

令和元年6月20日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2014～2018

課題番号：26252002

研究課題名(和文) 活性型転移因子を利用したゲノムショック育種法の開発

研究課題名(英文) Rice breeding strategy with the use of active transposable elements

研究代表者

奥本 裕 (OKUMOTO, Yutaka)

京都大学・農学研究科・教授

研究者番号：90152438

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 31,100,000円

研究成果の概要(和文)：イネ品種銀坊主のゲノム内で高い転移活性を示す非自律性転移因子mPingを利用した新たな育種法の開発に繋がる以下の点を明らかにした。1) 銀坊主集団より選抜したストレス耐性系統には特異的なmPing挿入があり、耐性獲得は挿入下流の遺伝子にストレス応答性が付与されことによると推察された。2) 銀坊主の細粒突然変異系統Rurm1遺伝子内に挿入されたmPingの切出しに伴って分離する復帰型個体の中には旺盛な生育を示す生育強勢個体も分離する。この生育強勢個体は極めて多数の新規mPing挿入が生じており、mPing挿入に関してヘテロ箇所がゲノム内に多数生じることが生育強勢個体分離の原因と推察された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

進化の過程で転移因子は遺伝子発現や転写産物の構造変化に深く関与してきた。本研究の結果、銀坊主集団内にはmPing新規挿入によってストレス条件下での発現が改変された遺伝子が多数分離していること、mPing新規挿入を利用したストレス耐性の育種素材の開発が可能であることが明らかになった。また、生育強勢個体ではmPingの新規挿入数が極めて多いことから、ゲノム内にmPing挿入ヘテロの箇所が増大することにより生じている一種のヘテロシス現象である可能性が認められた。mPing転移は自然突然変異であるため、mPing新規挿入は栽培や利用上の制約を受けない遺伝子発現の制御のための有用なツールとなり得る。

研究成果の概要(英文)：Non-autonomous transposable element mPing is actively transposing in the genome of rice variety Gimbozu. To reveal the usage of mPing as a tool to develop novel breeding strategy, we analyzed the novel traits closely related to the mPing transposition. At first, several stress tolerant plants could be selected from Gimbozu population. In addition, a novel mPing insertion specifically observed in a tolerant line causes the activation of the downstream gene under the stress condition. Secondary, slender-glume mutant line (IM294) derived from Gimbozu is frequently reverted to a normal-glume plant as the result of excision of mPing inserted at the Rurm1 gene. Among the reverse mutants, a few plants (VGI: Vigorously growing IM294) which exceptionally exhibited the vigorous growth are segregating. All the VGI plants harbor large number of newly inserted mPing. Induction of tentative heterozygosity caused by the newly inserted mPing elements may trigger the vigorous growth.

研究分野：植物育種学

キーワード：イネ 転移因子 mPing ストレス耐性

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

代表者のグループは銀坊主のゲノム内で特異的に高い転移活性を有する非自律性転移因子 *mPing* を見出した。*mPing* の転移頻度は 30 コピー / 世代・個体と推定され (Naito et al 2006)、一万個体の銀坊主集団内には 1 世代で約 30 万個の新規挿入が生じることになる。*mPing* 因子には配列内部に多様なシス因子があり、*mPing* の高い転移活性と遺伝子近傍に挿入されやすい性質とを利用すれば、*mPing* 因子内部のシス配列を多様な遺伝子上流に付与することにより遺伝子の発現ネットワークを改変に繋げることが期待できた。また、*mPing* の銀坊主の *Rurml* 遺伝子の第 4 エクソンへの挿入により細粒となった細粒突然変異系統では *mPing* の切出しに伴って原品種型の正常粒個体が 1 % 程度分離するが、復帰に伴って生育強勢を示す個体が低頻度 (0.1 %) で観察され、*mPing* 転移との関連を利用した生育強勢系統の育成が期待できた。

2. 研究の目的

本基盤研究では、*mPing* の高い転移活性を利用した環境ストレス耐性変異創出効率の検証ならびに、復帰に伴う生育強勢個体の出現と *mPing* 転移との関連の解明を目的とした。

3. 研究の方法

研究 1 *mPing* 挿入による遺伝子発現の改変の育種的利用の検証

実験 1 耐性系統のスクリーニング

銀坊主集団に対して環境ストレス耐性個体の選抜を行った。実験に供した銀坊主集団は以下の要領で育成されたものである。まず、2009 年に収穫した '銀坊主' (G0) 1 個体から得られた自殖種子を用いて、2011 年に 120 個体 (G1) を栽培し自殖種子が採種された。2012 年には個体別系統法により 120 系統 (G2) が栽培された。さらに、2013 年に 120 系統 (G2) の各 1 個体から 1 穂ずつ採種した種子を混合して、10,560 個体 (NG12000) を栽培し、全個体から 1 穂ずつ、8 個体 1 バルクで収穫すると同時に穂軸から DNA を抽出して DNA プールが作製された。NG12000 の個体別次代系統 (12 個体 / 系統) より収穫した種子は 1 バルクずつ袋詰めして、NG12000 次代系統として保存されている。本研究では NG12000 次代系統から 192 系統を実験に供試した。

ストレス耐性に関する 1 次スクリーニング

各系統より約 100 粒の種子を採取し 300 倍希釈した殺菌剤 (トリフミン®; 日本曹達株式会社) で 24 時間殺菌し、室温で水道水に 2 日間つけ催芽した。

水道水を満たしたプラスチック容器に鉢底ネットを浮かべ、鉢底ネット上に種子を播種した。1 つの容器につき、1 つの NG12000 次代系統から採取した約 50 粒の種子を播種した。播種後はガラス室内で栽培し、15 日齢の幼苗にストレス処理を行った。塩処理は 200mM の NaCl を添加した水耕液で 2 日間生育させ、ABA 処理は 250 及び 300mM を添加した水耕液で 3~4 日間生育させた。ストレス処理後は 4 倍希釈した水耕液で 4 日間生育させてから、系統内で生育のよい個体を目視で選抜した。一系統につき 10 個体程度を選んでネット上から 1 粒播き播種バットに移植して、さらに 6 日間生育させた後、各系統から最も生育のよい 1 個体を目視で選抜して本田に移植した。移植した個体別に自殖種子 (S_1) を収穫して二次スクリーニングの材料とした。

二次スクリーニング

二次スクリーニングでは各系統 12 粒 (S_1 種子) を 300 倍希釈した殺菌剤 (トリフミン®; 日本曹達株式会社、東京、日本) で 24 時間殺菌した。殺菌処理後、木村氏 B 液で 30・14 時間明期、25・10 時間暗期のインキュベーターで 14 日齢まで幼苗を育ててストレス処理を行った。塩処理は 250mM の NaCl を添加した水耕液で 2 日間生育させることにより、ABA 処理は 200mM の ABA を添加した水耕液で 4 日間生育させることによって行った。処理後 6 日間回復させて目視で耐性系統を選抜した。イネの幼苗は塩ストレス下では葉身が茶色く枯れあがり、ABA ストレス下では葉身が赤色に変色するため、葉身を観察し系統内で葉身枯死に関して分離する系統を選抜した。目視で選抜した系統について、草丈、第 4,5 葉身長、最大根長、生体重を測定し対照系統と比較して平均値が高い系統を選抜した。なお対照系統には選抜に用いなかった NG12000 の後代系統を用いた。2 次スクリーニングで絞り込んだ系統について、再度 S_1 種子を各系統 12 粒ずつ供試し、二次スクリーニングと同じ要領で三次スクリーニングを行い、二次スクリーニングの結果を再確認できた系統を耐性系統とした。

実験 2 ストレス耐性に関連する *mPing* 挿入の同定

実験 1 で選抜したストレス耐性系統の後代を実験に供試した。2018 年に最終的に選抜された 10 個体の S_1 種子から個体別次代系統を各系統 24 個体栽培し、葉身をサンプリングして DNA を抽出するとともに各個体から 10 穂の自殖種子 (S_2) を採取した。

各個体から得られた DNA を用いて、*mPing* に隣接する領域を NGS 解析するため、*mPing* 隣接配列を特異的に増幅したシーケンズライブラリーを作製した。調整したライブラリーのシーケンス解析 (Illumina Miseq, Paired-End, 300 塩基) を北海道システムサイエンス株式会社に委託した。得られたリードを pipeline (安田 未発表) を用いてトリミングおよびフィルタリングし、*mPing* 3' 末端領域以外の配列と低品質のリードを除去した。

残ったリードを bowtie (<http://boutie-bio.sourceforge.net/index.shtml>) でイネゲノム

(Os-Nipponbare-Reference-IRGSP-1.0)にアライメントし、マップされたリードの 5' 末端を *mPing* 挿入部位とした。検出される隣接配列は、実際の挿入部位から数塩基ずれる可能性があるため、10bp 以内に検出された挿入部位のクラスターは同一の挿入部位とした。

ストレス耐性と関連する *mPing* 挿入を絞り込むため、親銀坊主集団で確認されている *mPing* 挿入と比較して耐性個体に特異的な *mPing* 挿入を抽出した。つぎに、Rice Annotation Project Database (Sakai et al. 2013) から FL-DNA, EST およびタンパク質で裏付けされた遺伝子データセット(2016年4月に取得)を参考にして、遺伝子内部及び遺伝子の前後 500bp 以内の *mPing* 挿入を抽出した。さらに、次世代シーケンスのリード数が少ない挿入は検出エラーである可能性が高いため除外した。

候補挿入と耐性の関連を調べるため、候補挿入のジェノタイピングと耐性検定を行った。材料は耐性系統(S_2)を用いて候補となる *mPing* 挿入を挟み込むプライマーセットを作製し、PCR によりジェノタイピングを行った。PCR は、EmeraldAmp® PCR Master Mix(TaKaRa) 5 μ l、template DNA 2 μ l、2 μ M のプライマーセット各 1 μ l、およびジメチルスルホキサイド 0.5 μ l を含む 10 μ l 中で行った。温度条件は、94 3 分の後に、94 30 秒、57 30 秒、72 1 分を 40 サイクル、最後に 72 5 分とした。PCR 産物をエチジウムブロマイドで染色した 1% TAE アガロースゲルで電気泳動することにより分離した。*mPing* 挿入がある場合には本来の PCR 産物よりも 430bp 長い PCR 産物が観察できる。ただし、Salt157 の 05.fa14879200F は挿入ホモ個体が充分数得られなかったため、挿入ホモとヘテロの葉身枯死率の平均値を算出した。以下には、候補となる *mPing* 挿入を NGS から絞り込めた耐塩性系統について得られた結果を示す。各耐塩性系統の 24 個体を候補 *mPing* 挿入について、挿入ホモ(*mPing*+)と非挿入ホモ(*mPing*-)の葉身枯死率の平均値を算出した。供試した種子は 60 で 10 分間温湯処理した後、300 倍希釈した殺菌剤 (トリフミン®; 日本曹達株式会社)で 24 時間殺菌し、水道水で 2 日間催芽した。木村氏 B 液で 30 \cdot 15 時間明期、25 \cdot 10 時間暗期のインキュベーターで栽培し、14 日齢の幼苗にストレス処理を行った。100mM の NaCl を添加した水耕液で 14 日間生育させた後、葉身枯死率を測定した。葉身枯死率は、各個体の第 4 葉の枯死率を 0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1.0 の 6 段階で評価した。

耐塩性と関連する *mPing* 挿入が見出された Salt157 系統の 24 個体を候補 *mPing* 挿入についてジェノタイピングし、*mPing* 挿入ホモ個体の次代を Salt157+、*mPing* 挿入をもたない個体の次代を Salt157-とした。Salt157+および Salt157-個体の自殖種子は 60 で 10 分間温湯処理した後、300 倍希釈した殺菌剤 (トリフミン®; 日本曹達株式会社)で 24 時間殺菌し、イオン交換水で 2 日間催芽した。木村氏 B 液で 30 \cdot 15 時間明期、25 \cdot 10 時間暗期のインキュベーターで栽培し、14 日齢の幼苗にストレス処理を行った。塩処理区は 150mM の NaCl を添加した水耕液で 10 日間生育させた。塩処理後、対照区と塩処理区における草丈、最大根長、第 6 葉身長、地上部生体重、地上部乾物重、葉身枯死率(塩処理区のみ)を測定した。また、塩処理を開始した幼苗の草丈、葉身長を毎日測定し、成長の様子を観察した。

Salt157+及び Salt157-を用いて、塩ストレス条件下での候補となる *mPing* 挿入に隣接する *Os05g0320300* の発現量の変化を調べた。供試種子は 60 で 10 分間温湯処理した後、300 倍希釈した殺菌剤 (トリフミン®; 日本曹達株式会社)で 24 時間殺菌し、イオン交換水で 2 日間催芽した。木村氏 B 液で 30 \cdot 15 時間明期、25 \cdot 10 時間暗期のインキュベーターで栽培し、14 日齢の幼苗にストレス処理を行った。塩処理は 250mM の NaCl を添加した水耕液中で 24 時間生育させた。ストレス処理後の植物体を液体窒素で速やかに凍結させ、RNA を抽出した。Tripure Isolation Regent (Roche Diagnostics) を用い、ストレス処理をした幼苗の葉身から 3 個体 1 バルクとして total RNA を抽出した。抽出した RNA を Recombinant DNase I (RNase-free) (TaKaRa)で DNase 処理し、NanoDrop2000 (Thermo SCIENTIFIC) で RNA 濃度を測定した。測定した濃度をもとに RNA 0.52 μ g を Transcriptor Universal cDNA Master (Roche Diagnostics) を用いて逆転写し、反応産物を 1/10TE で 10 倍希釈して Real-time PCR を行った。Real-time PCR は、KOD SYBR® qPCR Mix (TOYOBO) で反応液を調整し、LightCycler® 1.5 real-time instrument (Roche Diagnostics) を用いた。PCR 条件は、98 2 分の後、95 10 秒、60 10 秒、68 30 秒を 45 サイクルとした。内部標準には UBQ5 (GenBank Accession No. AK061988) を用い、生物学的反復は 3 反復とした。Real-time PCR に用いたプライマー配列を表 4.1 に示す。該当遺伝子の mRNA 発現量は、対照区の Salt157-系統の発現量に対する相対量で求めた。

研究 2 復帰に伴う生育強勢個体における *mPing* 転移の確認

Rurm1 遺伝子への *mPing* 挿入により誘発された細粒変異系統(IM294)を 2017 年に約 5300 個体栽培し、細粒系統に分離する復帰型個体と生育強勢個体から DNA を抽出して *Rurm1* からの *mPing* 切出しを該当箇所特異的 PCR により、切出し後に当該箇所は挿入に関してヘテロとなっていることを確認した。さらに、正常型品種・遺伝子型とのアウトクロスを排除するために IM294 に特異的な染色体 12 に座乗する *Ping* 遺伝子座に関する遺伝子型を *Ping* の隣接領域にプライマーを設計した PCR で確認した。通常条件では *Ping* 領域が大きいので増幅産物が得られないが、*Ping* 座がヘテロであれば通常条件でも増幅産物が得られる。復帰型個体であれば *Ping* 座は挿入ホモ型なので増幅産物は検出されない。原品種型への復帰型個体および生育強勢個体については、草丈を測定するとともにトランスポゾン・ディスプレイ法 (TD 法、Naito et al 2006) を用いて *mPing* の新規挿入数を推定した。本研究では、新規挿入の検出感度を高くするため、2ndPCR の際に選択塩基を 2 個付加した選択プライマー 4 種類 (+CA,

+CC, +CG, +CT) を用いた。2ndPCR 後、9%ポリアクリルアミド変性ゲルで 1400V、90 分間泳動した。バンドの検出には蛍光イメージャー (SHARP) で増幅バンドを検出した。TD 法で検出されたバンドに関して、親系統の細粒変異系統 (IM294) 8 個体に共通するバンド以外の個体特異的なバンドを新規挿入とみなした。2 選択塩基の組合せは全部で 16 種類あることから、観察された新規挿入数を 4 倍して全体の新規挿入数を推定した。

4. 研究成果

研究 1

一次スクリーニングにより、塩処理区では約 1 万個体から 181 個体を、ABA 処理区では約 1 万個体から 167 個体を選抜した。二次スクリーニングにより、塩処理区では 181 系統から 19 系統を、ABA 処理区では 167 系統から 9 系統を選抜した。さらに三次スクリーニングにより、塩処理区では 19 系統から 5 系統 (Salt30, Salt157, Salt177, Salt182, Salt192) を、ABA 処理区では 9 系統から 5 系統 (ABA56, ABA62, ABA116, ABA138, ABA154) を選抜した。したがって、銀坊主集団には多様なストレス耐性個体が比較的高頻度で分離していることが確認できた。

これらの耐性獲得と関連する *mPing* 挿入を絞り込むための次世代シーケンスの結果、合計 114,003 のリードが得られ、この中で 7,682 個のリードがゲノムにマッピングできた。アライメントの結果合計 4,066 個 (耐塩性系統 2,085 個、ABA 耐性系統 1,971 個) の挿入部位が検出された。そのうち新規挿入を抽出した結果、合計 1,091 個 (耐塩性系統 550 個、ABA 耐性系統 541 個) の挿入部位が検出された。新規挿入は、29.2% が遺伝子内の挿入、17.0% がプロモーター領域およびターミネーター領域への挿入、53.8% がそれ以外の領域への挿入であった。解析の結果、塩処理区で 29、ABA 処理区で 22 の *mPing* 挿入を候補挿入とした。

候補挿入のジェノタイピングの結果、塩処理区では 29 の候補挿入のうち 16 個の挿入について植物体でも挿入が確認されたが、ABA 処理区では 22 の候補挿入のうち 1 つしか挿入が確認できなかった。以下では耐塩性系統の結果についてのみ記述する。全ての耐塩性系統において葉身枯死率に関する分離が観察された。候補挿入の遺伝子型と葉身枯死率との関連を調べた結果、Salt157 の 05.fa14879200F に *mPing* 挿入と葉身枯死率の低下との関係が確認できた (図 1)。05.fa14879200F は *Os05g0320300* の転写開始点上流 237bp の順向きの挿入である。これより、05.fa14879200F への *mPing* 挿入が *Os05g0320300* の発現制御を改変して耐塩性獲得に寄与した可能性が考えられた。また、無処理区では、Salt157+ の第 6 葉身長が著しく短くなっていた以外は Salt157+ と Salt157- とはほぼ同じ生育を示した。これに対して、塩処理区では、地上部生体重、地上部乾物重および水分含量が Salt157+ において増加し、葉身枯死率は Salt157+ において低下した。Salt157+ と Salt157- の幼苗の成長を経時的に観察して比較した結果、対照区における 6 日目の草丈と、2,3,4 日目の第 5 葉身長に有意差がみとめられた。これに対して、両系統の間に塩処理区における草丈と第 5 葉身長に有意差はなく、成長速度に差はみられなかった。

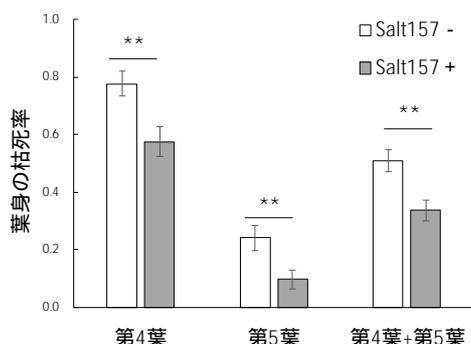


図 1 塩ストレス条件下における *mPing* 挿入と葉身の枯死率との関係

さらに、*Os05g0320300* の発現解析の結果、対照区において Salt157+ は Salt157- の 0.4 倍であったのに対して、塩処理区において Salt157+ は Salt157- の 2.7 倍の発現量を示した (図 2)。したがって、*mPing* 挿入が塩応答性のシス配列を付与したことにより、*Os05g0320300* に塩応答性を付与した可能性が高い。*Os05g0320300* はホメオドメインを含むタンパク質をコードしており、ホメオドメインの変異や異所的発現は形態を変化させる (Gehring, 1987)。イネにおいて、ホメオドメインをもつ転写因子である HD-Zip ファミリーに属する遺伝子の発現量を変化させることで、ストレス耐性が上昇した例が報告されている (Zhang et al., 2012, Bhattacharjee et al., 2017)。また、Salt157+ と Salt157- の幼苗の地上部と根の Na^+ と K^+ とを定量した結果、Salt157+ 個体において地上部、根ともに Na^+ 濃度が低下していた。また地上部の Na^+/K^+ 比には両者に有意差はなかったが、Salt157+ 個体において根の Na^+/K^+ 比が低下した。塩ストレスにおける浸透圧ストレスは根周辺の Na^+ や Cl^- により水の吸収が阻害されることで葉身の成長が抑制される。イオンによるストレスは植物体内の Na^+ 濃度が閾値を超えることによって生じる。 Na^+/K^+ 比を低く保つことは植物の耐塩性において重要な形質である (Shabala et al., 2014)。塩ストレス条件下における成長速度に *mPing* 挿入による差はみられな

かったが、根では *mPing* 挿入により Na^+ 濃度、 Na^+/K^+ 比とも低下していた。したがって、根の Na^+ 濃度、 Na^+/K^+ 比が低く抑えられていることが Salt157+の耐塩性が向上メカニズムと考えられた。

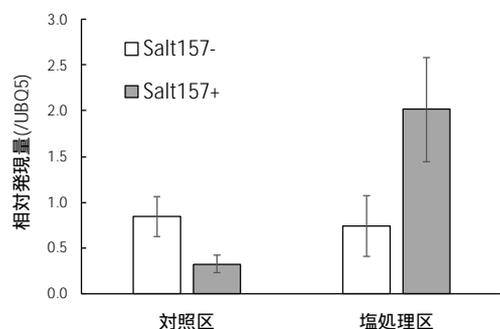


図2 塩ストレス条件下における *mPing* 挿入と *Os05g0320300* の発現との関係

研究2

復帰型個体の草丈を比較した結果、細粒変異系統の平均草丈が 81 cm で、復帰型個体の平均草丈は 86 cm であり復帰により若干の草丈の増加が観察された。これに対して、生育強勢個体の草丈 102 cm ~ 124 cm となり、いずれも 100 cm を超えていた。また、個体あたりの新規挿入数を推定した結果、細粒変異系統では 28 個、復帰型個体では 36 個であったのに対して、生育強勢個体では 132 個となった。このことから、生育強勢個体では *mPing* の転移頻度が爆発的に増大していることが明らかになった。銀坊主では *mPing* 転移は主に受精後 3 日目 (3DAP) の幼胚で特異的に転移活性が高くなる (Teramoto et al 2014)。イネの胚発生では、受精直後から受精後(以下 DAP)3 日目までに茎頂分裂組織(SAM)と幼根が分化し、5 DAP までに第 1 葉が、8 DAP までに第 3 葉が形成される。細粒変異系統では SAM と幼根が分化した 3 DAP 以降で *mPing* が活発に転移しており 3 ~ 5 DAP 間の転移頻度は特に高いと考えられた。また、銀坊主ではほとんど検出されなかった幼根・葉身共通バンドが 10 個確認され、受精直後から 3 DAP 間も *mPing* 転移活性が高いと考えられた (築山 未発表)。転移活性の長期化が *Rurm 1* の機能喪失に由来することは、細粒変異系統に細粒と正常粒が混在するキメラ個体が若干数分離する (Teraishi et al 1999) こととも対応している。生育強勢個体が出現するメカニズムに関しては未解明であるが、近年ゲノム内のメチル化程度が異なる系統間でヘテロシスを確認した例が報告されている (Lauss et al 2018)。生育強勢個体における *mPing* 転移がゲノム内のメチル化レベルに及ぼす効果に関して検証を進める必要があるが、一時的な *mPing* 新規挿入の増加がゲノム内の Heterogeneity を大きくしてヘテロシス効果に繋がった可能性も考えられた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 2 件)

Kum R, Tsukiyama T, Inagaki H, Saito H, Teraishi M, Okumoto Y, and Tanisaka T. The active miniature inverted-repeat transposable element *mPing* posttranscriptionally produces new transcriptional variants in the rice genome. *Mol. Breeding*, 査読有、2015, 35:159
<http://doi.org/10.1007/s11032-015-0353-y>

Lu L, Chena J, Robb SMC, Okumoto Y, Stajich JE, and Wessler SR. Tracking the genome-wide outcomes of a transposable element burst over decades of amplification. *PNAS* 査読有、114 (49) E10550-E10559, 2017 <http://doi.org/10.1073/pnas.1716459114>

〔学会発表〕(計 4 件)

安田加奈子・築山拓司・奥本裕 イネ転移因子 *mPing* を介した転写因子発現促進ループの構築 日本育種学会第 128 回講演会 2015 年 9 月 12 日 新潟大学

築山拓司・小野原一暢・田中幹也・齋藤大樹・奥本裕・寺石政義・井上國世・谷坂隆俊 DNA メチル化がイネ自律性転移因子 *mPing* の結合能におよぼす効果 日本育種学会第 129 回講演会 2016 年 3 月 21 日 横浜市立大学

池田雄一・香野大樹。吉田由梨・奥本裕・谷坂隆俊・築山拓司 イネ品種銀坊主と日本晴の交雑後代に見出された *mPing* 転移活性に関する QTL の効果 近畿作物・育種研究会第 183 回例会 2017 年 6 月 3 日 京都大学大学院農学研究科附属木津農場

池田雄一・寺本翔太・谷坂隆俊・奥本裕・築山拓司 日本のイネ育種において転移因子 *mPing* はいつ不活性化したのか 日本育種学会第 135 回講演会 2019 年 3 月 16 日 千葉大学

〔図書〕(計 0 件)

〔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：
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：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：寺石政義

ローマ字氏名：TERAISHI, Masayoshi

所属研究機関名：京都大学

部局名：農学研究科

職名：講師

研究者番号（8桁）：80378819

研究分担者氏名：築山拓司

ローマ字氏名：TSUKIYAMA, Takuji

所属研究機関名：近畿大学

部局名：農学部

職名：准教授

研究者番号（8桁）：00423004

研究分担者氏名：吉川貴徳

ローマ字氏名：YOSHIKAWA, Takanori

所属研究機関名：京都大学

部局名：農学研究科

職名：助教

研究者番号（8桁）：00721606

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：

ローマ字氏名：

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。