

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 2 月 12 日現在

機関番号：82111

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009年度～2011年度

課題番号：21780258

研究課題名（和文）鶏肝臓脂質・糖代謝のアディポネクチンによる制御機構

研究課題名（英文）The regulation of hepatic lipid and glucose metabolism by adiponectin in chicken.

研究代表者

大津 晴彦（OHTSU HARUHIKO）

独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構・畜産草地研究所家畜生理栄養研究領域・主任研究員

研究者番号：404555316

研究成果の概要（和文）：鶏におけるアディポネクチンの生理作用の一端を明らかにすることを目的とし、鶏初期成長期におけるアディポネクチン動態と肝臓脂質・糖代謝に対する作用を検討した。その結果、血中アディポネクチン濃度は、肝臓脂質合成および解糖系が亢進している1日齢の鶏雛で高濃度であること、また、アディポネクチンは鶏肝臓脂肪酸合成および解糖系に関与する mRNA 発現量を抑制することが示された。

研究成果の概要（英文）：Physiological functions of adiponectin in hepatic lipid and glucose metabolisms of chickens were observed in this study. In newly-hatched chick, blood adiponectin levels and hepatic mRNA expressions of fatty acid synthesis and glycolysis related-factors were high at 1-day-old chick compared to other ages. Moreover, adiponectin reduced hepatic mRNA expressions of fatty acid synthesis and glycolysis related-factors in chicken livers.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：畜産学・獣医学・応用動物科学

キーワード：代謝・内分泌制御

1. 研究開始当初の背景

家禽の初期成長期においては、孵化直後は腹腔の脂肪組織が未発達であり、脂質を多く含有する残存卵黄が主なエネルギー源として機能しているが、その後、飼料由来の炭水化物へとエネルギー源が変化し、腹腔内脂肪組織の発達が始まる。また、孵化直後には肝臓に多量の脂肪を蓄積し、脂肪酸酸化が亢進しているとの代謝特徴を持つ。更に、この残存卵黄を摘除すると、その後の増体が低下す

ると報告されており、残存卵黄由来の脂質が家禽の成長において重要な役割を果たすと考えられる。従って、初期成長期における肝臓の脂質・糖代謝を制御することが、その後の成長過程における代謝制御、すなわち無駄な脂肪の蓄積を抑え、生産性を向上する上で重要である。そのためには、初期成長期における脂質・糖代謝のメカニズムを理解することが必要とされる。

アディポネクチンは、肥満に関わる重要な

因子であり、脂質・糖代謝に作用することが哺乳動物において報告されている。鶏においてもアディポネクチンの存在は確認されているが、初期成長期におけるアディポネクチンの発現機構およびその脂質・糖代謝に対する作用を検討した報告はほとんどない。前述のように鶏初期成長期には脂質から炭水化物へとエネルギー源が変化し、更にはこの脂質エネルギー源は、その後の成長に重要である。また、孵化直後の肝臓は多量の脂質を含有しているが、その後の成長過程で蓄積量は急激に低下する。この鶏初期成長期における肝臓脂肪蓄積の減少に伴う脂質・糖代謝の変動に脂質・糖代謝調節因子であるアディポネクチンが重要な役割を果たすと推察される。そこで、本研究では初期成長期における家禽の脂質・糖代謝制御のメカニズムを明らかにすることを目的とし、鶏肝臓におけるアディポネクチンの生理作用の解明を試みた。

2. 研究の目的

鶏初期成長期の肝臓におけるアディポネクチンの発現動態、更にはアディポネクチンの鶏肝臓脂質・糖代謝への作用を鶏初代肝細胞培養系 (*in vitro*) および動物実験 (*in vivo*) において解析し、アディポネクチンの鶏における生理作用の解明を試みた。

(1) 鶏初期成長時のアディポネクチン発現動態および肝臓脂質・糖代謝との関連性

鶏初期成長期 (0~21 日齢) の血液中アディポネクチン動態、肝臓・骨格筋におけるアディポネクチンとその受容体の発現および肝臓脂質代謝、糖代謝の関連因子の発現の変動を測定し、その全体像を把握することを目的とした。

(2) 鶏肝細胞培養系におけるアディポネクチンの脂質・糖代謝への作用の検討

鶏初代肝細胞培養系を用い、アディポネクチンの鶏肝臓脂質・糖代謝に対する直接的な作用を明らかにすることを目的とした。培養系として、ホルモンプリー、インスリンシグナル存在下、グルカゴンシグナル存在下を設け、アディポネクチン単独の作用とそれぞれのホルモンによる肝臓脂質・糖代謝制御に対するアディポネクチンの作用の解明を試みた。

(3) アディポネクチンの脂質・糖代謝への作用の *in Vivo* 系における解析

ブロイラーにアディポネクチン抗血清を投与し、アディポネクチンの作用を抑制することで、生体内におけるアディポネクチンの肝臓脂質・糖代謝に対する作用を解析した。

3. 研究の方法

(1) 鶏初期成長時のアディポネクチン発現

動態および肝臓脂質・糖代謝との関連性

孵化直後より 21 日齢までのブロイラーの肝臓、骨格筋におけるアディポネクチンおよびその受容体 AdipoR1、AdipoR2 の mRNA 発現量をリアルタイム PCR 法により測定した。また、鶏アディポネクチン抗血清を作製し、血液中におけるアディポネクチン動態の変化も経日的にウエスタンブロット法により測定した。更に、鶏初期成長期における脂質・糖代謝の変動を把握するために肝臓における脂肪酸合成系関連因子 (脂肪酸合成酵素 [FAS]、アセチル CoA カルボキシラーゼ [ACC]、Malic Enzyme [ME])、脂肪酸酸化関連因子 (Carnitine *O*-palmitoyltransferase 1, 2 [CPT1, 2]、Hydroxyacyl-CoA dehydrogenase [HADH])、コレステロール合成系 (HMG-CoA Reductase)、異化系 (CYP7A)、解糖系関連因子 (ホスホフルクトキナーゼ [PFK]、ビルビン酸デヒドロゲナーゼ [PDH])、糖新生系関連因子 (ホスホエノールビルビン酸カルボキシキナーゼ [PEPCK]、glucose-6-phosphatase [G-6-Pase]) mRNA 発現量をリアルタイム PCR 法で測定した。

(2) 鶏肝細胞培養系におけるアディポネクチンの脂質・糖代謝への作用の検討

鶏肝臓脂質・糖代謝へのアディポネクチンの直接的な作用を解明するために、鶏初代培養肝細胞系を用い、アディポネクチンの添加試験を行った。

① 鶏肝細胞培養ホルモンプリー系におけるアディポネクチン添加の肝臓脂質・糖代謝関連因子発現への影響

14 日齢以降のブロイラー雄を 48 時間絶食し、灌流法により鶏肝実質細胞を調製した。調製した細胞を Besal Medium Eagle (鶏肝細胞培養用にアミノ酸濃度を調整) にインスリン (0.25 μ g/ml) グルカゴン (0.25 μ g/ml) を添加した培地でモノレイヤーになるまで前培養した。細胞をホルモンプリー培地に置き換え 12 時間培養しアディポネクチン (10、20 μ g/ml) を添加し、添加 12、24 時間後の脂質・糖代謝関連因子の mRNA 発現量をリアルタイム PCR 法により測定した。

② 鶏肝細胞培養系におけるアディポネクチン添加のインスリン肝臓脂質・糖代謝関連因子発現調節への影響

前試験と同様の方法で調製した鶏肝細胞を前培養後、インスリン (0.25 μ g/ml) 存在下において 12 時間培養後アディポネクチン (20 μ g/ml) を添加し、添加 12、24 時間後の脂質・糖代謝関連因子の mRNA 発現量をリアルタイム PCR 法により測定した。

③ 鶏肝細胞培養系におけるアディポネクチン

ン添加のグルカゴン肝臓脂質・糖代謝関連因子発現調節への影響

前試験と同様の方法で調製した鶏肝細胞を前培養後、グルカゴン (0.25 μ g/ml) 存在下において 12 時間培養後アディポネクチン (20 μ g/ml) を添加し、添加 6、12 時間後の脂質・糖代謝関連因子の mRNA 発現量をリアルタイム PCR 法により測定した。

(3) アディポネクチンの鶏肝臓脂質・糖代謝への作用の *in Vivo* 系における解析

27 日齢ブロイラー雄を 12 時間絶食し、試験に供した。コントロールとして、ウサギ血清を PBS で 5 倍に希釈したもの、鶏アディポネクチン抗血清は、無希釈および PBS で 5 倍に希釈したものを翼下静脈より投与し (2ml/kg 体重)、6 時間後の血液及び肝臓を採取し、血中脂質成分、グルコースおよび肝臓脂質・糖代謝関連因子 mRNA 発現量を測定した。

4. 研究成果

(1) 鶏初期成長時のアディポネクチン発現動態および肝臓脂質・糖代謝との関連性

ブロイラー肝臓におけるアディポネクチン mRNA 発現量の各日齢における差は見られなかった (図 1)。一方、ブロイラー肝臓における AdipoR1 mRNA 発現量は 1 日齢で他の日齢に比べて高い値を示した。また、AdipoR2 mRNA 発現量は、0 日齢で他の日齢に比べて低いことが示された。ブロイラー骨格筋におけるアディポネクチン、AdipoR1 および AdipoR2 mRNA 発現量の日齢間における有意な差は観察されなかった。

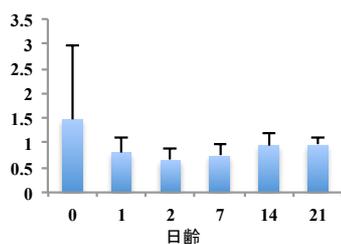


図1 ブロイラー肝臓におけるアディポネクチン mRNA発現量の変動
各日齢のブロイラー(雄)の肝臓より、Total RNAを抽出、First Strand cDNAを作成し、リアルタイムPCR法によりアディポネクチン mRNA発現量を測定した。内部標準として18s rRNA発現量を用いた。
平均値±標準偏差

ブロイラーの血液中的アディポネクチン濃度は、肝臓および骨格筋における発現とは異なり、1、2 日齢で他の日齢に比べて高いことが示された (図 2)。

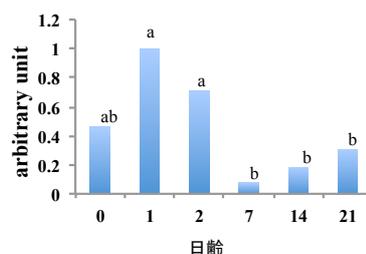


図2 ブロイラー血液中におけるアディポネクチン濃度の変動
各日齢のブロイラー(雄)より、血液を採取し、鶏アディポネクチン抗血清を用い、ウェスタンブロット法により、濃度の変動を解析した。
異符号間に有意差あり(P<0.05)

鶏初期成長期における脂質代謝の変動としては、脂肪酸合成系である Fas (図 3)、ACC、ME は 0 日齢で低く、1 日齢に急激に上昇することが示された。脂肪酸酸化系関連因子発現量は、0、1 日齢で高い値を示す傾向にあった。また、コレステロール合成系である HMG-CoA Reductase 発現量は 0 日齢で低く、1 日齢にかけて急激に増加、コレステロール異化系 CYP7A 発現量は 0 日齢で他の日齢に比べて高い値を示す傾向にあった。

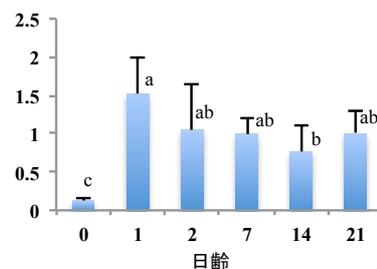


図3 ブロイラー骨格筋におけるFAS mRNA発現量の変動
各日齢のブロイラー(雄)の骨格筋より、Total RNAを抽出、First Strand cDNAを作成し、リアルタイムPCR法によりFAS mRNA発現量を測定した。内部標準として18s rRNA発現量を用いた。
平均値±標準偏差 異符号間に有意差あり(P<0.05)

鶏肝臓における糖代謝関連因子発現量の変化としては糖新生系関連因子 [PEPCK, G-6-Pase] の mRNA 発現量は 0、1、2 日齢で低い傾向を示し、解糖系関連因子 [PFK (図 4), PDH] 発現量は 1 日齢で他の日齢より、高い値を示した。

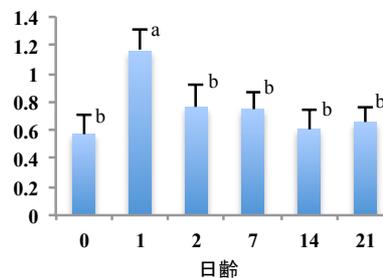


図4 ブロイラー骨格筋におけるPFK mRNA発現量の変動
各日齢のブロイラー(雄)の骨格筋より、Total RNAを抽出、First Strand cDNAを作成し、リアルタイムPCR法によりPFK mRNA発現量を測定した。内部標準として18s rRNA発現量を用いた。
平均値±標準偏差

以上のように、鶏初期成長期におけるアディポネクチン発現量は、肝臓および骨格筋で日齢間の差が見られないものの、血液中濃度は変動しており、1、2日齢で高いことが示された。この時期の肝臓脂質・糖代謝の特徴としては、脂質合成系が急激に増加していること、解糖系が亢進していることが示され、また、肝臓におけるアディポネクチン受容体の発現量も高いことから、この増加を制御する為に、生体内を循環しているアディポネクチンが増加している可能性が考えられた。

(2) 鶏肝細胞培養系におけるアディポネクチンの脂質・糖代謝への作用の検討

前試験において鶏初期成長期におけるアディポネクチン動態と肝臓脂質・糖代謝の関連性の可能性が示された。本試験では、鶏肝臓脂質・糖代謝に対するアディポネクチンの直接的作用を解明するために、鶏初代培養肝細胞系において、アディポネクチンの添加試験を行った。

① 鶏肝細胞培養ホルモンフリー系におけるアディポネクチン添加の肝臓脂質・糖代謝関連因子発現への影響

アディポネクチン添加の脂肪酸合成系への作用としては、FASの発現量を添加12、24時間で低下させた(図5)。また、脂質合成に関与する転写因子であるSREBP1、PPAR γ 発現量を測定したところ、PPAR γ 発現量は、10 μ g/mlのアディポネクチン添加12時間で有意に減少したが、SREBP1発現量は変化しなかった。

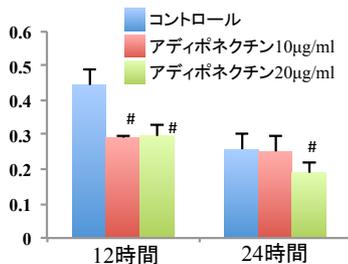


図5 鶏初代肝細胞培養系におけるFAS mRNA発現量に対するアディポネクチンの影響
 フロイラーより肝細胞を調製し、インスリン(0.25 μ g/ml)グルカゴン(0.25 μ g/ml)を含む培地で、前培養した。培地をホルモンフリーに変え、12時間培養後、アディポネクチンを添加し、12、24時間後のFAS mRNA発現量をリアルタイムPCR法で測定した。
 内部標準には18s rRNA量を用いた。
 平均値±標準偏差 #:コントロールに対して有意差あり(p<0.05)

脂肪酸酸化系関連因子である、CPT1 mRNA 発現量はアディポネクチン添加による影響を受けず、また、脂肪酸酸化を調節する転写因子である PPAR α 発現量もアディポネクチン添加の影響を受けなかった。

ホルモンフリー系でのアディポネクチンの糖代謝関連因子発現への作用としては、アディポネクチン10 μ g/mlの添加12時間で解糖系関連因子である PFK 発現量が減少した(図6)。また糖新生系関連因子である PEPCK 発現量も同様に10 μ g/mlのアディポネクチン添加12時間で減少した。

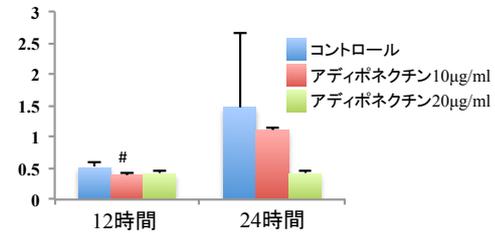


図6 鶏初代肝細胞培養系におけるPFK mRNA発現量に対するアディポネクチンの影響
 フロイラーより肝細胞を調製し、インスリン(0.25 μ g/ml)グルカゴン(0.25 μ g/ml)を含む培地で、前培養した。培地をホルモンフリーに変え、12時間培養後、アディポネクチンを添加し、12、24時間後のPFK mRNA発現量をリアルタイムPCR法で測定した。
 内部標準には18s rRNA量を用いた。
 平均値±標準偏差 #:コントロールに対して有意差あり(p<0.05)

② 鶏肝細胞培養系におけるアディポネクチン添加のインスリン肝臓脂質・糖代謝関連因子発現調節への影響

インスリンシグナル存在下におけるアディポネクチンの脂肪酸合成系関連因子への影響としては、インスリンによるFAS発現量の増加を有意に抑制した(図7)。しかしながら、脂肪酸合成に関わる転写因子であるSREBP1およびPPAR γ 発現量には影響を与えなかった。脂肪酸酸化系関連因子(CPT1, PPAR α)に対するアディポネクチン添加の影響は見られなかった。

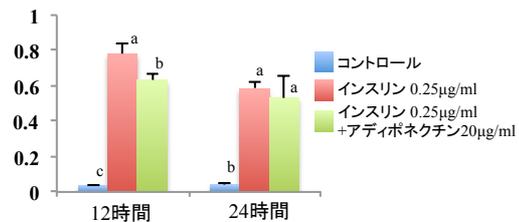


図7 鶏初代肝細胞培養系におけるアディポネクチンのFAS mRNA発現量に対するインスリンシグナル存在下での作用
 フロイラーより肝細胞を調製し、インスリン(0.25 μ g/ml)グルカゴン(0.25 μ g/ml)を含む培地で、前培養した。培地からグルカゴンを除去し12時間培養後、アディポネクチンを添加し、12、24時間後のFAS mRNA発現量をリアルタイムPCR法で測定した。
 内部標準には18s rRNA量を用いた。
 平均値±標準偏差
 異符号間に有意差あり(p<0.05)

インスリンシグナル存在下における糖代謝関連因子に対するアディポネクチンの作用としては、解糖系関連因子 PFK のインスリンによる増加を添加24時間で減少させた(図8)。一方、糖新生系関連因子である、PEPCK 発現のインスリンによる抑制効果にはアディポネクチンは影響を与えなかった。

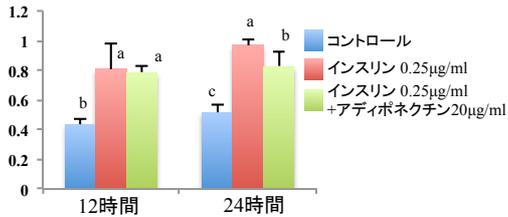


図8 鶏初代肝細胞培養系におけるアディポネクチンのPFK mRNA発現量に対するインスリンシグナル存在下での作用
 プロイラーより肝細胞を調製し、インスリン(0.25µg/ml)グルカゴン(0.25µg/ml)を含む培地で、前培養した。培地からグルカゴンを除去し12時間培養後、アディポネクチンを添加し、12、24時間後のmRNA発現量をリアルタイムPCR法で測定した。内部標準には18s rRNA量を用いた。平均値±標準偏差。異符号間に有意差あり(p<0.05)

③鶏肝細胞培養系におけるアディポネクチン添加のグルカゴン肝臓脂質・糖代謝関連因子発現調節への影響

グルカゴンシグナル存在下におけるアディポネクチンの脂質代謝関連因子への作用としては脂肪酸合成系 FAS のグルカゴンによる発現低下に対してアディポネクチン添加は影響を与えなかった(図9)。一方、脂肪酸酸化関連因子 CPT のグルカゴンによる発現増加に対しては、アディポネクチンは抑制効果を示した。

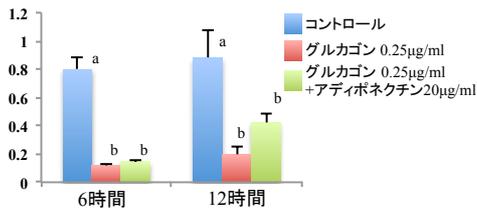


図9 鶏初代肝細胞培養系におけるアディポネクチンのFAS mRNA発現量に対するグルカゴンシグナル存在下での作用
 プロイラーより肝細胞を調製し、インスリン(0.25µg/ml)グルカゴン(0.25µg/ml)を含む培地で、前培養した。培地からインスリンを除去し12時間培養後、アディポネクチンを添加し、6、12時間後のmRNA発現量をリアルタイムPCR法で測定した。内部標準には18s rRNA量を用いた。平均値±標準偏差。異符号間に有意差あり(p<0.05)

グルカゴンシグナル存在下におけるアディポネクチンの糖代謝関連因子への作用としては解糖系 PFK のグルカゴンによる発現低下に対してアディポネクチン添加は影響を与えず(図10)、糖新生系関連因子 PEPCK のグルカゴンによる発現抑制に対しても、影響を与えなかった。

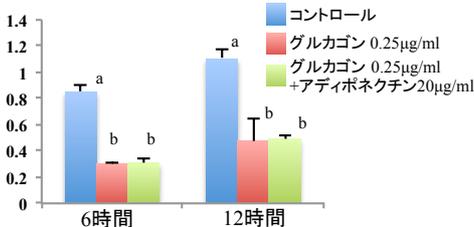


図10 鶏初代肝細胞培養系におけるアディポネクチンのPFK mRNA発現量に対するグルカゴンシグナル存在下での作用
 プロイラーより肝細胞を調製し、インスリン(0.25µg/ml)グルカゴン(0.25µg/ml)を含む培地で、前培養した。培地からインスリンを除去し12時間培養後、アディポネクチンを添加し、6、12時間後のmRNA発現量をリアルタイムPCR法で測定した。内部標準には18s rRNA量を用いた。平均値±標準偏差。異符号間に有意差あり(p<0.05)

以上のように、鶏肝臓脂質代謝におけるアディポネクチンの直接的な作用として、哺乳動物と同様に脂肪酸合成系を抑制することが、鶏初代培養肝細胞のホルモンフリー系およびインスリンシグナル存在下において、示された。一方、グルカゴンによる脂質合成抑制に対してのアディポネクチンの作用は観察されなかった。

脂肪酸酸化に対するアディポネクチンの作用は哺乳動物においては亢進することが報告されている。本試験においてはホルモンフリー系、インスリン存在下においては、影響がみられず、グルカゴンによる脂肪酸酸化の亢進時には、抑制効果が観察された。従ってアディポネクチンの肝臓脂肪酸酸化への作用は、哺乳動物と鶏では異なることが示唆された。

鶏肝臓糖代謝に対するアディポネクチンの直接的な作用としては、解糖系関連因子である PFK の発現量を、ホルモンフリー系およびインスリン存在下で抑制した。一方、糖新生系関連因子への作用としては、ホルモンフリー系において、一部抑制効果が観察されたのみの結果となった。哺乳動物におけるアディポネクチンの肝臓糖代謝への作用としては糖新生を抑制することが知られているが、本試験の結果では解糖系を抑制することから、アディポネクチンの鶏肝臓糖代謝への作用は哺乳動物とは異なることが示された。

(3) アディポネクチンの鶏肝臓脂質・糖代謝への作用の *in Vivo* 系における解析

鶏生体内でのアディポネクチンの肝臓脂質・糖代謝に対する作用を鶏アディポネクチン抗血清投与により調査した。脂肪酸合成系因子においては、FAS が増加する傾向を示し、SREBP1 発現はアディポネクチン抗血清投与により有意に増加した(図11)。脂肪酸酸化関連因子(CPT1, PPARα)発現に対する抗血清投与の影響は見られなかった。

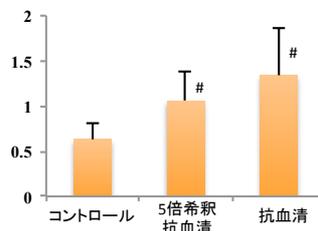


図11 鶏肝臓SREBP1発現に対するアディポネクチン抗血清投与の影響
 28日齢プロイラーの翼下静脈より、5倍希釈ウサギ血清(コントロール)、5倍希釈アディポネクチン抗血清、アディポネクチン抗血清を2ml/kg体重投与し、6時間後の肝臓におけるSREBP1mRNA発現量をリアルタイムPCR法で測定した。内部標準には18s rRNA量を用いた。平均値±標準偏差。#:コントロールに対して有意差あり(p<0.05)

糖代謝関連因子においては、解糖系関連因子（PFK）（図 12）および糖新生系関連因子（PEPCK）発現に対する鶏アディポネクチン抗血清投与の影響は観察されなかった。

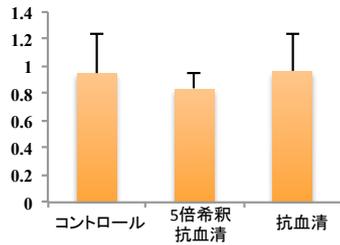


図12 鶏肝臓PFK発現に対するアディポネクチン抗血清投与の影響
28日齢ブロイラーの翼下静脈より、5倍希釈ウサギ血清(コントロール)、5倍希釈アディポネクチン抗血清、アディポネクチン抗血清を2ml/kg体重投与し、6時間後の肝臓におけるPFK mRNA発現量をリアルタイムPCR法で測定した。
内部標準には18s rRNA量を用いた。
平均値±標準偏差

血液中脂質成分濃度に対するアディポネクチン抗血清投与の作用としては、トータルコレステロール、トリグリセライド、リン脂質に対する影響は観察されなかったが、遊離脂肪酸濃度が5倍希釈抗血清により低下した。また、血液中グルコースに対するアディポネクチン抗血清投与の影響は観察されなかった。

以上のように、鶏生体において鶏アディポネクチン抗血清投与により SREBP1 発現量が増加、FAS 発現量も増加傾向を示し、鶏肝細胞培養系での結果と同様に、アディポネクチンが鶏肝臓脂質合成系を抑制することが示された。一方、肝細胞培養系でみられた、糖代謝に対する作用は観察されなかった。

鶏初期成長期においてアディポネクチン動態が変動していることが示され、肝臓における脂肪酸合成および解糖系が亢進している1日齢に血液中濃度が高いことが示された。鶏肝細胞培養系および鶏生体において、アディポネクチン肝臓脂肪酸合成に対して抑制効果を持つことが示されたことから、肝臓における脂肪酸合成亢進に反応し、1日齢で生体内濃度が上昇したと推察できる。この血液中アディポネクチン濃度の上昇は、肝臓、骨格筋におけるアディポネクチン発現と相関がないことから、脂肪組織などの他の部位において合成されていると考えられる。一方、解糖系に対しても、肝細胞培養系において、アディポネクチンによる抑制効果がみられたため、脂肪酸酸化と同様に、1日齢の肝臓における解糖系の亢進に反応したものと推察できる。しかしながら、本試験ではアディポネクチン抗血清投与の、糖代謝関連因子に対する影響が観察されなかった。鶏糖代謝関連因子に対するアディポネクチンの作用はさらなる検証が必要である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計0件）

〔学会発表〕（計2件）

①大津晴彦、矢ヶ部陽子、山崎信、阿部啓之、村上齊
ブロイラー肝臓脂質・糖代謝のアディポネクチンによる制御
日本家禽学会 2013 年春季大会
2013 年 3 月 29 日
安田女子大学（広島県）

②大津晴彦、矢ヶ部陽子、山崎信、阿部啓之
鶏初期成長期の肝臓における脂質代謝関連因子発現の変動
日本畜産学会第 113 回大会
2011 年 8 月 27 日
北里受遺医学部（青森県）

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）

〔図書〕（計0件）

〔産業財産権〕

○出願状況（計0件）

○取得状況（計0件）

6. 研究組織

(1)研究代表者

大津 晴彦 (OHTSU HARUHIKO)

独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構・畜産草地研究所家畜生理栄養研究領域・主任研究員

研究者番号：40455316