

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 15 日現在

機関番号：13201

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2012～2014

課題番号：24570022

研究課題名(和文)シロアリの初期巣における兵隊の分化機構

研究課題名(英文)Regulatory mechanisms of soldier differentiation in the incipient colonies of termites

研究代表者

前川 清人(Maekawa, Kiyoto)

富山大学・大学院理工学研究部(理学)・准教授

研究者番号：20345557

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：防衛専用の兵隊の存在は、社会性昆虫のシロアリが持つ大きな特徴である。自然条件下の兵隊分化に伴う未知の生理変化を検出するため、兵隊分化がほぼ同時に生じる初期巣に注目した。ネバダオオシロアリで各個体の発生運命を調べた結果、兵隊に分化する予定個体の特定に成功した。この個体で特異的に発現上昇する遺伝子や、特徴的な行動を引き起こす因子を見出した。兵隊分化は、職蟻の幼若ホルモン(JH)量の上昇に応じて起こるが、JH量の変動をもたらす調節機構を初めて明らかにすることができた。

研究成果の概要(英文)：Termite soldier is a peculiar caste among social insects in terms of their specific defensive roles. To understand the regulatory mechanisms of soldier differentiation under natural condition, this study focused on the soldier differentiation in incipient colonies, in which only one soldier develops via a presoldier stage. In the incipient colonies of *Zootermopsis nevadensis*, observation of each larval development revealed a particular individual, which differentiated into a presoldier, before the molt. Molecular developmental analyses of this individual showed that there was a significantly highly expressed gene and an important factor. Further functional analyses suggested that they were involved in the specific behavior observed in this individual. High juvenile hormone (JH) titer is required for the soldier differentiation, and this is the first case to clarify the regulatory mechanisms that affect JH titer changes during soldier differentiation under natural condition.

研究分野：進化発生学

キーワード：社会性昆虫 カースト分化 シロアリ 兵隊 幼若ホルモン

### 1. 研究開始当初の背景

社会性昆虫が示すカースト分化は、表現型多型の代表例である。特に、形態や行動が防衛に特殊化したシロアリの兵隊は、社会性昆虫がもつカーストのうちで最も特殊である。現生のシロアリ種のほぼ全てで、それぞれ特徴的な形態をもつ兵隊が存在するが、どの種でも職蟻から2回の脱皮を経て分化する。兵隊分化は、職蟻に幼若ホルモン(JH)を投与することで人為的に誘導できるので、進化の過程で、JH量の上昇に応答した特異的な遺伝子発現と生理機構の獲得があったと考えられる。実際に、系統的に祖先的な数種で、JH量の上昇を人為的に引き起こした職蟻や兵隊を解析し、兵隊分化時および分化後に発現する遺伝子の挙動が明らかにされている(Koshikawa et al., *BMC Dev Biol* 2010; Steller et al., *BMC Genomics* 2010 他)。しかし、自然条件下で職蟻のJH量の変動をもたらす兵隊分化の調節因子の実体は不明で、コロニー内の兵隊数を調節する機構は未だ完全に未知である。更に、投与するJHの種類によって、兵隊分化効果が種によって異なることから、兵隊分化時の個体の生理状態は、種間で大きく異なることが予想される。例えば、シロアリのJHタイプは、昆虫類で一般的なJHであることが数種で確かめられている(Maekawa et al., *Physiol Entomol* 2010)、JHの投与により兵隊分化を誘導できない種も存在する(Cornette et al., *Insect Mol Biol* 2006; Toga et al., *Zool Sci* 2009 他)。このような種では、構造が類似した難分解性のJHアナログ(ハイドロプレン等)を用いて分化誘導できるが、この事実は、JH分解・代謝経路などに種間で大きな相違があることを示している。また職蟻へのJH投与時に、兵隊(または兵隊の抽出物)が同時に存在すると、新たな兵隊分化が抑制される種だけでなく(Watanabe et al., *J Insect Physiol* 2011)、促進される種も存在する(Tarver et al., *J Chem Ecol* 2009)。

このような種間の多様化の要因を明らかにするには、JHを外部から投与せずに兵隊分化に伴う生理変化を解析し、種間で比較する方法が必要である。有翅虫による創設直後のコロニー(初期コロニー)では、兵隊がごく少数(1-数頭)だけ分化するが、最初に分化する兵隊数は種によって異なる(Light & Weesner, *Insect Soc* 1955 他)。最初に兵隊が1頭だけ分化する種では、職蟻との物理的接触を介した生殖虫の分化制御の存在が強く示唆されている(Itano & Maekawa, *Sociobiology* 2008 他)。最初に分化する兵隊数は、兵隊の攻撃方法の相違(化学物質を用いた攻撃や物理的な攻撃)と関係する可能性もあるが、分化数が異なる種間で別の制御機構が働いているのかは不明である。もし各種の初期コロニーを用いて、兵隊に分化する個体を予め特定することができれば、その個体

のJH量の上昇をもたらす行動や因子を特定して個体の生理・形態変化を明らかにし、兵隊の分化機構に如何なる多様化が存在するのかを種間で比較できると考えられる。

### 2. 研究の目的

本研究は、自然条件下での兵隊分化に伴う個体内の遺伝的・生理的・形態的变化を検出することを目的とする。これまで、兵隊分化に伴う個体変化を調べるには、外部からのJH投与による人為的な分化誘導の実験系を利用した解析しか行われてこなかった(Tarver et al., *BMC Mol Biol* 2010 他)。このような実験系では、過剰量のJH投与やJH感受期間を無視した投与による薬理学的影響や、通常では起こり得ない他の内分泌経路とのクロストークが生じる可能性がある(Zera, *Evol Dev* 2007)。したがって、実際の兵隊分化で起こる生理変化を検出できていない(あるいはマスクされている)可能性も高い。これが、兵隊分化の調節因子の実体と生理作用を未だに解明できない最大の理由であるとも考えられる。自然条件下での兵隊分化は非常に稀な現象であり(通常のコロニー内の兵隊の割合は約5-10%)、兵隊に分化する予定個体を予め抽出することは不可能である。初期コロニーでは、兵隊がほぼ同時期に少数だけ分化するので、兵隊に分化する職蟻の齢や脱皮期間を詳細に把握することで、分化予定個体を予め特定できると考えられる。本研究により、自然条件下における兵隊分化時の個体変化と、兵隊分化の促進因子を明らかにし、種間での共通性と多様性を考察できる。これにより、社会性昆虫の中で最も特殊なカーストであるシロアリの兵隊が獲得された進化的背景を明らかにできる。

### 3. 研究の方法

(1) 雌雄の有翅虫によるコロニーの創設から兵隊分化までの日数を把握し、どの個体が兵隊に分化するかを個体識別して追跡調査する。先行研究(Itano & Maekawa, *Sociobiology* 2008)と予備的な観察から、自力での摂食が可能になる3齢以降の職蟻から兵隊が分化すると考えられるので、3齢職蟻の出現から兵隊分化まで、コロニー内の個体間相互作用を赤色光下でビデオ撮影する。兵隊分化後に、兵隊分化をもたらす特異的な個体間相互作用の有無を、時間を巻き戻して行動学的に解析する。

(2) 兵隊に分化する予定の個体が特定されたなら、分化予定日から逆算して個体を経時的に回収し、アラタ体や前胸腺、脂肪体および防衛器官(大顎・額腺など)の組織変化を解析し、LC-MSを用いてJH量とエクダイソンの変動を測定する。さらに、いくつかの昆虫類で行動の違いをもたらす液性因子として知られる生体アミン(ドーパミンやセロトニン)に注目し(e.g. サバクトビバッタ;

Anstey et al., *Science* 2009), 兵隊に分化する予定個体とワーカーに分化する予定個体との間で定量的に比較する。以上より, 分化促進因子により職蟻で引き起こされる生理機構の詳細を理解する。

(3) 続いて, 兵隊分化の予定個体と通常の発生分化過程の個体間で, 次世代 DNA シーケンサーを用いた RNA-seq による網羅的な遺伝子発現の比較を行い, 分化予定個体で特異的に発現する遺伝子群をリストアップすると共に, 発現量の変動を把握する。候補遺伝子群は, *in situ* ハイブリダイゼーション法により発現部位を明らかにし, siRNA をインジェクションして形態形成や兵隊分化率への影響を評価して, 機能の推定を行う。重要遺伝子が同定された場合には, シロアリの姉妹群であるキゴキブリでのホモログを同定し分子系統学的な解析を行い, 発現部位や機能の相違を比較する。

(4) 以上の解析を, 初期コロニーの作製と兵隊分化の予定個体の予備的な観察に成功しているネバダオオシロアリ(オオシロアリ科)を用いて行う。その後, 系統的に重要な他種(ヤマトシロアリやタカサゴシロアリ)で並行して解析し, 兵隊分化の促進因子とその作用について, 各種間の共通性と多様性を明らかにする。

#### 4. 研究成果

(1) 大型で飼育が容易なネバダオオシロアリを使用し, 300 以上の初期コロニーを作製した。孵化個体は全て個体識別し, どの齢の職蟻から兵隊が分化するかを正確に記録した。その結果, 最初に 3 齢に脱皮した個体が常に兵隊に分化した。更に, 最初の 3 齢個体(以下 No. 1 とする)の出現から兵隊への脱皮に至るまでの個体間相互作用を観察したところ, No. 1 は他の職蟻よりも生殖虫からの栄養交換を顕著に多く受けていた。続いて, 分化前に特異的に発現する遺伝子を網羅的に探索することを目的とし, 次世代シーケンサーを用いた RNA-seq を行った。その結果, No. 1 では, 巣内で 2 番目に生じた 3 齢個体(以下 No. 2 とする)と比較して, キイロショウジョウバエのリポカリン様タンパク質遺伝子が顕著に高い発現を示した。本遺伝子のタンパク質の局在を調べるために, 特異的な抗体を作製して免疫組織染色を行ったところ, No. 1 の腹部で特異的なシグナルが検出された。続いて No. 1 に対して本遺伝子の RNAi を行った結果, コントロールと比較して, 兵隊に分化する個体の割合は著しく減少し, 多くの個体が 4 齢に脱皮した。さらに, インジェクション後の行動解析も行い, 兵隊分化には生殖虫(特に女王)との個体間相互作用の頻度が重要である可能性が示された。

(2) ネバダオオシロアリの巣内における最初の 3 齢個体(No. 1)と巣内で 2 番目に生じた 3 齢個体(No. 2)で顕著に行動が異なることが示されたが, この行動の違いをもたらす生理要因が, 本種の兵隊分化の重要な至近機構であると考えられる。この要因として, 昆虫の行動制御因子である生体アミン(ドーパミン)の関与を検証した。まず, HPLC-ECD 法を用い, No. 1 と No. 2 の脳内ドーパミン量を測定した。その結果, No. 1 のみ脱皮後 0 日目よりも 3 日目で有意に高かった。次に, ドーパミン生合成遺伝子の発現解析を行ったところ, No. 1 の頭部の発現量が高いことが判明した。さらに, No. 1 の体腔内にドーパミン受容体のアンタゴニストを投与したところ, 前兵隊の分化率は有意に低下し, 多くの個体が 4 齢へと脱皮した。4 齢へ脱皮した個体の行動を解析した結果, 生殖虫からの栄養交換行動の頻度は著しく低下していた。以上より, 職蟻のドーパミン量が生殖虫との栄養交換頻度に影響を与え, 兵隊分化に影響する可能性が示された。

(3) 他種の兵隊を特徴づける形態の変化にかかわる因子の解析を行った。まずヤマトシロアリの兵隊のクチクラに注目し, 分化過程での組織変化を観察すると共に, クチクラ形成に関係する遺伝子の発現解析を行った。その結果, チロシン代謝経路を構成する遺伝子(*Laccase2*)が, 兵隊分化過程で顕著に働くことが重要であることが示唆された。また, タカサゴシロアリの兵隊特異的な形態形成において, 脚形成にかかわる転写因子(*Distal-less*)が重要な役割を担うことを, 遺伝子の発現および機能解析を遂行することで明らかにした。さらに, ネバダオオシロアリやヤマトシロアリにおける JH の作用に関する解析も行った。どちらの種においても, JH は兵隊分化を促す中枢因子であると同時に, 個体の各部位での JH シグナル伝達経路の活性化を介して, 生殖腺の発達を制御する重要因子であることが明瞭に示された。

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 15 件)

(1) Saiki R, Gotoh H, Toga K, Miura T & Maekawa K (2015) High juvenile hormone titer and abdominal activation of the JH signaling may induce reproduction of termite neotenics. *Insect Molecular Biology*, in press.

(2) Saiki R, Yaguchi H, Hashimoto Y, Kawamura S & Maekawa K (2014) Reproductive soldier-like individuals induced by juvenile hormone analog treatment in *Zootermopsis nevadensis* (Isoptera,

Archotermopsidae). *Zoological Science*, 31: 573-581.

(3) Miyazaki S, Yoshimura M, Saiki R, Hayashi Y, Kitade O, Tsuji K & Maekawa K (2014) Intracolony genetic variation affects reproductive skew and colony productivity during colony foundation in a parthenogenetic termite. *BMC Evolutionary Biology*, 14: 177.

(4) Shimada K & Maekawa K (2014) Gene expression and molecular phylogenetic analyses of beta-glucosidase in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Physiology*, 65: 63-69.

(5) Maekawa K, Hayashi Y, Lee T & Lo N (2014) Presoldier differentiation of Australian termite species induced by juvenile hormone analogs. *Austral Entomology* 53, 138-143.

(6) Watanabe D, Gotoh H, Miura T & Maekawa K (2014) Social interactions affecting caste development through physiological actions in termites. *Frontiers in Physiology*, 5: 127.

(7) Hayashi Y, Shigenobu S, Watanabe D, Toga K, Saiki R, Shimada K, Bourguignon T, Lo N, Hojo M, Maekawa K & Miura T (2013) Construction and characterization of normalized cDNA libraries by 454 pyrosequencing and estimation of DNA methylation levels in three distantly related termite species. *PLoS ONE*, 8: e76678.

(8) Masuoka Y, Miyazaki S, Saiki R, Tsuchida T & Maekawa K (2013) High *Laccase2* expression is likely involved in the formation of specific cuticular structures during soldier differentiation of the termite *Reticulitermes speratus*. *Arthropod Structure & Development*, 42: 469-475.

(9) Toga K, Saiki R & Maekawa K (2013) Hox gene *Deformed* is likely involved in mandibular regression during presoldier differentiation in the nasute termite *Nasutitermes takasagoensis*. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 320: 385-392.

(10) Shimada K, Lo N, Kitade O, Wakui A & Maekawa K (2013) Cellulolytic protist numbers rise and fall dramatically in

termite queens and kings during colony foundation. *Eukaryotic Cell*, 12: 545-550.

(11) Hojo M, Maekawa K, Saitoh S, Shigenobu S, Miura T, Hayashi Y, Tokuda G & Maekawa H (2012) Exploration and characterization of genes involved in the synthesis of terpenoid defense secretion in nasute termite soldiers. *Insect Molecular Biology*, 21: 545-557.

(12) Sasaki K, Akasaka S, Mezawa R, Shimada K & Maekawa K (2012) Regulation of the brain dopaminergic system by juvenile hormone in honey bee males (*Apis mellifera* L.). *Insect Molecular Biology*, 21: 502-509.

(13) Toga K, Hojo M, Miura T & Maekawa K (2012) Expression and function of a limb-patterning gene *Distal-less* in the soldier-specific morphogenesis in the nasute termite *Nasutitermes takasagoensis*. *Evolution & Development*, 14: 286-295. 2012. IF2.684

(14) Maekawa K, Nakamura S & Watanabe D (2012) Termite soldier differentiation in incipient colonies is related to the parental proctodeal trophallactic behavior. *Zoological Science*, 29: 213-217.

(15) Watanabe D & Maekawa K (2012) Relationships between frontal-gland formation and mandibular modification during JH III-induced presoldier differentiation in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Entomological Science*, 15: 56-62.

〔学会発表〕(計33件)

(1) 増岡裕大, 前川清人 (2015年3月27-28日) ネバダオオシロアリの兵隊分化におけるホルモン受容体遺伝子の機能解析. 第59回日本応用動物昆虫学会(山形大学).

(2) 河村聡一郎, 齊木亮太, 矢口甫, 前川清人 (2015年3月28日) ネバダオオシロアリの兵隊における生殖腺発達の調節機構. 第59回日本応用動物昆虫学会(山形大学).

(3) 井上享也, 矢口甫, 佐々木謙, 前川清人 (2014年11月23日) ドーパミンはネバダオオシロアリの職蟻の行動を制御することで兵隊分化に影響を及ぼす. 平成26年度日本動物学会中部支部大会(のと勤労者プラザ).

(4) 井上享也, 矢口甫, 佐々木謙, 前川清人

(2014年9月11-13日)ネバダオオシロアリの兵隊分化における生体アミンの機能解析. 第85回日本動物学会(東北大学).

(5) Yaguchi H, Shigenobu S & Maekawa K (15 July, 2014) Sociogenomic studies on soldier differentiation in damp-wood termites. The 17th Congress of International Union for the Study of Social Insects (Cairns Convention Centre, Cairns, Australia).

(6) Kawamura S, Saiki R, Yaguchi H, Hashimoto Y & Maekawa K (9-10 June, 2014) Gonad developments of reproductive soldier-like individuals induced by JH analog treatment in *Zootermopsis nevadensis*. The 10th International Conference on Juvenile Hormones (Tsukuba, Japan).

(7) Yaguchi H & Maekawa K (9-10 June, 2014) JH-related gene expression patterns during soldier differentiation in the termite *Zootermopsis nevadensis*. The 10th International Conference on Juvenile Hormones (Tsukuba, Japan).

(8) Masuoka Y & Maekawa K (9 June, 2014) Knockdown of the JH receptor gene during soldier differentiation inhibited the weapon formation in the termite *Zootermopsis nevadensis*. The 10th International Conference on Juvenile Hormones (Tsukuba, Japan).

(9) 井上享也, 矢口甫, 佐々木謙, 前川清人 (2014年3月27-28日)ドーパミンがネバダオオシロアリの個体間相互作用と兵隊分化に及ぼす影響. 第58回日本応用動物昆虫学会(高知大学).

(10) 前川清人, 重信秀治, 三浦徹 (2014年3月27日)シロアリが示す高度な社会システムの発生遺伝学的な背景を探る. 第58回日本応用動物昆虫学会(高知大学).

(11) 渡邊大, 松波雅俊, 林良信, 重信秀治, 三浦徹, 前川清人 (2014年3月16日)シロアリのカースト分化における社会生理機構に関するトランスクリプトミクス. 第61回日本生態学会(広島大学).

(12) Masuoka Y, Maekawa K (26-28 Feb, 2014) Expression and function analyses of the hormone signaling genes during soldier differentiation of the termite *Zootermopsis nevadensis*. The 10th Pacific-Rim Termite Research Group Conference (Kuala Lumpur, Malaysia).

(13) Yaguchi H, Shigenobu S, Maekawa K (26-28 Feb, 2014) Transcriptome analysis of soldier differentiation in the incipient colony of the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis*. The 10th Pacific-Rim Termite Research Group Conference (Kuala Lumpur, Malaysia).

(14) 宮崎智史, 前川清人 (2013年9月26日)アリの寒冷環境への適応とカースト進化をもたらす分子機構. 第84回日本動物学会(岡山大).

(15) 矢口甫, 重信秀治, 前川清人 (2013年9月26日)ネバダオオシロアリのRNA-seq解析により同定された兵隊分化を規定する遺伝子. 第84回日本動物学会(岡山大).

(16) 齊木亮太, 前川清人 (2013年9月26日)ヤマトシロアリの幼形生殖虫分化における幼若ホルモンの部位特異的な発達制御. 第84回日本動物学会(岡山大).

(17) 増岡裕大, 前川清人 (2013年9月16日)シロアリのカースト特異的なクチクラタンニングにおけるホルモン関連遺伝子の役割. 第73回日本昆虫学会(北大).

(18) 半本秀太郎, 渡邊大, 三浦徹, 前川清人 (2013年9月16日)タカサゴシロアリの性とリンクした兵隊分化: 雌雄職蟻の幼若ホルモン量の比較解析. 第73回日本昆虫学会(北大).

(19) 井上享也, 矢口甫, 佐々木謙, 前川清人 (2013年9月14日)ネバダオオシロアリのソルジャー分化に生体アミンが与える影響. 第73回日本昆虫学会(北大).

(20) 北條優, 重信秀治, 林良信, 前川清人, 三浦徹, 徳田岳 (2013年8月28日)シロアリにおける化学的防衛のためのジテルペン合成に関わる遺伝子の進化. 第15回日本進化学会(筑波大学).

(21) 梅浩平, 新美輝幸, 前川清人 (2013年6月8日)シロアリの兵隊特異的な器官形成における *Hox* とホルモン受容体遺伝子の機能解析. 第49回日本節足動物発生学会大会(つくば市).

(22) 増岡裕大, 宮崎智史, 齊木亮太, 土田努, 前川清人 (2013年6月8日)シロアリのカースト分化におけるクチクラタンニング遺伝子の発現及び機能解析. 第49回日本節足動物発生学会大会(つくば市).

(23) 齊木亮太, 前川清人 (2013年3月28-29日)ヤマトシロアリの幼形生殖虫の分化過程

における JH 関連遺伝子の発現解析．第 57 回日本応用動物昆虫学会（日本大学）．

(24) 増岡裕大, 前川清人 (2013 年 3 月 28-29 日) ヤマトシロアリの兵隊分化に伴うクチクラ形成時の *Laccase2* の発現解析．第 57 回日本応用動物昆虫学会（日本大学）．

(25) 梅浩平, 前川清人 (2013 年 3 月 28-29 日) シロアリ兵隊の武器形成におけるホルモン伝達因子及び Hox 遺伝子の役割．第 57 回日本応用動物昆虫学会（日本大学）．

(26) 橋本裕, 佐々木謙, 前川清人 (2013 年 3 月 28-29 日) ネバダオオシロアリにおける兵隊型生殖虫の分化機構の解析．第 57 回日本応用動物昆虫学会（日本大学）．

(27) 前川清人, 矢口甫, 重信秀治 (2013 年 3 月 8 日) 次世代シーケンサーを利用したシロアリの兵隊分化を引き起こす遺伝子の解析．第 60 回日本生態学会（静岡コンベンションセンター）．

(28) 矢口甫, 重信秀治, 前川清人 (2012 年 11 月 18 日) ネバダオオシロアリの初期巣の兵隊分化時に特異的に働く遺伝子の解析．平成 24 年度日本動物学会中部支部大会（松本市）．

(29) 橋本裕, 前川清人 (2012 年 11 月 18 日) ネバダオオシロアリにおける兵隊型生殖虫の分化と幼若ホルモンの働き．平成 24 年度日本動物学会中部支部大会（松本市）．

(30) Watanabe D, Miura T & Maekawa K (19-25 Aug, 2012) Social interactions and gene expressions involved in the soldier differentiation of a termite *Reticulitermes speratus*. The 24th International Congress of Entomology (Daegu, South Korea).

(31) Masuoka Y, Miyazaki S, Saiki R & Maekawa K (19-25 Aug, 2012) *Laccase2* expression involved in the specific cuticular tanning during soldier differentiation of the termite *Reticulitermes speratus*. The 24th International Congress of Entomology (Daegu, South Korea).

(32) Toga K & Maekawa K (19-25 Aug, 2012) Molecular developmental mechanisms responsible for soldier-specific morphogenesis in the nasute termite *Nasutitermes takasagoensis*. The 24th International Congress of Entomology (Daegu, South Korea).

(33) Saiki R & Maekawa K (19-25 Aug, 2012) Juvenile hormone titer and JH signaling gene expressions during differentiation of neotenic reproductives in the termite *Reticulitermes speratus*. The 24th International Congress of Entomology (Daegu, South Korea).

〔図書〕(計 2 件)

(1) Toga K & Maekawa K (2013) Soldier-specific organ developments induced by a juvenile hormone analog in a nasute termite. In “ Juvenile Hormones and Juvenoids: Modeling Biological Effects and Environmental Fate ” Ed by J Devillers, CRC Press. pp. 67-81.

(2) 前川清人 (2012) ヤマトシロアリにおけるカースト分化の制御機構．シロアリの事典（吉村剛他編），海青社，pp. 163-172.

〔産業財産権〕

出願状況（計 0 件）

取得状況（計 0 件）

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.sci.u-toyama.ac.jp/bio/maekawa-lab/maekawa-index.html>

## 6．研究組織

### (1) 研究代表者

前川清人（富山大学・大学院理工学研究部・准教授）

研究者番号：20345557

### (2) 研究分担者

なし

### (3) 連携研究者

なし