

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 25 日現在

機関番号：23201

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24380059

研究課題名(和文)ミツバチのキャスト分化におけるエピジェネティック制御機構の解析

研究課題名(英文)Studies on epigenetic regulation mechanism in caste differentiation of honeybee.

研究代表者

鎌倉 昌樹 (Kamakura, Masaki)

富山県立大学・工学部・講師

研究者番号：60363876

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)：ロイヤラクチンはミツバチの女王蜂分化を誘導する。ロイヤラクチンによって誘導される女王蜂の表現型の中で発生期間の短縮における分子メカニズムを解析した。その結果、ミツバチにおいてもショウジョウバエにおいてもHR38が個体の体サイズや卵巣の発達には影響を与えず発生期間を制御する因子であることが明らかとなった。また、ショウジョウバエを対象とした解析から、HR38は表皮形成に關与する因子、imaginal discの形成に關与する因子、larval heart developmentに關与する因子など多数の因子の遺伝子発現を増加させ、脱皮や幼虫の成長を促進させていることが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Royalactin induced queen differentiation in honeybee. The mechanism through which RJ regulates developmental time in honeybees and fruit flies has remains elusive. Here, we investigated how RJ or royalactin decreased developmental time in honeybees and flies. We found that HR38 regulated developmental time in honeybees and flies without affecting body size. Microarray analysis revealed that HR38 induced gene expression of factors involved in formation of the epidermis, imaginal disc formation and larval heart development.

研究分野：発生生物学

キーワード：ミツバチ ロイヤラクチン 脱皮 ショウジョウバエ 発生期間 エクダイソン

1. 研究開始当初の背景

本申請者はこれまでに、ミツバチのカースト分化誘導機構について解析した結果、ローヤルゼリー(RJ)中に含まれるロイヤラクチンが上皮増殖因子受容体(EGFR)を介して女王蜂の分化を誘導することを明らかにした。本研究では、これまでの研究を進展させ、ロイヤラクチンによるミツバチのカースト分化制御機構について更に詳細に解析しそのしくみを明らかにすることで、ミツバチの生態の全容解明を目指した。

2. 研究の目的

ミツバチは女王蜂と働き蜂からなる階級社会(カースト)を形成しており、同じ遺伝子型をもつ雌の幼虫のなかでも働き蜂の分泌するローヤルゼリーを摂取した個体のみが女王蜂へと分化することから、ミツバチの発生および分化においてはローヤルゼリー

(RJ)によるエピジェネティックな調節が行われている。女王蜂は働き蜂に比べ、体サイズが1.5倍、寿命が20倍であり、1日に2000個の卵を産むという特徴をもっている。これまで女王蜂への分化のしくみについては全く解明されていなかったことから、本申請者が女王蜂への分化誘導機構の解析を行った結果、RJ中に含まれる成分である「ロイヤラクチン」というタンパク質が上皮増殖因子受容体(EGFR)を介して女王蜂の分化を誘導することを世界で初めて明らかにした(M. Kamakura *Nature* 2011)。さらに、驚くべきことにロイヤラクチンをショウジョウバエに投与或いは過剰発現させた場合にも、女王蜂と同じような体サイズ、産卵数、寿命の増加が見られた。ショウジョウバエ及びミツバチを用いた詳細な解析から、ロイヤラクチンは脂肪体(哺乳類の肝臓に相当)のEGFRを活性化し、その下流でS6キナーゼ(S6K)を活性化することで体サイズを大きくし、一方MAPキナーゼ(MAPK)を活性化し、さらに脱皮ホルモン(20E)の分泌を増加させることで女王蜂の特徴的な表現型である発生期間を短縮し、女王蜂分化を誘導していることが明らかとなった。さらに、ロイヤラクチンは、EGFRを介して幼若ホルモン(JH)の分泌を誘導し、JHの分泌誘導が幼若ホルモン受容体

(Methoprene tolerant: Met)を介して卵黄タンパク質の発現を増加させ産卵数の増加に関与していることも明らかになった。ロイヤラクチンによる寿命の延長もEGF受容体を介していた。ミツバチのカースト分化の誘導機構に関してその全体像が明らかになったものの、ロイヤラクチンによる誘導される女王蜂分化の表現型(体サイズ、産卵数、寿命の増加、発生期間の短縮)の中で、ロイヤラクチンにより体サイズの増加に関するメカニズム以外の詳細なメカニズムが未だ明らかにできていない。通常、生物個体において体サイズが大きい個体は遅く羽化し、小さい個体は早く羽化する。この法則に反して女王蜂は体サイズが大きいにも関わらず早く羽

化してくるが、そのしくみはこれまでに明らかになっていない。そこで本研究では、ロイヤラクチンにより誘導される女王蜂の表現型の中で特に発生期間の短縮における分子メカニズムについて解析を行った。

3. 研究の方法

ロイヤラクチンによるミツバチとショウジョウバエの発生期間短縮の分子メカニズムの解析

実験方法

(1) ショウジョウバエの幼虫期間におけるエクダイソン受容体ファミリーの遺伝子発現の変化:ロイヤラクチンはミツバチとショウジョウバエの発生期間を短縮する。これには、脱皮ホルモンである20Eの分泌誘導が関与している。20Eが分泌されるとその下流で20Eが結合して作用する核内受容体であるエクダイソン受容体ファミリー因子が活性化し、脱皮に関与する因子の遺伝子発現を誘導することでショウジョウバエの発生期間を短くしているものと考えられる。そこで、RJ添加培地で飼育したショウジョウバエの幼虫期間におけるエクダイソン受容体ファミリー因子(EcR, USP, E78C, E74A, E74B, E75A, E75B, FTZ-F1, BR-C, DHR3, DHR4, DHR38)の遺伝子発現の変化をリアルタイムPCRで測定した。

(2) ショウジョウバエのリガンドセンサーシステムを用いたエクダイソン受容体ファミリーの生体内発現分布の解析:これまでに、エクダイソンである20Eが存在するとエクダイソン受容体ファミリー因子のリガンド結合ドメインとGal4-DNA binding domain (DBD)との融合タンパク質の立体構造が変化し、下流のレポーター遺伝子であるGFPの発現が誘導され、20Eの下流でどのエクダイソン受容体ファミリー因子が発現誘導されるかを解析できるリガンドセンサーシステム(LSシステム)が確立されている(Palanker, L. *et al. Development*, 133, 3549-3562 (2006))。そこで、このLSシステムを用いてRJ培地で飼育したショウジョウバエの幼虫期において20Eの下流でどのエクダイソン受容体ファミリー因子が発現誘導されるか、またどの組織で発現が誘導されるのかを解析した。

(3) ロイヤラクチンの下流で発現が誘導されるエクダイソン受容体ファミリー因子のショウジョウバエの発生期間に対する影響:実験①及び②でRJ或いはロイヤラクチンの下流で発現が誘導されるエクダイソン受容体ファミリー因子の候補因子については、候補因子のUAS-RNAiシステム及びGal4/UASシステムを用いて組織特異的RNAiシステムを確立し、同システムがコントロールシステムに比べて体サイズや発生期間がどのように変化するかを測定した。

(4) ミツバチの幼虫期におけるエクダイソン受容体ファミリーの因子の遺伝子発現の変化：ショウジョウバエの飼育系を用いて実験①②③でロイヤラクチンの下流で発生期間の短縮に参与していることが明らかになった最終候補因子については、女王蜂、働き蜂の幼虫期の遺伝子発現の変化をリアルタイム PCR で測定した。

(5) エクダイソン受容体ファミリーの因子の女王蜂の発生期間の制御に対する影響：ショウジョウバエの飼育系を用いて実験①②③でロイヤラクチンの下流で発生期間の短縮に参与していることが明らかになった最終候補因子については、ミツバチの飼育系において RNAi 試験を実施し、最終候補因子が女王蜂の発生期間短縮に及ぼす影響を解析した。

(6) ロイヤラクチンの下流で発生期間の制御に参与する最終候補因子がショウジョウバエの発生期間と幼虫期の遺伝子発現に及ぼす影響：ロイヤラクチンの下流で発生期間の制御に参与する最終候補因子を Gal4/UAS システムで過剰発現させた場合の体サイズ、発生期間に及ぼす影響を解析した。さらに同最終候補因子を Gal4/UAS システムで過剰発現させた場合に見られる遺伝子発現変動をマイクロアレイにて解析した。

4. 研究成果

(1) ショウジョウバエの幼虫期間におけるエクダイソン受容体ファミリーの遺伝子発現の変化：RJ 添加培地で飼育したショウジョウバエの幼虫期間におけるエクダイソン受容体ファミリー因子 (EcR, USP, E78C, E74A, E74B, E75A, E75B, FTZ-F1, BR-C, DHR3, DHR4, DHR38) の遺伝子発現の変化をリアルタイム PCR で測定した。その結果、RJ を含まないコントロール培地、RJ と摂取エネルギーの同一でありネガティブコントロールであるカゼイン培地に比べ、RJ 培地で DHR38, E78C, E74, EcR の遺伝子発現が増加していた。

(2) ショウジョウバエのリガンドセンサーシステムを用いたエクダイソン受容体ファミリーの生体内発現分布の解析：次に、RJ 培地で発現が誘導されていた DHR38, E78C, E74, EcR の発現分布を調べるため、LS システムを RJ 培地で飼育して GFP 発現が誘導される組織を解析した。その結果、DHR38, E78C は唾液腺で GFP 発現が誘導された。従って、RJ により DHR38, E78C は唾液腺で発現が誘導されることが分かった。EcR と E74 については LS システムがなかったため、全身に発現していると見なした。

(3) ロイヤラクチンの下流で発現が誘導されるエクダイソン受容体ファミリー因子のショウジョウバエの発生期間に対する影響：

Gal4/UAS システムを用いて DHR38、E78C は唾液腺での RNAi システムを、E74、EcR は全身での RNAi システムを作成し、コントロール培地、カゼイン培地、RJ 培地で飼育し、羽化した成虫の体サイズ、発生期間を測定した。唾液腺での driver としては *sgs3-Gal4* を、全身での driver としては *Act-Gal4* を用いた。その結果、DHR38 の RNAi システム (*sgs3>DHR38RNAi*) のみが RJ による体サイズの増加には影響を与えず、RJ による発生期間の短縮を抑制した。また、脂肪体でのロイヤラクチンの過剰発現システム (*ppl>royalactin*) では、体サイズの増加と発生期間の短縮を誘導するが、*ppl>royalactin* は *UAS-royalactin* に比べ DHR38 の遺伝子発現が増加しており、その発現増加はロイヤラクチンが作用する EGFR の RNAi で抑制された。従って、RJ 及びロイヤラクチンの下流で DHR38 の遺伝子発現が誘導され、その発現が発生期間の短縮を誘導していることが示唆された。

(4) ミツバチの幼虫期におけるエクダイソン受容体ファミリーの因子の遺伝子発現の変化：女王蜂、働き蜂の幼虫期の HR38 の遺伝子発現の変化をリアルタイム PCR で測定した。その結果、働き蜂に比べ女王蜂の幼虫で HR38 の遺伝子発現が増加していた。また、HR38 の遺伝子発現の増加は、ネガティブコントロールであるカゼインや他の RJ 成分である 450 k Da タンパク質では誘導されず、ロイヤラクチンによってのみ誘導された。また、女王蜂の幼虫における HR38 の遺伝子発現の増加は、EGFR の RNAi で抑制された。これらの結果から、ミツバチにおいてもロイヤラクチンの下流で HR38 の遺伝子発現が誘導されることが明らかとなった。

(5) エクダイソン受容体ファミリーの因子の女王蜂の発生期間の制御に対する影響：次に、ミツバチの飼育における HR38 の RNAi 試験を実施した。女王蜂は働き蜂に比べ、体サイズの増加、発生期間の短縮、卵巣小管の増加などが見られるが、HR38 の RNAi は女王蜂での体サイズの増加や卵巣の発達には影響を与えず、発生期間の短縮のみを抑制した。これらの結果から、女王蜂の体サイズが大きいにも関わらず早く羽化してくるという表現型の誘導には、HR38 が重要な制御因子として機能していることが示唆された。

(6) ロイヤラクチンの下流で発生期間の制御に参与する最終候補因子がショウジョウバエの発生期間と幼虫期の遺伝子発現に及ぼす影響：ロイヤラクチンや RJ 培地による DHR38 の発現誘導は唾液腺で見られたことから、唾液腺特異的に DHR38 を過剰発現させたシステム (*sgs3>DHR38*) を作成した。*sgs3>DHR38* は、*UAS-DHR38* より 7 日間の幼虫期間を約 1 日も短縮していた。*sgs3>DHR38* と *UAS-DHR38* の間の遺伝子発

現の違いを DNA マイクロアレイにより解析した結果、唾液腺での DHR38 の発現により、tweedle タンパク質ファミリー (8 種類) や cuticle タンパク質関連因子 (8 種類) などの幼虫の表皮形成に関与する因子、imaginal disc の形成に関与する因子 (6 種類)、larval heart development に関与する因子など多数の因子の遺伝子発現が増加していた。この様に、唾液腺の DHR38 だけで表皮タンパク質や imaginal disc 形成因子など幼虫期の変態や器官形成に関与する多数の因子の発現を誘導し脱皮を促進させていたことは、HR38 が未だ明らかになっていない昆虫の脱皮過程の上流で鍵因子として機能し、発生期間を制御していることを示唆している。このような発生期間或いは脱皮の制御因子はこれまで報告されておらず、今回が初めてのものとなる。

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 10 件)

- ① K. Yasuda, Y. Iwanaga, K. Ogawa, H. Mano, S. Ueno, S. Kimoto, M. Ohta, M. Kamakura, S. Ikushiro and T. Sakaki Human hepatic metabolism of the anti-osteoporosis drug eldcalcitol involves sterol C4-methyl oxidase. *Pharmacol. Res. Perspectives* 査読有 3, (2015) e00120. DOI: 10.1002/prp2.120
- ② E. Munetsuna, R. Kawanami, M. Nishikawa, S. Ikeda, S. Nakabayashi, K. Yasuda, M. Ohta, M. Kamakura, S. Ikushiro and T. Sakaki. Anti-proliferative activity of 25-hydroxyvitamin D3 in human prostate cells. *Mol Cell Endocrinol.* 査読有 382, (2014) 960-970. DOI: 10.1016/j.mce.2013.11.014. Epub 2013 Nov 27
- ③ K. Yasuda, M. Endo, S. Ikushiro, M. Kamakura, M. Ohta and T. Sakaki. UV-dependent production of 25-hydroxyvitamin D2 in the recombinant yeast cells expressing human CYP2R1. *Biochem Biophys Res Commun.* 査読有434, (2013) 311-315. DOI: 10.1016/j.bbrc.2013.02.124. Epub 2013 Mar 30
- ④ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、比較内分泌学、査読無、39、(2013) 164-171.
- ⑤ K. Yasuda, S. Ikushiro, M. Kamakura, M. Takano, N. Saito, A. Kittaka, T.C. Chen, M. Ohta and T. Sakaki. Human cytochrome P450-dependent differential metabolism among three 2 α -substituted-1 α ,25-dihydroxy vitamin D(3) analogs. *J Steroid Biochem Mol Biol.* 査読有 133, (2013) 84-92.

DOI: 10.1016/j.jsbmb.2012.09.006. Epub 2012 Sep 13.

- ⑥ K. Yasuda, S. Ikushiro, S. Wakayama, T. Itoh, K. Yamamoto, M. Kamakura, E. Munetsuna, M. Ohta and T. Sakaki. Comparison of metabolism of sesamin and episesamin by drug-metabolizing enzymes in human liver. *Drug Metab Dispos.* 査読有 40, (2012) 1917-1926. DOI: 10.1124/dmd.112.045906. Epub 2012 Jun 29.
- ⑦ 鎌倉昌樹、ミツバチの幼虫を女王バチに成長させるタンパク質の発見、農林水産技術研究ジャーナル、査読無、35、(2012) 53-56.
- ⑧ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化を誘導する因子ロイヤラクチンの発見、化学と生物、査読無、50、(2012) 476-478.
- ⑨ 鎌倉昌樹、ロイヤラクチンの発見からミツバチの生態解明へ、細胞工学、査読無、31、(2012) 1166-1169.
- ⑩ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化を誘導する因子ロイヤラクチンの発見、生化学、査読無、84、(2012) 994-1003.

[学会発表] (計 37 件)

- ① 上野千来、上田恵里花、武田貴恵、安田佳織、西川美宇、鎌倉昌樹、生城真一、榊利之、セサミンとジクロフェナクの相互作用—in vitro、in vivo 両面からの解析—、2015 年度日本農芸化学会大会、2015.3.27、岡山
- ② 余語祐哉、安田佳織、真野寛生、林恵子、杉本宏、滝田禎亮、保川清、安武義晃、田村 具博、太田美穂、鎌倉昌樹、生城真一、榊利之、CYP105A1 三重変異体発現 Rhodococcus 属放線菌を用いたビタミン D 水酸化体の生産、2015 年度日本農芸化学会大会、2015.3.28、岡山
- ③ 鎌倉昌樹、昆虫の脱皮と農薬開発、第 7 回北陸合同バイオシンポジウム、2014.11.29、富山
- ④ 上野千来、上田恵里花、武田貴恵、安田佳織、西川美宇、鎌倉昌樹、生城真一、榊利之、セサミンと医薬品の相互作用—in vitro と in vivo 両面からの解析—、第 19 回フードファクター学会学術集会、2014.11.8-9、鹿児島
- ⑤ 生城真一、片岡真衣、西川美宇、安田佳織、室田佳恵子、上原万里子、鎌倉昌樹、榊利之、異物代謝酵素発現酵母を用いたエクオール抱合代謝物の調製、第 19 回フードファクター学会学術集会、2014.11.8-9、鹿児島
- ⑥ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化と生殖機能の解析、第 8 回生殖細胞の会 2014.11.6、館山
- ⑦ 上野千来、上田恵里花、武田貴恵、安田佳織、西川美宇、鎌倉昌樹、生城真一、榊利之、セサミンと医薬品の相互作用

- *in vitro* 試験と *in vivo* 試験の比較検討 —、第 87 回 日本生化学会大会、2014.10.15-18、京都
- ⑧ S. Ueno, E. Ueda, K. Takeda, K. Yasuda, M. Nishikawa, M. Kamakura, S. Ikushiro, T. Sakaki. Mechanism-based inhibition of CYP2C9 by sesamin and *in vivo* studies of the interaction between sesamin and diclofenac in rats. 12th International symposium on Cytochrome P450, 2014.9.24-28, Kyoto
- ⑨ 鎌倉昌樹、昆虫の発生期間の制御因子の同定、第 86 回日本遺伝学会大会、2014. 9.18、長浜
- ⑩ 鎌倉昌樹、ミツバチのカースト分化誘導機構の解析—生物学研究のケーススタディ、GE ヘルスケア・ジャパンはじめてのライフサイエンス基礎講座、2014.7.25、富山
- ⑪ M. Kamakura, Royalactin induces queen differentiation in honeybees. International congress of international union for the study for social insects, 2014. 7.17, Queensland (Australia).
- ⑫ 生城真一、片岡真衣、西川美宇、安田佳織、室田佳恵子、上原万里子、鎌倉昌樹、榊利之、異物代謝酵素発現酵母を用いたエクオール抱合代謝解析、日本ビタミン学会第 66 回大会、2014.6.13-14、姫路
- ⑬ 鎌倉昌樹、Hr38 regulates developmental time in honeybee and fruit fly、第 11 回日本ショウジョウバエ研究会、2014. 6.6、金沢
- ⑭ 上野千来、上田恵里花、安田佳織、西川美宇、鎌倉昌樹、生城真一、榊利之、セサミンと医薬品の相互作用、日本生化学会北陸支部第 32 回大会、2014.5.24、富山
- ⑮ 安田佳織、遠藤真理子、生城真一、鎌倉昌樹、太田美穂、榊利之、ヒト由来 CYP2R1 発現酵母を用いたビタミン D25 位水酸化体の生成、平成 26 年度日本農芸化学学会大会、2014.3.28、川崎
- ⑯ 上野千来、安田佳織、西川美宇、鎌倉昌樹、生城真一、榊利之、セサミンと CYP2C9 代謝型医薬品の相互作用、平成 26 年度日本農芸化学学会大会、2014.3.28、川崎
- ⑰ 生城真一、藤森成美、西川美宇、安田佳織、鎌倉昌樹、榊利之、ヒトカテコール-O-メチル基転移酵素発現酵母を用いたメチル化フラボノイドの調製、平成 26 年度日本農芸化学学会大会、2014.3.28、川崎
- ⑱ 松澤宏明、杉本貴文、重信秀治、前川清人、鎌倉昌樹、二河成男、深津武馬、土田努、共生細菌が引き起こすアブラムシ体色変化の分子機構、第 58 回日本応用動物昆虫学会大会、2014.3.27、高知
- ⑲ 田中一丸、西川美宇、山下成彬、宗綱栄二、河南理恵、生城真一、鎌倉昌樹、榊利之、太田美穂、中川公恵、廣田佳久、岡野登志夫、前田尚之、CYP27B1 ノックアウトマウス腎臓近位尿細管初代培養細胞における 25-ヒドロキシビタミン D3 の生理作用、第 86 回日本生化学会大会、2013.9.13、横浜
- ⑳ 上野千来、榊利之、生城真一、鎌倉昌樹、安田佳織、西川美宇、セサミンと医薬品の相互作用、第 86 回日本生化学会大会、2013.9.13、横浜
- ㉑ 小川和亮、安田佳織、榊利之、生城真一、鎌倉昌樹、ヒト由来メチルステロイド酸化酵素の機能解析、第 86 回日本生化学会大会、2013.9.13、横浜
- ㉒ 西川美宇、安田佳織、小路征、鎌倉昌樹、生城真一、榊利之、薬物代謝酵素発現酵母を用いたヒト医薬品代謝物の製造、第 86 回日本生化学会大会、2013.9.12、横浜
- ㉓ 安田佳織、遠藤真理子、生城真一、鎌倉昌樹、太田美穂、榊利之、微生物を利用したビタミン D 水酸化体の生産、第 86 回日本生化学会大会、2013.9.11、横浜
- ㉔ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、第 31 回内分泌代謝学サマーセミナー、2013.7.11、由布
- ㉕ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導機構の解明、平成 25 年度農芸化学会中部支部シンポジウム、2013.7.6、津
- ㉖ 上野千来、安田佳織、西川美宇、生城真一、鎌倉昌樹、榊利之、セサミンの CYP2C9 に対する不可逆阻害 セサミンと医薬品の相互作用、第 31 回日本生化学会北陸支部例会、2013.5.25、金沢
- ㉗ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、静岡大学農学部セミナー、2013.2.1、静岡
- ㉘ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、農水省畜産草地研究所セミナー、2012.12.6、つくば
- ㉙ Masaki Kamakura, Royalactin induces queen differentiation in honeybees., Cold Spring Harbor Laboratory Meeting on Germ Cells, 2012.10.4, Cold Spring Harbor, New York, USA
- ㉚ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導機構の解明、第 84 回日本遺伝学会大会ワークショップ、2012.9.25、福岡
- ㉛ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、第 189 回久留米大学分子生命科学研究所セミナー、2012.9.26、久留米
- ㉜ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、2012 年静岡県立大学セミナー、2012.9.4、静岡
- ㉝ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、第 24 回高速シンポジウム、2012.8.23、伊那
- ㉞ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導機構の解明、第 5 回生殖研究若手の会、2012.7.26、三浦
- ㉟ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因

子ロイヤラクチンの発見、2012年化学生態学研究会、2012.6.29、函館

- ③⑥ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、2012年金沢大学公開セミナー、2012.6.15、金沢
- ③⑦ 鎌倉昌樹、ミツバチの女王蜂分化誘導因子ロイヤラクチンの発見、第67回(2012年)酵素工学会研究会講演会、2012.4.27、京都

〔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〕

6. 研究組織

(1) 研究代表者

鎌倉 昌樹 (KAMAKURA, Masaki)

富山県立大学工学部生物工学科・講師

研究者番号：60363876