

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 6月 5日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2010 ~ 2012

課題番号：22380013

 研究課題名（和文）根系の可塑的応答能力強化によるイネの土壤水分変動ストレス耐性の確立  
 研究課題名（英文）Establishment of resistance to stresses caused by soil moisture fluctuation through strengthening the ability of plastic response ability of root system in rice

研究代表者

山内 章 (YAMAUCHI AKIRA)

名古屋大学・生命農学研究科・教授

研究者番号：30230303

研究成果の概要（和文）：本研究は、表現型の可塑性として知られている、環境の変化に応答してその発育を変化させる能力の、乾燥や土壤水分変動ストレスに対する作物の適応における機能的役割を明らかにすることを目的とした。日本晴/カサラス由来の染色体断片置換系統群、IR64の準同質遺伝子系統群、農業生物資源ジーンバンク(NIAS)世界のイネコアコレクション6、OryzaSNP Panel、DRS (drought resistant lines、フィリピンイネ研究所育成系統)、NERICA数品種を供試し、一連の実験を行った。形質・機能評価には、根箱法、傾斜円筒法、line source sprinkler法、傾斜圃場法を用いた。これらの実験結果は、一貫して、深根性に加えて、可塑性が水ストレスに対する適応に重要な機能的役割を果たしていることを示した。乾燥ストレスに対しては、根系全体が示す発育的可塑性が、また乾燥と嫌気の繰り返ストレスに対しては、側根発育ならびに通気組織形成に関わる可塑性が重要であることを見出した。さらに、それらの可塑性が、水ストレス条件での水吸収の促進を介して乾物生産に貢献することを定量的に示した。

研究成果の概要（英文）：This study aimed to examine the functional roles of the ability of the plant to change its development as environmental conditions change, which is known as phenotypic plasticity in crop adaptation to water stress such as drought as well as soil moisture fluctuation stress, and. We conducted a series of experiments to evaluate the functional roles of root plasticity by using various accessions/populations such as OryzaSNP germplasm set, chromosome segment substitution lines (CSSL) derived from Nipponbare and Kasalath cross, IR 64 INLs and a few promising genotypes for stress tolerance including NERICA (New Rice for Africa that is an interspecific cross between *Oryza sativa* and *Oryza glaberrima*). We used the rootbox-pinboard method, slant tube method, experimental bed installed with line source sprinkler system that can create gradient in drought stress intensities, and sloping bed that can create increasing rooting depths under field conditions for phenotyping root traits. These results consistently showed that in addition to deep roots, the plastic development of the root system is a key trait for plant adaptation to water stress. We also found that the plasticity in development of the entire root system is important in response to progressive drought, while that in lateral root development and aerenchyma formation is important in response to transient drought and O<sub>2</sub> deficient conditions. We quantitatively showed the contributions of root plasticity to dry matter production through enhanced water uptake under water stress.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	6,400,000	1,920,000	8,320,000
2011年度	4,100,000	1,230,000	5,330,000
2012年度	3,700,000	1,110,000	4,810,000
総計	14,200,000	4,260,000	18,460,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農学、作物学・雑草学

キーワード：土壌ストレス、変動ストレス、コアコレクション、可塑性、根、QTL、  
染色体部分置換系統群、天水田

### 1. 研究開始当初の背景

イネの耐旱性の強化は焦眉の課題であるが、これまでに大きな成果は挙がっていない。その主要な理由は、これまでの研究では、対象とする栽培環境における乾燥ストレス要因の性質と強度が正確に把握されずに、現実には起こりえない、しかし結果が明解に出るような処理条件を設定して選抜や実験が行われてきたので、作物の耐旱性にとって重要な形質を追いかけられていることにある可能性が強いと考えた。

それまでは、根の重要性 (deep root (深根性)、thick root (太い根)、strong penetration ability (硬い土壌の貫通能力)) が指摘されてきたが、これらに加えて、可塑性が、耐旱性にとっての重要形質であることを証明されつつあった。また実際の天水田圃場や節水栽培圃場で起きている嫌気と乾燥との間の変動条件は、単なる乾燥、あるいは嫌気ストレスとは比べものにならないほど、厳しいストレス要因として働いていることが、明らかになりつつあった。

### 2. 研究の目的

本研究では、これまで、イネの耐旱性関連形質としてはほとんど注目されてこなかった、動的形質である根の可塑性に焦点を当て、複数の異なる供試材料と実際の栽培圃場で起こりうる広範な土壌水分ストレス条件における実験を重ね、可塑性はイネの耐旱性にとって確実に有効な形質であることを証明する。また、それは、養水分吸収能の促進を通じて、光合成、乾物生産、収量形成に貢献している実態を明らかにする。さらに、この形質を制御している染色体領域を特定し、可塑的反応に関わる遺伝子座の機能を明らかにし、可塑性強化による耐旱性品種育成のための基盤を確立する。

### 3. 研究の方法

(1) 乾燥ストレス条件で発揮される可塑性

日本晴/カサラス由来の染色体断片置換系統群、農業生物資源ジーンバンク (NIAS) 世界のイネコアコレクション69品種ならびに、OryzaSNP Panel 2.0品種、DRS (drought resistant lines、フィリピンイネ研究所育成系統) 12系統を用い、Line source sprinkler 法ならびに傾斜フィールド法によって、発育諸パラメータ、葉身水ポテンシ

ヤル、気孔伝導度、光合成速度、乾物重、収量の測定により、根系の発育的可塑性と、地上部の成長反応収量との定量的関係を調べた。

(2) 土壌水分変動条件で発揮される可塑性  
上記の日本晴/カサラス由来の染色体断片置換系統群を供試し、圃場ならびに根箱法を用いて、実験的に土壌水分変動条件を作り出し、(1)と同様な形質・機能評価を実施した。

(3) 天水田条件で発揮される可塑性

IR64の準同質遺伝子系統群 (NILs) を用いて、天水田圃場において、地上部の生育及び根系の発育を精査し、また、ガラス室内で傾斜円筒法によって、乾燥ストレスならびに再灌水に対する根系発育反応を非破壊連続的に追跡し、水吸収量と乾物生産に対する貢献度を定量的に評価した。

(4) 乾燥ストレス × 窒素施用量 相互作用が可塑性発揮に及ぼす影響

上述の Line source sprinkler 実験圃場において、乾燥ストレスに対して根系が発揮する可塑性が大きい系統 50 番と日本晴、NERICA1 と 4 を生育させ、地上部ならびに根系の発育反応を精査し、乾燥ストレスに対して根が発揮する可塑性に及ぼす窒素施肥量の影響を定量的に評価した。また、根箱法を用いて、根系発育ならびに養水分機能を精査した。

(5) 根系機能に関わる比較作物学的解析

イネに関して得られてきた結果を、サツマイモ、ダイズ、ササゲ、コムギと比較し、それぞれの種における、土壌水分ストレス条件に成長や収量形成における根の機能に関わる特異性を明らかにしようとした。

### 4. 研究成果

(1) 乾燥ストレス条件下で発揮される可塑性

地上部成長、収量を維持、または促進する反応を示す品種/系統を選抜し、そしてそれらの根系が発揮する発育的可塑性によって、浅層での側根発育を促進する品種/系統と、深層への資源配分を促進することによって地上部の成長を維持するものがあることが判明した。すなわち、土壌浅層における側根発育に関わる可塑性に加え、土壌深層へ光合成産物の分配をシフトさせるような深根性に関わる可塑性も、水ストレス条件下にお

る乾物生産や収量形成に重要な役割を果たすことを明らかにした。

(2) 土壤水分変動条件下で発揮される可塑性  
同系統群から、土壤水分変動条件下に対して日本晴と比べ明らかに適応性の高いものとして系統47番を選抜し、根の発育的可塑性が重要な役割を果たしていることを認めた。

(3) 天水田条件下で発揮される可塑性

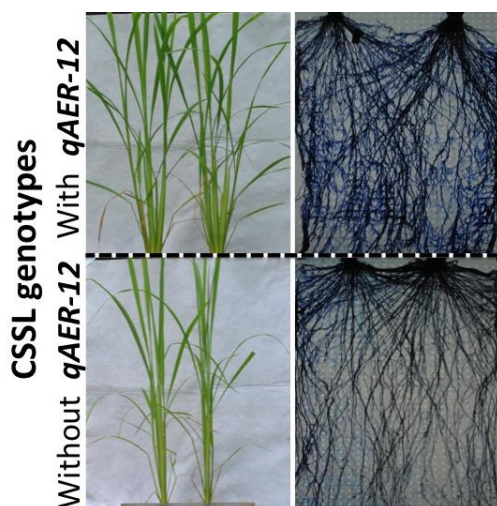
IR64NILのうちYTK191、YTK313はその親のIR64に比べて明らかに高い根系発育の可塑性を発揮し、そのことが地上部の生育に貢献していたことが明らかとなった。

(4) 乾燥ストレス × 窒素施用量 相互作用が可塑性発揮に及ぼす影響

上述の Line source sprinkler 実験圃場において、水ストレス処理に加え、窒素施肥処理を行った。系統50番は、土壤乾燥ストレス条件下に反応して根系発育における可塑性を発揮し、またその発現程度は、体内養分濃度の影響を受け、最も強く可塑性が発揮される最適濃度が存在することが明らかとなった。よって、肥培管理によって可塑性の発揮程度を制御し、イネの耐旱性を強化しうる可能性が示された

(5) 根の可塑性に関わる QTL 解析

日本晴/カサラス由来の染色体断片置換系統群から選抜した系統47番に関して、マイルドな乾燥ストレスに対して発揮される側根形成ならびに乾燥から湛水条件下に変動したときに発揮される通気組織形成に関わる可塑性を制御する QTL が12番染色体上に、また乾燥ストレスに反応して光合成産物の根への分配を制御する QTL が6番染色体上に座乗することを明らかにした。



Contribution of QTL from Kasalath allele on chromosome 12 of CSSL47 grown under transient drought to waterlogged stress. (Niones et al., 2013)

(6) 他種作物における根系機能の解明

ダイズならびにコムギにおいて、過湿スト

レス条件下での乾物生産や収量形成に対して、根系発育の維持や通気組織の形成能力が重要な役割を果たしていることを明らかにした。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計12件)

①Matsunami, M., Matsunami, T., Kon, K., Ogawa, A., Kodama, I. and Kokubun, M., Genotypic Variation in Nitrogen Uptake during Early Growth among Rice Cultivars under Different Soil Moisture Regimes. Plant Prod. Sci., 査読有、2012

②Niones, J. N., Suralta, R. R., Inukai, Y. and Yamauchi, A. Roles of root aerenchyma development and its associated QTL in dry matter production under transient moisture stress in rice. Plant Prod. Sci. 査読有、2013、16(3): 205—216.

③Hayashi, T, Yoshida, T., Fujii, K., Mitsuya, S., Tsuji, T., Okada, Y., Hayashi, E., and Yamauchi, A. Maintained root length density contributes to the waterlogging tolerance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Field Crops Research, 査読有、DOI: 10.1016/j.fcr.2013.03.020

④Atsushi Ogawa, Sakiko Shirado and Kyoko Toyofuku, Comparison of effect of salt stress on the cell death in seminal root and lateral root of rye seedlings by the modified TUNEL method. Plant Root, 査読有、6巻、2012、5-9

⑤Jonathan M. Niones, Roel R. Suralta, Yoshiaki Inukai and Akira Yamauchi, Field evaluation on functional roles of root plastic responses on dry matter production and grain yield of rice under cycles of transient soil moisture stresses using chromosome segment substitution lines. Plant Soil, 査読有、359巻、2012、107-120

⑥犬飼義明、イネ根系形成の分子機構の解明とその乾燥ストレス回避に向けた育種利用、育種学研究、査読有、14巻、2012、27-32

⑦Maya Matsunami, Toshinori Matsunami, Atsushi Ogawa, Kyoko Toyofuku, Ikuko Kodama, Makie Kokubun, Genotypic Variation in Biomass Production at the Early Vegetative Stage among Rice Cultivars Subjected to Deficient Soil Moisture Regimes and Its Association with Water Uptake Capacity, Plant production science, 査読有、15巻、2012、82-91

⑧Mana Kano-Nakata, Yoshiaki Inukai, Len J. Wade, Joel DLC. Siopongco, Akira Yamauchi,

Root Development, Water Uptake, and Shoot Dry Matter Production under Water Deficit Conditions in Two CSSLs of Rice: Functional Roles of Root Plasticity, *Plant production science*, 査読有、14巻、2011、307-317

⑨Mana Kano-Nakata, Yoshiaki Inukai, Hidemi Kitano, Akira Yamauchi, Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice, *Plant and Soil*, 査読有、342巻、2011、117-128

⑩仲田(狩野) 麻奈, 犬飼義明, 林 智仁, 山内 章, 植物の根に関する諸問題[197]-作物生産における理想型根系-, 農業および園芸、査読無、86巻、2011、555-561

⑪Kano, M., Inukai, Y., Kitano, H. and Yamauchi, A., Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice, *Plant and Soil*, 査読有、2011, DOI: 10.1007/s11104-010-0675-9

⑫Suralta, R. R., Inukai, Y. and Yamauchi, A., Dry matter production in relation to root plastic development, oxygen transport and water uptake of rice under transient soil moisture stresses, *Plant and Soil*, 査読有、332巻、2010、87-104

[学会発表] (計 39 件)

①Thiem Thi Tran, Mana Kano-Nakata, Shiro Mitsuya and Akira Yamauchi, The responses of root system development, water uptake and dry matter production to the interactions between water deficit conditions and different levels of nitrogen in rice, 第235回日本作物学会講演会、2013年3月29日、明治大学

②仲田(狩野) 麻奈, 巽 二郎, 犬飼 義明, 山内 章, 種々の強度の乾燥ストレス条件下におけるイネ器官間の  $\delta^{13}C$  分布変動、第235回日本作物学会講演会、2013年3月29日、明治大学

③Akira Yamauchi, Mana Kano-Nakata, Yoshiaki Inukai, Roel R. Suralta, Jonathan M. Niones, Emi Kameoka and Daniel M. Menge, Roles of function and development of root system in crop production under stress conditions, International symposium for 50th anniversary of the Korean Society of Crop Science, 2012年10月10日、Jeonnam Agricultural Research & Extension Service (韓国)

④松波麻耶, 豊福恭子, 小川敦史, 石川(桜井) 淳子, 国分牧衛, 浸透圧ストレスに対するイネ根系発育の可塑性およびアクアポリン遺伝子発現の品種間差異, 第234回日本作物学会講演会、2012年9月11日、東北大学

⑤天野寿紀, 豊福恭子, 松波麻耶, 森田弘彦, 小川敦史, 浸透ポテンシャルとNa/K比に着目したイネの塩ストレス反応の品種間差異, 第234回日本作物学会講演会、2012年9月11日、東北大学

⑥豊福恭子, 野下浩二, 小川敦史, 浸透圧ストレスと窒素欠乏の複合ストレス下におけるイネ幼植物体根系の生理形態学的研究, 第234回日本作物学会講演会、2012年9月11日、東北大学

⑦Thiem Thi Tran, Mana Kano-Nakata and Akira Yamauchi, Nitrogen and water interaction effects on root system development in relation to dry matter production in rice, 第234回日本作物学会講演会、2012年9月11日、東北大学

⑧Jonathan M. Niones, Yoshiaki Inukai, Mana Kano-Nakata, Roel R. Suralta and Akira Yamauchi, Evaluation of functional roles of substituted Kasalath allele on chromosome 12 of cv. Nipponbare in plant adaptation to soil moisture fluctuation by the use of chromosome segment substitution lines, 第234回日本作物学会講演会、2012年9月11日、東北大学

⑨稲橋宏樹, 山内 章, 犬飼義明, イネの側根数が減少するOsiaa13変異体では通気組織形成が遅延する, 第36回根研究集会、2012年6月16日、東北大学川渡共同セミナーセンター

⑩菅沼あずみ, 村井(羽田野) 麻理, 犬飼義明, 三屋史朗, 山内 章, イネ種子根系における水吸収・輸送構造モデルの提案-アポプラスト構造ならびに構成細胞の水透過性-, 第36回根研究集会、2012年6月16日、東北大学川渡共同セミナーセンター

⑪亀岡 笑, メング ダニエル, 三屋 史朗, 山内 章, 水欠乏条件下での根系内の深度別資源分配に関わる可塑性のイネ乾物生産における機能的意義, 日本作物学会第233回講演会、2012年3月30日、東京農工大学農学部

⑫菅沼 あずみ, 三屋 史朗, 山内 章, 異形側根に注目したイネ根系の水通導性, 日本作物学会第233回講演会、2012年3月30日、東京農工大学農学部

⑬奥村 陽子, 今泉 俊輔, 犬飼 義明, 仲田(狩野) 麻奈, 三屋 史朗, 山内 章, イネの収量形成における登熟期の根系機能の役割, 日本作物学会第233回講演会、2012年3月29日、東京農工大学農学部

⑭OGAWA Atsushi, SUZUKI Yusuke, TAMOGAMI Shigeru, WABIKO Hiroetsu, TOYOFUKU Kyoko, Inhibition of auxin transport changes the morphology of root system and distribution of auxin in root system of rice seedlings, The JSRR's 20th Anniversary Symposium, "The Latest Frontiers of Root Research in

Asia” and 35th JSRR Biannual Meeting, 2011年11月6日、東京大学弥生講堂

⑮MATSUNAMI Maya, TOYOFUKU Kyoko, OGAWA Atsushi, KOKUBUN Makie, Cultivar differences in root development under water deficit condition and its association with water uptake capacity in rice, The JSRR’s 20th Anniversary Symposium, “The Latest Frontiers of Root Research in Asia” and 35th JSRR Biannual Meeting, 2011年11月6日、東京大学弥生講堂

⑯KAMEOKA Emi, YAMAUCHI Akira, Role of plasticity in lateral root development triggered by mild drought stress in dry matter production using OryzaSNP panel of rice, The JSRR’s 20th Anniversary Symposium, “The Latest Frontiers of Root Research in Asia” and 35th JSRR Biannual Meeting, 2011年11月6日、東京大学弥生講堂

⑰SUGANUMA Azumi, YAMAUCHI Akira, Water permeability of protoplasts derived from different portion of seminal root system in rice, The JSRR’s 20th Anniversary Symposium, “The Latest Frontiers of Root Research in Asia” and 35th JSRR Biannual Meeting, 2011年11月6日、東京大学弥生講堂

⑱OTA Keiko, YAMAUCHI Akira, Root system development and hydraulic conductance in soybean plant grown under waterlogged conditions, The JSRR’s 20th Anniversary Symposium, “The Latest Frontiers of Root Research in Asia” and 35th JSRR Biannual Meeting, 2011年11月6日、東京大学弥生講堂

⑲Akira Yamauchi 他15名, Functional Roles of Plastic Root System Development in Dry Matter Production under Water Stress in Rice, アメリカ農学会2011, 2011年10月18日, Henry Gonzalez Convention Center(アメリカ)

⑳Akira Yamauchi 他15名, Root Phenotypic Plasticity as the Key Mechanism for Adaptation to Various Types of Water Stresses in Rice, The 7th Asian Crop Science Association Conference, 2011年9月28日, IPB International Convention Center-Bogor(インドネシア)

㉑Tomohito Hayashi, Tomofumi Yoshida, Kiyoshi Fujii, Takako Tsuji, Yurie Okada, Eriko Hayashi and Akira Yamauchi, Roles of Root System Development and Function in the Growth and Yield under Waterlogged Condition in Common Wheat, The 7th Asian Crop Science Association Conference, 2011年9月27日, IPB International Convention Center-Bogor(インドネシア)

㉒Miura, K., A. Ogawa, K. Matsushima and H. Morita, Root and Shoot Growth under

Flooded Soil in Wild Groundnut (*Glycine soja*) as a Genetic Response of Water Logging Tolerance for Soybean (*G. max*), 23rd Asian-Pacific Weed Science Conference, 2011年9月26日, The Sebel Cairns(オーストラリア)

㉓Akira Yamauchi, Evaluation of dry matter production and root developmental responses to different intensities of drought, Targeting Drought-Avoidance Root Traits to Enhance Rice Productivity Under Water-Limited Environment, 2011年9月13日, International Rice Research Institute (フィリピン)

㉔濱崎翔悟, 山内 章, 乾燥ストレス後の再灌水に対するサツマイモ根系発育反応, 第232回日本作物学会講演会, 2011年9月2日, 山口大学

㉕奥村陽子, 今泉俊輔, 大飼義明, 山内 章, 出穂後の発根がイネ子実の登熟に果たす役割の解明, 第232回日本作物学会講演会, 2011年9月2日, 山口大学

㉖松波麻耶・松波寿典・小川敦史・豊福恭子・小玉郁子・国分牧衛, 湿潤畑条件下においてイネの物質生産の品種間差異をもたらす形態的・生理的形質, 第232回日本作物学会講演会, 2011年9月1日, 山口大学

㉗菅沼あずみ, 谷口光隆, 村井真理, 山内 章, イネの種子根からのプロトプラストの単離と水透過率の測定, 第34回根研究集会, 2011年5月14日, 佐賀大学農学部

㉘濱崎翔悟, 山内 章, 乾燥ストレス後の再灌水処理に対するサツマイモ地上部および根系の発育反応, 第34回根研究集会, 2011年5月14日, 佐賀大学農学部

㉙亀岡 笑, Daniel Menge, 山内 章, 側根発育における可塑性ならびに深根性が土壤乾燥ストレス条件下でのイネ乾物生産に果たす役割, 第34回根研究集会, 2011年5月14日, 佐賀大学農学部

㉚太田景子, 山内 章, 土壤乾燥ストレス強度勾配に対するササゲ、ダイズ、ラッカセイ根系の発育反応と乾物生産, 第34回根研究集会, 2011年5月14日, 佐賀大学農学部

㉛Jonathan M. Niones, Yoshiaki Inukai and Akira Yamauchi, Root aerenchyma formation in relation to dry matter production under continuous cycle of transient soil moisture fluctuation stress in field in the chromosome segment substitution line of rice, 日本作物学会第231回講演会, 2011年3月30日, 要旨集より

(<http://www.cropscience.jp/list/index.html#20110315>)

㉜亀岡 笑, 山内 章, Oryza SNP s 品種群を用いた乾燥ストレス条件下の乾物生産における根系発育の役割解明, 日本作物学会第231回講

演会, 2011年3月30日, 要旨集より

(<http://www.crops.cscience.jp/list/index.html#20110315>)

③武田 萌, 犬飼義明, 狩野麻奈, 山内 章, イネ染色体断片置換系統群における根系可塑性の発現に対する土壌水分と養分との相互作用の効果, 日本作物学会第231回講演会, 2011年3月30日, 要旨集より

(<http://www.crops.cscience.jp/list/index.html#20110315>)

③4Akira Yamauchi, Mana Kano-Nakata, Roel Suralta, Veeresh Gowda R. P., Amelia Henry, Yoshiaki Inukai, Nobuya Kobayashi and Rachid Serraj, Plastic Root System Development and Dry Matter Production under Water Stress in Rice, THE 3rd INTERNATIONAL RICE CONGRESS, 2010年11月10日, National Convention Center (ベトナム)

③5Jonathan M. Niones, Yoshiaki Inukai and Akira Yamauchi, Identification of QTLs controlling root plasticity expressed under transient soil moisture fluctuation stress in rice, THE 3rd INTERNATIONAL RICE CONGRESS, 2010年11月10日, National Convention Center (ベトナム)

③6Mana Kano-Nakata, R.P. Veeresh Gowda, Amelia Henry, Yoshiaki Inukai, Nobuya Kobayashi, Rachid Serraj and Akira Yamauchi, Roles of root plasticity in plant adaptation to soil moisture fluctuation in rice (IR64) NILs, THE 3rd INTERNATIONAL RICE CONGRESS, 2010年11月10日, National Convention Center (ベトナム)

③7林 智仁, 吉田朋史, 藤井 潔, 辻 考子, 山内 章, 過湿条件下におけるコムギの根系の水通導性が耐湿性に果たす役割, 日本作物学会第230回講演会, 2010年9月5日, 北海道大学農学部

③8Jonathan M. Niones, Yoshiaki Inukai and Akira Yamauchi, Identification of linked QTLs for root plasticity in rice under continuous transient soil moisture fluctuation stress in field, 日本作物学会第230回講演会, 2010年9月5日, 北海道大学農学部

③9Jonathan M. Niones, Yoshiaki Inukai and Akira Yamauchi, Quantitative trait loci for plastic lateral roots development under fluctuating soil moisture stress in rice, 第32回根研究集会, 2010年4月20日, 農研機構・中央農業総合研究センター

[図書] (計 0 件)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称 :  
発明者 :  
権利者 :  
種類 :  
番号 :  
出願年月日 :  
国内外の別 :

○取得状況 (計 0 件)

名称 :  
発明者 :  
権利者 :  
種類 :  
番号 :  
取得年月日 :  
国内外の別 :

[その他]  
ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

山内 章 (YAMAUCHI AKIRA)  
名古屋大学・大学院生命農学研究科・教授  
研究者番号 : 30230303

### (2) 研究分担者

犬飼 義明 (INUKAI YOSHIKI)  
名古屋大学・大学院生命農学研究科・助教  
研究者番号 : 20377790  
小川 敦史 (OGAWA ATSUSHI)  
秋田県立大学・生物資源学部・准教授  
研究者番号 : 30315600

### (3) 連携研究者なし