

令和元年6月5日現在

機関番号：32665

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2014～2018

課題番号：26252030

研究課題名(和文)ウナギ人工種苗の大量生産技術の完成を目指す実戦的研究

研究課題名(英文) Practical approach for establishment of mass production techniques of glass eel seedlings for aquaculture

研究代表者

塚本 勝巳 (TSUKAMOTO, Katsumi)

日本大学・生物資源科学部・教授

研究者番号：10090474

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 30,600,000円

研究成果の概要(和文)：ウナギの人工種苗生産技術の開発研究における卵質問題、仔魚の初期餌料開発、飼育方法の改良、優良家系の作出について基礎・応用の両面から研究を行ったところ、ホルモン投与に依存しない雌化技術として稚魚の単独飼育が有効であること、卵内の母性mRNAの局在異常が卵質悪化の原因であること、味覚受容細胞は仔魚の口唇を中心に局在すること、味覚受容体遺伝子の発現が仔魚の発達や栄養条件に応答すること、餌の粘度が仔魚の摂餌・嚥下に大きく影響すること、育種価上位個体は完全養殖第4世代を親にもつ一部の家系に偏り、育種効果が確認できたことなど、多くの有用な知見が得られた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ウナギの種苗生産技術の確立のために避けて通れない卵質問題の改善、仔魚の初期餌料の開発、飼育方法の改良、優良家系の作出について、基礎・応用の両面で数多くの重要な知見が得られた。ニホンウナギの資源は近年大きく減少し、国際自然保護連合の絶滅危惧種にも指定された。今回の研究による成果は、長年待ち望まれてきた人工シラスウナギの完全養殖技術の完成を大きく加速し、天然のシラスウナギ資源に依存しない持続的なウナギ養殖への道を拓いた。

研究成果の概要(英文)：To establish artificial mass production technique of glass eels, both applied and fundamental aspects of the problems on egg quality, larval diet, rearing system and breeding were investigated. Independent solo culture conditions for juveniles could induce natural female differentiation. Abnormal maternal mRNA localization in eggs caused low egg quality even if there is no difference in mRNA level. Feeding behavior of larva was evoked by the stimulants for taste sensing cells which were localized mainly at the lip. Expressions of taste sensing-related genes identified in this study varied in response to the developmental and nutritional status of larvae. The low viscosity of larval diet enhanced feeding and swallowing food by larvae. Breeding effect was confirmed by the individuals with high breeding values detected only in the strain of the fourth generation of artificially produced glass eels. These results would promote the seed production technique for eel aquaculture.

研究分野：海洋生命科学

キーワード：ウナギ 種苗生産 催熟 レプトセファルス 飼育技術

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19（共通）

1. 研究開始当初の背景

ウナギの完全養殖技術は、半世紀に亘る研究開発によって実験室では年間 1000 尾程度の人工シラスウナギの生産が可能になったが、未だ産業化には至っていない。実用化に向け研究を急がなければ、養殖用種苗を資源が減った天然シラスウナギに 100%依存している現在の養鰻業は立ちゆかなくなる。

2. 研究の目的

本研究では、ウナギ人工種苗生産研究における卵質、初期飼料、飼育システム等の重要課題に着目し、実際の種苗生産研究施設と密接に連携を取りつつ研究を進めてこれらの諸問題を解決する。最終的に大量種苗生産技術の実用化を目指す。具体的には（1）人工生産親魚の生殖形質解析から卵質問題を解決する。（2）味覚・嗅覚受容機構の研究から餌料嗜好性を知り、効果的な人工餌料を開発する。（3）天然海域と飼育環境内の微生物群集、仔魚のストレス応答、変態機構を解明し、大量飼育を可能にする新飼育システムを構築する。（4）マーカー育種による選抜を行い、高成長・早期変態の優良家系を作出する。

3. 研究の方法

組織学的解析と生殖関連遺伝子の発現量を指標として、性分化と配偶子形成に及ぼす環境要因の影響を調べる。また、排卵および卵質低下の分子機構を解析する。仔魚の味覚・嗅覚受容細胞の応答を検討し、これまでに明らかとなった各種餌料成分により誘導される摂餌および忌避行動を司る受容細胞の分布を解析する。仔魚における味覚・嗅覚の反応特性と個体発達過程との相関について検討する。レプトセファルス体液浸透圧と塩類細胞の形態・機能について、組織化学的手法を用いて検討する。飼育水槽中の水流と仔魚の形態異常の関係を調べる。仔魚の天然環境および飼育システム中の微生物群集の動態を解析する。飼育初期段階で高成長を示す家系を作出するため、完全養殖人工親魚を雌雄 1 対 1 交配させ、仔魚の成長率等に関して GBS 法による QTL 解析を実施する。また、家系ベースの育種を実践するために、育種基礎集団において仔魚の成長に関する遺伝性（遺伝率・育種価等）を解析する。天然仔魚の餌であるマリンスノーを参考に仔魚の成長と生残を改善する新型餌料の開発を行う。

4. 研究成果

(1) 生殖形質の解析（北大：足立・井尻）

① 天然ウナギの性分化：宮崎県と大分県で採集したニホンウナギ 189 個体中 19 個体で卵巣が、59 個体で精巣が観察され、いずれにおいても全長 32 cm 以上の個体が多かった。一方、全長 25.7 cm の 1 個体で卵巣が、29.7 cm の 1 個体で卵巣分化過程の生殖腺が、24.7 cm の 1 個体で精巣が観察され、形態的性分化が開始するとされる全長 30 cm よりも小さいものもあった。その他、110 個体は未分化生殖腺であった。しかし、そのうち生殖細胞が多い生殖腺では、精巣様の構造が観察される傾向がみられ、全長 25-30 cm の 54 個体のうち、精巣様構造は 7 個体で、卵巣様構造は 7 個体で観察された。また、30-32 cm の 20 個体のうち、精巣様構造は 4 個体で、卵巣様構造は 3 個体で観察された。以上の結果より、ニホンウナギでは全長 25 cm 前後から形態的性分化の兆候がみられ始め、全長 32 cm 以降から顕著な生殖腺の形態的性分化が起こると考えられた（図 1）。これまでの結果を総合すると、本種は形態的性分化近くまで卵巣あるいは精巣への分化の方向性が決まっていなかったと予想され、これら天然ウナギサンプルの遺伝子発現解析を急いでいる。

② 性分化に及ぼす飼育環境の影響：低密度飼育群では、4 個体（全長 21.1 ± 1.0 cm）を解析した結果、すべての個体が形態的未分化であったが、卵巣分化関連遺伝子の発現が高い傾向がみられた。単独飼育群では、8 個体（全長 28.4 ± 3.2 cm）を解析した結果、卵巣分化した 2 個体、精巣分化した 2 個体が確認できた。また、卵巣 2 個体の FPKM 値が精巣 2 個体の FPKM 値より 10 倍以上高い遺伝子領域の中に、すでに他魚種で性分化関連遺伝子として報告されている *zar1*、*figla*、*foxn5*、*sox3* の 4 遺伝子が含まれていることがわかった。そのうち、*zar1* および *foxn5* はヨーロッパウナギにおいて、定量 PCR により卵巣での発現量が有意に高い値を示す遺伝子として報告されており、ニホンウナギの性分化にも重要な役割を果たすと推察された。以上より、本種のホルモン投与に依存しない性統御には、単独飼育が有効であることが示された。飼育下で雌となった個体を親魚として育種を重ねることにより、ホルモン投与に依存しない雌化技術が確立できるであろう。

③ 性成熟開始に及ぼす飼育環境の影響：9 月 27 日の雌化養成ウナギの卵径は $160-210 \mu\text{m}$ で油球期のステージであったが、11 月 22 日には $190-250 \mu\text{m}$ に増大し、卵黄形成を開始した個体もみ

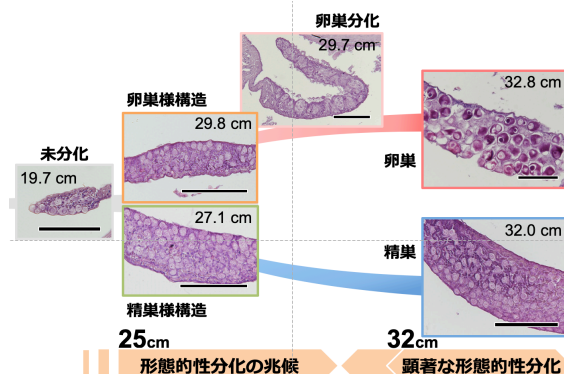


図 1. 天然ニホンウナギの性分化過程. Bar=100 μm

られた。一方、9月27日のF4人工雌ウナギの卵径は180–250 μm で油球期のステージあったが、11月22日でも180–250 μm とほとんど卵径が増大せず、卵黄形成を開始した個体もなかった。これは輸送ストレスの影響と思われた。9月27日の精巢中にはわずかにB型精原細胞がみられた個体が2個体いたが、その他の個体はA型精原細胞のみであった。一方、11月22日の精巢では、B型精原細胞がみられた個体が16個体が増え、明らかに成熟促進されたが、発達には個体差がみられた。また、8個体はA型精原細胞のみであった。以上、残念ながらF4人工雌ウナギで水温低下による性成熟促進はみられなかったものの、依然として卵巣の発達には個体差がみられた。おそらく、人工ウナギも輸送することなく現場で低水温飼育すれば、性成熟が促進され、これを用いて育種を重ねることで、人為催熟処理期間が短い系統、あるいは自然成熟する系統も作出できる可能性がある。

④ 卵巣における11-ケトテストステロン産生能： A4およびTを基質とした場合、11KA4および11KTは検出されなかったが、1.2%のA4が11 β -OHA4に、1.6%のTが11 β OHTにそれぞれ転換された。11 β OHA4および11 β OHTを基質とした場合、1.1%の11 β OHA4が11KA4に、1.4%の11 β OHTが11KTにそれぞれ転換された。また、11KA4を基質とした場合、10%の11KA4が11KTに転換され、強い17 β -脱水素酵素活性を示した。しかし、転換率は低くA4およびTなどの $\Delta 4$ ステロイドを介さない経路で11KTが合成される可能性が考えられた。そこで $\Delta 5$ ステロイドのDHEAおよび5-アンドロステンジオールを基質として添加した。DHEAを基質とした場合、11KTは検出されなかったものの、0.3%のDHEAが11KA4に転換された。一方、5-アンドロステンジオールを基質とした場合、0.4%の5-アンドロステンジオールが11KTに転換された。すなわち、 $\Delta 4$ ステロイドのTからは11KTに転換されず、 $\Delta 5$ ステロイドの5-アンドロステンジオールからは11KTに転換された。以上より、ニホンウナギの卵巣が11KT産生能を有することおよびその産生は $\Delta 5$ 経路を介することが示唆された。

⑤ 卵質低下機構の解析： RNA-seq解析によりFPKM値が発生不良卵でのみ0である遺伝子75個を特定し、それらのmRNA量を定量PCRで調べた結果、発生不良卵で有意に低値を示した遺伝子は、イオン輸送、細胞骨格制御、形態形成に関わる3遺伝子(*slc12a4*, *spata13*, *tttn*)であった。局在解析の結果、*grip2*および*dazl*では植物極、*pou5f3*では動物極の表層細胞質に陽性シグナルが認められた。一方で、表層細胞質より内側の細胞質に陽性シグナルが認められる卵も存在し、その出現割合は、受精率および孵化率が低い個体において高い傾向にあった(図2)。これより、不良卵ではいくつかの遺伝子のmRNA量が不足状態にある一方で、解析した遺伝子の9割以上で過不足ない状態であることも明らかとなった。また、不良卵の中にはmRNA量に差は認められないものの、良質卵と異なる局在を示す卵が存在することが示唆された。以上より、本種において、卵内における母性mRNAの量および局在の乱れが卵質悪化の原因であることが初めて示された。

(2) 味覚・嗅覚受容機構および変態機構の解析(東大：金子・渡邊・黒木)

① 味覚受容関連遺伝子の探索： 公開されているニホンウナギゲノムデータベースを用いて脊椎動物で既知の味覚受容関連遺伝子について探索した結果、6種の*t1r*と1種の*plcb2*類似部分配列が得られた。これらの翻訳領域について全長配列を同定し、分子系統樹解析に供したところ*t1r*類似配列については1種の*t1r3*と5種の*t1r2*に区分され、*plcb2*類似配列については*plc*遺伝子ファミリーの内*plcb2*に区分されることが示された。T1RについてはT1R3を共通分子としてT1R1もしくはT1R2とヘテロダイマーを形成することで味覚受容体として機能することが広く知られているがニホンウナギでは*t1r1*が欠失していることが示唆された。一方*t1r2*では5種と非常に多くのサブタイプが確認されたことからウナギではT1R2-T1R3ヘテロダイマーによる複雑な味覚受容機構を持つことが考えられた。

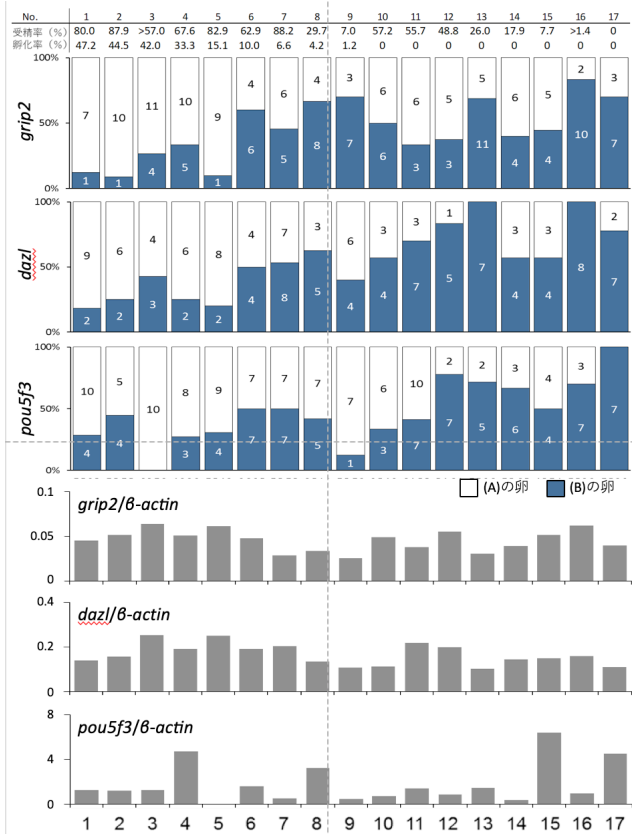


図2. 母性 mRNA の局在および量と受精率/孵化率との関係、上3段：母性 mRNA の卵内局在。(A)の卵：正しい局在がみられた卵数、(B)の卵：局在の乱れがみられた卵数、下3段：卵に含まれる mRNA 量、縦に並ぶカラムは同一個体の結果を表す。

またこれら同定された遺伝子は変態後個体において口唇や鰓弓といった味蕾の存在が確認されている組織で特異的に発現することが示され、味覚受容関連遺伝子であると考えられた。

- ② 味覚受容機構成立時期の検討： 同定された味覚受容関連遺伝子について初期発生時での発現パターンを解析した結果、ほぼすべての遺伝子において孵化後4日目前後から発現上昇が見られ、現在の給餌開始時期である孵化後6日目に先立って味覚受容機構が成立することが示された。またこれらの遺伝子では給餌開始後に発現の低下が見られたことから、仔魚の栄養状態に応答することが示唆された。
 - ③ 味覚受容機構と栄養状態の関係性： 初期仔魚で見られた給餌に伴う味覚受容関連遺伝子の発現低下と栄養状態との関連について検討するため、絶食実験を行った結果、*plcb2* および *t1r3*、いくつかの *t1r2* の発現が絶食に伴い上昇することが示された。このことから仔魚の味覚受容機構は栄養状態の悪化に応答してその機能を増強し、餌物質に対する感受性を上昇させることが考えられ、味覚は仔魚の摂餌においても重要な役割を果たすことが強く示唆された。
 - ④ 味覚受容細胞の同定： 味覚受容細胞のマーカー遺伝子に着目してその発現細胞を検出した結果、40日齢程度までは口唇部だけに味覚受容細胞が局在することが示された(図3)。味覚受容細胞は短い微絨毛をベースとして少数の長毛を有する外部形態を示した。またその後の個体発達に伴い、下顎下部体表において発現細胞が観察された。このことから初期仔魚では味覚の役割として口唇に接触した餌物質の味を感じて摂餌を誘発するのみであるのに対して、発達の進んだ仔魚では体表味覚受容による索餌にも関与することが示され、仔魚の摂餌特性を反映したものとして今後の飼料開発に重要な知見が得られた。
 - ⑤ 摂餌行動の観察： これまで開発されてきた仔魚用飼料もしくはその原料を飼育水と同じ溶液に混和して得られた粗抽出液を嚥下行動観察システム内で仔魚口唇付近に投与した結果、いくつかのもので顕著な摂餌行動および嚥下が見られた(図4)。このことから仔魚において味覚刺激が摂餌行動を誘発することが明確となったと同時に、仔魚の摂餌行動という直接的現象を指標としたスクリーニング手法は新規飼料開発における味覚刺激物質の探索に極めて有効であることが示された。活性を持つ粗抽出液について簡易的に粗精製を行ったところ安定的に活性物質を含む粗精製物を得ることが可能となった。
 - ⑥ 体液浸透圧と塩類細胞： 半海水馴致したレプトセファルスの体液浸透圧は、全海水馴致したものに比べてやや低い値を示した。体表塩類細胞の密度および開口部の大きさは、両実験区で有意差はみられなかった。 Na^+/K^+ -ATPase (NKA) 免疫陽性の塩類細胞の頂端膜に Na^+/H^+ 交換輸送体3(NHE3)とCl⁻チャネル(CFTR)、側底膜に1型 Na^+/K^+ -2Cl⁻共輸送体(NKCC1)の免疫反応がそれぞれ観察され、いずれの環境中でも塩類細胞がイオン排出機構を有することが示された。透過型電子顕微鏡による観察では、全海水馴致魚の塩類細胞は半海水の場合と比べて、電子密度の高い細胞質と肥大した管状構造、発達したミトコンドリアをもつことから、全海水馴致魚でイオン輸送活動がより活発であることが推察された。
 - ⑦ 水流と形態異常： 飼育水槽中の流速の増加に伴って仔魚の体長は小さくなり、脊索後湾を呈する割合が多くなることが明らかとなった。変態完了した人工シラスで半数以上に計8種類の脊椎骨異常が観察され、その形態学的記載を行った。また、全長50mm以上の変態前の仔魚について変態と水温の関係を調べたところ、変態中の生残率と変態完了率は水温によって有意に異なることが示された。
- (3) 環境中の微生物群集と仔魚のストレス応答の解析(日大：杉田・糸井・朝比奈)

- ① レプトセファルスの環境細菌叢： 2013年11月に、ニホンウナギレプトセファルスが採捕された複数地点の水深100m層と150m層で採水した試料を16S rRNA遺伝子の部分塩基配列を対象とするクローンライブラリー法により分析した結果、いずれの試料でも *Verrucomicrobiae* 綱に分類される細菌群の占める割合が高かったことから、当該細菌群がレプトセファルスの成長に何らかの影響を与えている可能性が示唆された(図5)。そこで、より高い解像度で分析するため、同試料を16S rRNA遺伝子の部分塩基配列を対象とするNGS分析に供した。その結果、いずれの水域でも水深

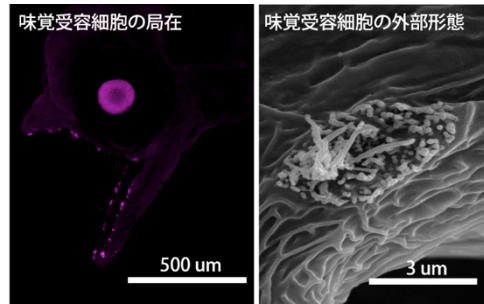


図3. 仔魚の口唇における味覚受容細胞の局在(左)とその外部形態(右)。

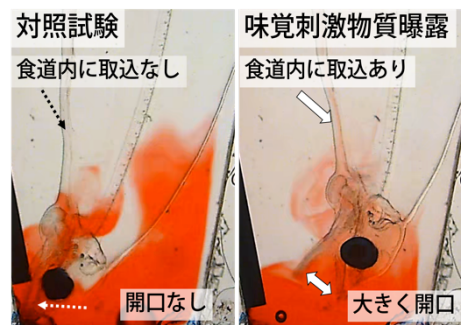


図4. 仔魚が味覚刺激物質に対して示す摂餌行動。

100 m 層よりも 150 m 層で OTU 数が多く、微生物群集の多様性が高いことが示唆された。いずれも水深 100 m 層と比較して 150 m 層で *Verrucomicrobia*, *Planctomycetes*, *Gemmatimonadetes*, *Deferribacteres*, *Chloroflexi*, *Bacteroidetes* および *Acidobacteria* が多く見いだされたのが特徴的であった。なお、いずれの試料でも *Verrucomicrobiae* 綱に分類される細菌群は検出されたが、その割合は低いものであった。

- ② 産卵場の細菌叢： 2017 年 5 月に産卵場付近の 2 地点において水深 50~1000 m 層で採水した試料について、16S rRNA 遺伝子の部分塩基配列を対象とする NGS 分析に供した結果、2 地点のすべての深度で *Proteobacteria* が主体であり、その他の細菌群の構成が大きく異なった。中でも、*Cyanobacteria* のグループは 2 つの海域間で分布する深度の違いが大きく、Station 2 では表層近くに多く認められたのに対し、Station 3 では水深 1000m で多かった。一方、*Firmicutes* は、Station 2 では水深 400 m 層に近くに多く認められたのに対し、Station 3 では表層に近い層で多かった。また、検出された OTU 数の多い水深が 100~150m 層にある海域 (Station 3) と、50 m 層と 400~1000 m 層にある海域 (Station 2) が認められた。以上の結果から、ニホンウナギが産卵場とする海域では、微生物群集の多様性および構成種の変化に、この海域で発生する乱流が関与していることが示唆された。

- (4) 高成長・早期変態関連の遺伝マーカーの探索 (東京海洋大: 坂本・須藤)

- ① マイクロサテライト (MS) マーカーを用いた親子鑑定法の高精度化のために、ニホンウナギゲノムデータから 3~5 塩基の MS を抽出し、マルチプレックス PCR 法による親子鑑定システムを開発した。雌 5 尾と雄 15 尾の集団産卵集団 (490 尾) について再解析を行い、親子鑑定率が 98.7% から 100% に改善された。また、この親子鑑定システムを用いた BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) 法により、仔魚期間の全長と体高の遺伝率を推定した。その結果、遺伝率はおよそ 0.6 となり、遺伝的改良 (育種) が可能であることがわかった。さらに、各形質の育種価を推定し上位個体の家系を調べたところ、育種価上位個体は F4 (完全養殖第 4 世代) を親に持つ一部の家系に偏っていた。このことから、飼育継代を続けたことによる無意識的な選抜効果が得られていると考えられた。
- ② ニホンウナギの人工種苗生産における仔魚期間の短縮に向けて、飼育初期段階に高成長する優良種苗の家系を作出するために、レプトセファルスからシラスウナギへの変態期間に着目し、GBS (Genotyping by sequencing) 解析法による QTL 解析を実施した。その結果、ひとつの連鎖群において形質との強い関連性が示された。また上記 BLUP 法による解析により、F4 を親にもち成長形質 (体長・体高) に関する高育種価を保持する家系を用いて、GBS 解析法による QTL 解析を実施し、雄親 (F4) から 2 座、雌親から 6 座の QTL 候補領域を検出した。これらの成果により、マーカー選抜育種法およびゲノミックセレクションなどのゲノム育種法への足がかりとなるデータを取得出来た。
- (5) 新規初期飼料の開発と飼育方法の改善 (日大: 塚本)
マリンスノーの物性を検討し、粘度の低い“液体餌”を開発した。これは仔魚の成長と生残を向上させ、高密度飼育を可能にした (詳細は挑戦的研究 17K19300 参照)。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 71 件)

- ① Watanabe S., Kaneko T. (他 12 名, 6 番目) Chitin-based barrier immunity and its loss predated mucus-colonization by indigenous gut microbiota. *Nature communications*, 査読有り, Article No. 3402, 2018, DOI: 10.1038/s41467-018-05884-0
- ② Sudo R., Tsukamoto K., Sakamoto T. (他 3 名, 5 番目, 6 番目) Parentage assignment of a hormonally induced mass spawning in Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture*, 査読有り, 484, 317-321, 2017, DOI: 10.1016/j.aquaculture.2017.09.014
- ③ Kuroki, M., Okamura, A., Takeuchi, A., Tsukamoto, K. Effect of water current on size and morphology in reared Japanese eel *Anguilla japonica* leptocephali and glass eels. *Fisheries Science*, 査読有り, 82:941-951, 2016
- ④ Seo M.Y., Kuroki M., Okamura A., Tsukamoto K., Watanabe S., Kaneko T. Occurrence of larval and adult types of ion-secreting ionocytes in Japanese eel *Anguilla japonica*. *Ichthyological Research*, 査読有り, 62, 487-494, 2015, DOI:10.1007/s10228-015-0463-x

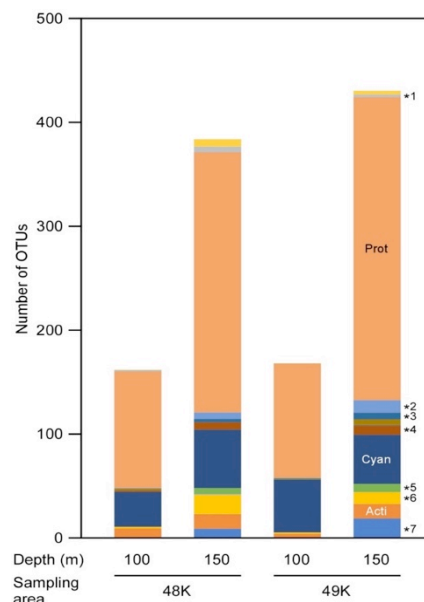


図 5. ニホンウナギのレプトセファルスが採集された海域の細菌叢 (門レベル)。*1~*7 は、100m 層と 150m 層の間で出現頻度に差の認められた細菌群 *Verrucomicrobia*, *Planctomycetes*, *Gemmatimonadetes*, *Deferribacteres*, *Chloroflexi*, *Bacteroidetes*, *Acidobacteria* をそれぞれ示す。Prot, Cyan および Acti は、*Proteobacteria*, *Cyanobacteria* および *Actinobacteria* を示す。

- ⑤ Su T., Ijiri S., Adachi S. (他 3 名, 6 番目), Characterization and expression of cDNAs encoding P450c17-II (cyp17a2) in Japanese eel during induced ovarian development. *General and Comparative Endocrinology*, 査読有り, 221, 134-143, 2015, DOI: 10.1016/j.ygcen.2015.01.026.

[学会発表] (計 116 件)

- ① Ogata S., Sudo R., Yamada Y., Tsukamoto K., Sakamoto T., Constructing breeding program for *Anguilla japonica*. Plant and Animal Genome XXVII, 2019. USA.
② Watanabe S., Kaneko T., Hormonal regulation of branchial ion transporting cells in fish examined by gill filament incubation. 13th International Congress on the Biology of Fish, 2018, Canada.
③ Ijiri S., Adachi S., Molecular mechanism of the maturation-inducing hormone production in cultured ovaries of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. 8th International Symposium on Fish Endocrinology, 2016, Sweden (招待講演).

[図書] (計 5 件)

- ① 黒木真理 (2018) ウナギ科, 小学館の図鑑 Z 日本魚類館～精緻な写真と詳しい解説～ (中坊徹次 編・監), 小学館, 東京. pp.76-77.

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名: 足立 伸次

ローマ字氏名: (ADACHI, Shinji)

所属研究機関名: 北海道大学

部局名: 水産科学研究院

職名: 教授

研究者番号 (8 桁): 40231930

研究分担者氏名: 金子 豊二

ローマ字氏名: (KANEKO, Toyoji)

所属研究機関名: 東京大学

部局名: 大学院農学生命科学研究科 (農学部)

職名: 教授

研究者番号 (8 桁): 70221190

研究分担者氏名: 坂本 崇

ローマ字氏名: (SAKAMOTO, Takashi)

所属研究機関名: 東京海洋大学

部局名: 学術研究院

職名: 教授

研究者番号 (8 桁): 40313390

研究分担者氏名: 杉田 治男

ローマ字氏名: (SUGITA, Haruo)

所属研究機関名: 日本大学

部局名: 生物資源科学部

職名: 教授

研究者番号 (8 桁): 50139052

研究分担者氏名: 朝比奈 潔

ローマ字氏名: (ASAHINA, Kiyosi)

所属研究機関名: 日本大学

部局名: 生物資源科学部

職名: 教授

研究者番号 (8 桁): 10147671

研究分担者氏名: 黒木 真理

ローマ字氏名: (KUROKI, Mari)

所属研究機関名: 東京大学

部局名: 大学院農学生命科学研究科 (農学部)

職名: 助教

研究者番号 (8 桁): 00568800

研究分担者氏名: 大竹 二雄

ローマ字氏名: (OTAKE, Tsuguo)

所属研究機関名: 東京大学

部局名: 大学院農学生命科学研究科 (農学部)

職名: 教授

研究者番号 (8 桁): 20160525

(2) 研究協力者

研究協力者氏名: 井尻 成保

ローマ字氏名: (IJIRI, Shigeho)

研究協力者氏名: 渡邊 壮一

ローマ字氏名: (WATANABE, Soichi)

研究協力者氏名: 糸井 史朗

ローマ字氏名: (ITOI, Shiro)