

令和 5 年 6 月 21 日現在

機関番号：14603

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K05958

研究課題名(和文) 発酵食品の伝統的製法における酵母の共生を司る分子基盤とその意義の解明

研究課題名(英文) Molecular basis and significance of yeast symbiosis in traditional food fermentation processes

研究代表者

渡辺 大輔 (Watanabe, Daisuke)

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・准教授

研究者番号：30527148

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：ワインの自然発酵における微生物共生では、ワイン酵母がブドウ果実から自発的にアルコール発酵を行うためには、周囲の環境などからブドウ果皮に付着することと、ブドウ果皮常在菌による植物表層由来成分の分解・消費を介してブドウ果実内部の糖分にアクセスすることが鍵を握ることを実験的に明らかにした。清酒の生もと造りにおける微生物共生では、生もとと乳酸菌による酵母の炭素代謝改変のための標的因子として、Cyc8p-Tup1p複合体を有力な候補として同定し、アルコール発酵の調節を介した清酒醸造の最適化に関する知見を得た。いずれも、発酵食品の伝統的製法における酵母と他の微生物との共生を司る新規因子の解明を達成した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究における発見は、食品発酵の起源や成り立ちを考える上で重要な示唆を与えるものです。従来は、発酵原料と発酵微生物の2者の関係に注目し研究が行われてきましたが、本研究により、発酵過程において存在する常在菌との3者間相互作用を解析する意義が示されました。さらにこのように複雑な微生物共生の鍵を握る分子基盤を解明したことで、今後の本分野の研究の発展にも波及効果を及ぼします。異なる生物間の相互作用によって生み出される発酵食品とは、人類が長年の歴史をかけて編み出してきた生態系であるとも言えます。本研究成果は、発酵食品に限らず自然界における様々な微生物生態系の構築原理の解明にも貢献することが期待されます。

研究成果の概要(英文)：Microbial symbiosis in spontaneous fermentation of wine: We experimentally clarified the keys to spontaneous alcoholic fermentation from grape berries by wine yeast. Wine yeast exogenetically attaches to the grape skins from the surrounding environment and accesses to the sugars inside the grape berries through the degradation and consumption of plant surface-derived components by grape-skin inhabiting microorganisms. Microbial symbiosis in traditional sake brewing: We identified the Cyc8p-Tup1p complex as a promising candidate target factor for the modification of yeast carbon metabolism by "kimoto" lactic acid bacteria. This provides insight into the optimization of the traditional sake brewing method through the regulation of alcohol fermentation. In both projects, we successfully achieved the elucidation of novel factors controlling the symbiosis between yeasts and other microorganisms during traditional food fermentation.

研究分野：応用微生物学

キーワード：発酵食品 微生物共生 酵母 アルコール発酵 ブドウ果皮常在菌 -ヒドロキシ脂肪酸 生もと乳酸菌 Cyc8p-Tup1p複合体

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。

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

微生物学は、微生物の単離と純粋培養を基盤技術として発展し、その結果、個々の微生物種の性質や動態が明らかにされてきた。しかしながら、単独の微生物種だけが純粋培養されるような条件は、実験室外では極めて稀である。本申請者は、多様な環境中の微生物共生に対する理解を深めない限り、自然界におけるありのままの微生物生態の全容解明は困難である、という問題意識を抱いている。近年、自然環境や腸内環境における微生物叢の研究が盛んであるが、発酵食品の伝統的な製造工程（ワインの自然発酵、清酒の生酛造りなど）も、典型的な微生物共生の場として知られる（図1）。主要な発酵微生物であり、アルコールや香味成分の生成に必須な酵母に着目すると、原材料植物や他の微生物との共生を通して微生物叢が変遷し、生育しやすい環境が生み出されていく、という現象自体に関する解析は進んでいる。ところが、このような発酵環境の形成において、酵母と原材料植物または他の微生物との共生を司る分子基盤は、ほぼ未知である。この点を明らかにしなければ、発酵食品における微生物共生の意義についても、正確に理解することはできない。



図1 発酵環境中における酵母と原材料植物または他の微生物との共生の例

本研究の学術的「問い」は、微生物がなぜそこに存在し、微生物叢がなぜ遷移していくのか、という点である。特定の環境において決まった微生物が決まった順序で生育するためには、その環境への適応を積極的に促進する因子が存在するはずである。発酵食品の伝統的な製造工程における酵母をモデルとして、共生を司る因子の同定と機能解析を通してこの問いに答えることにより、ミクロな分子メカニズムがマクロな生態系を構築する、自然の摂理の一端を明らかにしたい。

### 2. 研究の目的

本研究では、発酵環境における原材料植物または他種の微生物との共生を担う酵母因子を同定し、それらの機能と発現調節を解析することによって、発酵食品の伝統的製法における酵母の共生メカニズムを分子レベルで明らかにし、その意義を解明することを目的とする。

発酵食品中にどのような微生物叢が存在し、どのように遷移するのかについて、近年、メタゲノム解析を中心とした現象レベルでの研究が進んでいる。しかし、そのような現象が「なぜ」引き起こされるのかという根源的な問いに答えられない。本研究は、発酵食品に関する酵母研究において先導的な役割を果たしている本申請者が、このような現状を打破すべく、分子生物学・細胞生物学的手法を駆使して発酵食品の起源に関する謎を解明しようとする、独自性の高いチャレンジングな研究である。また、本研究により得られる知見を自然環境や腸内環境などでの研究成果と比較することにより、汎用性の高い因子と、発酵環境に特化した新規性の高い因子の存在が示される。したがって、本研究の進展により、微生物共生メカニズムの共通性と多様性を明らかにし、微生物生態学の全体像を俯瞰することが可能となる。さらに、発酵食品における微生物の存在意義が再認識され、微生物共生を基盤とする伝統的製法によって造られる発酵食品の付加価値を高めることにもつながる。

### 3. 研究の方法

本研究では、酵母が、原材料植物や他種の微生物との共生を通して発酵環境中に適応していく分子基盤とその意義への理解を深めるために、(1)共生に関与する酵母因子を同定し、(2)発現調節を解析すると共に、(3)その改変による発酵環境への影響を明らかにする。(1)では、発酵食品の伝統的製法における共生を模した共培養実験系を構築し、関与する酵母因子を決定する。物理的相互作用、化学的相互作用、代謝レベルでの各相互作用における酵母因子の機能を解明していく。(2)では、酵母因子が発酵環境において機能する時期や条件に関するダイナミクスを解析することで、原材料植物や他の微生物と共生する酵母の能力が、いつ、どのようにして生み出されるのかを明らかにする。(3)では、酵母因子の発酵への効果を *in vivo* で解析する。成分や微生物叢の変化をメタボローム解析およびメタゲノム解析により明らかにする。得られたデータを統合的に解析し、微生物代謝や微生物叢の遷移における各酵母因子の意義を明らかにする。

以上の(1)~(3)により、発酵環境において酵母がどのように原材料植物や他の微生物と共生するのかに関する分子基盤を明らかにした上で、その上流(共生調節メカニズム)と下流(発酵食品製造における意義)を包括する全体像の理解を目指す。その結果、発酵食品における微生物共生の重要性が示され、酵母の機能性・有用性を高めるためのプレイクスルーとなる知見を得る。

#### 4. 研究成果

##### (1) ワインの自然発酵における微生物共生<sup>1)</sup>

ワインの起源では、ブドウ果皮に存在する微生物がアルコール発酵を担ったという通説が長年にわたり信じられてきた。本研究では、食用、ワイン用のブドウから、果汁、洗浄液、集積培養液を調製し、クロラムフェニコール(抗細菌用抗生物質)を添加した寒天培地上で生育させることにより、多数の酵母様コロニーを取得した(図2)。rRNA 遺伝子間の ITS 領域のシーケンス解析の結果、酵母様真菌として知られる *Aureobasidium pullulans*をはじめ、担子菌酵母、子囊菌酵母を含む80以上のブドウ果皮常在菌の種を同定した。一方、アルコール発酵力の高いワイン酵母として知られる *Saccharomyces cerevisiae* やその近縁種は検出されず、単離されたブドウ果皮常在菌はいずれも顕著なアルコール発酵性を示さなかった(図3)。

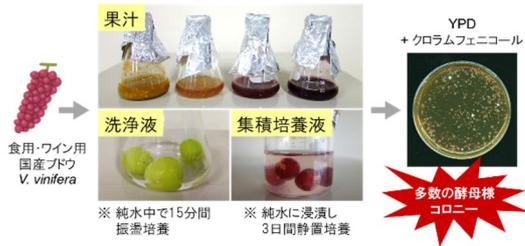


図2 ブドウ果皮常在菌の単離

ワインの起源では成熟の進んだブドウ果実を用いてワインが製造された可能性も考えられる。そこでブドウを長期間貯蔵しレーズンへと変化する過程におけるメタゲノム解析を実施したが、単離実験の結果と矛盾なく、*Saccharomyces* 属の酵母は検出されなかった。ブドウ果皮にあらかじめ *S. cerevisiae* を植菌すると *S. cerevisiae* を含む Saccharomycetaceae 科および近縁の Saccharomycodaceae 科の酵母の優占度が上昇することを見出した(図4)。以上の結果から、従来の通説を覆し、ワイン酵母は健全なブドウ果皮に常在していないことが明らかとなった。周囲の環境などから虫や風によってブドウ果皮に運ばれた *S. cerevisiae* が、自身や近縁種の酵母の適応を促進するというモデルを構築した。

なぜ、ワイン酵母はブドウ果皮に常在できないのだろうか。ブドウ果実は他の多くの陸上植物の地上部と同様に、頑丈な細胞壁を持つ果皮と最外殻のクチクラ層(脂質ポリマー)によって保護されている。これらの植物細胞表層成分に対する作用について、ブドウ果皮常在菌の代表である *A. pullulans* と、ワイン酵母 *S. cerevisiae* との比較を行った。植物細胞壁の主要構成成分であるセルロースやペクチンに対して *A. pullulans* は分解性を有することがわかった。*A. pullulans* の培養上清はクチクラ層の成分を模したポリカプロラクトンに対しても顕著な分解性を示した(図5)。さらに *A. pullulans* は、これらの分解産物であるセロピオース(セルロース由来)、ガラクトuron酸(ペクチン由来)、 $\omega$ -ヒドロキシ脂肪酸(クチクラ層由来)を単一の炭素源とする最少培地中で良好な生育を示した(図6)。このような作用は *S. cerevisiae* には認められないものであり、ブドウ果皮に常在するためにはブドウ果皮の表層成分の分解・利用が必須であると示唆された。このうち特に、 $\omega$ -ヒドロキシ脂肪酸を利用して生育できる微生物は本研究により初めて見出されたものであり、植物の最外殻を標的として相互作用する微生物の新規なメルクマールとして有望と期待される。

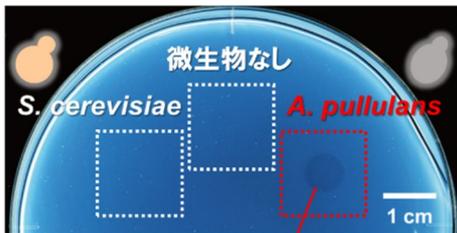


図5 培養上清を用いたポリカプロラクトン分解試験

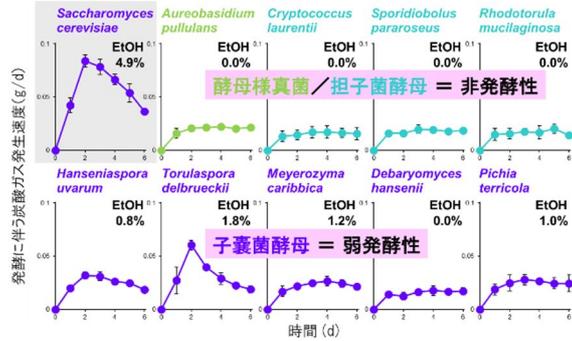


図3 *S. cerevisiae* (左上) およびブドウ果皮常在菌の発酵試験 (YNB+グルコース 10%)

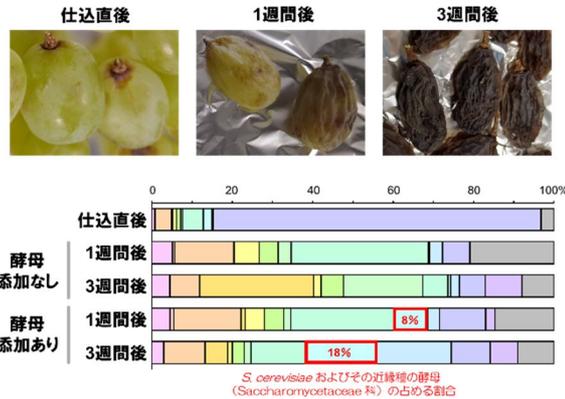


図4 ブドウからレーズンへの変化の過程におけるメタゲノム解析

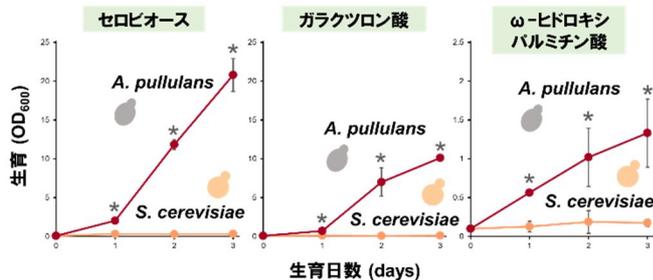


図6 植物表層由来成分を単一炭素源とした生育試験

以上の結果から、高いアルコール発酵力を有し、植物表層由来成分に作用しないワイン酵母 (*S. cerevisiae* またはその近縁種) と、アルコール発酵力が低く、植物表層由来成分に対する多様な分解・資化性を示すブドウ果皮常在菌 (*A. pullulans* など) を明確に区別できることが明らかになった。そこで2種類の微生物を混合培養しアルコール発酵への影響を調べた(図7)。まず、グルコースを最少培地に添加した条件での二酸化炭素発生速度を調べた結果、*S. cerevisiae* は高い発酵性を示したのに対し、*A. pullulans* はほとんど発酵性を示さなかった。2種の微生物を混合培養すると、*S. cerevisiae* 単独の場合と同程度の二酸化炭素発生速度を示し、*A. pullulans* の効果は認められなかった。次に、最少培地にグルコースの代わりに傷のない健全なブドウ果実を添加した条件での二酸化炭素発生速度を調べた結果、*S. cerevisiae* はグルコースを用いた場合と比べてアルコール発酵の立ち上がりが遅延することがわかった。*A. pullulans* はほとんど発酵性を示さないが、*S. cerevisiae* と混合培養すると、*S. cerevisiae* 単独の場合と比べて顕著に高い二酸化炭素発生速度を示すことを見出した。以上の結果から、*S. cerevisiae* がブドウ果実内部の糖分にアクセスしてアルコール発酵を行う上で、植物表層の細胞壁やクチクラ層が障壁となっている可能性が示唆された。*A. pullulans* 自身はアルコール発酵性を有さないが、細胞壁やクチクラ層を分解して消費する能力を介して *S. cerevisiae* の糖分へのアクセスを促進しアルコール発酵に貢献していると考えられる(図8)。

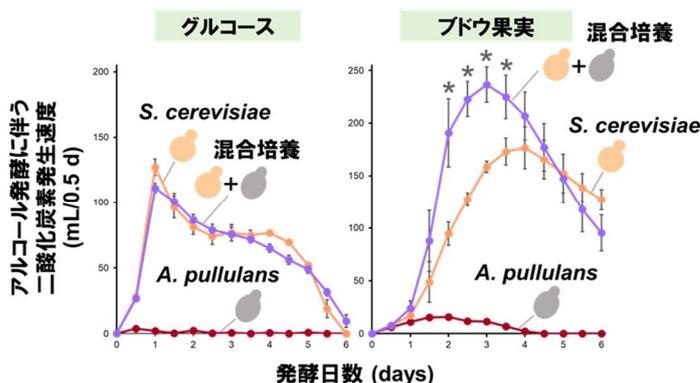


図7 ワインの自発的な発酵プロセスを模した発酵試験

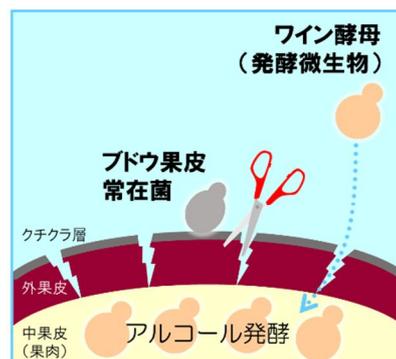


図8 ワインの起源において想定される微生物間相互作用

本研究により、ワイン酵母の起源に関する従来の通説とは異なり、「ブドウ果皮には元々ワイン酵母が存在しない」ことが明らかになった。またその理由として、ワイン酵母はブドウ果皮常在菌とは異なり、植物表層の細胞壁やクチクラ層を分解し、その分解産物を自らのエネルギーに変換する能力を持たないことを突き止めた。ワイン酵母がブドウ果実から自発的にアルコール発酵を行うためには、周囲の環境などからブドウ果皮に付着すること、ブドウ果皮常在菌のサポートによりブドウ果実内部の糖分にアクセスすることが鍵を握ることを実験的に解明した。

## (2) 清酒の生醸造りにおける微生物共生<sup>2)</sup>

清酒の伝統的製法である生醸造りでは、乳酸菌との共存によって酵母の炭素代謝様式が変化し、死滅率が低下するという微生物共生現象を以前に明らかにしていた<sup>3-6)</sup>。酵母 *S. cerevisiae* とは、生育環境中にグルコースが存在すると、グルコース以外の炭素源の利用に関連する遺伝子の発現を抑制し(グルコース抑制)、グルコース利用に関する「スペシャリスト」的な性質を示す微生物である。グルコースとは解糖系/アルコール発酵の基質であり、様々な炭素源が混合した環境であってもグルコースを選択的に利用できる特性は酵母の高いエネルギー獲得能力ひいては生存能力に直結する。ところが、生醸乳酸菌を共存させることにより酵母の代謝調節が改変され、グルコースが存在しているにもかかわらず他の炭素源を利用する「ジェネラリスト」的な性質へと変化することが明らかになった。元々の「スペシャリスト」的な清酒酵母 (*[gar]*株) と「ジェネラリスト」的に変化した清酒酵母 (*[GAR<sup>+</sup>]*株) を用いて、グルコースのみを単一の炭素源とする条件およびグルコースと非グルコースの炭素源(スクロース)を混合した条件における発酵速度を測定した(図9)。その結果、グルコースのみを単一の炭素源とする条件においてのみ *[GAR<sup>+</sup>]*株が顕著な発酵遅延を示すことを明らかにした。

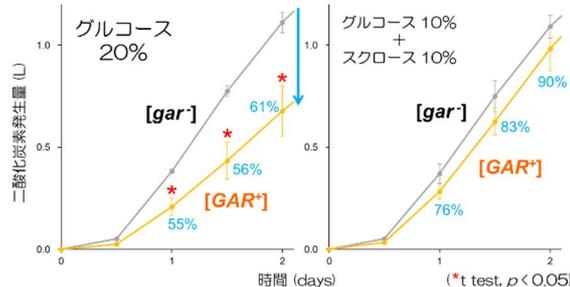


図9 炭素源の異なる条件における清酒酵母 *[GAR<sup>+</sup>]* 株の発酵試験

このことから、*[GAR<sup>+</sup>]*株とはグルコースへの応答に欠損を示すことが最大の特徴であると考えた。*[gar]*株から *[GAR<sup>+</sup>]*株への変化の鍵を握る因子を明らかにするために、酵母により代謝されないグルコースアナログであるグルコサミンの添加による遺伝子発現の変化を RNA-seq 解析により調べた(図10)。遺伝子発現パターンに顕著な差が見られたグループは以下の3つであっ

た。グルコース以外の炭素源（スクロース、マルトース、エタノール）の利用に関連する遺伝子、グルコースの細胞内への取込みを行うヘキソーストランスポーターをコードする遺伝子のうち、恒常的発現型の *HXT1* 以外の遺伝子、浸透圧ストレス応答などに関与する Hog1p シグナル伝達経路の標的遺伝子。これら 3 つのグループの遺伝子の発現調節において、Cyc8p-Tup1p 複合体と呼ばれる転写調節因子が共通に関与する点に着目した。Cyc8p-Tup1p 複合体は、グルコース応答に加え、浸透圧、酸素、DNA 損傷、性分化などに関する多数の遺伝子の発現をグローバルに制御しており、転写誘導・転写抑制のいずれに働く場合もあることが報告されている。また、構成因子である Cyc8p および Tup1p のいずれも、[GAR<sup>+</sup>]株の形質発現に関与すると推定されるプリオンタンパク質に広く認められる Q リッチドメインを有している（図 11）。さらに、Cyc8p 欠損株を用いて、グルコースのみを単一の炭素源とする条件およびグルコースと非グルコースの炭素源（スクロース）を混合した条件における発酵速度を測定した結果、グルコースのみを単一の炭素源とする条件においてのみ顕著な発酵遅延を示すことを明らかにした（図 12）。これは、[GAR<sup>+</sup>]株での表現型と合致していた。

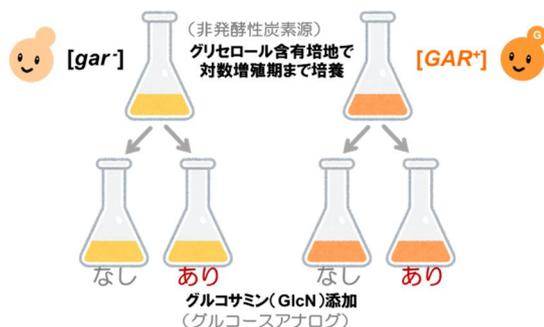


図 10 RNA-seq 解析の概要

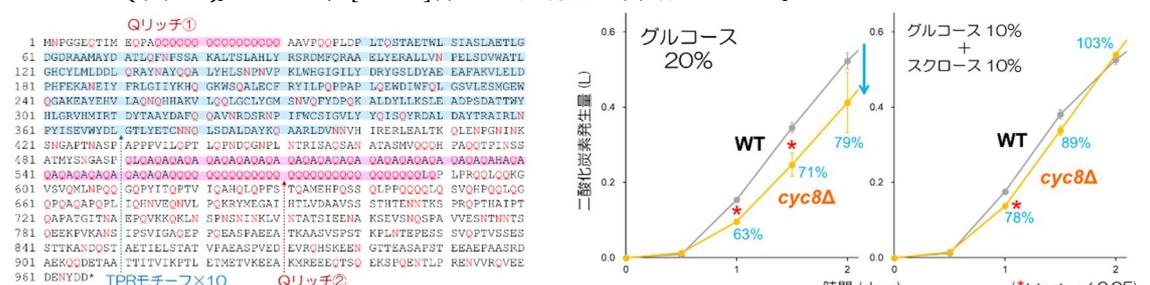


図 11 Cyc8p のドメイン構造

本研究を通して、生醗乳酸菌による酵母の炭素代謝改変のための標的因子として、Cyc8p-Tup1p 複合体が有力な候補と考えられることがわかった。生醗乳酸菌が酵母と共存すると、Cyc8p-Tup1p 複合体の構造変化によりプリオンが形成され、本来の遺伝子発現調節機能に欠損が生じ、アルコール発酵が抑制される。グルコース消費やエタノール生産の低下は、酵母と共存する微生物にとっては生存に有利に働く。生醗造りにおいて乳酸菌が存在するのは酒母に限定されており、しかも酒母の末期には酵母が生産するエタノールによって乳酸菌は死滅する。したがって酵母の炭素代謝の「ジェネラリスト」化が起こるのは酒母のみであり、後に続く清酒もろみの発酵では、乳酸菌の作用を受けない酵母は「スペシャリスト」に戻る。酒母では、酵母を生きたまま大量に培養することが重要なのであり、エタノール生産を目的とはしていない。乳酸菌の働きにより酵母を「ジェネラリスト」化することでアルコール発酵を抑制し、酵母の死滅率を低く抑えることがメリットとなる。一方、清酒もろみでは、原料米からいかに多くのエタノールを生産するか、すなわちアルコール発酵の効率が肝要となる。乳酸菌の不在により酵母が「スペシャリスト」に戻る方がメリットを得られる。人類は長年にわたる清酒醸造の歴史の中で、酵母と乳酸菌の性質を最大限に活用し、製造効率を最適化してきた。本研究により微生物間相互作用という観点からその理由の一端を解き明かすことができた。

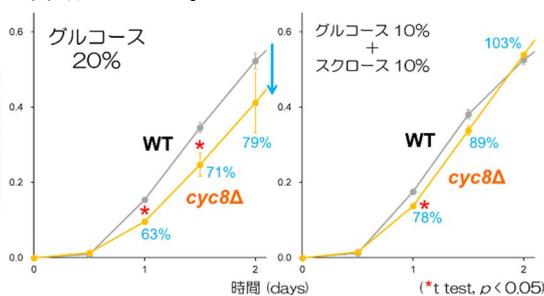


図 12 炭素源の異なる条件における実験室酵母 Cyc8p 欠損株の発酵試験

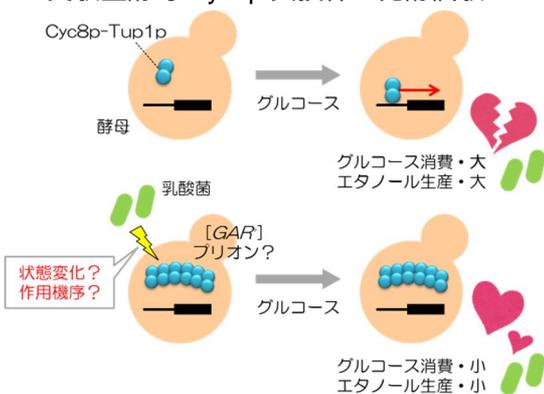


図 13 Cyc8p-Tup1p 複合体を介した酵母-乳酸菌間共生のモデル

< 引用文献 >

- 1) Watanabe & Hashimoto; Adaptation of yeast *Saccharomyces cerevisiae* to grape-skin environment. *Sci. Rep.* **13**, 9279 (2023)
- 2) Watanabe *et al.*; Spontaneous attenuation of alcoholic fermentation via the Cyc8p-Tup1p complex of *Saccharomyces cerevisiae*. *Int. J. Mol. Sci.* (in press)
- 3) Watanabe *et al.*; Metabolic switching of sake yeast by kimoto lactic acid bacteria through the [GAR<sup>+</sup>] non-genetic element. *J. Biosci. Bioeng.* **126**, 624-629 (2018)
- 4) Watanabe & Takagi; Yeast prion-based metabolic reprogramming induced by bacteria in fermented foods. *FEMS Yeast Res.* **19**, foz061 (2019)
- 5) 渡辺大輔; 清酒酵母のアルコール発酵と細胞質遺伝因子. 「発酵・醸造食品の最前線 II」 pp. 75-81. シーエムシー出版 (2022)
- 6) 渡辺大輔; 清酒酵母の共生とアルコール発酵. 温故知新 (in press)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 2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 Daisuke Watanabe and Wataru Hashimoto	4. 巻 13
2. 論文標題 Adaptation of yeast <i>Saccharomyces cerevisiae</i> to grape-skin environment.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 9279
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-023-35734-z	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 Daisuke Watanabe, Maika Kumano, Yukiko Sugimoto, and Hiroshi Takagi	4. 巻 -
2. 論文標題 Spontaneous attenuation of alcoholic fermentation via the Cyc8p-Tup1p complex of <i>Saccharomyces cerevisiae</i> .	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	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） なし	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 渡辺大輔	4. 巻 -
2. 論文標題 清酒酵母の共生とアルコール発酵	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 温故知新	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） 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 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 渡辺 大輔, 橋本 渉
2. 発表標題 ブドウ果皮に由来する酵母様真菌 <i>Aureobasidium pullulans</i> の炭素代謝特性
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第53回研究報告会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 渡辺 大輔, 橋本 渉
2. 発表標題 ブドウ果皮共生菌によるワインの自然発酵促進
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 渡辺大輔, 川島幹也, 吉岡直哉, 杉本幸子, 高木博史
2. 発表標題 酵母のアルコール発酵を制御するシグナル伝達・代謝経路
3. 学会等名 日本農芸化学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 岩本明歩, 高木博史, 渡辺大輔
2. 発表標題 植物クチクラ層に常在する微生物の脂肪酸特異的な生態系
3. 学会等名 2022年度日本農芸化学会関西支部大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 美馬未紗希, 高木健一, 吉岡直哉, 高木博史, 渡辺大輔
2. 発表標題 酵母ゲノムワイド解析から見出したリン酸応答による新規アルコール発酵調節
3. 学会等名 2022年度日本農芸化学会関西支部大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡辺大輔, 杉本幸子, 高木博史
2. 発表標題 乳酸菌との共存による酵母の代謝変化を引き起こすメカニズムの探索
3. 学会等名 令和4年度日本醸造学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 岩本明歩, 高木博史, 渡辺大輔
2. 発表標題 植物クチクラ層に常在する微生物の脂肪酸特異的な生態系
3. 学会等名 第39回イーストワークショップ
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 美馬未紗希, 高木健一, 吉岡直哉, 高木博史, 渡辺大輔
2. 発表標題 酵母ゲノムワイド解析から見出したリン酸応答による新規アルコール発酵調節
3. 学会等名 第39回イーストワークショップ
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡辺大輔
2. 発表標題 微生物間相互作用の観点から再考するアルコール発酵の意義
3. 学会等名 日本農芸化学会2023年度大会(招待講演)
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 渡辺大輔	4. 発行年 2022年
2. 出版社 シーエムシー出版	5. 総ページ数 296
3. 書名 「発酵・醸造食品の最前線II」2-2. 清酒酵母のアルコール発酵と細胞質遺伝因子	

〔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	橋本 渉 (Hashimoto Wataru) (30273519)	京都大学・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
---------	---------