

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 20 日現在

機関番号：82112

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25292202

研究課題名(和文)ゲノムエディティングを駆使した遺伝子発現調節法の開発と昆虫制御への応用

研究課題名(英文) Development of a gene expression control system using genome editing and its application to insect control

研究代表者

瀬筒 秀樹 (SEZUTSU, HIDEKI)

国立研究開発法人農業生物資源研究所・遺伝子組換えカイコ研究開発ユニット・ユニット長

研究者番号：70342805

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,700,000円

研究成果の概要(和文)：昆虫における遺伝子機能解析の加速化と昆虫制御への応用を目指し、主要昆虫目(チョウ目、ハエ目、ハチ目、コウチュウ目)で我々が確立済の遺伝子組換え技術を活用し、TALEN等を用いたゲノム編集を先駆けてルーティン化して組み合わせることによって、各昆虫目に利用可能なツールの開発と遺伝子機能解析を行うことを目的とし、カイコでは様々な遺伝子のノックアウトを実施しながら、条件的ゲノムエディティング法の開発を進めるとともに、カブラハバチとナミテントウで共通のTALENsを用いたノックアウト法を確立し、様々な非モデル昆虫でゲノム編集が有効であること示すこと等に成功した。

研究成果の概要(英文)：To develop a gene expression control system using genome editing for the insect control, we had tried to establish the genome editing system in the various species of insect order Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera, and Coleoptera. Using silkworm, *Bombyx mori*, we have successfully established many gene-knockout strains and studied the gene functions. In addition, we tried to develop a conditional genome editing methods using GAL4/UAS binary system or Tet-On/Off system with a specific promoter. We have also succeeded in gene knockout of a transgene by transcription activator-like effector nucleases (TALENs) in the sawfly, *Athalia rosae* (Hymenoptera) and the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera). The results suggested that the genome editing method is available among the various non-model insects.

研究分野：昆虫生物学

キーワード：トランスジェニック昆虫 ゲノム編集昆虫 遺伝子組換え昆虫 ゲノムエディティング

1. 研究開始当初の背景

研究開始当初、トランスポゾンベクターを用いたトランスジェニック技術の普及と二本鎖 RNA を利用した RNAi による遺伝子ノックダウン法により、様々な昆虫で遺伝子機能解析が行えるようになっていた。我々の研究グループは、それまでに主要な昆虫目を代表する種 (チョウ目カイコ *Bombyx mori*、コウチュウ目ナミテントウ *Harmonia axyridis*、ハチ目カブラハバチ *Athalia rosae*) におけるトランスジェニック技術の開発と遺伝子機能解析法の改良を進めており (分子昆虫学、2009)、カイコ、ナミテントウ、キロシヨウジョウバエ *Drosophila melanogaster* で幼虫体色を薄くする共通のマーカ-候補遺伝子の発見にも成功した (Osanai-Futahashi et al. 2012)。しかし、トランスポゾンを利用した遺伝子組換えの場合、導入遺伝子のゲノム挿入位置はほぼ偶然まかせであり、その発現は挿入近傍のエンハンサー等の影響 (位置効果) を受けやすい。最も直面する問題は、遺伝子の発現を時空間的に厳密に調節できるプロモーターやエンハンサーの情報が乏しいことと、ある種で効果的なプロモーターも多くの場合、異種ではうまく機能しないことであった。また、昆虫では一般的に RNAi による遺伝子ノックダウンが有効であるとされるが、種によって、あるいは発生段階や組織によってその効果は大きく異なる (Terenius et al. 2011 等)。これらの問題を解決し、遺伝子機能解析を飛躍的に進展させる有効な手段は、遺伝子や発現調節領域のノックアウト (機能破壊) 又はノックイン (機能導入・置換) によるゲノムエディティングであると期待された。

ゲノムエディティングは、配列特異的に DNA を切断可能な人工ヌクレアーゼの一種であるジンクフィンガーヌクレアーゼ (Zinc Finger Nuclease: ZFN) の開発によって、マウス以外の動物や昆虫でも可能になった (Bibikova et al. 2002; Takasu et al. 2010 (代表者ら) 等)。さらに、研究開始直前に開発された転写活性化因子様ヌクレアーゼ (Transcription Activator-Like Effector Nuclease : TALEN) は、ZFN に比べて DNA 結合ドメインのデザインが容易で、候補標的配列を多数設定できることから、国内外での人工ヌクレアーゼの利用は TALEN に移行しつつあった。実際に昆虫でも TALEN を用いた遺伝子ノックアウトの成果が報告されはじめていた (Liu et al. 2012; Watanabe et al. 2012)。我々もカイコにおける TALEN を用いた遺伝子ノックアウトおよびノックインに着手し、一部成功していた (Sezutsu et al. 2012 ; Takasu et al. 2013)。

TALEN を用いたゲノムエディティングでは TALEN の mRNA を注入する必要があるが、本研究で用いる昆虫目ではインジェクション法が確立されているため、比較的容易に TALEN を用いたゲノムエディティングが実

践でき、他の昆虫種に先駆けてツール開発ができると考えた。さらに、部位特異的組換えや二元 (バイナリ) 発現調節システムとトランスジェニック技術を組み合わせることによって、発現様式のわかった遺伝子のプロモーターやエンハンサーを導入遺伝子あるいは転写活性化因子の発現制御に活用することや、ゲノム内に導入した TALEN を条件的に発現させて遺伝子をノックアウトするような画期的な遺伝子機能解析の手法が確立できると考えた。

< 引用文献 >

- 瀬筒秀樹 (著)、新美輝幸 (著)、畠山正統 (編・著) 他 (2009) 分子昆虫学、共立出版
Osanai-Futahashi et al. (2012) Nature Communications. 3:1295
Terenius et al. (2011) J Insect Physiol. 57(2):231-45
Bibikova et al. (2002) Genetics. 161(3):1169-75
Takasu et al. (2010) Insect Biochemistry and Molecular Biology. 40(10):759-65
Watanabe et al. (2012) Nature Communications. 3:1017
Liu et al. (2012) J Genet Genomics. 39(5):209-15
Sezutsu et al. (2012) XXIV International Congress of Entomology. S502M03 (招待講演)
Takasu et al. (2013) Insect Biochemistry and Molecular Biology. 43(1):17-23

2. 研究の目的

昆虫における遺伝子機能解析の加速化と昆虫制御への応用を目指し、主要昆虫目で我々が確立済の遺伝子組換え技術を活用し、転写活性化因子様ヌクレアーゼ (TALEN) 等によるゲノムエディティングを先駆けてルーティン化して組み合わせることによって、各昆虫目に利用可能なツールの開発と遺伝子機能解析を行うことを目的とした。具体的には、各昆虫種で共通の遺伝子を標的として TALEN 等による遺伝子ノックアウトおよびノックイン法を確立し、バイナリ発現調節系や部位特異的組換えと組み合わせて、新規の条件的発現制御法の開発を行い、汎用性を検討する。これらの技術をもとに、条件的に致死や不妊となる昆虫等を作成して昆虫の制御、ことに近年懸念されている遺伝子組換え体の管理への応用や、汎用できる可視マーカ-遺伝子の創出をめざした。

3. 研究の方法

TALEN 等を設計し、培養細胞等を用いたアッセイ系によって機能性を確認した。昆虫間で保存性が高く、発現様式が明らかで、表現

型が容易に確認できる遺伝子（とくに昆虫制御を可能にする生存や妊性に関わるものや可視マーカーとなり得るもの）について、有効性を確認した TALEN mRNA 等を卵及び初期胚に注入してノックアウト個体、さらにドナーマーカー遺伝子の供給によりノックイン個体を得ることを試みた。ドナー遺伝子に二元（バイナリ）発現調節システムの転写活性化因子（tTA および GAL4）を用い、応答配列（TRE および UAS）に制御したい遺伝子を連結したコンストラクトを導入したトランスジェニック系統と交配して、目的とする遺伝子の発現制御を行った。制御される遺伝子に TALEN を用いた場合の条件的な遺伝子ノックアウトの誘発を検証した。

4. 研究成果

2013 年度は、カイコでのゲノムエディティング法の開発では、様々な遺伝子を標的とする TALEN を自作し、遺伝子ノックアウト個体の作出を行った。また、EGFP 遺伝子をマーカーとしたドナーを用いた遺伝子ノックインについても検討を開始した。さらに、当時開発された CRISPR/Cas9 系の導入を検討し、ノックアウト効率を上げるために、Cas9 スクレアーゼを恒常発現する遺伝子組換えカイコの作出を開始した。導入遺伝子発現制御のためのバイナリ発現調節システムの開発では、プロモーターに関しては血球、全身等で発現するプロモーターの単離に成功し、エフェクターに関しては細胞死誘導遺伝子等の候補の検討を行った。

カブラハバチでは、眼で特異的に EGFP 遺伝子を発現し、遺伝的に白眼突然変異を遺伝的バックグラウンドに持つ系統を用い、EGFP 配列を標的に設計した TALEN の mRNA を卵に顕微注射し、単為発生を誘導して G₀ 雄個体を得た。これらの G₀ 雄では蛹期に生存個体の 60% 以上で EGFP モザイクが検出された。EGFP モザイク G₀ 雄の標的ゲノム配列には欠失が確認でき、ハチ目ではじめて TALEN による遺伝子ノックアウトの有効性を示した。

テントウムシと同じコウチュウ目昆虫のкокヌストモドキにおいて、核多角体病ウイルス由来の高発現プロモーターである BmNPV ie1 プロモーターが機能することを確認した。本プロモーターはチョウ目、ハエ目、コウチュウ目という広範な昆虫目で機能することから、極めて汎用性が高いことが明らかとなった。また、バイナリ発現調節システムとしてテトラサイクリン OFF システム（Dm-hsp70-tTA と tet0-EGFP）がкокヌストモドキにおいて機能することを確認した。

2014 年度は、カイコでのゲノムエディティング法の開発では、前年度に引き続き、致死や不妊化に関わる遺伝子を含む様々な遺伝子を標的とする TALEN を自作し、遺伝子ノックアウト個体の作出を行い、表現型の解析を進めた。また、性フェロモン合成系を標的と

する CRISPR/Cas9 の gRNA のデザインと合成を行った。さらに、CRISPR/Cas9 系の効率を上げるために、Cas9 スクレアーゼを恒常発現する遺伝子組換えカイコを作成した。今回の実験では、顕著な効率向上は確認できなかったが、プロモーターの変更等の改良が必要かもしれないことが示唆された。

カブラハバチでは、3xP3 プロモーターにより EGFP 遺伝子を眼で特異的に発現する系統を用いて、EGFP を標的とした TALEN の mRNA を卵の前端または後端に微量注射したところ、いずれも注射当代（G₀）個体の眼で EGFP モザイクの表現型が確認され、次世代（G₁）個体では EGFP 発現が消失した個体が得られた（図 1、2）。また、生殖巣特異的に発現する遺伝子の候補として、boule 遺伝子の機能解析を進め、カブラハバチのハプロイド雄の精子形成に、boule 遺伝子が必須であることを示した。

ナミテントウでも、カブラハバチと同様に 3xP3 プロモーターにより EGFP 遺伝子を眼で特異的に発現する系統を作成し、GFP を標的とした TALEN の mRNA を卵の前端または後端に微量注射したところ、いずれも G₀ 個体の眼で EGFP モザイクの表現型が確認され（図 1、2）、G₁ 個体では EGFP 発現が消失した個体を得られた。

上記のように、非モデル昆虫であるハチ目のカブラハバチおよびコウチュウ目のナミテントウにおいて、EGFP という共通のターゲットにした TALEN による遺伝子ノックアウトに成功し、様々な非モデル昆虫でゲノム編集が有効であることを示すことに成功した。

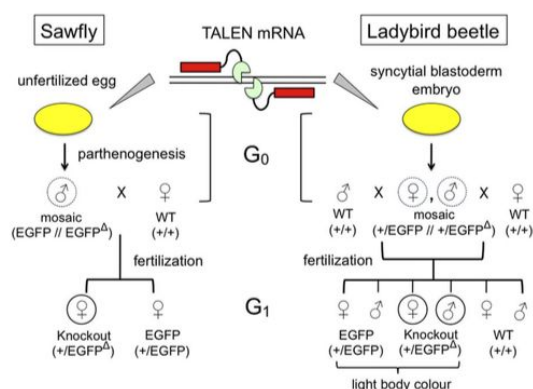


図 1. カブラハバチ (Sawfly: *Athalia rosae*) とナミテントウ (Ladybird beetle: *Harmonia axyridis*) における、共通の TALENs を用いたノックアウトの検証法

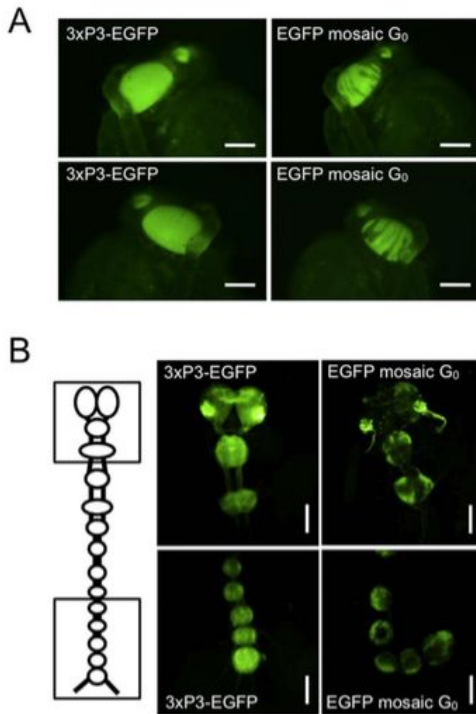


図2. カブラハバチ複眼 (A)およびナミテントウ中枢神経系(B)においてEGFPを発現する系統を用いて、EGFPを標的とする共通のTALENを初期胚に注射したG₀世代において、各組織でモザイク状にEGFPの発現消失が確認され、TALEN活性があることが示唆された。

2015年度は、昆虫における遺伝子機能解析の加速化と昆虫制御への応用を目指し、主要昆虫目(チョウ目、ハエ目、ハチ目、コウチュウ目)で我々が確立済の遺伝子組換え技術を活用し、転写活性因子様ヌクレアーゼ(TALEN)や新たに開発されたCRISPR/Cas9系等によるゲノムエディティングを先駆けてルーティン化して組み合わせることによって、各昆虫目に利用可能なツールの開発と遺伝子機能解析を行うことを目的とし、前年度までに得られた成果を基にして、昆虫制御への応用をめざし、これまでに確認した発生や生殖等に関わる遺伝子のノックアウトに用いたTALEN等を応答配列に連結した場合に、コンディショナルTALENまたはコンディショナルCRISPR/Cas9系を誘発できるかどうかを検討開始した。また、任意の遺伝子が発現様式のわかったプロモーターに制御させるために、ドナー遺伝子に部位特異的組換えの認識配列を組み込んだ発現制御カセットベクターの作出を開始した。

さらに、カイコでは、特定の遺伝子等を標的とするCRISPR/Cas9のRNAを導入した個体やその後代で、標的遺伝子に生じた変化を確認し、効率の比較を行うとともに、これまでにノックアウト法を検討した休眠・脱皮・変態・色素合成等に関する遺伝子の解析結果に関して論文発表を行った。また、コウチュウ目昆虫に有効な汎用的な可視マーカーの開

発と、ナミテントウにおける生殖細胞特異的マーカーの探索と生殖細胞でゲノム編集を行う形質転換体の作出を試みるとともに、カブラハバチとナミテントウTALENsを用いたノックアウト法の確立に関して論文発表を行った。

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14件)

Hatakeyama M, Yatomi J, Sumitani M, Takasu Y, Sekiné K, Niimi T, Sezutsu H (2016). Knockout of a transgene by transcription activator-like effector nucleases (TALENs) in the sawfly, *Athalia rosae* (Hymenoptera) and the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera). *Insect Molecular Biology*, 25(1):24-31

DOI:10.1111/imb.12195

Shiomi K, Takasu Y, Kunii M, Tsuchiya R, Mukaida M, Kobayashi M, Sezutsu H, Ichida (Takahama) M, Mizoguchi A (2015). Disruption of diapause induction by TALEN-based gene mutagenesis in relation to a unique neuropeptide signaling pathway in *Bombyx*. *Scientific Reports*, 5:15566

DOI:10.1038/srep15566

Osanai-Futahashi M, Tatematsu KI, Futahashi R, Narukawa J, Takasu Y, Kayukawa T, Shinoda T, Ishige T, Yajima S, Tamura T, Yamamoto K, Sezutsu H. (2016) Positional cloning of a *Bombyx* pink eyed white egg locus reveals the major role of cardinal in ommochrome synthesis. *Heredity*. 116(2):135-145

DOI:10.1038/hdy.2015.74

Daimon T, Uchibori M, Nakao H, Sezutsu H, Shinoda T (2015) Knockout silkworms reveal a dispensable role for juvenile hormones in holometabolous life cycle *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(31):E4226-4235

DOI:10.1073/pnas.1506645112

Sakurai T, Mitsuno H, Mikami A, Uchino K, Tabuchi M, Zhang F, Sezutsu H, Kanzaki R (2015) Targeted disruption of a single sex pheromone receptor gene completely abolishes in vivo pheromone response in the silkworm. *Sci Rep*. 5:11001.

DOI:10.1038/srep11001

瀬筒秀樹 (2015) 新しい昆虫産業を創る! - カイコにおける次世代ゲノム改変技術の開発と異分野融合 - 日本農学会編 シリーズ 21 世紀の農学「ここまで進ん

だ！飛躍する農学」p.19-38

DOI:なし

Sekiné K, Furusawa T, Hatakeyama M. (2015) The boule gene is essential for spermatogenesis of haploid insect male. *Dev Biol.* 399(1):154-63.

DOI:10.1016/j.ydbio.2014.12.027

Kiya T, Morishita K, Uchino K, Iwami M, Sezutsu H. (2014) Establishment of tools for neurogenetic analysis of sexual behavior in the silkworm, *Bombyx mori*. *PLoS One*, 9(11):e113156

DOI:10.1371/journal.pone.0113156

Nakade S, Tsubota T, Sakane Y, Kume S, Sakamoto N, Obara M, Daimon T, Sezutsu H., Yamamoto T, Sakuma T, Suzuki KT. (2014) MMEJ-mediated integration of donor DNA in cells and animals using TALENs and CRISPR/Cas9. *Nature communications*, 5():5560

DOI:10.1038/ncomms6560

Tsubota T, Uchino K, Suzuki T.K, Tanaka H, Kayukawa T, Shinoda T, Sezutsu H. (2014) Identification of a novel strong and ubiquitous promoter/enhancer in the silkworm *Bombyx mori* G3: Genes, Genomes, Genetics 4(7):1347-57

DOI:10.1534/g3.114.011643

Tsubota T, Uchino K, Kamimura M, Ishikawa M, Hamamoto H, Sekimizu K, Sezutsu H. (2014) Establishment of transgenic silkworms expressing GAL4 specifically in hemocytes. *Insect Molecular Biology* 23(2):165-74

DOI:10.1111/imb.12071

Takasu Y, Sajwan S, Daimon T, Osanai-Futahashi M, Uchino K, Sezutsu H., Tamura T, Zurovec M (2013) Efficient TALEN construction for *Bombyx* gene targeting. *PLoS One* 8(9):e73458

DOI:10.1371/journal.pone.0073458

Yonemura N, Tamura T, Uchino K, Kobayashi I, Tatematsu KI, Iizuka T, Tsubota T, Sezutsu H. (2013) PhiC31 integrase-mediated, site-specific integration of transgenes in the silkworm, *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae). *Applied Entomology and Zoology* 48(3):265-273

DOI:10.1007/s13355-013-0182-6

瀬筒秀樹 (2013) 遺伝子組換えカイコについて 日本絹の里紀要 15: 56-63

DOI:なし

[学会発表](計23件)

大門高明、浅野(内堀)美和、瀬筒秀樹、篠田徹郎。カイコの幼虫・蛹・成虫形質発現を支配する鍵遺伝子のモザイク解析。平成28年度蚕糸・昆虫機能利用学術講演会 2016.3.17-18 京都工芸繊維大学

和田早苗、宮本和久、山本公子、高須陽子、飯塚哲也、内野恵郎、瀬筒秀樹、田中博光、国見裕久。昆虫病原糸状菌 *Beauveria brongniartii* に対するカイコの抵抗性遺伝子の同定 日本昆虫学会第76回大会・第60回日本応用動物昆虫学会大会合同大会 2016.3.26-29 大阪府立大学

神村学、高須陽子、和田早苗、瀬筒秀樹、黒川竜紀、森泰生。最新の分子遺伝学的手法を使った殺虫剤抵抗性機構解明の試み 日本昆虫学会第76回大会・第60回日本応用動物昆虫学会大会合同大会 2016.3.26-29 大阪府立大学

渡井拓人、田中まみ、田中佑磨、土屋良磨、高須陽子、瀬筒秀樹、塩見邦博。カイコにおけるコラゾニンおよびその受容体遺伝子のノックアウトが休眠性に及ぼす影響の調査。日本蚕糸学会中部支部第71回・東海支部第67回研究発表会。2015.12.4-5 信州大学、松本市

瀬筒秀樹。新たなカイコ産業の創出に向けて。アグリビジネス創出フェア 2015.11.20 東京ビッグサイト、東京

瀬筒秀樹。遺伝子組換えカイコについて - 昆虫利用の新展開 - NIASオープンカレッジ 2015.10.28 つくばサイエンス・インフォメーションセンター、つくば市

篠田徹郎、内堀美和、瀬筒秀樹、大門高明。ノックアウトカイコを用いた幼若ホルモンの機能解析。昆虫ポストゲノム研究会。2015.10.16-17, wespa 椿山、青森 高須陽子・田村俊樹、小林功、張薔、内野恵郎、瀬筒秀樹。一本鎖DNAドナーを用いたカイコ遺伝子の改変。日本蚕糸学会第85回大会。2015.9.26-27 北海道大学、札幌

坪田拓也、内野恵郎、高須陽子、中出翔太、坂根祐人、久米悟士、坂本尚昭、小原政信、大門高明、山本卓、佐久間哲史、鈴木賢一、瀬筒秀樹。PITCH(ピッチ)法を利用したカイコにおける簡便かつ効率的な遺伝子ノックイン。2015.9.26-27 北海道大学、札幌

瀬筒秀樹 “新蚕業”創出に向けた基盤技術の開発と今後の展開方向 第7回公開シンポジウム「カイコ産業の未来」-遺伝子組換えカイコによる蚕業革命を目指して - 2015.1.16 国立科学博物館、東京

Nakade S, Tsubota T, Sakane Y, Kume S, Sakamoto N, Obara M, Daimon T, Sezutsu H., Yamamoto T, Sakuma T, Suzuki KT. MMEJ-mediated integration of donor DNA in cells and animals using TALENs and CRISPR/Cas9. *Keystone symposia*. 2015.1.11-16 Montana, USA

二橋美瑞子、立松謙一郎、二橋亮、高須陽子、粥川琢巳、石毛太郎、矢嶋俊介、田村俊樹、山本公子、瀬筒秀樹。TALENを用いたゲノム編集によるオモクローム系

色素合成経路の解明. 第 37 回日本分子生物学会年会 2014.11.25-27、パシフィコ横浜、横浜市

坪田拓也、内野恵郎、鈴木誉保、田中博光、粥川琢巳、篠田徹郎、瀬筒秀樹. カイコの強力なプロモーターの同定. 第 37 回日本分子生物学会年会 2014.11.25-27、パシフィコ横浜、横浜市

瀬筒秀樹(2014)新しい昆虫産業を創る!

カイコにおける次世代ゲノム改変技術の開発と異分野融合. H26 年度日本農学会シンポジウム「ここまで進んだ! 飛躍する農学」2014.10.4 東京大学弥生講堂 櫻井健志、田淵理史、水野依利子、瀬筒秀樹、神崎亮平. 遺伝子組換えカイコガを用いた性フェロモン受容体遺伝子の in vivo プロモーター解析. 日本味と匂い学会第 48 回大会 2014.10.2-4 静岡市清水文化会館

Daimon T, Uchibori M, Nakao H, Sezutsu H, Shinoda T (2014) Knockout studies on JH receptors and JH biosynthetic genes in the silkworm, *Bombyx mori*. 10th International Conference on Juvenile Hormones. 2014.6.9-13 Tsukuba

櫻井健志、光野秀文、内野恵郎、三上晃久、田淵理史、Zhang Feng、瀬筒秀樹、神崎亮平. 性フェロモン受容体遺伝子ノックアウトカイコガの生理・行動学的解析. 第 58 回日本応用動物昆虫学会大会、2014.3.26-28、高知市文化プラザ

内堀美和、大門高明、瀬筒秀樹、篠田徹郎. PTH ノックアウトカイコにおける発育異常. 第 58 回日本応用動物昆虫学会大会、2014.3.26-28、高知市文化プラザ

坪田拓也、内野恵郎、鈴木誉保、田中博光、粥川琢巳、篠田徹郎、瀬筒秀樹. カイコの強力なプロモーターの同定. 平成 26 年度蚕糸・昆虫機能利用学術講演会-日本蚕糸学会第 84 回大会-、2014.3.10-11、日本大学生物資源科学部、藤沢市

坪田拓也、内野恵郎、神村学、石川繭子、浜本洋、関水久、瀬筒秀樹. 血球で特異的に GAL4 を発現する遺伝子組換えカイコ系統の作出. 第 36 回日本分子生物学会、2013.12.3-6、神戸ポートアイランド

⑳ 坪田拓也、内野恵郎、神村学、石川繭子、浜本洋、関水久、瀬筒秀樹. 血球で特異的に GAL4 を発現する遺伝子組換えカイコ系統の作出. 第 36 回日本分子生物学会、2013.12.3-6、神戸ポートアイランド

㉑ Sezutsu H, Uchino K. Transgenic Silkworm as a New BioResource. The 5th ANRRC International Meeting, 2013.10.30-11.1, Shonan Village Center, Hayama, Japan

㉒ 畠山正統、笠嶋(炭谷)めぐみ 「カブラ八バチの遺伝子ノックアウト」第 34 回菅平動物学セミナー、2013.12.7-8、筑波大菅平高原実験センター

〔図書〕(計 2 件)

Sezutsu H, Tamura T. Silkworm transgenesis and applications. In: Transgenic insects. Benedict M, ed. CABI, Oxfordshire 138-151

瀬筒秀樹 (2014) 「カイコの遺伝子組換え技術の新展開」JATAFF ジャーナル 2(7):24-30【特集】昆虫ゲノム研究と新産業への応用

〔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

<http://www.nias.affrc.go.jp/tgsilkworm/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

瀬筒 秀樹 (SEZUTSU HIDEKI)

国立研究開発法人農業生物資源研究所・遺伝子組換えカイコ研究開発ユニット・ユニット長

研究者番号: 70342805

(2) 研究分担者

河本 夏雄 (KOMOTO NATUO)

国立研究開発法人農業生物資源研究所・遺伝子組換えカイコ研究開発ユニット・主任研究員

研究者番号: 30355747

(3) 研究分担者

富田 秀一郎 (TOMITA SYUICHIRO)

国立研究開発法人農業生物資源研究所・遺伝子組換えカイコ研究開発ユニット・主任研究員

研究者番号: 30360457

(4) 研究分担者

畠山 正統 (HATAKEYAMA MASATSUGU)

国立研究開発法人農業生物資源研究所・昆虫成長制御研究ユニット・主任研究員

研究者番号: 50281142

(5) 研究分担者

新美 輝幸 (NIIMI TERUYUKI)

名古屋大学・大学院生命農学研究科・助教

研究者番号: 00293712