

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 27 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2012～2016

課題番号：24380040

研究課題名(和文) 硫黄応答欠損変異株と情報伝達因子間相互作用で紐解く硫黄同化・代謝の制御機構

 研究課題名(英文) Regulatory machinery of sulfur assimilation and metabolism in Arabidopsis:
 Repression of glucosinolates biosynthesis and induction of SULTR2;1 expression
 under sulfur deficient conditions.

研究代表者

丸山 明子 (Maruyama-Nakashita, Akiko)

九州大学・(連合)農学研究科(研究院)・准教授

研究者番号：70342855

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,000,000円

研究成果の概要(和文)：植物の硫黄同化・代謝は、作物の生産性に加え、有用含硫二次代謝物質の蓄積量、環境ストレス耐性に大きく影響する。本研究では、硫黄同化・代謝の調節機構について、-Sに依りて発現の上昇する遺伝子SDIがグルコシノレート(GSL)生合成を抑制すること、その機構がGSL生合成の促進因子MYB28との相互作用を介したGSL生合成系遺伝子の発現抑制によることを解明した。また、硫酸イオン輸送体SULTR2;1の根における-Sに依りて発現上昇を担うシス配列SURE21を同定し、この応答が-S時の硫酸吸収および地上部への輸送に働くことを見出した。加えて、重金属処理が地上部への硫酸輸送を促進することを見出した。

研究成果の概要(英文)：Sulfur (S) is one of the essential macro elements and its assimilation and metabolism has a great impact on plant growth. In addition, there are many health-beneficial and stress-relief sulfur-containing compounds in plants and their contents are highly influenced by the S availability. In this study, some regulatory machinery of S assimilation and metabolism has been investigated. We found Sulfur deficiency induced (SDI)1 and 2 function as the repressors of glucosinolates (GSL) biosynthesis. We revealed that SDI1 binds to MYB28, a transcription factor stimulates the expression of GSL synthetic genes, in the nucleus and suppresses the expression of GSL biosynthetic genes. We also determined a sulfur responsive element SURE21 existing in the 3' untranslated region of sulfate transporter SULTR2;1 and demonstrated its contribution to the induction of sulfate uptake and translocation to shoots. We also found cadmium treatment induces sulfate uptake and its translocation to shoots.

研究分野：植物栄養学

キーワード：硫黄同化 硫黄代謝 タンパク質間相互作用 SLIM1 グルコシノレート SDI 転写制御 ドメイン解析

1. 研究開始当初の背景

硫黄は、植物の成長に必須な多量元素であり、硫黄栄養条件および硫黄同化効率は作物の生産性・品質に大きく影響する。植物は、人間にとっても必要な含硫アミノ酸であるシステインやメチオニンを、環境中の硫酸イオンから生合成しており、自然界の硫黄サイクルで大きな役割を果たしている。また、植物が生合成する含硫化合物には、酸化還元物質、補酵素や医薬として有用なものが多く含まれ、近年ではアブラナ科植物に多く含まれるメチオニン由来グルコシノレート(mGSL)の発ガン抑制効果が注目されている。このような背景から、植物における硫黄の同化・代謝とその制御機構の理解は、作物の生産性向上、食を通じた人間の健康増進の双方に重要であり、地球規模で深刻化する環境問題(酸性雨や酸性土壌)解決の一助ともなる。

硫黄欠乏(-S)下におかれたシロイヌナズナでは、硫酸イオントランスポーター(SULTR)を始めとする硫黄同化系で働く遺伝子群の発現が上昇し、逆にmGSLの生合成が減少する。これは、植物が生産を維持するために、限られた硫黄源を有効に獲得・活用する機構である。これらの応答を包括的に制御する転写因子としてSLIM1が知られている。しかし、硫黄同化系の律速となるAPS還元酵素(APR)や地上部への硫酸イオン移行に働くSULTR2;1の-Sによる誘導はSLIM1の制御下ではなく、その誘導機構は未知であった。

加えて、SLIM1が発現促進と抑制の両方に働くことから、SLIM1と各代謝系の間で働く情報伝達因子の存在が予測された。例えば、根からの硫酸イオン吸収に働くSULTR1;2はSLIM1の制御下にあるが、その発現組織などからSLIM1によって直接的に発現が促進されるとは考えにくい。同様に、mGSLの生合成抑制についても、その生合成促進に働く転写制御因子MYB28、MYB29の発現が-Sで上昇せずSLIM1の影響も受けないことから、SLIM1とMYB28、MYB29の間にも何らかの情報伝達因子が存在すると考えられた。

2. 研究の目的

- (1) SULTR1;2およびSULTR2;1の-S応答シス配列を明らかにすることで、これらの遺伝子の-Sによる発現誘導機構を明らかにする。
- (2) 硫黄欠乏条件下で発現が著しく上昇する機能未知遺伝子SDI1、SDI2がmGSL生合成を抑制することを見出していた。これらによるmGSL生合成抑制機構を解析することで、-SおよびSLIM1によるmGSL生合成の抑制機構を明らかにする。
- (3) SLIM1のドメイン解析を行い、-Sによる機能発現に必要なアミノ酸配列を明らかにする。
- (4) SULTR1;2 promoter-GFP植物を親株として得られた硫黄栄養応答欠損変異株slim2~5につ

いて、その原因遺伝子を同定し、新たな-S応答制御因子を見出す。

- (5) 含硫化合物グルタチオン(GSH)やファイトケラチン(PC)は、カドミウム(Cd)などの重金属の解毒に働くことで知られる。SULTRの欠損株を用いることで、重金属に対する応答や耐性と硫酸イオン吸収・同化との関連について新たな示唆を得る。

3. 研究の方法

- (1) すでに-S応答領域を含むことを見出しているSULTR1;2の上流域、SULTR2;1の下流域について欠失系統を作製し、ルシフェラーゼとの融合遺伝子をシロイヌナズナで発現させる。これらの植物を硫黄十分(+S)、-S下で育成し、ルシフェラーゼ活性を測定することで、-S応答シス配列を同定する。
- (2) SDI1、SDI2とGFPとの融合タンパク質を植物で発現させ、細胞内局在部位を明らかにする。また、酵母2ハイブリッド法によりSDI1、SDI2の相互作用タンパク質を探索する。得られるタンパク質との相互作用がmGSL生合成に及ぼす影響をシロイヌナズナプロトプラストを用いた一過的転写活性化実験などにより明らかにする。
- (3) ファミリータンパク質の知見から、SLIM1のC末端側に機能ドメインがあると予測された。C末端側の配列を欠失させたSLIM1をslim1変異株で発現させ、その相補能を解析する。相補能は、GFPの蓄積、-S応答遺伝子の発現、硫黄関連代謝物(硫酸イオン、システイン、GSH)の蓄積を解析することで判断する。機能ドメインが明らかになれば、そのドメインの果たす役割を一過的転写活性化実験やゲルシフト法などにより明らかにする。
- (4) slim2~5について、高速シーケンサーを用いてゲノム配列を解読する。コード領域に見出された変異を含む遺伝子について、欠損変異株を取得し、-S応答を解析する。-S応答に変化が認められれば、その遺伝子の働きをさらに解析する。
- (5) SULTR1;2欠損株を用いて、Cd処理を施した際の硫酸イオン、GSH、PC、Cd量を測定した。硫酸イオン量の測定にはイオンクロマトグラフィーを、Cd量の測定には原子吸光法を用いた。GSH、PC量はモノプロモビマンによるラベル化後、蛍光検出器つきHPLCを用いて測定した。

4. 研究成果

- (1) -Sに応じたmGSL生合成抑制機構の解明
SLIM1依存的に-Sに応じて発現の上昇する遺伝子の解析から、グルコシノレート生合成の抑制因子SDIを見出した(論文)。SDIのタンパク質機能は不明であったが、転写因子MYB28との相互作用によりグルコシノレート生合成を調

節することを明らかにした(論文)。

(2) -S に応じた SULTR の発現上昇機構

SULTR1;2 の 5' 非翻訳領域 (5' UTR) が *SULTR1;2* の翻訳に必須であること、-S に応じた転写産物量の増加には不要であることを示した(論文)。*SULTR1;2* の硫黄栄養応答シス配列 SURE12 を同定した(投稿準備中)。また、SLIM1 依存的に-S に応じて発現の上昇する転写因子群より、*SULTR1;2* の-S 応答を制御する転写因子を見出した(投稿準備中)。

SULTR2;1 の根における-S に応じた転写産物量の増加が 3' 非転写領域に担われる事を明らかにした。この領域に存在する-S 応答領域を絞り込み、硫黄栄養応答シス配列 SURE21 を同定した(論文)。この領域による *SULTR2;1* の発現上昇が-S 時の硫酸イオン吸収および地上部への輸送促進に寄与することを見出した(論文)。

(3) カドミウム(Cd)による硫酸イオン分配の調節

カドミウム (Cd) による硫酸イオン吸収の促進を *SULTR1;2* が担うこと、Cd が硫酸イオンの地上部への移行を促進することを見出した(論文)。また、Cd にさらされた植物は、硫酸イオンの供給が少ない場合でもファイトケラチンの合成を優先させることを明らかにした(論文)。

(4) 植物を用いたセレン酸検出系の開発

SULTR1;2 および *SULTR2;1* の-S 応答領域を用いて植物中でレポーター遺伝子を発現させることにより、環境中セレン酸の検出系を開発した(論文、図書)。

(5) SLIM1 のドメイン解析

SLIM1 の機能発現に寄与するドメインを明らかにした。今後、このドメインが SLIM1 による転写活性化や DNA との結合に果たす役割を解析することで、-S による SLIM1 の機能発現機構を解明する。

(6) *slim2~5* の原因遺伝子

SULTR1;2 上流域の制御下で GFP を発現する植物を用いたスクリーニングにより得られた硫黄栄養応答欠損変異株 *slim2~5* について、SLIM1 に原因遺伝子がないことを確認した。*slim2~5* のゲノムを解読し、原因遺伝子候補を得た。*slim2~5* では、*SULTR1;2* に加え、APR の-S 応答も抑制されていた。今後、これら変異株の原因遺伝子を絞り込むことにより、-S 応答の新規制御因子を同定する。

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 13 件)

Maruyama-Nakashita A*. Metabolic changes sustain the plant life in low-sulfur

environments. (2017) Current Opinion in Plant Biology. *In press*.

Yamaguchi C, Ohkama-Ohtsu N, Shinano T, Maruyama-Nakashita A*. Plants prioritize phytochelatin synthesis during cadmium exposure even under reduced sulfate uptake caused by the disruption of *SULTR1;2*. (2017) Plant Signaling & Behavior. e1325053 (査読あり) DOI: 10.1080/15592324.2017.1325053

Maruyama-Nakashita A*, Suyama A, Takahashi H. 5' -non-transcribed flanking region and 5' -untranslated region play distinctive roles in sulfur deficiency induced expression of *SULFATE TRANSPORTER 1;2* in *Arabidopsis* roots. (2017) Plant Biotech. 34:51-55. (査読あり) DOI: 10.5511/plantbiotechnology.16.1226a

Aarabi F, Kusajima M, Tohge T, Konishi T, Gigolashvili T, Takamune M, Sasazaki Y, Watanabe M, Nakashita H, Fernie AR, Saito K, Takahashi H, Hubberten HM, Hoefgen R, Maruyama-Nakashita A*. Sulfur-deficiency-induced repressor proteins optimize glucosinolate biosynthesis in plants. (2016) Science Advances 2: e1601087 (査読あり) DOI: 10.1126/sciadv.1601087

Yamaguchi C, Takimoto Y, Ohkama-Ohtsu N, Hokura A, Shinano T, Nakamura T, Suyama A, Maruyama-Nakashita A*. Effects of Cadmium Treatment on the Uptake and Translocation of Sulfate in *Arabidopsis thaliana*. (2016) Plant Cell Physiol. 57(11):2353-2366. (査読あり) doi:10.1093/pcp/pcw156

丸山明子*, 吉本尚子. 植物の硫酸イオン吸収の制御機構. (2016) 硫酸と工業 2016 年 8 月号

吉本尚子*, 丸山明子, 斉藤和季. (2016) 硫酸と工業 2016 年 7 月号

Maruyama-Nakashita A*. Combinatorial use of sulfur-responsive regions of sulfate transporters provides a highly sensitive plant-based system for detecting selenate and chromate in the environment. (2016) Soil Science and Plant Nutrition 62(4):386-391. (査読あり) doi: 10.1080/00380768.2016.1152878

Yoshimoto N*, Kataoka T, Maruyama-Nakashita A, Takahashi H*. Measurement of uptake and root-to-shoot distribution of sulfate in *Arabidopsis* seedlings. (2015) Bio-protocol, e1700. (査読あり) DOI: 10.21769/BioProtoc.1700

丸山明子*. 植物の維管束を介した硫酸イオン輸送 -*SULTR2;1* の働きを中心に-. (2015)

RADIOISOTOPES 64: 609-612. (査読あり)
DOI: 10.3769/radioisotopes.64.609

丸山明子*. 植物細胞内の硫酸イオン輸送.
(2015) RADIOISOTOPES 64: 549-551. (査読あり) DOI: 10.3769/radioisotopes.64.549

Maruyama-Nakashita A*,
Watanabe-Takahashi A, Inoue E, Yamaya T,
Saito K, Takahashi H. Sulfur-responsive
elements in the 3' -non-transcribed intergenic
region are essential for the induction of Sulfate
Transporter 2;1 gene expression in Arabidopsis
roots under sulfur deficiency. (2015) The Plant
Cell 27: 1279-1296. (査読あり) DOI:
10.1105/tpc.114.134908

小山博之*, 信濃卓郎, 大津直子, 丸山明子,
三輪京子, 小林優, 渡部敏裕, 上野大勢,
中村 進一, 小林佑理子, 高橋美智子.
植物栄養の基礎研究から見てきた応用への
可能性. (2013) 日本土壌肥料学雑誌 84 巻
136-141. 総説 (査読なし)

[学会発表](計 31 件)

Maruyama-Nakashita A, Kusajima M,
Gigolashvili T, Konishi T, Nakashita H. SD11
inhibits aliphatic GSL biosynthesis through
the interaction with MYB28. (2017) 第 58 回
日本植物生理学会(2017年3月, 鹿児島市)
丸山明子. 植物の硫黄同化・代謝系とその制
御 (2016) 日本生化学会フォーラム「イオウ
原子が生み出す多彩な生体反応と含硫化合
物の生理機能に関する最新知見」(2016年9
月, 仙台市)招待講演

丸山明子. 植物を用いた環境中セレン酸・ク
ロム酸の検出系(2016)日本土壌肥料学会
2016年度佐賀大会(2016年9月)

牧野宏美, 前田祐華, 上土井優貴, 陶山明
子, 石崎公庸, 石田咲子, 西浜竜一, 河内
孝之, 平山隆志, 丸山明子. ゼニゴケEILが
硫黄栄養応答に果たす役割 (2016) 日本
土壌肥料学会 2016年度佐賀大会(2016年9
月)

山口千仁, 上土井優希, 丸山明子. EIN3と
のドメイン置換による SLIM1 機能ドメインの探
索: エチレン応答か硫黄栄養応答か(2016)
日本土壌肥料学会 2016年度佐賀大会
(2016年9月)

Maruyama-Nakashita A. Detection and
Quantification of Selenate and Chromate
Using Sulfur-Responsive Regions of *Sulfate*
Transporters. (2016) 5th Sulphyton
Workshop(2016年9月,台湾)

Maruyama-Nakashita A. Sulfur deficiency
response in plants: Trade-off of the primary
and secondary sulfur metabolism. (2016) 5th

Sulphyton Workshop(2016年9月,台湾)
Yamaguchi C, Takimoto Y, Hokura A,
Ohkama-Ohtsu N, Suyama A, Shinano T,
Maruyama-Nakashita A. Effects of Cadmium
Treatment on Uptake and Translocation of
Sulfate in *Arabidopsis thaliana*. (2016) 5th
Sulphyton Workshop(2016年9月,台湾)

Maruyama-Nakashita A,
Watanabe-Takahashi A, Inoue E, Yamaya T,
Saito K, Takahashi H. Sulfur-responsive
elements in 3' -non-transcribed region of
SULFATE TRANSPORTER 2;1 : Essential
role in transcriptional regulation, sulfate
uptake and translocation in *Arabidopsis* roots
under sulfur-deficient conditions. (2016) The
27th International Conference on Arabidopsis
Research(2016年7月)

Yamaguchi C, Takimoto Y, Hokura A,
Ohkama-Ohtsu N, Shinano T, Suyama A, Maruyama-Nakashita A. Effects of cadmium
treatment on uptake and translocation of
sulfate in *Arabidopsis thaliana*. (2016) The
27th International Conference on Arabidopsis
Research(2016年7月)

丸山明子. 硫黄栄養応答の転写制御機構
(2015) 日本土壌肥料学会 2015年度京都大
会シンポジウム(2016年9月)招待講演

丸山明子. SULTR2;1 遺伝子下流域の生理的
な役割: 硫酸イオン吸収と移行の促進にとど
まらない何か(2015) 日本土壌肥料学会 2015
年度京都大会(2016年9月)

山口千仁, 陶山明子, 瀧本裕希, 大鎌直子,
信濃卓郎, 保倉明子, 丸山明子. カドミウム
処理による植物体内の硫黄分配の変化
(2015) 日本土壌肥料学会 2015年度京都大
会(2016年9月)

丸山明子, 陶山明子. 硫酸イオントランスポ
ーターSULTR2;1の遺伝子下流域を用いた
植物組換え遺伝子の発現制御(2015) 第 33
回日本植物細胞分子生物学会東京大会
(2016年8月)

Maruyama-Nakashita A, Takimoto Y, Inoue E,
Saito K, Takahashi H. Detection and
Quantification of Selenate and Chromate
Using Sulfur-Responsive Regions of Sulfate
Transporters. (2015) 13th International
Conference on the Biogeochemistry of Trace
Elements, ICOBTE 2015 FUKUOKA(2015
年7月)選抜による口頭発表

Yamaguchi C, Takimoto Y, Shinano T,
Hokura A, Maruyama-Nakashita A. Effects of
cadmium treatment on uptake and
translocation of sulfate in *Arabidopsis*
thaliana. (2015) 13th International

Conference on the Biogeochemistry of Trace Elements, ICOBTE 2015 FUKUOKA (2015年7月)

山口千仁, 中村有美子, 高橋秀樹, 丸山明子. 硫黄栄養の応答欠損変異株の解析—新規硫黄栄養応答制御因子の単離を目指して—(2015)2015年度日本土壌肥料学会九州支部春季例会(2015年4月)

丸山明子, 高橋晶子, 井上恵理, 山谷知行, 斉藤和季, 高橋秀樹. 硫酸イオントランスポーターSULTR2;1の硫黄欠乏応答に働くシス配列—遺伝子下流域による転写制御と地上部への硫酸イオン輸送に果たす役割—(2015)2015年度日本土壌肥料学会九州支部春季例会(2015年4月)

牧野宏美, 前田祐華, 上土井優貴, 陶山明子, 石崎公庸, 石田咲子, 西浜竜一, 河内孝之, 平山隆志, 丸山明子. ゼニゴケEILがエチレンおよび硫黄栄養応答に果たす役割(2015)第56回日本植物生理学会(2015年3月)

丸山明子, 高宗万希子, 笹崎容子, 峠隆之, 斉藤和季, 高橋秀樹. SDIは含硫化合物グルコシノレートの前合成を抑制する(2015)第56回日本植物生理学会(2015年3月)

②① Maruyama-Nakashita A, Makino H, Suyama A, Nishihama R, Ishizaki K, Kohchi T. Sulfate transporters in *Marchantia polymorpha*: Molecular species and the responses to sulfur nutrition. (2014) *Marchantia Workshop 2014* (2014年12月)

②② Makino H, Maeda Y, Jodoi Y, Suyama A, Ishida S, Ishizaki K, Nishihama R, Kohchi T, Maruyama-Nakashita A. Functional analysis of MpEIL in relation to ethylene and sulfur nutrition response. (2014) *Marchantia Workshop 2014* (2014年12月)

②③ 中村俊貴, 陶山明子, 信濃卓郎, 丸山明子. 硫黄栄養条件に応じたSULTR2;1転写産物量の変化が植物体内の硫酸イオン分配に果たす役割(2014)日本土壌肥料学会2014年度東京大会(2014年9月)

②④ 丸山明子, 高宗万希子, 笹崎容子, 峠隆之, 濱野幸栄子, 奥尾由紀子, 岩谷千尋, 斉藤和季, 高橋秀樹. 硫黄二次代謝系の抑制因子RMGの発見(2014)日本土壌肥料学会2014年度東京大会(2014年9月)

②⑤ Maruyama-Nakashita A, Takamune M, Kimura M, Nakamura Y, Saito K, Takahashi H. A novel *cis*-acting element and transcription factor involved in the induction of *SULTR1;2* expression and sulfate uptake activity under sulfur limitation in *Arabidopsis* roots. (2014) 9th International Workshop SULFUR

METABOLISM IN PLANTS (2014年4月)

②⑥ 丸山明子. 硫黄栄養の変化に応じた植物の硫黄同化と代謝の調節機構(2014)日本農芸化学会大会2014(2014年3月)

②⑦ 中村俊貴, 丸山明子. 硫酸イオントランスポーターSULTR2;1の機能とその発現調節機構・細胞内局在の関連(2014)第55回日本植物生理学会(2014年3月)

②⑧ 丸山明子, 山口千仁, 中村有美子, 高橋秀樹. 硫酸イオントランスポーターSULTR1;2の発現を指標とした硫黄栄養応答欠損変異株の探索と表現型の解析(2013)日本土壌肥料学会2013年度名古屋大会(2013年9月)

②⑨ 丸山明子, 山口千仁, 中村有美子, 高橋秀樹. 硫酸イオントランスポーターSULTR1;2の発現を指標とした硫黄栄養応答欠損変異株の探索と表現型の解析(2013)第8回トランスポーター研究会年会(2013年6月)

③⑩ 中村俊貴, 信濃卓郎, 丸山明子. 維管束系で発現する硫酸イオントランスポーターSULTR2;1の機能(2013)2013年度日本土壌肥料学会九州支部春季例会(2013年4月)

③⑪ 丸山明子. 化合物処理により植物体内グルタチオン量を増やす試み(2013)2013年度日本土壌肥料学会九州支部春季例会(2013年4月)

[図書](計4件)

Maruyama-Nakashita A, Ohkama-Ohtsu N. Sulfur Assimilation and Glutathione Metabolism in Plants. In *Glutathione in plant growth, development and stress tolerance* (Eds, MA Hossain, MG Mostofa, PD Vivancos, DJ Burritt, M. Fujita, LS Phan Tran), Springer. in press. 2017(査読有り)

Yamaguchi C, Maruyama-Nakashita A. Sulfate transporters involved in Cd-induced changes of sulfate uptake and distribution in *Arabidopsis thaliana*. In *Sulfur Metabolism in Higher Plants - Fundamental, Environmental and Agricultural Aspects* (Eds, LJ De Kok, SH Haneklaus, MJ Hawkesford, E. Schnug), Springer. in press. 2017(査読有り)

Tamaoki M, Maruyama-Nakashita A. Molecular mechanisms of selenium responses and resistance in plants. In *Selenium in Plant* (Eds, E.Pilon-Smits, L. Winkel, Z. Lin), Springer. 2017(査読有り) DOI: 10.1007/978-3-319-56249-0_3

Maruyama-Nakashita A. Auxin Response Factors and Aux/IAA proteins potentially control -S responsive expression of *SULTR1;1*. In *The Proceedings for 9th International Workshop for Sulfur Metabolism in Plants* (ds,

LJ De Kok, SH Haneklaus, MJ Hawkesford, E. Schnug) 75-80. 2015(査読あり)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

<http://bbs1.agr.kyushu-u.ac.jp/prweb2/b06/amaru/amn/youkoso.html>

プレスリリース

- (1) 植物が硫黄の不足に応じてグルコシノレート
の生合成を止める仕組みを発見 ～野菜を
食べて発がん予防に期待～
(2016年10月7日)
<http://www.kyushu-u.ac.jp>
- (2) 植物を使って環境中の有害重金属を検出・
定量するしくみの開発に成功!
(2016年3月8日)
<http://www.kyushu-u.ac.jp>
- (3) 植物が栄養の少ない環境でも、栄養吸収を
維持するしくみを発見
(2015年4月9日)
<http://www.kyushu-u.ac.jp>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

丸山 明子 (MARUYAMA-NAKASHITA, Akiko)

九州大学・農学研究院・准教授

研究者番号：70342855