

令和元年6月19日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C) (特設分野研究)

研究期間：2016～2018

課題番号：16KT0145

研究課題名(和文) イネ科植物と共生するエンドファイトの新規有用菌株育種法の確立

研究課題名(英文) Use of parasexual cycle of *Epichloe* endophyte for artificial production of beneficial strains

研究代表者

竹本 大吾 (Daigo, Takemoto)

名古屋大学・生命農学研究科・准教授

研究者番号：30456587

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：イネ科牧草に共生する糸状菌である*Epichloe*属エンドファイトは、植物を病害虫から守る様々な生理活性物質を生産する。例えば、害虫に対して忌避作用を示す物質としてペラミン、ロリンなどがあり、これらを生産するエンドファイト菌株が、牧草の害虫防除に広く用いられている。一方で、多くのエンドファイトは家畜毒性を示す物質を生産するため、利用できる菌株は毒性物質を生産しない菌株に限られている。そこで本研究では、古くから様々な糸状菌で見いだされるものの、自然界においての重要性が明らかではなかった疑似有性生殖を用いて、複数のエンドファイトから、多機能な新規エンドファイト菌株を育種するための方法の確立を行う。

研究成果の学術的意義や社会的意義

*Epichloe*エンドファイトを農業においてより有効に活用するために、耐虫性、耐病性活性が強く、かつ家畜への毒性物質を産生しない多機能な菌株が求められている。本研究では、細胞融合を介した疑似有性生殖によって、異なる系統あるいは種のエンドファイト親株から新たなエンドファイト菌株が出現することを明らかとした。また、人工的な疑似有性生殖によって多機能なエンドファイト菌株を作成できる方法を確立した。本研究の成果は、農業現場で活用できる有用形質を併せ持つエンドファイト菌株の作出に大きく貢献できると考えられる。

研究成果の概要(英文)：*Epichloe* endophytes systemically colonize the intercellular spaces of grasses to establish a symbiotic association. Colonization by *epichloae* endophytes confers various benefits on host plant growth and fitness to environmental conditions through the enhancement of plant resistance to a range of biotic and abiotic stresses, including drought, disease and herbivores. In this study, *Epichloe* isolates are used to investigate the role of parasexual recombination for the emergence of new isolates and evolution of endophytes. We successfully produced hybrid isolates which have variety of characteristics inherited from parents isolates (same or different *Epichloe* species). We developed the method to produced artificial hybrid strains via parasexual recombination with no transformation markers using a toxic gene as negative marker gene.

研究分野：植物病理学

キーワード：共生糸状菌 エンドファイト ライグラス

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19（共通）

1. 研究開始当初の背景

植物の内部で共生的に生育する微生物はエンドファイトと総称されている。イネ科牧草の細胞間隙に共生する糸状菌である *epichloae* (*Epichloë/Neotyphodium* 属) エンドファイトは、植物を病害虫から守る様々な生理活性物質を生産する。例えば、害虫に対して忌避作用を示す物質としてペラミン、ロリン、ジャンチトレム B などがあり、これらを生産するエンドファイト菌株が、牧草の害虫防除に広く用いられており、大幅な減農薬につながっている。一方で、多くの *Epichloae* エンドファイトは家畜に対して毒性を示すロリトレム B、エルゴバリンといった物質を生産するため、利用できる菌株は毒性物質を生産しない一部の菌株に限られている。

エンドファイトは、植物細胞間隙で生育することにより外界の微生物から隔離され、種子を介して次世代の植物に感染するといった利益を得ている。不完全菌である *Neotyphodium* 属エンドファイトは植物の種子を介して繁殖するため、外界の微生物や近縁種と遭遇する機会は限られている。しかし自然界から単離される *Neotyphodium* 属菌株は、生理活性物質の生産性に著しい多様性が認められる。これまでに、*Epichloë* および *Neotyphodium* 属菌株の *tub2* (*tubulin2*) 遺伝子の分布を比較すると、*Epichloë* 属菌は 1 コピーの *tub2* を持つのに対し、*Neotyphodium* 属菌からは *Epichloë* 属菌由来と推定される複数の *tub2* が見いだされることが報告されている。この結果から、*Neotyphodium* 属菌は、異なる *Epichloë* 属菌の hybrid 化により出現したと推察されているが、詳細は明らかではない。

Epichloae エンドファイトを農業においてより有効に活用するために、耐虫性、耐病性活性が強く、かつ家畜への毒性物質を生産しない多機能な菌株が求められている。しかし、これまでに農業で実用化されているエンドファイト菌株は全て有性世代を持たない *Neotyphodium* 属菌であり、交配によるエンドファイトの育種は不可能であると考えられていた。

2. 研究の目的

Epichloae エンドファイトは、宿主植物内で植物を外敵から守る様々な生理活性物質を生産する。通常、エンドファイトは種子を介して植物と共に繁殖するため、植物との共生体を守る性質を進化の過程で獲得してきた。一方で、植物の組織内では同種他菌株や他の微生物と遭遇する機会が極めて少ないため、独自の進化機構を発達させる必要があったと推定される。多くの *Neotyphodium* 属種は *Epichloë* 属菌の hybrid であると考えられている。申請者らは、エンドファイトが植物内で盛んに細胞融合を形成していることを観察し、不完全菌エンドファイトが宿主植物内での疑似有性生殖によって進化しているという着想を得た。また培地上で *Epichloë* 属菌が疑似有性生殖を行うことを観察している。新たな *Neotyphodium* 属菌は、1) *Neotyphodium* 属菌の感染植物への *Epichloë* 属菌の新たな感染、2) 両菌の細胞融合、3) 核融合とゲノムのシャッフルリング、4) 減数分裂による 1 倍体化、という過程を経て形成されると推定される。本研究では、古くから様々な糸状菌で見いだされるものの、自然界においての重要性が明らかではなかった疑似有性生殖のエンドファイト進化における役割を証明することを目的としている。また、異なる種であっても、有用な形質をもつ複数のエンドファイトから、多機能な新規エンドファイト菌株を育種できる可能性が考えられた。そこで、ピラミッティング育種法により、有用形質を併せ持つエンドファイト菌株を作出する方法の確立を行う。

3. 研究の方法

A) 異種エンドファイトの hybrid 株の単離

Epichloë あるいは *Neotyphodium* 属菌株群にジェネティシン耐性遺伝子マーカーを用いて GFP を導入した。得られた GFP 発現菌株とハイグロマイシン耐性で DsRed を発現する *E. festucae* F11 株を対峙培養し、疑似有性生殖を誘導する。2 つのコロニーが交わった部位から、2 つの薬剤耐性遺伝子をもつ菌株を分離した (図 1)。得られた菌株を薄層 PDA 固形培地上で培養し、分生子形成を誘導した。単一の分生子由来の菌株を分離し、菌糸が GFP と DsRed のいずれも発現していることを確認した。新規種間雑種株群における染色体構成などを調査した。

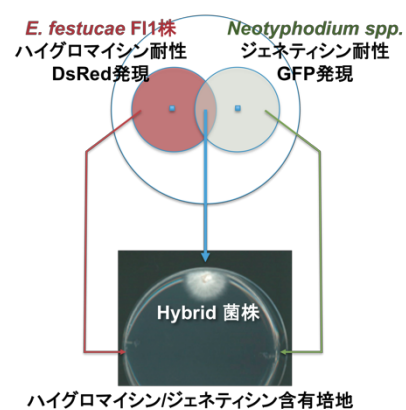


図 1. 培地上での種間雑種の分離法

B) 新規 Hybrid 菌株のゲノム構造の詳細解析

これまでに Hybrid 株には高い遺伝的多様性があることが明らかとなっている。しかし、親株の 1 つである F11 株が全ゲノムが決定しているのに対してもう一方の親株である E437 株では、その全体像が明らかではない。そこで、E437 株ゲノム配列および得られた Hybrid 菌株のゲノム配列を NGS により解読し、Hybrid 菌株のゲノム構造を解析する。

C) Hybrid 菌株のゲノム構造の安定性の解析

新規に作成した Hybrid 菌株ではゲノムの重複を含む多様なゲノム構造が認められたが、そのゲノムが培養時あるいは植物への感染時に安定して維持されるかは明らかではない。そこで、2 つの親株の染色体のマーカーを作出し、Hybrid 菌株を様々な条件で培養、あるいは植物接種した後のゲノ

ムの安定性を調査する。この解析によって新規菌株が長期利用が可能であるかどうかを確認する。

D) 異種エンドファイトの Hybrid 菌株の作出とゲノム構造の解析

これまでに、ヤマカモジグサ由来の *E. sylvatica* を得て、F11 株との Hybrid 菌株の作出を試みている。この組み合わせでも菌糸の融合が認められている。そこで、これまでに報告のない異種間の擬似有性生殖の誘導をこころみる。得られた異種間 Hybrid 菌株のパルスフィールドゲル電気泳動によるゲノム構造の調査を行う。

E) 新規菌株の人工的な作出法の確立

2 つの親株に致死遺伝子を導入し、それらの対峙培養による擬似有性生殖の誘導と新規菌株の作出に取り組む (図 2)。得られた Hybrid 株から致死遺伝子が取り除かれた菌株を選別することで、形質転換マーカーを持たない新規菌株の人工的な作出法を確立する。

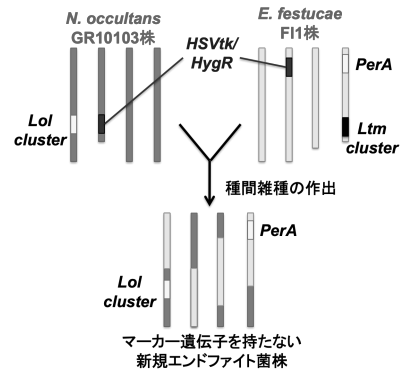


図 2. 人工種間交雑によるエンドファイト有用遺伝子のピラミッティング法

4. 研究成果

A) 異種エンドファイトの hybrid 株の単離

E. festucae F11 株と E437 株を用いた実験では、貧栄養培地である 3%寒天培地での培養時に隣接する細胞間での細胞融合が観察され、疑似有性生殖様の現象が起こっていることが証明されている。そこで、ヤマカモジグサから分離した *E. sylvatica* EA3 株に *DsRed* 遺伝子を発現させた形質転換作出し、GFP を発現するジェネティシン耐性の *E. festucae* F11 株との対峙培養を行なった。異種株間において細胞融合が起こるか否かを共焦点レーザー顕微鏡を用いて観察したところ、GFP および *DsRed* を発現する菌糸間の融合が認められ、両蛍光タンパク質が同時に認められる菌糸が現れた。この結果より、*Epichloë* 属菌の異種間においても疑似有性生殖様の現象が起こることが示された (図 3)。そこで、両菌株のコロニーが重なっている部分を培地ごと切り出し、ハイグロマイシンおよびジェネティシンの両抗生物質に対して抵抗性である菌糸の成長を確認した。さらに、2 つの抗生物質を含む培地で生育した菌糸からプロトプラストを作成し、単一のプロトプラストからの再生に成功した株を *E. festucae* F11-GFP43 株と *E. sylvatica* EA3-2 株の Hybrid 菌株として単離することに成功した。

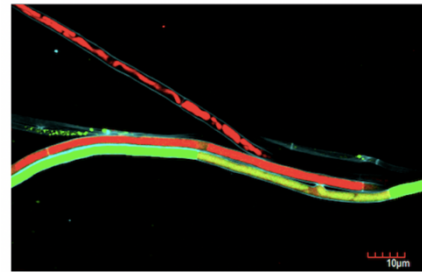


図 3. *E. festucae* F11 株と *E. sylvatica* EA2 株の細胞融合 (疑似有性生殖)

B) 新規 Hybrid 菌株のゲノム構造の詳細解析

E. festucae F11 株および E437 株を親株に持つ 5 つの Hybrid 菌株の全ゲノム配列解析を行った。2 つの親株および 5 種の Hybrid 菌株をから得られた各サンプルのリードを De Novo アセンブリし、全ての Contig を F11 株の配列にマッピングした。各 Hybrid 菌株由来のコンティグをマッピングした際の SNPs の分布を調べたところ、Hybrid A 株では、殆どの部位において E437 株の SNPs のおおよそ半数が検出され、6 つの染色体における E437 株の約半分程度の変異数と算出された。Hybrid A 株の第 5 染色体のみ値が少なく、全体の 1/3 のみで E437 株型の変異が検出された。Hybrid A 株の第 5 染色体における SNPs の分布を詳細に調べたところ、Hybrid A 株は E437 株の第 5 染色体の 1.02Mb までを部分的に持っていることが示された (図 4)。また Hybrid B 株の第 7 染色体、Hybrid C 株の第 2 染色体および第 6 染色体で変異数の値が少なかったため、変異のパターンを詳細に調べたところ、Hybrid B 株の第 7 染色体で F11 株型から E437 株型に組み換わっている領域が見出された (図 4)。同様に Hybrid C 株の第 6 染色体にも F11 株型から E437 株型に組み換わっている領域が見出された (図 4)。これら組み換えの起こった部位

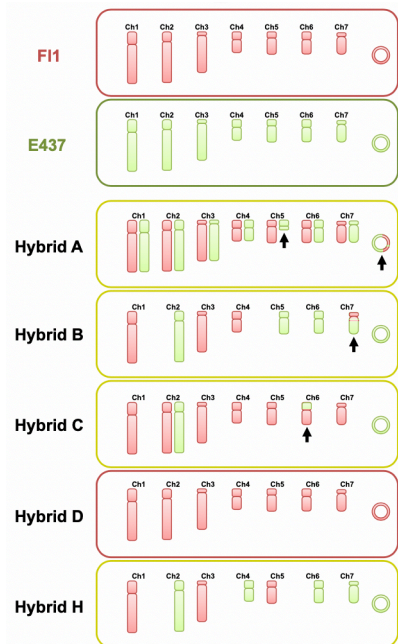


図 4. ハイブリッド菌株のゲノム構造の解析結果の概略。矢印は組換えが確認された部位

これら組み換えの起こった部位

は、サンガーシーケンスによる配列決定でも確認された。以上の結果から、Hybrid 菌株の一部の染色体は F11 株型と E437 株型の組み換えによって出現している可能性が示された。また、ミトコンドリアゲノムの配列を解析したところ、Hybrid A 株のミトコンドリアゲノムの配列は、F11 型と E437 型の配列が混在していた (図 4)。以上の結果から、*E. festucae* の 2 菌株間の擬似有性生殖様の現象を介した Hybrid 株の出現の過程で、染色体の重複、組み換えなどのランダムな染色体構成の変化が起こっていることが示された。

C) Hybrid 菌株のゲノム構造の安定性の解析

Hybrid A 株では両親株のほぼすべての染色体を持っており (図 4)、このような過剰な染色体を保持している菌株のゲノムの安定性に興味を持たれた。そこで、Hybrid A 株を継代培養し培地上の染色体の安定性を評価した。Hybrid A 株をハイグロマイシンおよびジェネティシンを含む PDA 培地あるいは抗生物質を含まない PDA 培地に植菌し、1 ヶ月ごとにそれぞれの培地に植え継ぎ、10 代目の菌株について染色体マーカーを用いて染色体の分布を調査した。その結果、PDA 培地上では Hybrid 株の増加した染色体は比較的安定して維持されることが示された。

次に Hybrid A 株を植物体内のような貧栄養培地で継代培養し、染色体の安定性を評価した。Hybrid A 株を 1/10 PDA の貧栄養培地に植菌し、1 ヶ月ごとに 1/10 PDA 培地に植え継ぎ、3 代目の菌株の胞子を共焦点レーザー顕微鏡を用いて胞子を観察した。その結果、同一の系統内で GFP 蛍光タンパク質と DeRed 蛍光タンパク質の両方あるいは片方の発現がなくなった胞子が見出された。また、蛍光を失った胞子はサイズが小さくなっており、染色体数が減少している可能性が示された。次に、宿主植物への感染している Hybrid A 株の染色体について調査した。Hybrid A 株を宿主植物であるペレニアルライグラスに接種し、接種後 13 ヶ月の 5 植物体からそれぞれ 1 菌株ずつを再分離した。これら再分離菌株 5 株について、F11 株と E437 株の染色体を識別することができる染色体マーカーを用いて染色体の分布を調査した。その結果、Hybrid A 株の全ての重複した染色体は安定して保たれていることが示された。

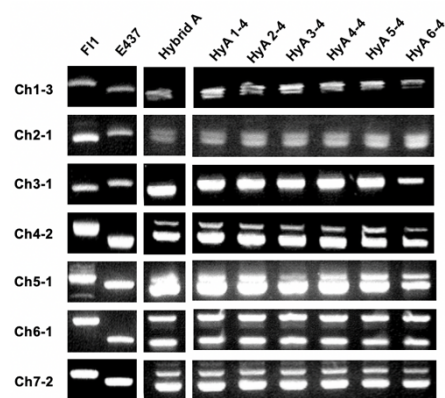


図 5. ハイブリッド菌株の貧栄養培地におけるゲノムの安定性の評価

D) 異種エンドファイトの Hybrid 菌株の作出とゲノム構造の解析

A で作出した、*E. festucae* F11-GFP43 株と *E. sylvatica* EA3-2 株由来の 4 つの Hybrid 株について、パルスフィールドゲル電気泳動法を用いて、親株および Hybrid 株の染色体構成の比較を行った。その結果、親株である *E. festucae* F11 株と *E. sylvatica* EA3-2 株の間で染色体構成に大きな違いが確認されなかった。また、Hybrid 株においても長さの異なる染色体は見出されなかった。そこで、Hybrid 株の作出に用いている親株のうち *E. festucae* F11 株の染色体を識別することができる染色体マーカーを用いて、Hybrid 株における *E. festucae* F11 株の染色体の分布を調査した。その結果、異なる Hybrid 株間で受け継がれている *E. festucae* F11 株由来の染色体が異なることが示された (図 6)。また、部分的な染色体が受け継がれている例が多く認められ、異種間の Hybrid 菌株出現の過程で、ランダムで多様な染色体の再構成が起こっている可能性が示された。

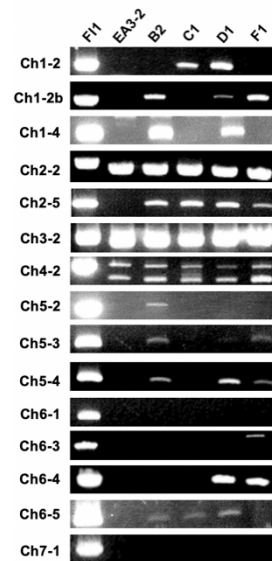


図 6. 異種エンドファイト由来のハイブリッド菌株の染色体構成の解析

E) 新規菌株の人工的な作出法の確立

これまでに用いてきた人工 Hybrid 菌の作出方法では、Hybrid 菌のみを選抜するために特定の抗生物質の耐性遺伝子を導入した親株を用いる必要があり、得られた Hybrid 菌株にも導入した抗生物質耐性遺伝子が残るため、本手法で有用な形質を持つエンドファイトを作出しても圃場で用いることができない。そこで新たな人工 Hybrid 菌作出方法として、*HSVtk* 遺伝子を追加したベクターを用いた。*HSVtk* 遺伝子産物は 5-fluoro-2-deoxyuridine (F2dU) をリン酸化して毒性物質に変換するため、Hybrid 菌株のうち擬似有性生殖の過程で起こるゲノム再構成により *HSVtk* 遺伝子を持たなくなった株のみが F2dU 添加培地上で選抜できる。*HSVtk* 遺伝子を持ちハイグロマイシン耐性の *E. festucae* F11 株と *E. festucae* E437 株を作出し、それぞれ寒天培地で対峙培養することで Hybrid 菌株を作出した。作出した Hybrid 菌株が擬似有性生殖の過程で挿入したベクター断片を失ったことを確認するために、Hybrid 菌株をそれぞれの親株とともにハイグロマイシンを含む

PDA 培地と F2dU 添加 PDA 培地に植菌し生育させた結果、F2dU 添加培地では生育できるがハイグロマイシンを含む培地では生育できない菌株が得られた。これら Hybrid 菌株について、*HSVtk* 遺伝子に特異的なプライマーを用いた PCR 法により、親株が保持していた *HSVtk* 遺伝子を全ての Hybrid 菌株が保持していないことが示された (図 7)。一部の Hybrid 菌株において、F11 株と E437 株由来の染色体を保持している例が認められたことから、人工的に形質転換ベクターを持たないハイブリッド株の作出が成功したことが示された。



図 7. 人工的に作出したハイブリッド菌株における *HSVtk* 遺伝子の分布の確認

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 2 件)

Kayano Y., Tanaka A. and Takemoto D. (2018)

Two closely related Rho GTPases, Cdc42 and RacA, of the endophytic fungus *Epichloë festucae* have contrasting roles for ROS production and symbiotic infection synchronized with the host plant. PLOS Pathog 14: e1006840. (査読あり)

Green K.A., Becker Y., Tanaka A., Takemoto D., Fitzsimons H.L., Seiler S., Lalucque H., Silar P. and Scott B. (2017) SymB and SymC, two membrane associated proteins, are required for *Epichloë festucae* hyphal cell-cell fusion and maintenance of a mutualistic interaction with *Lolium perenne*. Mol Microbiol. 103: 657-677. (査読あり)

[学会発表] (計 16 件)

稲垣茉莉子・神谷昇汰・岡村文音・榎野友香・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2018) イネ科植物の共生糸状菌 *Epichloë festucae* の細胞融合と共生確立に関与する RasB 活性化因子 Cdc25 の機能解析. 第 18 回糸状菌分子生物学コンファレンス. アオーレ長岡、長岡.

三浦里佳・磯部仁美・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2018) イネ科植物に感染する *Epichloë* 属菌の異種間での菌糸融合の観察および擬似有性生殖による Hybrid 菌株の作出. 第 18 回糸状菌分子生物学コンファレンス. アオーレ長岡、長岡.

三浦里佳・磯部仁美・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2018) イネ科植物に感染する *Epichloë* 属菌の異種間での細胞融合の観察および Hybrid 菌株の作出. 平成 30 年度 日本植物病理学会 関西支部会. 山口大学、山口.

稲垣茉莉子・神谷昇汰・岡村文音・榎野友香・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2018) 牧草共生エンドファイトの細胞融合と共生確立に関与する Cdc25 および RasB の機能解析. 平成 30 年度 植物感染生理談話会. 高知大学、南国.

稲垣茉莉子・神谷昇汰・岡村文音・榎野友香・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2018) イネ科牧草共生菌 *Epichloë festucae* の Cdc25 は RasB 活性化を介して細胞融合と共生確立に関与する. 平成 30 年度 日本植物病理学会. 神戸国際会議場、神戸.

稲垣茉莉子・神谷昇汰・岡村文音・榎野友香・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2017) 牧草共生エンドファイトの細胞融合と共生確立に関与する Cdc25 および RasB の機能解析. 第 17 回 糸状菌分子生物学コンファレンス. 東与賀文化ホール、佐賀.

三浦里佳・磯部仁美・増中 章・菅原幸哉・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2017) 擬似有性生殖により作出した *Epichloë* エンドファイト Hybrid 菌株の染色体構成の解析. 第 17 回 糸状菌分子生物学コンファレンス. 東与賀文化ホール、佐賀.

三浦里佳・磯部仁美・増中 章・菅原幸哉・中邨真之・井原邦夫・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2017) イネ科牧草共生菌 *Epichloë* エンドファイトの擬似有性生殖により作出した Hybrid 菌株の染色体構成の解析. 平成 29 年度 日本植物病理学会. 大阪府立大学、大阪.

竹本大吾 (2017) イネ科植物共生糸状菌の人工的なハイブリッド菌株作出とその性状解析. 第 38 回 糸状菌遺伝子研究会例会. 北とぴあ、東京.

三浦里佳・磯部仁美・増中 章・菅原幸哉・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹

本大吾 (2017) イネ科牧草共生菌 *Epichloë* エンドファイトの有用菌株作出法の確立: 擬似有性生殖により作出した Hybrid 菌株の形質の安定性の解析. 平成 29 年度 日本植物病理学会. 岡山コンベンションセンター、盛岡.

磯部仁美・増中 章・菅原幸哉・多賀正節・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2016) 擬似有性生殖様の現象を介して作出した *epichloae* エンドファイト菌株の諸性質の解析. 第 16 回 糸状菌分子生物学コンファレンス. 宇治おうばくプラザ、京都

三浦里佳・磯部仁美・Enkhee Purev・小鹿 一・増中 章・菅原幸哉・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2016) イネ科植物共生菌 *Epichloë/Neotyphodium* 属エンドファイトの産生する抗菌性物質の探索. 第 16 回 糸状菌分子生物学コンファレンス. 宇治おうばくプラザ、京都

磯部仁美・増中 章・菅原幸哉・多賀正節・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2016) 擬似有性生殖を介して作出したイネ科植物エンドファイトの hybrid 菌株の性状解析. 平成 28 年度 日本植物病理学会関西支部会. 静岡県コンベンションアーツセンター、静岡.

三浦里佳・磯部仁美・Enkhee Purev・小鹿 一・増中 章・菅原幸哉・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2016) イネ科植物に共生する *Epichloë/Neotyphodium* 属エンドファイトの産生する抗菌性物質の探索と解析. 平成 28 年度 日本植物病理学会関西支部会. 静岡県コンベンションアーツセンター、静岡.

磯部仁美・増中 章・菅原幸哉・多賀正節・佐藤育男・千葉壮太郎・川北一人・田中愛子・竹本大吾 (2016) 擬似有性生殖を介して作出したイネ科植物エンドファイトの hybrid 菌株の性状解析. 平成 28 年度植物感染生理談話会. シーパル須磨、神戸.

Kamiya S., Ozaki Y., Okamura A., Kameoka S., Kayano Y., Saikia S., Scott B., Maruyama J., Tanaka A. and Takemoto D. (2016) Novel nuclear protein, NsiA, and its interacting transcription factor Ste12 and MAP kinase Mak2 mediate balanced symbiotic infection of endophytic fungus *Epichloë festucae* in perennial ryegrass. XVII International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions. Portland OR, USA.

〔図書〕(計 1 件)

植物たちの戦争—病原体との 5 億年のサバイバルレース (植物病理学会 共著)

竹本大吾 (2019) 第 5 章 植物と微生物の寄生と共生をめぐる「共進化」

講談社ブルーバックス

〔産業財産権〕

○出願状況

なし

○取得状況

なし

〔その他〕

ホームページ等

<https://nagoyaplantpathol.wixsite.com/nagoya-plant-pathol>

6. 研究組織

竹本大吾 (Takemoto Daigo)

名古屋大学・生命農学研究科・准教授

研究者番号：30456587

(1) 研究分担者

なし

(2) 研究協力者

寺内良平 (Terauchi Ryohei)

公益財団法人岩手生物工学研究センター・生命科学研究部・研究部長

研究者番号：50236981

※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。