム

## (2) 片側投与試験

片側投与試験の結果、合成で得られた *E*-MTBI (1) および raphanusanin (2) のいずれにおいても投与側への屈曲が観察された(図3)。屈曲は少なくとも投与後30分以内から確認できた。屈曲の度合いは *E*-MTBI (1) と raphanusanin (2) で同程度であったが、興味深いことに MTBI (1) による屈曲は90分以降も維持されたのに対し、raphanusanin (2) による屈曲は一過的であった。一方、50%アセトン溶液のみを投与した芽生えでは屈曲は全く見られなかった。

MTBI (1) の二重結合が飽和となった化合物7でも MTBI (1) と同程度の屈曲誘導がみられた。一方、MTBI (1) のイソチオシアネート構造がアジドとなった化合物6では、屈曲は全く見られなかった(図3上)。一方で、raphanusanin (2) の類縁化合物において、*S*-メチル基を *S*-ブチル化した化合物8およびジチオアセタール体9では raphanusanin (2) と同程度の屈曲がみられたが、*O*-Me 付加体10はほとんど屈曲誘導を示さなかった(図3下)。

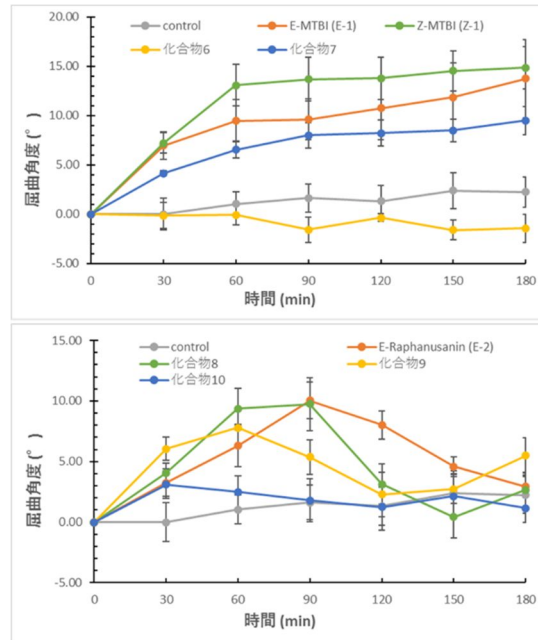


図3. MTBI (1) とその類縁体6および7(上図)および raphanusanin (2) とその類縁体8、9および10(下図)のダイコン芽生えにおける屈曲角度の経時変化

## (3) セクションテスト

ダイコン芽生えから調製したセクションの伸長量を調べた結果、MTBI (1) および raphanusanin (2) はオーキシン存在下で濃度依存的な成長阻害を示した。また、*E*-MTBI (1) はオーキシン存在下だけでなく非存在下においてもセクションの伸長を阻害した。MTBI (1) のZ体(Z-1)および二重結合が飽和となった化合物7はオーキシンの有無に関わらず、MTBI (1) よりも強い成長抑制活性を示した。一方、MTBI (1) のイソチオシアネート構造がアジドになった化合物6では、オーキシンの有無に関わらず伸長阻害を全く示さなかった(図4)。

一方で、raphanusanin (2) の *S*-メチル基を *S*-ブチル化した化合物8は raphanusanin (2) と同様オーキシン存在下で濃度依存的な成長阻害を示した(図5)。ジチオアセタール体9では500 μMでは若干の活性の低下がみられたが、それ以外の濃度では raphanusanin (2) とほぼ同程度の成長抑制活性を示した。*O*-Me 付加体10においては、セクションの伸長はオーキシンの有無に関わらず、伸長阻害はみられなかった。

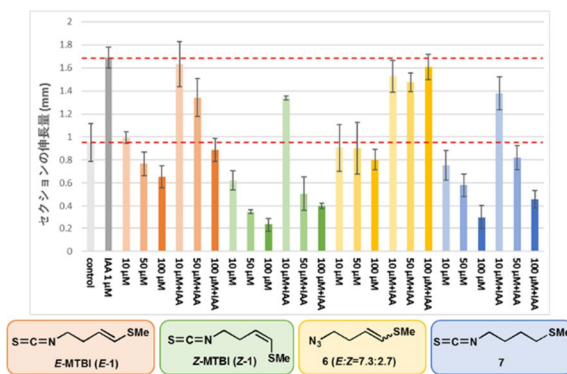


図4. MTBI (1) および Z-1、6 および 7 のダイコン下胚軸のオーキシン存在下におけるセクション伸長阻害

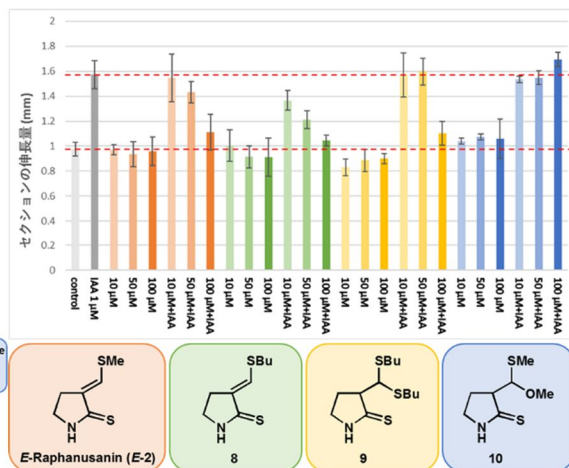


図5. Raphanusanin (2) と類縁化合物のダイコン下胚軸のオーキシン存在下におけるセクション伸長阻害

## (4) リグニンの蛍光観察

過酸化水素水を投与したダイコン芽生えのセクションにおいて、リグニン由来と推定される青い自家蛍光の強度が高まるのが確認できた(図6)。リグニン由来の蛍光は、とくに表皮組織ならびに維管束で観察された。MTBI (1) を投与したセクションにおいても同様に蛍光強度が高

まることが確認できた。一方で、raphanusanin (2)を投与したセクションにおいては自家蛍光の強度はコントロールと同程度であった。

MTBI (1)の二重結合が飽和となった化合物7を投与した植物切片においてMTBI (1)と同程度もしくはそれ以上の蛍光強度を確認できた。一方、イソチオシアネート構造を持たない化合物6では蛍光強度はコントロールと同程度であった。Raphanusanin (2)の類縁体である化合物8、9および10はいずれも化合物2と同様に、コントロールと同程度の蛍光強度であった(図6)。

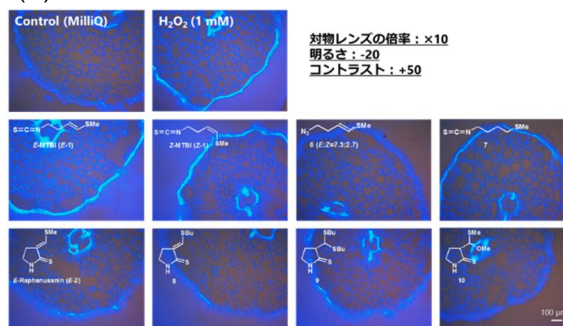


図6. 過酸化水素水および被験化合物処理後のダイコン下胚軸でのリグニンの蓄積(蛍光顕微鏡観察)

### (5) MS イメージング

光照射後のダイコン芽生えの横断面および縦断面のシグナルを測定した。MTBI (1)もしくはraphanusanin (2)、MTBG (3)および IAA の水素イオン付加体のシグナルが検出された。光照射後60分の輪切り切片において IAA ( $m/z=176$ )は断面の全体にわたって増加しており、光側と影側で分布に差はみられなかった。また、光刺激側の表皮および維管束組織に MTBI (1) ( $m/z=160$ )が局在しているのが観察された。一方で MTBG (3) ( $m/z=419$ )は光側組織よりも影側組織に多く局在していた。縦断面において MTBI (1)は胚軸のフックに近い領域に蓄積する様子が観察された。IAA のシグナルも表皮付近で蓄積している様子が観察された(図8)。

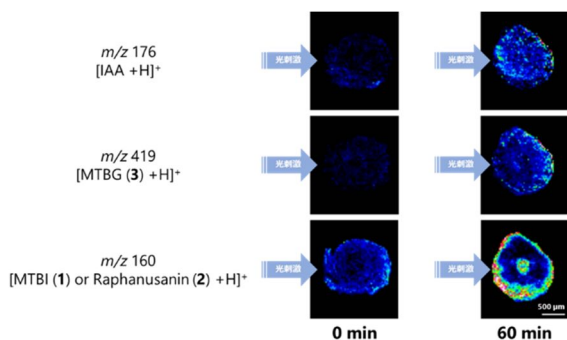


図7. 光刺激開始直後および60分後のダイコン下胚軸の横断面における化合物の局在

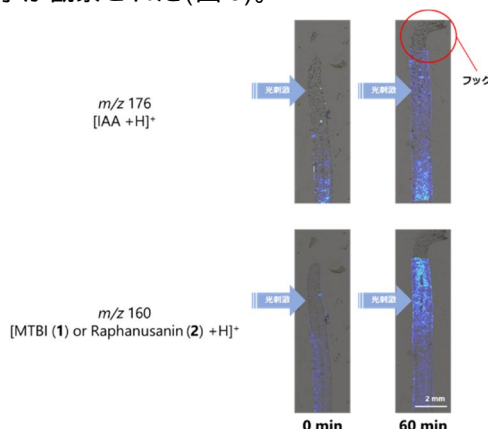


図8. 光刺激開始直後および60分後のダイコン下胚軸の縦断面における化合物の局在

### (6) まとめ

MTBI (1)および raphanusanin(2)の全合成ならびに類縁体を合成し、屈性現象に関わる生物活性評価を行い、活性発現に重要な構造部位の特定を行った。片側投与試験による屈曲誘導活性の評価、セクションテストによる抗オーキシン活性の評価、蛍光顕微鏡を用いたリグニンの定性による細胞壁の剛直化誘導の評価を行った結果、MTBI (1)の活性発現にはイソチオシアネート構造が重要であり、細胞壁の剛直化を引き起こすことで成長抑制を引き起こしている可能性が示唆された。Raphanusanin(2)の活性発現には Sme 基の S 原子や共役二重結合が重要である可能性が示唆され、オーキシン活性の阻害に関与していると考えられる。また、光屈性制御物質の植物体内における局在を観察するために、MS イメージング分析を行った。その結果、光屈性の初期応答においてオーキシンは均等に分布しており、光側組織に MTBI (1)もしくは raphanusanin(2)が顕著に蓄積している様子が観察された<sup>3)</sup>。

光屈性または重力屈性制御物質の偏差分布が広く一般の植物にも認められ、標的分子が明らかになれば、Bruinsma-Hasegawa 説を支持することとなり、これまで Cholodny-Went 説で説明されてきた教科書の記述の訂正、補完につながると考えられ、学術的にも大きな意義があると考えられる。

### < 引用文献 >

- 1) Yamazoe, S.; Hasegawa, K.; Shigemori, H. *Biosci. Biotech. Biochem.* **2009**, *73*, 785-787.
- 2) Moehninsi; Miura, K.; Nakajyo, H.; Yamada, K.; Hasegawa, K.; Shigemori, H. *BMC Plant Biol.* **2010**, *10*, 111-127.
- 3) Noguchi, Y.; Watanabe, R.; Arai, A.; Yamada, K.; Hasegawa, K.; Horinouchi, T.; Watanabe, H.; Shigemori, H. *Tetrahedron Lett.* **2021**, *71*, 153025.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Yoshiki Noguchi, Ryoko Watanabe, Atsushi Arai, Kosumi Yamada, Koji Hasegawa, Taeko Horinouchi, Hidenori Watanabe, Hideyuki Shigemori	4. 巻 71
2. 論文標題 Synthesis and bioactivity of 4-methylthio-3-butenylisothiocyanate and raphanusanin, phototropism-regulating substances of radish hypocotyls	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Tetrahedron Letters	6. 最初と最後の頁 153025 ~ 153025
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.tetlet.2021.153025	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 Hideyuki Shigemori	4. 巻 109
2. 論文標題 Bioactive Compounds Involved in the Life Cycle of Higher Plants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Progress in the Chemistry of Organic Natural Products	6. 最初と最後の頁 385 ~ 413
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/978-3-030-12858-6_2	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 Katsuhiko Shiono, Shu Taira	4. 巻 0
2. 論文標題 Imaging of Multiple Plant Hormones in Roots of Rice ( <i>Oryza sativa</i> ) Using Nanoparticle-Assisted Laser Desorption/Ionization Mass Spectrometry	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Agricultural and Food Chemistry	6. 最初と最後の頁 6770-6775
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1021/acs.jafc.0c00749	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 -

〔学会発表〕 計11件（うち招待講演 1件/うち国際学会 1件）

1. 発表者名 市川 絵梨、繁森 英幸、山田 小須弥
2. 発表標題 ライムギ幼葉鞘の屈性現象における屈性制御物質の役割
3. 学会等名 植物化学調節学会第55回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 野口 美輝、渡邊 諒子、渡邊 秀典、山田 小須弥、繁森 英幸
2. 発表標題 光屈性制御物質を用いたダイコン光屈性メカニズムの生物有機化学的研究
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 野口美輝、渡邊諒子、荒井厚志、堀之内妙子、渡邊秀典、繁森英幸
2. 発表標題 ダイコン光屈性制御物質Raphanusanin類の構造活性相関
3. 学会等名 新規素材探索研究会第18回セミナー
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野口美輝、渡邊諒子、荒井厚志、堀之内妙子、渡邊秀典、山田小須弥、繁森英幸
2. 発表標題 ダイコン光屈性制御物質の構造活性相関
3. 学会等名 日本農芸化学会関東支部2019年度支部大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西久保はるか、山田小須弥、長谷川宏司、Jander Georg、繁森英幸
2. 発表標題 ベンゾキサジノイドによるトウモロコシ芽生えの光屈性・重力屈性メカニズムの解明
3. 学会等名 日本農芸化学会関東支部2019年度支部大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西久保はるか、山田小須弥、長谷川宏司、Jander Georg、繁森英幸
2. 発表標題 ベンゾキサジノイド化合物によるトウモロコシ芽生えの光屈性・重力屈性メカニズムの解明
3. 学会等名 第61回天然有機化合物討論会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西久保はるか、山田小須弥、Jander Georg、繁森英幸
2. 発表標題 トウモロコシの光屈性・重力屈性におけるベンゾキサジノイド化合物の役割
3. 学会等名 植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野口美輝、渡邊諒子、荒井厚志、堀之内妙子、渡邊秀典、山田小須弥、繁森英幸
2. 発表標題 光屈性制御物質を用いたダイコン光屈性制御機構の解明
3. 学会等名 植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 市川絵梨、繁森英幸、山田小須弥
2. 発表標題 ライムギ幼葉鞘における屈性制御物質の構造と機能
3. 学会等名 植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 繁森英幸
2. 発表標題 植物の知恵－その謎解き－
3. 学会等名 理研シンポジウム 高磁場・高感度NMR利活用促進のための天然物分野シンポジウム2019 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 H. Shigemori, Y. Noguchi, R. Watanabe, S. Yamazoe, H. Watanabe, K. Yamada, and K. Hasegawa
2. 発表標題 Elucidation of the Mechanism of Bioactive Substances involved in Tropisms of Radish Hypocotyls
3. 学会等名 2021 International Chemical Congress of Pacific Basin Societies (国際学会)
4. 発表年 2021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	平 修 (Taira Shu)  (30416672)	福島大学・食農学類・教授  (11601)	

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