

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和元年6月13日現在

機関番号：12201

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04914

研究課題名(和文) 枝分れ抑制ホルモンの単離・構造決定と機能解析および生合成経路の解明

研究課題名(英文) Characterization of shoot-branching inhibiting hormones, their functions and biosynthesis

研究代表者

米山 弘一 (YONEYAMA, KOICHI)

宇都宮大学・バイオサイエンス教育研究センター・名誉教授

研究者番号：00114174

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,800,000円

研究成果の概要(和文)：地下部から地上部へのストリゴラクトン(SL)の移動は、構造および立体選択的であり、オロバンコール型SLを生産するイネの根元にストリゴール型SLを処理しても地上部へは移行しない。この時、地上部の枝分かれは抑制されることから、地下部から地上に移動する枝分かれ抑制ホルモンの本体を探索した。その結果、イネ、トマト、カボチャ、キュウリの導管液には2種類のCL誘導体が含まれており、LC-MS/MS分析データから、ヒドロキシカーラクトン酸とそのメチルエステルと推定された。これらが枝分かれ抑制ホルモンの本体であることを証明するためには、NMR測定による構造確定と、より詳細な生理学的解析が必須である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

地上部枝分かれを抑制する植物ホルモンは、地下部の形態、二次成長、葉の老化、生物学的および非生物学的ストレス耐性にも関わっている。現時点では植物ホルモンの本体が不明であり、地上部枝分かれ以外の形質が、本植物ホルモンによって制御されているのかどうかは不明である。本植物ホルモンの構造解明と生理機能の詳細な解析は完結できなかったものの、候補化合物を絞り込むことができたことから、合成候補化合物を用いた解析を進展させることによって、これらの疑問点を解決することが可能である。地上部枝分かれや地下部の形態などいずれも農業上重要な形質であり、本植物ホルモンの農業資材としての応用が期待される。

研究成果の概要(英文)：Structure- and stereospecific transport of strigolactones (SLs) from roots to shoots suggested that true shoot branching inhibitory hormones are not canonical-SLs such as strigol and orobanchol. For example, in rice plants, an orobanchol-type SL producer, strigol applied to roots inhibited tillering (shoot branching) but was not detected in shoots harvested 20 hours after treatment. Two carlactone (CL) derivatives were detected in the xylem saps from different plant species including rice, tomato, pumpkin, and cucumber, and their structures were found to be hydroxycaractonoic acid and its methyl ester based on the comparison of their LC-MS/MS data with those of synthetic standards. Unfortunately, we could not isolate pure compounds enough for NMR measurements and thus their structures have not yet confirmed. Further studies are needed to unambiguously determine their structures and confirm their biological functions.

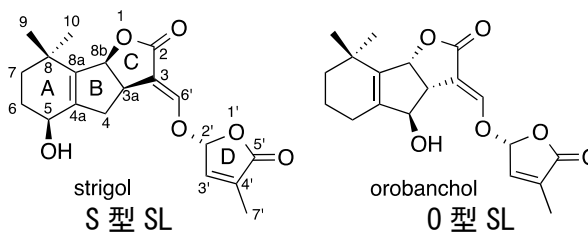
研究分野：生物有機化学

キーワード：ストリゴラクトン カラクトン 枝分かれ抑制ホルモン 構造決定 導管液 細胞間移動

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19(共通)

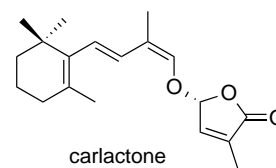
1. 研究開始当初の背景

植物の根から根圏に放出された SL は、根寄生植物の種子発芽刺激物質として、また、アーバスキュラー菌根菌(AM 菌)の菌糸分岐誘導物質として、それぞれ寄生と共生のシグナルとして働いている。一方、植物体内では、地上部および地下部の形態制御などを司る植物ホルモンとして機能するなど、SL は重要かつ多様な生理機能を担っている。SL の化学構造は多様性に富んでおり、現在までに 30 種類以上の天然 SL の存在が確認されている。また植物は、単独ではなく複数の SL 混合物を生産・分泌している。



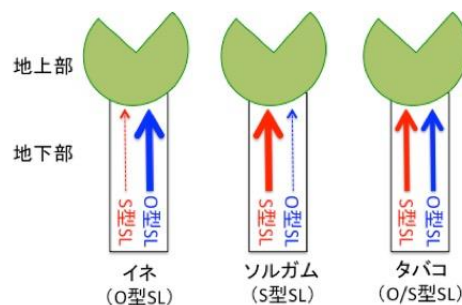
天然 SL は、C 環の立体化学の違いにより、 α 配位の C 環を有する strigol 型(S 型)と、 β 配位の C 環を有する orobanchol 型(O 型)とに分けられる。両型とも D 環 2' 位の立体配置は R である。大部分の天然 SL が根寄生植物種子に対する発芽刺激活性を指標に単離されており、個々の SL の発芽刺激活性には 100 倍程度の差があるものの、天然 SL は総て活性型である。多様な SL が代謝変換によって真の活性本体に変換されるのか、あるいは根寄生植物や AM 菌の宿主認識には複数の SL の組み合わせが重要なのかについては不明である。

SL はアブシジン酸(ABA)と同じくカロテノイドの酸化開裂によって生ずるアポカロテノイドである。大腸菌に発現させたリコンビナントタンパク質を用いた *in vitro* 実験系から、仮想中間体として carlactone (CL) を経由する SL 生合成経路が提案された(Alder et al. 2012)。その後、CL が植物体から検出され、CL はミヤコグサでは 5-deoxystrigol (5DS) に、イネでは 4-deoxyorobanchol (4DO) に変換されることが確認された(Seto et al., 2014)。申請者らは、酵母に発現させたシロイヌナズナの MAX1 単独では CL を 5DS あるいは 4DO に変換できず、CL から SL への変換には、MAX1 以外の酵素も必要であることを示した(Abe et al., 2014)。一方、イネの MAX1 ホモログの 1 つは、CL を 4DO まで変換できる(Zhang et al., 2014)。



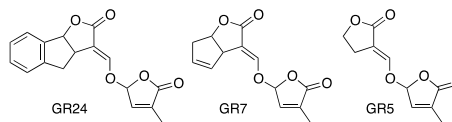
各種植物が生産・分泌する SL の LC-MS/MS 分析結果から、イネは O 型の SL を、同じイネ科植物でもソルガムは S 型の SL を生産・分泌することが分かっている。一方タバコでは、両方の型の SL を生産・分泌する(ただし、LC-MS/MS 分析における異性体分離能を考慮すれば、例えばイネも最大 0.1% 程度の S 型の SL を生産・分泌している可能性は否定できない)。このような植物種による SL 生産・分泌の立体特異性は、SL の地下部から地上部への移動にも認められることが分かった(投稿中)。すなわち、安定同位体(^2H , ^{13}C)でラベルした SL を根に投与すると、イネでは O 型 SL のみが、逆にソルガムでは S 型 SL のみが、タバコでは O 型、S 型両方の SL が地上部に移動する。ちなみにこの実験でも、導管液からラベルした SL および内生 SL は検出されなかった。

ここで、イネの枝分かれ抑制試験で SL を根に処理した場合、O 型の 4DO だけではなく、地上部に移動しない S 型の strigol が活性を示すことを考慮に入れると、枝分かれ抑制ホルモンの本体は SL ではなく、SL の代謝産物あるいは SL の下流にあるシグナル物質である可能性が強く示唆される。このことはまた、根から投与した場合には、C/D 環部分のみを有する合成 SL (GR5) が極めて強力な活性を示すものの、脇芽に直接投与した場合には微弱な活性しか示さない理由*も説明できる。



そこで本研究では、枝分かれ抑制ホルモンの a) 単離・構造解析、b) 生理機能の解析、および c) 生合成経路の解明を行う。

*根から与えた場合の活性は GR5 > GR7 > GR24 であるが、脇芽に直接与えると活性の順序は逆になる。このことは、GR5 そのものが活性を示すのではなく、下流のシグナルが存在する可能性を強く示唆している。



2. 研究の目的

本研究では、地下部から地上部へと移行する枝分かれ抑制ホルモンの活性本体の a) 単離・構造解析、b) 生理機能の解析、c) 生合成経路の解明を行う。

枝分かれ抑制ホルモンの単離・構造解析は、1990 年代から続けられ、2008 年には SL あるいはその代謝物が枝分かれ抑制ホルモンであるとの結論に至った(Gomez-Roldan et al., 2008; Umehara et al., 2008)。その後、SL の多様な生理機能が明らかになるにつれて、枝分かれ抑制ホルモン本体の探索研究は停滞してしまっ。本研究では、SL は枝分かれ抑制ホルモンの本体ではないという仮説に基づいて、その本体を探索し、構造を解明する。次いでその活性本体につ

いて、各種生理機能の解析を行う。また、構造に基づいて生合成経路を推定し、予想される生合成中間体の投与実験などから枝分れ抑制ホルモンの生合成経路を解明する。

引用文献

- Alder *et al.* (2012) The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science* **335**: 1348–1351.
- Abe *et al.*, (2014) Carlactone is converted to carlactonoic acid by MAX1 in Arabidopsis and its methyl ester can directly interact with AtD14 in vitro. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**: 18084–18089.
- Gomez-Roldan *et al.*, (2008) Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* **455**: 189–194.
- Seto *et al.*, (2014) Carlactone is an endogenous biosynthesis precursor for strigolactones. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**: 1640–1645.
- Umehara *et al.*, (2008) Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* **455**: 195–200.
- Xie *et al.* (2015) Strigolactones are transported from roots to shoots, although not through the xylem. *J Pestic Sci* **40**: 214–216.
- Zhang *et al.*, (2014) Rice cytochromes P450 MAX1 homologs catalyze distinct steps in strigolactone biosynthesis. *Nat Chem Biol* **10**: 1028–1033.

3. 研究の方法

枝分れ抑制ホルモンの単離・構造解析では、S型SLが移動できないイネ（野生型、SL生合成変異体、シグナル伝達変異体）の根にS型SLを処理し、経時的に地上部を回収して無処理区と比較する。枝分れ抑制ホルモンは、根寄生植物種子に対する発芽刺激活性、受容体D14との相互作用を指標として精製し、単離・構造決定を行う。なお、枝分れ抑制ホルモンは、SLのD環部分構造を含んでいると考えられることから（後述）、LC-MS/MSおよびGC-MSによる代謝産物の網羅的解析も行う。ホルモン本体の単離・構造解析に並行して生理機能の解析および生合成経路の解明を行う。

本研究では、枝分れ抑制ホルモンの本体の単離・構造解析が最重要な課題である。これまでの知見から、枝分れ抑制ホルモンは受容体D14との相互作用に不可欠な構造要素であるエノールエーテル結合したD環部分構造を持つと考えられる。そこで、単離精製には、根寄生植物（ヤセウツボ、*Orobancha minor*）種子に対する発芽刺激活性と、D14タンパク質との相互作用を指標とする。後者では、Differential scanning fluorimetry (DSF)法および蛍光物質の放出によって相互作用を検出するTsuchiyaらの方法(Tsuchiya *et al.*, 2015)を利用する。

Tsuchiya *et al.* (2015), Probing strigolactone receptors in *Striga hermonthica* with fluorescence. *Science* **349**: 864–868.

4. 研究成果

地下部から地上部へのストリゴラクトン（SL）の移動は、構造および立体選択的であり、オロバンコール（O）型SLを生産するイネの根部にストリゴール（S）型SLを処理しても地上部へは移行しない。この時、地上部の枝分れは抑制されることから、地下部から地上に移動する未知の枝分れ抑制ホルモンの本体を探索した。まず、イネ（野生型、SL生合成欠損変異体d10、SLシグナル伝達変異体d14）にS型SLを根部処理し、20時間後に地上部を回収してSLおよびカラクトン（CL）誘導体を網羅的に分析した結果、根部処理したSLは、別のシグナル物質に置き換わって導管中を移動している可能性が強く示唆された。そこで導管液中に含まれるCL誘導体およびSL関連化合物を精査した。その結果、イネ導管液にはCL誘導体と考えられる少なくとも2種類の化合物が含まれていることが分かった。これらの物質はイネ以外に、トマト、カボチャ、キュウリなどの導管液中にも検出された。その構造はLC-MS/MS分析データから、ヒドロキシカラクトン酸とそのメチルエステルと考えられた。新たに調製した合成標品との比較から、枝分れ抑制ホルモンと考えられるヒドロキシカラクトン誘導体の構造をほぼ特定することができた。しかしこれらの物質が枝分れ抑制ホルモンの本体であるか否かについて、生理学的な解析が必須であり、導管液あるいは植物体（根）、あるいは異種発現させたSL生合成酵素を用いたインビトロ変換系によって生理実験に必要な量の確保を試みたものの、十分な量のサンプルは得られなかった。今後、更にサンプル量を確保し、生理学的解析を完遂すると共に、¹H-NMR測定による構造確定が必須である。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 6件)

1. Yoneyama K, Xie X, Yoneyama K, Nomura T, Takahashi I, Asami T, Mori N, Akiyama K, Kusajima M, Nakashita H. Regulation of biosynthesis, perception, and functions of strigolactones for promoting arbuscular mycorrhizal symbiosis and managing root parasitic weeds. *Pest Management Science, in press*. DOI: 10.1002/ps.5401. (査読有り)
2. Xie X, Mori N, Yoneyama K, Nomura T, Uchida K, Yoneyama K, Akiyama K. Lotuslactone, a non-canonical strigolactone from *Lotus japonicus*. *Phytochemistry* **157**: 200–205 (2019). DOI: 10.1016/j.phytochem.2018.10.034. (査読有り)

3. Yoneyama K., Xie X., Yoneyama K., Kisugi T, Nomura T., Nakatani Y, Akiyama K., McErlean CSP. Which are the major players, canonical or non-canonical strigolactones? *Journal of Experimental Botany* **69**: 2231–2239 (2018). DOI: 10.1093/jxb/ery090. (査読有り)
4. Yoneyama K., Mori N, Sato T, Yoda A, Xie X, Okamoto M, Iwanaga M, Ohnishi T, Nishiwaki H, Asami T, Yokota T, Akiyama K., Yoneyama K., Nomura T. Conversion of carlactone to carlactonoic acid is a conserved function of MAX1 homologs in strigolactone biosynthesis. *New Phytologist* **218**: 1522–1533 (2018). DOI: 10.1111/nph.15055. (査読有り)
5. Xie X., Kisugi T, Yoneyama K., Nomura T., Akiyama K., Uchida K, Yokota T, McErlean CSP, Yoneyama K. Methyl zealactonoate, a novel germination stimulant for root parasitic weeds produced by maize. *Journal of Pesticide Science* **42**: 58–61 (2017). DOI: 10.1584/jpestics.D16-103. (査読有り)
6. Xie X., Yoneyama K., Kisugi T, Nomura T., Akiyama K., Asami T, Yoneyama K. Structure- and stereospecific transport of strigolactones from roots to shoots. *Journal of Pesticide Science* **41**: 55–58 (2016). DOI: 10.1584/jpestics.D16-009. (査読有り)

[学会発表](計 40 件)

1. 依田彬義、森 愛美、齋藤睦美、菊地麻祐、神林瑛瑠、謝 肖男、米山香織、秋山康紀、米山弘一、野村崇人：立体選択的なストリゴラクトン生産に関するソルガム LGS1 酵素の機能解析 日本農芸化学会 2019 年度大会、2019 年 3 月
2. 留河愛梨、謝 肖男、米山弘一、秋山康紀：ヒマワリにおける ε-カーラクトンのヘリオラクトンへの変換 植物化学調節学会第 53 回大会、2018 年 11 月
3. 米山香織、謝 肖男、米山弘一、野村崇人：ストリゴラクトン生合成のフィードバック制御 植物化学調節学会第 53 回大会、2018 年 11 月
4. 米山香織、秋山康紀、高島 岬、依田彬義、謝 肖男、米山弘一、野村崇人：ストリゴラクトン生合成酵素 LBO の機能解析 植物化学調節学会第 53 回大会、2018 年 11 月
5. 依田彬義、森 愛美、謝 肖男、米山香織、秋山康紀、米山弘一、野村崇人：ストリゴラクトン生合成に関するソルガム LGS1 酵素の機能解析 植物化学調節学会第 53 回大会、2018 年 11 月
6. 高島 岬、米山香織、謝 肖男、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：植物における内生ヒドロキシカーラクトン酸メチルの同定 日本農芸化学会 2019 年度大会、2019 年 3 月
7. 森 愛美、謝 肖男、米山香織、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：ミヤコグサの 5DS および lotuslactone 生合成における MAX1 下流経路の解析 日本農芸化学会 2019 年度大会、2019 年 3 月
8. 留河愛梨、謝 肖男、米山弘一、秋山康紀：ヒマワリにおける ε-カーラクトンのヘリオラクトンへの変換 日本農芸化学会 2019 年度大会、2019 年 3 月
9. 森 愛美、謝 肖男、米山香織、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：ミヤコグサの 5DS および lotuslactone 生合成における MAX1 下流経路の解析 植物化学調節学会第 53 回大会、2018 年 11 月
10. 高島 岬、米山香織、謝 肖男、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：植物における内生ヒドロキシカーラクトン酸メチルの同定 植物化学調節学会第 53 回大会、2018 年 11 月
11. 留河愛梨、謝 肖男、米山弘一、秋山康紀：ヒマワリにおける ε-カーラクトンのヘリオラクトンへの変換 植物化学調節学会第 53 回大会、2018 年 11 月
12. Koichi Yoneyama, Xiaonan Xie, Kaori Yoneyama, Takahito Nomura, Tadao Asami, Kohki Akiyama, Hideo Nakashita, Enhancing tolerance to biotic and abiotic stresses through optimization of AM colonization with strigolactones and their modulators. *Natural Products in Pest Management: Innovative approaches for increasing their use*. Bellagio, Italy, September 25–29, 2018.
13. Koichi Yoneyama, Carotenoid-derived rhizosphere signaling chemicals–strigolactones. Gordon Research Conference, Sunday River, USA, June 17–22, 2018.
14. 謝 肖男、野村崇人、米山弘一：天然物化学における質量分析の活用 日本質量分析学会・日本プロテオーム学会 2018 年合同大会、2018 年 5 月
15. Kaori Yoneyama, Kohki Akiyama, Narumi Mori, Xiaonan Xie, Satoshi Yamauchi, Hisashi Nishiwaki, Koichi Yoneyama, Takahito Nomura: Hydroxycarlactone derivatives are potential substrates for MAX1 and LBO in strigolactone biosynthesis. 第 59 回日本植物生理学会、2018 年 3 月
16. 米山香織、秋山康紀、森 愛美、謝 肖男、山内 聡、西脇 寿、米山弘一、野村崇人：水酸化カーラクトン誘導体はストリゴラクトン生合成における MAX1 と LBO の基質候補である 第 59 回日本植物生理学会、2018 年 3 月
17. 野村崇人、米山香織、佐藤智康、依田彬義、謝 肖男、森 愛美、秋山康紀、岡田憲典、横田孝雄、米山弘一：ストリゴラクトン生合成における MAX1 酵素の進化 第 59 回日本植物生理学会、2018 年 3 月

18. 下野 叡、松下明真、米山香織、岡本昌憲、野村崇人、米山弘一、謝 肖男：ポプラの根浸出物に含まれるストリゴラク トンの同定および構造解析 日本農芸化学会 2018 年度大会、2018 年 3 月
19. 森 愛美、米山香織、謝 肖男、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：ミヤコグサ 5DS 生合成における MAX1 下流経路の解析 日本農芸化学会 2018 年度大会、2018 年 3 月
20. 野上香奈、米山香織、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：トマトのソラナコール生合成における芳香環形成経路 日本農芸化学会 2018 年度大会 2018 年 3 月
21. 依田彬義、佐藤智康、米山香織、謝 肖男、森 愛美、秋山康紀、横田孝雄、米山弘一、野村崇人：シダ植物におけるストリゴラク トン生合成 日本農芸化学会 2018 年度大会、2018 年 3 月
22. 森 愛美、米山香織、謝 肖男、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：ミヤコグサ 5DS 生合成における MAX1 下流経路の解析 植物化学調節学会第 52 回大会、2017 年 10 月
23. 野上香奈、米山香織、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：トマトにおけるソラナコール型カーラク トン類の変換 植物化学調節学会第 52 回大会、2017 年 10 月
24. 謝 肖男、米山香織、岡本昌憲、野村崇人、米山弘一：イオンモビリティ MS を用いたストリゴラク トンの立体異性体の分析 植物化学調節学会第 52 回大会、2017 年 10 月
25. 町田 真、謝 肖男、米山弘一、野村崇人、米山香織：ストリゴラク トン分泌における隣接植物の影響 植物化学調節学会第 52 回大会、2017 年 10 月
26. 米山香織、秋山康紀、森 愛美、謝 肖男、米山弘一、野村崇人：シロイヌナズナにおける内生ストリゴラク トンの同定 植物化学調節学会第 52 回大会、2017 年 10 月
27. 佐藤智康、米山香織、森 愛美、謝 肖男、秋山康紀、米山弘一、野村崇人：イヌカタヒバ MAX1 の酵素機能 植物化学調節学会第 52 回大会、2017 年 10 月
28. 依田彬義、謝 肖男、米山香織、横田孝雄、米山弘一、野村崇人：シダ植物が生産するストリゴラク トン 植物化学調節学会第 52 回大会、2017 年 10 月
29. Koichi Yoneyama, Xiaonan Xie, Kaori Yoneyama, Takahito Nomura, Tadao Asami, Kohki Akiyama, Hideo Nakashita, Promotion of plant resistance to pathogens through optimization of arbuscular mycorrhizal symbiosis. Syngenta Symposium 2017: The potential of strigolactones in modern agriculture. Stein, Switzerland, April 3-4, 2017.
30. Koichi Yoneyama, Xiaonan Xie, Kaori Yoneyama, Takahito Nomura, Kohki Akiyama, Christopher S. P. McErlean. Distribution of canonical and non-canonical strigolactones in the plant kingdom. 2nd International Congress on Strigolactones, Turin, Italy, March 27-30, 2017.
31. 野上香奈、米山香織、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：ソラナコール型カーラク トン類の MAX1 および LBO による変換 日本農芸化学会 2017 年度大会、2017 年 3 月
32. 森 愛美、米山香織、謝 肖男、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：ミヤコグサのストリゴラク トン生合成における新規 MAX1 産物の同定 日本農芸化学会 2017 年度大会、2017 年 3 月
33. 依田彬義、米山香織、森 愛美、Philip Brewer、謝 肖男、Christine Beveridge、米山弘一、野村崇人：ストリゴラク トン生合成における LBO ホモログの機能解析 日本農芸化学会 2017 年度大会、2017 年 3 月
34. 佐藤智康、米山香織、森 愛美、齊藤睦美、謝 肖男、秋山康紀、米山弘一、野村崇人：ストリゴラク トン生合成における MAX1 ホモログの機能解析 日本農芸化学会 2017 年度大会、2017 年 3 月
35. 松下明真、松田一彦、野村崇人、米山弘一、謝 肖男：キク科植物が生産する新奇ストリゴラク トンの探索 日本農芸化学会 2017 年度大会 2017 年 3 月
36. 米山香織、Philip Brewer、秋山康紀、依田彬義、謝 肖男、瀬戸義哉、山口信次郎、Christine Beveridge、米山弘一、野村崇人：シロイヌナズナにおける新奇ストリゴラク トン生合成酵素 LBO の機能解析 植物化学調節学会第 51 回大会 2016 年 10 月
37. 米山香織、森 愛美、秋山康紀、佐藤智康、齊藤睦美、謝 肖男、米山弘一、野村崇人：ストリゴラク トン生合成酵素 MAX1 の機能多様性 植物化学調節学会第 51 回大会、2016 年 10 月
38. 森 愛美、謝 肖男、米山香織、野村崇人、米山弘一、秋山康紀：ミヤコグサにおける MAX1 の下流で働く新規ストリゴール型ストリゴラク トン生合成酵素の存在 植物化学調節学会第 51 回大会、2016 年 10 月
39. 倉本惇嗣、謝 肖男、米山弘一、秋山康紀：タルウマゴヤシにおける medicaol 合成酵素遺伝子の同定に向けた medicaol 生合成経路の確定 植物化学調節学会第 51 回大会 2016 年 10 月
40. Koichi Yoneyama, Xiaonan Xie, Kaori Yoneyama, Takahito Nomura, Kohki Akiyama, Christopher S. P. McErlean. Are non-canonical strigolactone major players? International Plant Growth Substances Association Conference, Toronto, Canada, June 21-25, 2016.

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況(計 0 件)

○取得状況(計 0 件)

〔その他〕 なし

6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名:秋山 康紀

ローマ字氏名:Kohki Akiyama

所属研究機関名:大阪府立大学

部局名:生命環境科学研究科

職名:教授

研究者番号(8桁):20285307

研究分担者氏名:野村 崇人

ローマ字氏名:Takahito Nomura

所属研究機関名:宇都宮大学

部局名:バイオサイエンス教育研究センター

職名:准教授

研究者番号(8桁):60373346

研究分担者氏名:謝 肖男

ローマ字氏名:Xiaonan Xie

所属研究機関名:宇都宮大学

部局名:バイオサイエンス教育研究センター

職名:准教授

研究者番号(8桁):30610323

研究分担者氏名:米山 香織

ローマ字氏名:Kaori Yoneyama

所属研究機関名:愛媛大学

部局名:農学研究科

職名:助教

研究者番号(8桁):20769997

(2)研究協力者

なし

※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、研究者個人に帰属されます。