

## 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 5月 28日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)海外学術調査

研究期間：2010～2012

課題番号：22405017

研究課題名（和文）25℃遺伝子スイッチ：微小温度差を環境応答に利用する熱帯地域在来ナス科植物の探索

研究課題名（英文）25℃ gene switch: Solanaceae plants in tropical area, which control their growth and development responding to small temperature difference

研究代表者

細川宗孝 (HOSOKAWA MUNETAKA)

京都大学・大学院農学研究科・准教授

研究者番号：40301246

研究成果の概要（和文）：トウガラシ(*Capsicum chinense*) 'Sy-2'の縮葉発生の引き金は24℃以下の温度であり、24℃以下遭遇によってサリチル酸が生産され、抵抗性遺伝子が過剰に誘発されることが縮葉の原因であるものと考えられた。'Sy-2'は恒温性地域在来の品種であり、現地では微小な温度をセンシングして病害抵抗性を誘導している可能性が考えられた。しかし、'Sy-2'をインドネシアのウイルス多発地域で栽培したところ、正常に生育したが、ウイルスには罹病した。次に、恒温性地域で種々のトウガラシ品種を収集した。カリブ海地域には'Sy-2'と同じ微小の温度差で成育不全となる品種が存在することが明らかになった。最後に、インドネシアの在来品種の現地でのウイルスからの回復現象について調査した。インドネシアの恒温性地域で栽培されているトウガラシにはウイルスの罹病後にウイルス病から回復する品種が存在し、恒温性地域で何らかの環境をセンシングしている可能性が考えられた。恒温性地域では植物は微小な温度差をセンシングしている可能性が考えられたが、今回は証明には至らず継続的な研究の必要性があるものと考えられた。

研究成果の概要（英文）：When 'Sy-2' (*Capsicum chinense*) plants are grown under 24℃, the abnormal morphology in their leaves are observed. The trigger for the abnormality seemed to be salicylic acid induction in the plants and the compound induces the active expression of pathogen-related proteins. On the basis of the hypothesis that the growth of 'Sy-2' at areas with a constant temperature (24-26℃) will induces pathogen, such as such as viruses, resistance, we cultivated 'Sy-2' in Indonesia, tropical country with constant temperature. On the contrary of the hypothesis, 'Sy-2' plants were infected with viruses like control cultivars. However, in some traditional cultivars and 'Sy-2' grown in Indonesia, shoots generation from virus infected plants were observed. Longer-time observation should be needed for the evaluation of temperature sensing for pathogen resistance of 'Sy-2'. In this project, we also collected many cultivars from Indonesia and Caribbean community and found a capsicum cultivar (*Capsicum chinense*) with the interesting phenotype for temperature response like 'Sy-2'. The genetic mechanisms for the morphology of the cultivar seemed to be similar to 'Sy-2'. We should analyze the interesting phenotype in detail and consider how to use the bio-resources in tropical area.

交付決定額

(金額単位：円)

|        | 直接経費       | 間接経費      | 合計         |
|--------|------------|-----------|------------|
| 2010年度 | 5,600,000  | 1,680,000 | 7,280,000  |
| 2011年度 | 3,800,000  | 1,140,000 | 4,940,000  |
| 2012年度 | 4,500,000  | 1,350,000 | 5,850,000  |
| 年度     |            |           |            |
| 年度     |            |           |            |
| 総計     | 13,900,000 | 4,170,000 | 18,070,000 |

研究分野：農学

科研費の分科・細目：園芸・造園学

キーワード：蔬菜

### 1. 研究開始当初の背景

熱帯の恒温性地域においてトウガラシをはじめとしたナス科植物を収集した。これまでに採集したトウガラシ品種の一つである‘Sy-2’は 24°C以下で栽培すると著しい縮葉を発生させるが、26°C以上で栽培すると通常の葉を発生させる。本品種が栽培されていたのはインド洋上の島国セーシェルであり、セーシェルの気温は年間を通じて 25°Cを下回らない。24°C以下の縮葉の発生の原因がサリチル酸誘因性の病原体感染関連遺伝子の過剰発現によるのではないかと、との仮説に基づいて実験を行った。この仮説が正しければ、‘Sy-2’を一時的に 24°C以下の温度に遭遇させることで耐病性を誘導することができるのではないかと考えた。

### 2. 研究の目的

本実験では‘Sy-2’を恒温性地域であるインドネシアで栽培し、ウイルス耐性の発現の有無を形質から調査した。また、インドネシアで栽培されている品種のウイルス抵抗性の発現、さらには‘Sy-2’と同様の性質を持つ品種を恒温性地域で探索した。

### 3. 研究の方法

#### (1) マイクロアレイによる網羅的遺伝子発現解析

発現遺伝子の網羅的解析はマイクロアレイ (Capsicum annum 350K Microarray, Green Gene Bio Tech) を用いて行った。28°C および 20°C で発達した Sy-2 の葉を採取し、液体窒素で凍結した。凍結したサンプルより Chirwin ら (1979) の CsCl 法を一部改編して RNA を抽出した。cDNA の合成、標識、アレイのハイブリダイゼーション、シグナルスキャン、データ処理は Green Gene Bio Tech に委託して行った。再現性あるデータを得るために、異なる 3 個体の葉から抽出した RNA を用いて実験を 3 度繰り返した。

(2) RT-PCRによる防御応答遺伝子の発現解析  
28°C, 26°C, 24°C, 22°Cあるいは20°Cで発達した Sy-2, No. 3341 およびシントウの 5 枚目の本葉 (第 5 葉) を採取し、直ちに凍結保存した。また、第 5 葉の葉身長が 10 mm のステージにある Sy-2 を 28°C から 20°C の恒温器へと移動し、移動から 0~7 日後に第 5 葉を採取して保存した。RNA 抽出は、Trizol RNA extraction buffer (Invitrogen)

を用いて行い、High-Salt Solution for Precipitation (Plant) (Takara) により精製し、逆転写により cDNA を合成した。合成した cDNA を TE buffer で 10 倍に希釈し、PCR のテンプレートとした。RT-PCR の内部標準として *CaActin* (AY572427) を用いた。PCR は反応液を 94°C で 2 分間熱変性させた後、94°C/30 秒, 60°C/30 秒, 72°C/1 分のサイクルを 28~33 回繰り返し、最後に 72°C/3 分の伸長時間を加えた。すべての PCR 産物を 1%アガロースで電気泳動し、エチレンブロマイドで染色した後に UV を照射して泳動像を撮影した。すべての処理区に対して、異なる 3 個体の葉から抽出した RNA を用いて PCR を行った。

#### (3) 内生サリチル酸濃度の定量

サリチル酸 (SA) およびサリチル酸グルコシド (SAG) の抽出は Verberne ら (2002) の方法に従って行った。葉を液体窒素中で磨砕し、90%および100%メタノールを加えて SA および SAG を抽出した。抽出時に内部標準としてアニス酸を加えた。COSMOSIL 5C18-AR-II (内径 4.6 mm×長さ 150 mm, Nakalai Tesque, Japan) を装着した HPLC (LC-10, Shimadzu, Japan) を用いて SA および SAG を分離し、蛍光検出器 (RF-10A×2, Shimadzu, Japan) を用いて検出した。

#### (4) 病害抵抗性の評価

① トウガラシ斑点細菌病の病原体である *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* virulent strain 77G-1 (農業生物資源ジーンバンクより分譲: MAFF No. 301294) を実験に供試した。冷凍保存していた細菌懸濁液を培地に加えて、28°C で振とう培養した。培養液を遠心分離して得た細菌を、10 mM MgCl<sub>2</sub> に再懸濁した。分光光度計を用いて A600 の値が 0.02 (1.5 × 10<sup>7</sup> colony-forming units [CFU] ml<sup>-1</sup>) になるように濃度を調整したものを、接種用の細菌懸濁液とした。細菌懸濁液を 1 ml の針なし注射器を用いて、24°C あるいは 20°C で発達したトウガラシの第 5 葉に背軸面より接種した。接種から 0, 3 および 6 日後にリーフディスクを採取し、10 mM MgCl<sub>2</sub> 中で磨粉し、再懸濁した。懸濁液の希釈系列を用いた平板培養法により、1 mg あたりの CFU を調査した。  
② トウガラシ斑点病の病原体である *Cercospora capsici* Kyo-09-1 (京都大学大学院 農学研究科 微生物環境制御学分野より分譲) を実験に供試した。保存していた

菌株を V8 juice agar (Ribeiro, 1978) を用いて 25°C で培養した。培養 7 日後に菌体を寒天培地ごと打ち抜き接種に用いた。24°C あるいは 20°C で発達した葉を植物体から切り取り、葉身に打ち抜いた寒天片を培養時と上下逆さまに置床した。接種葉は加湿条件にしたシャーレに入れて 24°C あるいは 20°C で培養し、接種から 7 日後に病徴を調査した。

(5) 温度反応性トウガラシの探索、形質評価および分子系統解析

インドネシアを中心とするアジアおよび中南米のカリブ海の島々より在来のトウガラシ約 90 点を収集した。アジアで収集したトウガラシは主に *C. frutescens* であり、*C. chinense* は見られなかった。カリブ海では 36 点のトウガラシを収集し、トリニダード島より収集した Tr-13 が Sy-2 と類似した温度反応性を示したことから、上記と同様に防御応答遺伝子の発現解析や内生サリチル酸濃度の定量を行った。また、詳細な温度制御が可能なインキュベーターを使用して、Tr-13 および Sy-2 が現地の気温変動下で正常に生育するのかを調査した。温度情報は米国の National Climatic Data Center より取得した。カリブ海より収集した 36 点、Sy-2 およびボリビア原産の No. 3341 を用いて分子系統解析をおこなった。実生の葉より DNA を抽出した。合計 49 の Simple sequence repeat (SSR) マーカーを用いて PCR を行った。PCR は反応液を 94°C で 2 分間熱変性させた後、94°C / 30 秒、50°C か 55°C / 30 秒、72°C / 1 分のサイクルを 30 回繰り返す、最後に 72°C / 3 分の伸長時間を加えた。すべての PCR 産物を 8% あるいは 12% アクリルアミドゲルで電気泳動し、エチレンブロマイドで染色した後に UV を照射して泳動像を撮影した。

(6) インドネシアで栽培されている在来品種のウイルス感染株からの回復シュートの発生

異なる 6 か所の栽培圃場に定植したトウガラシについて、ウイルス感染株の出現割合および感染株のうち回復シュートの発生株の頻度を調査した。感染の有無は目視によって行った。

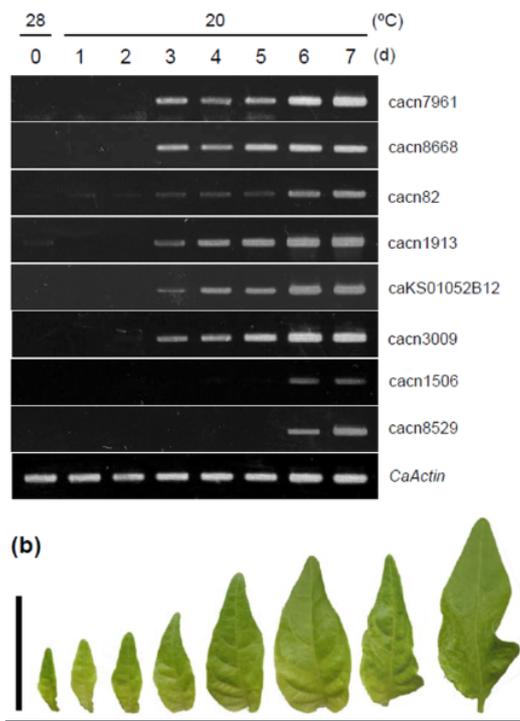
#### 4. 研究成果

(1) 28°C で発達した Sy-2 の葉と比較して、20°C の葉では 411 の遺伝子発現が 3 倍以上に上昇し、14 の遺伝子発現が 1 / 3 以下に低下していることが明らかになった。20°C において発現が上昇していた 411 の遺伝子の内、60.6% はシロイヌナズナの機能が既知の遺伝子および機能が推定されている遺伝子と同一性を示し、14.4% は機能が未知の遺伝子と同一性を示した。残りの遺伝子 (25.1%) はシロイヌナズナの遺伝子と同一性を示さなかった。シロイヌナズナのデータベースである

Munich Information Center for Protein Sequences (MIPS) で公開されている Functional Annotation Tool (FUNAT) (Rueppら, 2004) を用いて、20°C において発現が上昇している遺伝子を、その推定される機能により分類した。調査した遺伝子の多くが代謝 (metabolism)、情報伝達 (information pathways) あるいはストレス応答 (perception and response to stimuli) の 3 種のグループに分類された。それと比較して、発達 (developmental process) のグループに分類された遺伝子は少なかった。perception and response to stimuli に分類された遺伝子をさらに詳細に分けると、遺伝子は主に防御応答に関連するグループ (cell rescue, defense and virulence) あるいは環境応答に関連するグループ (interaction with the environment) に分類された。20°C において発現が上昇した 14 の遺伝子の内、12 の遺伝子はシロイヌナズナの遺伝子と同一性を示さなかった。20°C で発現が上昇していた遺伝子の相同配列を National Center for Biotechnology Information Protein Database で公開されている blastx (Altschulら, 1990) を用いて検索した。411 の遺伝子の内、75.4% について同一性のある配列が検出され、24.6% については同一性を示す配列が検出されなかった。さらに、411 の遺伝子の内、99 の遺伝子は防御応答関連あるいは同機能が推定される遺伝子であった。以上より、20°C で育成した Sy-2 では病原体の非感染条件下で防御応答が誘導されていると考えられた。

(2) マイクロアレイにおいて発現上昇が認められた防御応答遺伝子について RT-PCR による発現解析を行った。解析対象とする遺伝子は、トウガラシ属あるいはナス科の防御応答遺伝子と配列の同一性が高いものを選んだ。Cacn7961 は pathogenesis-related protein 10 (CaPR-10; AAF63519.1, *C. annuum*, identity 98%), cacn8668 は putative cytochrome P450 (CaCYP1; AAZ52550.1, *C. annuum*, identity 88%), cacn82 は pathogenesis-related protein 4 (PR4b-Cc; BAD11073.1, *C. chinense*, identity 100%), cacn1913 は Stellacyanin (CaSLP1; AAG01535.1, *C. annuum*, identity 84%), cacn8529 は Thaumatin-like protein (PR-5 family; AAK97184.1, *C. annuum*, identity 100%), cacn3009 は WRKY zinc finger-domain transcription factor 1 (CaWRKY1; ABP24358.1, *C. annuum*, identity 100%), caKS01052B12 は TMV-resistant protein N (Q40392.1, *Nicotiana glutinosa* L., identity 54%), cacn15067 は PT0-interacting protein 5 (Pti5; 004681.1, *Solanum lycopersicum* L., identity 93%)

とそれぞれ高い相同性を示した。以上の8の遺伝子について RT-PCR による発現解析を行った。28°C, 26°C, 24°C, 22°Cあるいは20°Cで発達した Sy-2, No. 3341 およびシントウの第5葉における遺伝子の発現を調査した。28°C, 26°C および 24°C ではいずれの品種においても、調査した防御遺伝子の発現は認められなかった。一方、22°C および 20°C で発達した Sy-2 の葉において *cacn7961*, *cacn8668*, *cacn1913*, *caKS01052B12* および *cacn3009* の発現量が顕著に上昇した。しかし、No. 3341 およびシントウにおいては発現が認められなかった。また、*cacn82*, *cacn8529* および *cacn15067* の発現量は 20°C で発達した Sy-2 の葉においてのみ上昇した。28°C から 20°C に Sy-2 を移動してから 0~7 日後の葉において、8 つの防御遺伝子の発現量の変化を経時的に調査した。*cacn7961*, *cacn8668*, *cacn82*, *cacn1913*, *caKS01052B12* および *cacn3009* の発現は植物体を 20°C に移動してから 3 日後から認められ、それ以降上昇した (第 1 図 a)。 *cacn8529* および *cacn15067* の発現は 6 日後から認められた (第 1 図 a)。なお、葉の形態異常は 6 日後から認められた (第 1 図 b)。



第 1 図 Temperature-shifting experiment of cv. Sy-2. (a) Temporal gene expression analysis by semi-quantitative RT-PCR of *cacn7961* (Pathogenesis-related protein 10), *cacn8668* (Cytochrome P450), *cacn82* (Pathogenesis-related protein 4b), *cacn1913* (Stellacyanin-like protein), *caKS01052B12* (Disease resistance protein),

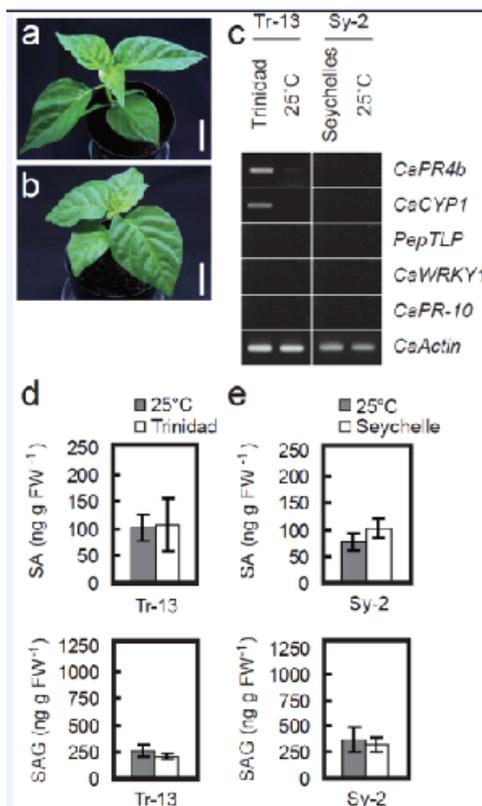
*cacn3009* (WRKY DNA-binding protein), *cacn15067* (Pathogenesis-related genes transcriptional activator Pti5), *cacn8529* (Thaumatococcus-like protein), and *CaActin* after transferring cv. Sy-2 plants from 28°C to 20°C. (b) Morphology of the fifth true leaves of cv. Sy-2 after transferring from 28°C to 20°C. Bar 2 cm. 0 to 7 days after transferring from left to right

(3) Sy-2 の内生サリチル酸量の定量を行った。第 5 葉の葉身長が 10 mm に発達した植物体を 28°C から 24°C あるいは 20°C の恒温器へと移動した。移動から 7 日後に内生サリチル酸 (SA) 量およびサリチル酸グルコシド (SAG) 量を HPLC により定量した。シントウ および No. 3341 の内生 SA および SAG は 24°C および 20°C でともに低い値であった。一方、20°C で発達した Sy-2 の葉には 24°C の葉と比較して SA が 9.5 倍量、SAG が 3.2 倍量含まれていた。

(4) 病原性細菌である *X. campestris* pv. *vesicatoria* virulent strain 77G-1 に対する抵抗性の評価を行った。24°C あるいは 20°C で発達した Sy-2, No. 3341 あるいはシントウの第 5 葉に細菌懸濁液をインフィルトレーション接種した。24°C あるいは 20°C で植物体を育成し、接種から 0, 3 あるいは 6 日後の葉における細菌の増殖を調査したところ、シントウ および No. 3341 においては 24°C と 20°C の間で、葉における細菌の増殖に差は認められなかった。一方、Sy-2 においては 20°C で発達した葉において 24°C と比較して細菌の増殖が 1/10 以下に抑制された。24°C では Sy-2 が他の病原体に対しても抵抗性を示すのかを明らかにするために、糸状菌である *C. capsici* を接種した。24°C および 20°C のいずれの培養温度においても、24°C で発達したシントウ, No. 3341 および Sy-2 の葉での発病率は 40-60% であった。シントウ および No. 3341 では、24°C で発達した葉と比較して 20°C で発達した葉において発病率が低下した。一方、Sy-2 では 20°C で発達した葉においてより高い発病率を示した。以上より、Sy-2 の *X. campestris* pv. *vesicatoria* に対する抵抗性は生育温度が 24°C を下回ると上昇するが、誘導される抵抗性は限られた病原体に対する抵抗性であることが推察された。

(5) カリブ海にて収集したトウガラシ 36 系統を 20°C で育成したところ、本葉が展開しない系統を発見した。Tr-13 はトリニダード在来のトウガラシである。Tr-13 の温度依存的生育異常をもたらす温度変曲点を調査したところ、24°C が変曲点であることが明らかになった。24°C 以下での Tr-13 の症状は Sy-2 と比較してより重度であった。また、24°C 以下

では防御応答遺伝子の発現やサリチル酸の蓄積も見られた。そこで、トリニダードおよびセーシエルの日気温変動を再現したインキュベーターにて Tr-13 あるいは Sy-2 を育成したところ、両系統共に正常に生育し、防御応答の誘導も認められなかった(第2図)。トリニダードでは1日の内、約9時間は24°Cを下回っていたがこの程度であれば正常な生育が可能であることが明らかになった。また、同条件では防御応答の誘導も見られなかった。Tr-13 と温度依存的な生育異常を示さない No. 3341 を交配したところ、後代における形質の分離比より Tr-13 の温度依存的に生育異常を引き起こす形質は単一の劣性遺伝子により支配されていることが示された。また、Tr-13 と Sy-2 の交配により得られた F1 はすべて温度依存的な生育異常を示したことから、Tr-13 と Sy-2 は同様の遺伝子座に変異を持つことが明らかになった。さらに、Tr-13 を含むカリブ海より収集した 36 系統、Sy-2 および No. 3341 の分子系統解析を行ったところ、Tr-13 と Sy-2 は遺伝的に遠く、両者が過去に交配した可能性は極めて低いことが示唆された。以上の結果より、Tr-13 と Sy-2 の温度依存的な生育異常をもたらす変異は同様の遺伝子座に起因するが、両系統の変異は独立して生じたものと考えられた。日本のような温帯地域では栽培上の問題となるような形質が、セーシエルやトリニダードのような恒温地域においては顕在化しないことから、少なくとも中立的な変異として人為的淘汰を受けないと考えられた。



第2図 Capsicum plants grown in the temperature condition simulating the climate of Trinidad and Seychelles. (a) Tr-13 grown in simulated temperature fluctuations of Trinidad. (b) Sy-2 grown in simulated temperature fluctuations of Seychelles. (c) Semi-quantitative RT-PCR analysis of CaPR4b, CaCYP1, PepTLP, CaWRKY1, CaPR-10, and CaActin in Tr-13, and Sy-2 grown in simulated temperature fluctuation of Trinidad, Seychelles, or at constant temperatures of 25°C. Accumulation of SA and SAG in (d) Tr-13 and (e) Sy-2. Gray box: plants grown in constant temperatures of 25°C. White box: plants grown in temperature fluctuation of Trinidad or Seychelles. FW: Fresh weight. Values are presented as means. Error bars: standard deviation for results of three plants. Asterisk: significant difference from plants grown at 25°C according to Student's t-test ( $P < 0.05$ ).

(6) インドネシアで栽培されている在来品種のウイルス感染株からの回復シュートの発生

6 か所の圃場で 14300 株の植物を調査した。うち 3562 株に明らかなウイルスの病徴が認められ、2138 株から回復シュートの発生が認められた(ただし、現地調査員による調査であり、厳しく判定するとより少なくなる可能性がある)。品種や地域による違いは認められなかった。日本でも沖縄などの亜熱帯地域で報告されている現象であることから、温度との関わりを考察する必要があるだろう。また、'Sy-2' を現地で栽培したときにも同様の回復シュートの発生を観察した。今後は、ウイルスを特定するとともに 25°C 付近の温度とウイルス病からの回復との相関関係を調査する必要がある。

## 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4件)

① Sota Koeda, Munetaka Hosokawa, Hiroki Saito, Motoaki Doi. Temperature-sensitive phenotype caused by natural mutation in *Capsicum* latescent in two tropical regions. 2013. Journal of Plant Research. In press. DOI :

10.1007/s10265-013-0564-4

- ② Sota Koeda, Munetaka Hosokawa,  
Byoung-Cheorl Kang, Chihiro Tanaka, Doil Choi,  
Satoshi Sano, Takashi Shiina, Motoaki Doi,  
Susumu Yazawa. Defense response of a pepper  
cultivar cv. Sy-2 is induced at temperatures below  
24°C. 2012. Journal of Plant Research  
125:137-145.
- ③ Song-Ji An, Devendra Pandeya, Soung-Woo  
Park, Jinjie Li, Jin-Kyung Kwon, Sota Koeda,  
Munetaka Hosokawa, Nam-Chon Park, Doil Choi,  
Byoung-Cheorl Kang. Characterization and  
genetic analysis of a low-temperature-sensitive  
mutant, sy-2, in *Capsicum chinense*. 2011.  
Theoretical and Applied Genetics 122:459-470.
- ④ Sota Koeda, Akane Takezaki, Yuki Isomura,  
Susumu Yazawa. Developmental abnormality of a  
local pepper cultivar (*Capsicum chinense*) from  
the Seychelles below 24°C. 2010. Bulletin of  
Experimental Farm Kyoto University 19:15-20.

[学会発表] (計3件)

- ① 小枝壮太・細川宗孝・土井元章. 2012. 自然  
変異によるトウガラシの生育適温域での温度  
反応性形質は恒温性地域において潜在化する.  
園芸学研究 11 (別1) : 91.
- ② 小枝壮太・細川宗孝・Byoung-Cheorl Kang・  
田中千尋・Doil Choi・佐野 智・椎名 隆・  
土井元章・矢澤 進. 2011. トウガラシ'Sy-2'  
の防御応答は生育温度が24°Cを下回ると誘導  
される. 日本植物学会研究発表記録 132.
- ③ Sota Koeda, Munetaka Hosokawa,  
Byoung-Cheorl Kang, Doil Choi, Motoaki Doi,  
Susumu Yazawa. 2010. Gene expression during  
dramatic developmental changes of a *Capsicum*  
*chinense* cultivar native to the Seychelles at  
temperatures below 24°C. 28th International  
Horticultural Congress: 619

[図書] (計2件)

- ① 小枝壮太 恒温性地域におけるトウガラシ  
の栽培および利用 - *Capsicum chinense* およ  
び *C. frutescens* を中心として - . 農業および  
園芸. 養賢堂. 2012, 87(1):29-33.
- ② 小枝壮太 恒温性地域における植物の温度  
反応形質の潜在化. 農業および園芸. 養賢堂.  
2011. 86(12):1172-1176.

[産業財産権]

○出願状況 (計0件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

○取得状況 (計0件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
取得年月日:  
国内外の別:

[その他]

ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

細川 宗孝 (MUNETAKA HOSOKAWA)

京都大学・大学院農学研究科・准教授

研究者番号: 4 0 3 0 1 2 4 6

### (2) 研究分担者

土井 元章 (MOTOAKI DOI)

京都大学・大学院農学研究科・教授

研究者番号: 4 0 1 6 4 0 9 0

小枝 壮太 (SOTA KOEDA)

京都大学・大学院農学研究科・助教

研究者番号: 0 0 6 2 9 0 6 6

(H24: 研究分担者)