

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 31 日現在

機関番号：82401

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25292009

研究課題名(和文)重イオンビーム欠失変異マッピングによる組換え抑制領域からの有用遺伝子同定

研究課題名(英文) Identification of beneficial genes on non-recombining regions by using heavy-ion deletion mapping

研究代表者

風間 裕介 (Kazama, Yusuke)

国立研究開発法人理化学研究所・仁科加速器研究センター・協力研究員

研究者番号：80442945

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,400,000円

研究成果の概要(和文)：植物の生殖システムの多様化に関わる「雌雄異株性」、「自家不和合性」、「アポミクシス」の原因遺伝子は、どれも染色体の組換え抑制領域に存在するため特定するのが難しかった。本研究では組換え抑制領域に欠失変異をもつ変異系統を整備し、独自に開発したソフトウェア「DelMapper(デルマッパー)」を用いて欠失変異のパターンから原因遺伝子の位置を絞り込んだ。さらに、次世代シーケンサーで得たゲノム情報や遺伝子発現情報を活用し、候補遺伝子の絞り込みに成功した。

研究成果の概要(英文)：Genes responsible for dioecy, self-incompatibility, and apomixis, which have been related to diversification of plant reproduction systems, are located on chromosomal non-recombining regions. Thus, it has been difficult to identify these genes. In this study, mutant lines having deletions on the non-recombining regions were developed. The deletion maps of the lines were calculated by using the newly developed software “DelMapper”, and used for narrowing down the positions of the responsible genes. Together with the information for genomes and transcriptomes obtained from next-generation sequencing, candidates for the responsible genes were successfully listed.

研究分野：植物遺伝学

キーワード：育種学 重イオンビーム 組換え抑制領域 植物 生殖システム 欠失マッピング

1. 研究開始当初の背景

次世代シーケンサーの普及に伴い、モデル・非モデルを問わず様々な生物でゲノムシーケンスや RNAseq が行えるようになった。これらの情報を活用し、「非モデル生物から如何に有用遺伝子を単離するか」が、解決すべき重要テーマの1つである。本課題では、非モデル生物の遺伝子であり、かつ単離が困難とされた有用遺伝子 3 例を対象とした。「雌雄異株植物ヒロハノマンテマの性決定遺伝子」、「ソバの二花柱型自家不和合性遺伝子」、「ギニアグラスのアポミクシス遺伝子」である。これらの遺伝子は全て組換えが抑制された染色体領域に座乗する。そのため、組換え価を利用した従来の遺伝学的マッピングが適用できず、遺伝子の同定が非常に困難であった。

これらの遺伝子同定を可能にするため、様々なサイズの欠失を誘発できる重イオンビームを用いて変異体を複数作出し、それらの欠失パターンから原因遺伝子領域を絞り込むという新たな手法を確立することにした。重イオンビームは γ 線や X 線よりも高い線エネルギー付与 (LET) をもつため、照射サンプルに高密度に電離作用を及ぼし、効率的に DNA 二重鎖切断を引き起こす。その上、LET を調節して照射することで、数 bp 程度の欠失から数十、数百 kb 程度の欠失まで、サイズを制御して欠失変異を誘発することができる。この重イオンビームの特長を活かし、巨大な欠失変異を持つ変異体は遺伝子の位置の特定に、1 遺伝子欠失規模の小さな変異は原因遺伝子特定に、それぞれ利用し、遺伝子同定を目指した。

2. 研究の目的

ヒロハノマンテマの 2 つの性決定遺伝子 (GSF: 雌しべ発達抑制遺伝子と SPF: 雄しべ発達促進遺伝子)、ソバの雄しべ側と雌しべ側に関わるそれぞれの二花柱型自家不和合性遺伝子 (群)、ギニアグラスのアポミクシス遺伝子 (群) について、重イオンビームで突然変異体を複数単離し、原因遺伝子の座乗領域を絞り込み、重イオンビーム欠失変異マッピング法を確立する。

3. 研究の方法

それぞれの植物に対し、理化学研究所仁科加速器研究センターの理研リングサイクロトロンで発生した重イオンビームを照射し、目的の変異体を取得した。申請者らは、それぞれの組換え抑制領域の一部を特異的に増幅するマーカーを保持している。変異体のゲノムを鋳型としてこれらのマーカーを用いて PCR を行い、目的断片が増幅されるか否かを調べることで、そのマーカーの欠失状況を調べることができる。複数の変異体について欠失状況を調査することで、目的遺伝子の位置を調べた。

次世代シーケンス等で、それぞれの組換え

抑制領域のゲノム情報や遺伝子情報を収集し利用した。特にソバでは、全ゲノム解読の情報から逆遺伝学的に欠失変異体を選別し、原因遺伝子の絞り込みを行った。

4. 研究成果

(1) ヒロハノマンテマの性決定遺伝子

ヒロハノマンテマは XY 型の性決定を行い、570Mb と巨大な Y 染色体をもつ。Y 染色体上には、めしべの発達を抑制する因子 (Gynoecium suppressing factor: GSF) と、おしべの発達を抑制する因子 (Stamen promoting factor: SPF) が推定されている。重イオンビームをヒロハノマンテマのオスに照射し、おしべとめしべとを両方もつ両性花変異体と、どちらももたない無性花変異体の作出に成功した (図 1)。両性花変異体は GSF を、無性花変異体は SPF をそれぞれ欠失しているはずであり、これらの変異体の欠失情報を用いることで、遺伝子の位置をマッピングできるのではないかと考えた。両性花変異体 15 個体、無性花変異体 9 個体、さらに花粉が成熟しない変異体 14 個体、その他 Y 染色体に欠失をもつ変異体 3 個体を加えた計 41 の変異体を解析に用いた。



図 1 ヒロハノマンテマの雄花、雌花、性転換変異体の走査型電子顕微鏡像

各変異体について、Y 染色体上の 69 個のマーカーについて欠失変異の有無を調べた。「2 つのマーカーがあった場合、互いの距離が近いほど 1 度の欠失で両方の遺伝子が失われる確率が高い」という先行研究の考えを応用し、複数のマーカーに欠失が見つかった場合、なるべくそれらの欠失が一ヶ所に集まるような並び順、すなわち、欠失の数になるべく少なくなるような並び順を一番もってもらいたいものと仮定した。そのような並び順を求めめるため、巡回セールスマン問題を応用した新プログラム「DelMapper (デルマップパー)」を開発し、Y 染色体の遺伝子地図を作成した。その結果、目的とする GSF 領域と SPF 領域の位置をマップすることができた。

さらに、以前の研究で作成した X 染色体の地図と比較したところ、Y 染色体は進化の過程で大きな逆位を起こしていたことがわかった (図 2)。常染色体では、相同な染色体同士で組換えが起こるが、逆位が生じると組換

えが起こらなくなる。本研究で同定した逆位が祖先 Y 染色体で生じ、X 染色体との組換えが抑制されたことで、2 つの性決定遺伝子を Y 染色体に定着させる引き金になったという、性染色体構築過程の仮説を提唱するに至った。

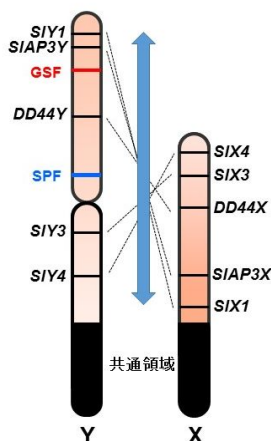


図 2 マッピングで明らかになった X・Y 染色体間の巨大な逆位

性決定領域を絞り込むため、マーカー数 146 個、変異体数 96 に増やしてマッピングしたところ、GSF 領域に含まれるマーカーを 4 個、SPF 領域に含まれるマーカーを 5 個同定した。GSF と SPF の原因遺伝子候補の抽出のため、Oxford 大、Edinburgh 大の共同研究チームが単離した 1452 個の Y 染色体座乗遺伝子を用いて、マイクロアレイをデザインし、オスでは発現するが、両性花や無性花変異体では発現しない遺伝子を抽出した。加えて、性決定遺伝子が発現すると予想される組織をレーザーマイクロダイセクションで単離し、その場所で発現する遺伝子だけを絞り込んだ。その結果、GSF の候補として 4 遺伝子、SPF の候補遺伝子として 32 遺伝子を得た。残念ながら、これらの遺伝子は GSF あるいは SPF 領域に座乗していなかった。現在、上記マップで最も欠失が小さかった両性花/無性花を選び、それぞれとオスとで RNAseq を行って発現パターンを比較し、新たな性決定遺伝子候補を絞り込んでいる。

(2) ソバの二花柱型自家不和合性遺伝子

二花柱型自家不和合性はダーウィンの時代より知られる自家不和合性と花の形態多型からなる複合形質であり、1 つの遺伝子のように振る舞う遺伝子群 (*S*-supergene) によって制御されている。ソバの *S*-supergene には 2 つの対立遺伝子、*S* (もしくは *S*-ハプロタイプ) および *s* (もしくは *s*-ハプロタイプ) が存在し、短柱花個体の遺伝子型は *S/s*、長柱花個体の遺伝子型は *s/s* である。ソバの二花柱型自家不和合性は収量安定性に影響を与える重要な農業形質であるため、その遺伝子同定が精力的に進められてきており、これまでに *S*-ハプロタイプ特異的に存在する遺伝

子 *S*-locus early flowering 3 (*S*-*ELF3*) が同定されている (Yasui et al. 2013)。我々は進化的のみならず、農学的にも重要なソバの *S*-supergene の全貌を解明するため、ソバの全ゲノム配列の整備と *S* 領域の同定に臨み、また 重イオンビームによる *S* 領域欠失個体の作製を実施した。

ソバの *S* 領域を同定するために Illumina 社のショートリードを用いたソバの全ゲノム解析を行った。ショートリードのソバゲノム (約 1.2 Gbp) に対するカバレッジは 220 倍であった。ゲノムアセンブルには SOAP-denovo2 および SSPACE2.0 を使い、387,594 scaffolds (全長 1,177,687,305 bp) からなるドラフトゲノムが得られた。このドラフトゲノムに対して、遺伝子領域を予測し、さらに NCBI NR データベースに対する BLASTP 検索および InterProScan を用いたドメインサーチによる全予測遺伝子のアノテーションを行い、これらの結果を組み込んだゲノムデータベースを構築した (図 3; <http://buckwheat.kazusa.or.jp>)。次に世界各地より採取された 18 個体の短柱花個体 (*S/s*) および 18 個体の長柱花個体 (*s/s*) を材料として、Genotyping-By-Sequencing (GBS) を実施し、ドラフトゲノムへのマッピングを行った。その結果、短柱花個体から得られた GBS リードが特異的にマッピングされる 322 個の scaffolds (*S*-scaffolds) の存在が明らかとなった。これら 322 個の *S*-scaffolds の総長は約 5.4 Mbp であり、このうち 71.4% がトランスポゾンを始めとするリピート配列であった。BLASTP および InterProScan により機能が予測された遺伝子はわずかに 32 個であり、これら 32 遺伝子の中にはこれまでに自家不和合性の制御に関わると考えられる RNase (exoribonuclease) および 26S プロテオソーム系の制御に関連するタンパク質 (RING/U-box superfamily protein) をコードする遺伝子が見られた。これら 2 つの遺伝子はソバの *S*-supergene の構成遺伝子であり、自家不和合性の制御に関わる可能性が高いと考えられる。

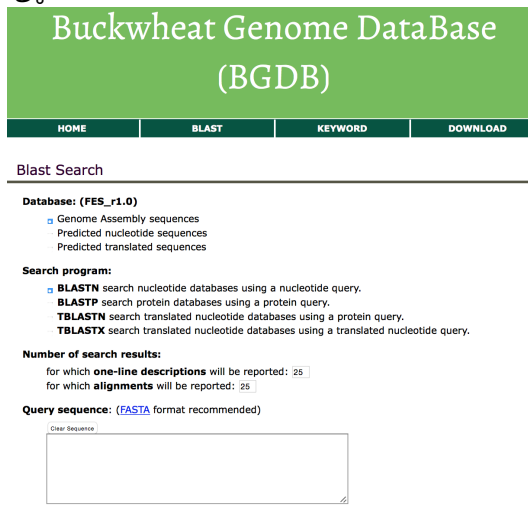


図 3 ソバゲノムデータベースの外観

炭素イオンビーム照射を行い、約 2,000 個体からなる変異誘導集団 (M_2) を作製し、個体ごとに DNA 抽出を行った。同時に、DNA 抽出を行った個体の着粒種子を採取し、重イオンビーム照射による変異誘導集団とした。この集団を対象として、PCR マーカーを用いた *S* 領域欠失個体の選抜を実施した結果、3 個体の欠失変異体を選抜することができた。今後、これらの個体の後代を GBS 解析することにより、上記で得られた *S* 領域をさらに限定することができると思われる。また、今回作成した変異誘導集団を対象とした NGS-TILLING を実施し、ゲノム解析より得られた 2 つの遺伝子のノックアウト変異体を得ることができれば、これら遺伝子の自家不和合性における機能解明も可能となる。

(3) ギニアグラスのアポミクシス遺伝子

アポミクシスとは、無性的な胚発生により親株と全く同じ遺伝子をもつクローン種子を形成する現象のことで、ギニアグラスでは、種内にアポミクシスと有性生殖の両系統があるため、アポミクシス遺伝子単離の研究材料として適する。アポミクシス品種の種子に LET の異なる 3 種の重イオンビーム (炭素・ネオン・鉄) を照射して得られた 237 個体に対し、アポミクシス遺伝子が座乗すると考えら得る組換え抑制領域特異的な STS マーカーで PCR を行い、アポミクシス領域近傍に欠失を持つ変異体 40 個体を得た。その中から、アポミクシスを喪失して有性生殖に転換したと示唆される変異体 2 系統 (SM-1, SM-2) が得られた。アポミクシス品種の個体間の AFLP パターンは完全に一致することがわかっているが、SM-1, SM-2 は M_2 個体間で異なる AFLP パターンを示した。この 2 系統の生殖様式を胚のう分析法により解析した結果、これらの変異体では有性生殖胚もしくは不稔の胚珠が観察される一方でアポミクシス胚は観察されず (図 4)、アポミクシスの喪失が支持された。120 個のアポミクシス特異的 STS マーカーによる PCR 解析の結果、SM-1 では 4 個、SM-2 では 3 個のマーカーのみが消失しており (図 5)、これらの変異体の欠失領域は比較的小さいことが示唆された。SM-1, SM-2 で消失しているマーカーに重複が見られないことから、両変異体は異なる領域を欠失している可能性があること示唆され、アポミクシス胚発生には少なくとも 2 個の遺伝子が必須である可能性が考えられた。

一方、アポミクシス遺伝子周辺領域の BAC クローン 193 個を次世代シーケンサーで解析し、これまでに約 23.2Mbp の配列情報が得られ、28 contig が形成された。この配列情報からこれまでに特定した座乗遺伝子 23 個の RT-PCR 解析により、4 遺伝子でアポミクシス品種特異的に穂における発現が確認された。現在、これらの遺伝子についてさらに詳細な解析を進めている。

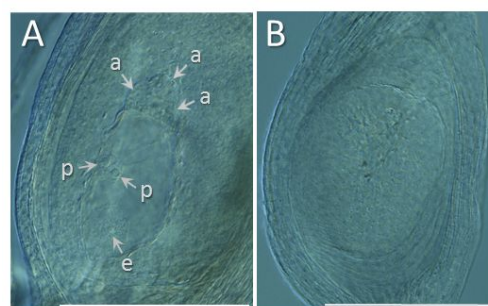


図 4 アポミクシス欠失変異体で見られた有性生殖胚(A)と不稔の胚珠(B)
a, 反足細胞; e, 卵細胞; p, 極核 . バーは 200 μ m

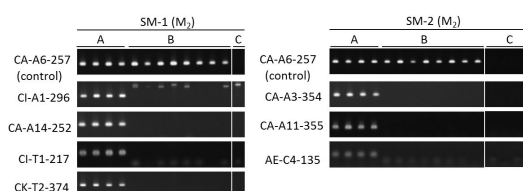


図 5 SM-1, SM-2 で消失した STS マーカー
A, 全てのマーカーを保持している M_2 個体;
B, 一部のマーカーのみを欠失した M_2 個体;
C, 全てのマーカーを欠失した M_2 個体

組換え抑制領域には、遺伝学的なマッピングができないという欠点はあるが、原因遺伝子座乗領域がヘテロで保持されるため、照射当代で変異体が得られる。本研究では、次世代シーケンスの情報や STS マーカーを有効利用することで、逆遺伝学的に欠失変異体を獲得でき、原因遺伝子を絞り込めることを示すことができた。組換え抑制領域の規模やゲノムサイズによってアプローチの仕方は若干異なるものの、3 種類の植物全てで原因遺伝子領域を絞り込むことに成功した。ヒロハノマンテマでは、組換え抑制の発端となる逆位を同定し、ソバやギニアグラスでは、組換え抑制領域上の遺伝子がスーパーゼーンを構成していることを指し示すデータが得られた。このように、組換え抑制領域という共通の現象を扱う本研究体制により、方法論の情報交換だけで無く、組換え抑制領域の構築原理と遺伝子制御メカニズムという現象自体の理解を深めることができた。

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 26 件)

Yasui Y, Hirakawa H, Ueno M, Matsui K, Katsube-Tanaka T, Yang SH, Aii J, Sato S, Mori M (2016) Assembly of the draft genome of buckwheat and its applications in identifying agronomically useful genes. DNA res. 査読有、印刷中

Ishii K, Kazama Y, Hirano T, Hamada M, Ono

Y, Abe T (2016) AMAP: A pipeline for whole-genome mutation detection in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Genet Syst* 査読有、印刷中

Kazama Y*, Ishii K*, Aonuma W, Ikeda T, Kawamoto H, Koizumi A, Filatov DA, Chibalina M, Bergero R, Charlesworth D, Abe T, Kawano S (2016) A new physical mapping approach refines the sex-determining gene positions on the *Silene latifolia* Y-chromosome. *Sci Rep* 6:18917. doi: 10.1038/srep18917. 査読有 (*共筆頭著者)

Hirano T*, Kazama Y*, Ishii K, Ohbu S, Shirakawa Y, Abe T (2015) Comprehensive identification of mutations induced by heavy ion beam irradiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 82: 93-104. doi: 10.1111/tpj.12793 査読有(*共筆頭著者)

Abe T, Kazama Y, Hirano T (2015) Ion beam breeding and gene discovery for function analyses using mutants. *Nuclear Physics News* 25: 30-35. Doi: 10.1080/10619127.2015.1104130. 査読無し

Ueno M, Abe T, Hayashi Yasui Y (2015) Constructing S-locus deletion mutant in common buckwheat by using heavy-ion-beam irradiation. *RIKEN Accel. Prog. Rep.* 47: 293. 査読有

Takahara M, Ebina M, Morita R, Kazama Y, Abe T, Takamizo T, Nakagawa H (2015) DNA marker analysis revealed that the deletion is relatively small in loss-of-apomixis mutants. *RIKEN Accel. Prog. Rep.* 47: 294. 査読有

Sano M, Nakagawa M, Oishi A, Yasui Y, Katsube-Tanaka T (2014) Diversification of 13S globulins, allergenic seed storage proteins, of common buckwheat. *Food Chemistry* 155: 192-198. doi: 10.1016/j.foodchem.2014.01.047. 査読有

Yabe S, Hara T, Ueno M, Enoki H, Kimura T, Nishimura S, Yasui Y, Ohsawa R, Iwata H (2014) Rapid genotyping with DNA micro-arrays for high-density linkage mapping and QTL mapping in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Breeding Sci.* 64: 291-299. 査読有

Ota S, Matsuda T, Takeshita T, Yamazaki T, Kazama Y, Abe T, Kawano S. (2013) Phenotypic spectrum of *Parachlorella kessleri* (Chlorophyta) mutants produced by heavy-ion irradiation. *Biores. Tech.* 149: 432-438. doi: 10.1016/j.biortech.2013.09.079. 査読有

Ishii K, Nishiyama R, Shibata F, Kazama Y, Abe T, Kawano S (2013) Rapid degeneration of noncoding DNA regions surrounding *SIAP3X/Y* after recombination suppression in a dioecious plant, *Silene latifolia*. *G3: Genes, Genomes, Genetics.* 3: 2121-2130. doi: 10.1534/g3.113.008599. 査読有

Kazama Y*, Hirano T*, Nishihara K, Ohbu S,

Shirakawa Y, Abe T (2013) Effect of high-LET Fe-ion beam irradiation on mutation induction in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Genet. Syst.* 88: 189-197 査読有

Ma L, Kazama Y, Inoue H, Abe T, Hatakeyama S, Tanaka S (2013) The type of mutations induced by carbon-ion beam irradiation of the filamentous fungus *Neurospora crassa*. *Fungal Biol.* 117: 227-238. Doi: 10.1016/j.funbio.2013.01.002. 査読有

Takahara M, Ebina M, Morita R, Kazama Y, Abe T, Takamizo T, Nakagawa H (2013) Deletion mapping of apomixis genomic region using irradiation with heavy-ion beams. *RIKEN Accel. Prog. Rep.* 46: 263. 査読有

[学会発表](計 35 件)

風間裕介、「重イオンビームによるグリーンイノベーションの創出」近畿作物・育種研究会公開シンポジウム 「変異創成技術の現状と未来」、2015年12月13日、京都教育大学(京都府・京都市)

風間裕介、「巡回セールスマン問題を用いた植物型巨大Y染色体のマッピング」日本遺伝学会第87回大会ワークショップ「細胞遺伝学の新たな地平と染色体研究の今」、2015年9月25日、東北大学(宮城県・仙台市)

安井康夫、「ソバの起源地を訪ねて」文部科学省科学研究費補助金研究成果公開促進費補助事業 2015年度日本育種学会市民公開シンポジウム, 2015年9月13日、新潟大学(新潟県・新潟市)

風間裕介、「ヒロハノマンテマ Y 染色体の構造解析と組換え抑制領域の欠失マッピングプログラム DelMapper の開発」日本植物学会第79回大会、2015年9月8日、新潟大学(新潟県・新潟市)

高原学、「イオンビーム照射によるアポミクシス欠失変異体の生殖様式の解析」2015年度日本草地学会信州大会、2015年3月25日~27日、信州大学(長野県・上伊那郡南箕輪村)

風間裕介、「巨大 Y 染色体との格闘~ヒロハノマンテマの性決定遺伝子の探索」日本育種学会第126回講演会、2014年9月26日~27日、南九州大学(宮崎県・都城市)

高原学、「イオンビーム変異体によるアポミクシス遺伝子座領域の絞り込み」日本育種学会第126回講演会、2014年9月26日~27日、南九州大学(宮崎県・都城市)

石井公太郎、「Y 染色体遺伝子アレイを用いたヒロハノマンテマ性分化ステージの発現プロファイリング」日本植物学会第 78 回大会、2014 年 9 月 12 日～14 日、明治大学（神奈川県・川崎市）

風間裕介、「巡回セールスマン問題を応用したヒロハノマンテマ雄性決定領域の欠失マッピング」日本植物学会第 78 回大会、2014 年 9 月 12 日～14 日、明治大学（神奈川県・川崎市）

風間裕介、「巡回セールスマン問題を応用した重イオンビーム欠失マッピング」第 10 回イオンビーム育種研究会、2014 年 7 月 17 日、三の丸ホテル（茨城県・水戸市）

高原学、「暖地型牧草ギニアグラスにおけるクローン種子形成（アポミクシス）原因遺伝子の探索」果実研究と未来の食料生産シンポジウム 2013、2013 年 12 月 2 日、筑波大学文京校舎（東京都・文京区）

高原学、「イオンビーム突然変異体により絞り込まれたアポミクシス遺伝子領域の解析」平成 25 年度（第 18 回）栃木県作物・育種懇話会、2013 年 11 月 22 日、（株）トーホク清原育種農場（栃木県・宇都宮市）

高原学、「重イオンビーム照射によりアポミクシス遺伝子領域に欠失を生じた変異体の解析」日本育種学会第 124 回講演会、2013 年 10 月 13 日、鹿児島大学（鹿児島県・鹿児島市）

風間裕介、「巡回セールスマン問題を応用したヒロハノマンテマ Y 染色体欠失マッピング」日本育種学会第 124 回講演会、2013 年 10 月 13 日、鹿児島大学（鹿児島県・鹿児島市）

石井公太郎、「川本法を利用したヒロハノマンテマ蕾のレーザーマイクロダイセクション」日本植物形態学会第 25 回総会・大会、9 月 12 日、北海道大学（北海道・札幌市）

高原学、「次世代シーケンサーと放射線変異体を利用したアポミクシス原因遺伝子の探索」NGS 現場の会 第 3 回研究会、2013 年 9 月 4 日、神戸国際会議場（兵庫県・神戸市）

Yasui Y, “Intact *S-ELF 3* is exclusive to heteromorphic SI species in *Fagopyrum*” 12th International Symposium on Buckwheat, Aug 23, 2013, Lasko, Slovenia.

〔図書〕（計 1 件）

Shibata F, Kazama Y, Kawano S, Hizume M (2014) Chromosome painting and FISH of distal end satellite DNAs in dioecious plants with sex chromosomes. In: Atlas of Plant Cell Structure. Noguchi T, Kawano S, Tsukaya H, Matsunaga S, Sakai A, Karahara I, Hayashi Y. (Eds.), Springer, Berlin/Heidelberg, Germany.

〔その他〕

ホームページ等

2016 年 4 月 20 日「京大と石川県立大、かずさ DNA 研など、ソバのゲノムを解読」日経バイオテク

(<https://bio.nikkeibp.co.jp/atcl/news/p1/16/04/19/00579/>)

2016 年 4 月 13 日京都大学研究成果報告ホームページ「世界初となるソバの全ゲノム解読に成功」

(http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2015/160331_1.html)

朝日新聞(2016 年 3 月 31 日 37 面)、京都新聞(2016 年 3 月 31 日 33 面)、産経新聞(2016 年 3 月 31 日夕刊 14 面)、読売新聞(2016 年 4 月 1 日 29 面)にソバゲノム解読に関する記事が掲載。

2016 年 1 月 8 日理化学研究所プレスリリースホームページ「植物 Y 染色体遺伝子地図を作成」(http://www.riken.jp/pr/press/2016/20160108_5/)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

風間 裕介 (KAZAMA YUSUKE)
国立研究開発法人理化学研究所・仁科加速器研究センター・協力研究員
研究者番号：80442945

(2) 研究分担者

安井 康夫 (YASUI YASUO)
京都大学・農学研究科・助教
研究者番号：70293917

高原 学 (TAKAHARA MANABU)
国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・畜産草地研究所・主任研究員
研究者番号：90355123

(3) 連携研究者

阿部 知子 (ABE TOMOKO)
国立研究開発法人理化学研究所・仁科加速器研究センター・室長
研究者番号：70201895

石井 公太郎 (ISHII KOTARO)
国立研究開発法人理化学研究所・仁科加速器研究センター・特別研究員
研究者番号：50632965