

令和元年6月5日現在

機関番号：34419

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H05070

研究課題名(和文)植物におけるNADH代謝調節によるストレス応答制御の包括的解明

研究課題名(英文)Comprehensive analysis of the regulation of stress responses by the modulation of NADH metabolism in plants

研究代表者

重岡 成 (SHIGEOKA, Shigeru)

近畿大学・農学部・教授

研究者番号：80140341

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,100,000円

研究成果の概要(和文)：植物は細胞内のレドックス状態の変化をシグナルとする多様なストレス防御応答機構を発達させている。本研究では、主要な還元物質であるNADH加水分解酵素、AtNUDX6および7による植物細胞内でのNADH代謝の生理的意義の解明を試みた。その結果、AtNUDX6および7の発現は組織特異的およびストレス種特異的に制御されており、両酵素による細胞内NADHレベルの調節は多くの遺伝子の発現制御を介して非生物学的ストレス応答に関与していた。また、細胞内NADHレベルではなくAtNUDX6および7自身、もしくは他の因子との相互作用は生物学的ストレス応答の制御に重要であり、AtNUDX6の相互作用因子を一つ同定した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

細胞内レドックス状態、すなわち酸化物質と還元物質レベルのバランスを適切に調節することは植物の様々な生理機能の発現に不可欠であるが、生物の主要な還元物質であるNADHのレドックス変化のシグナルとしての意義については現在までほとんど研究されていなかった。本研究により、植物だけでなく、生物界全般におけるNADH代謝やレドックス制御に関する基盤情報を得ることができた。得られた知見を利用することで、将来的には植物の環境ストレス耐性能の強化はもちろんのこと、エネルギー代謝系の制御や栄養素としてのナイアシンの高蓄積など、様々な有用形質を有する作物の分子育種技術に応用することができる。

研究成果の概要(英文)：Plants have developed various defense systems in response to stress environments which is modulated by changes in the cellular redox state as signals. In this study, we tried to reveal physiological significance of the NADH metabolism in plant cells by the NADH pyrophosphohydrolases, AtNUDX6 and 7. It was demonstrated that the expression of AtNUDX6 and 7 is regulated in tissue-specific and stress-type-specific manners, and the modulation of intracellular NADH levels by these enzymes is involved in the abiotic stress responses through the regulation of expression of various genes. On the other hand, either AtNUDX6 and 7 proteins themselves or interaction of them with other regulatory proteins were found to play roles in the regulation of biotic stress responses. We identified the interactor for AtNUDX6 which might be involved in the biotic stress responses.

研究分野：植物分子生理学

キーワード：ストレス応答 レドックス制御 Nudix hydrolase

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

1. 研究開始当初の背景

移動の自由のない植物は、ストレスに起因して過剰に生成する活性酸素種(ROS)やその生成に伴う細胞内の酸化還元状態(細胞内レドックス状態)の変化をシグナルとして、巧妙に多様な防御応答機構を発動している。

Nudix hydrolase(NUDX)は、ヌクレオシド-2リン酸類縁体(nucleoside diphosphate linked to some other moiety X: NDP-X)から NMP + P-X への加水分解活性を持つ酵素の総称で、ウイルスから動物に至る全生物界に分布する巨大なタンパク質ファミリーである。我々は植物シロイヌナズナにおける 28 種類の NUDX(AtNUDX1~27, AtDCP2)をモデルとして、NUDX の網羅的な機能解明を行ってきた。ここで注目すべきは、シロイヌナズナには細胞内の酸化還元状態の根幹をなす還元力 NADH に対して加水分解活性を有する 2 種類の NUDX(AtNUDX6 および 7)が細胞質に局在し、非生物学的および生物学的ストレスに対する応答・防御機構の制御に重要な役割を担っていることであった。すなわち、ストレス下において過剰に生成する ROS に起因したレドックスシグナルが、細胞質においてレドックスバッファーとしての役割を果たす NADH レベルの変化を介して核へと伝えられ、その際に AtNUDX6 と 7 は、細胞質の NADH レベル変化を制御するレドックスシグナルの「インテグレーター」としての役割を果たしていることを強く示唆するものである。しかし現在までに、AtNUDX6 および 7 による細胞内 NADH 代謝(分解)が、どの様にして全く異なる非生物学的および生物学的ストレス応答を制御しているか? は不明なままであった。

2. 研究の目的

本研究では以下の4つの項目の研究を通して、AtNUDX6および7による植物細胞内でのNADH代謝の生理的意義を包括的に理解することを試みた。

活性型および不活性型 AtNUDX6 および 7 の一過的誘導発現が生物学的・非生物学的ストレス応答性に及ぼす影響の解析、 AtNUDX6 および 7 のプロモーター解析、細胞内 NADH レベル変化と発現レベルが相関関係を示す遺伝子群の機能解析、 AtNUDX6 および 7 の相互作用因子の同定。

3. 研究の方法

AtNUDX6および7の一過的誘導発現は、女性ホルモンであり植物の代謝に何ら影響しないエストロゲン(ES)による誘導発現系を利用した。両酵素の野生型(活性型)および不活性型変異体(E154Q)のES誘導発現系をシロイヌナズナのAtNUDX6および7の遺伝子破壊株(KO-*nudx6*およびKO-*nudx7*)に導入し、自家交配後のT3世代を実験に用いた(野生型: KO-*nudx6*/IE-NUDX6株および野生型: KO-*nudx7*/IE-NUDX7株、変異型: KO-*nudx6*/IE-NUDX6 E154Q株およびKO-*nudx7*/IE-NUDX7 E154Q株)。タンパク質間相互作用の解析は、常法に従い酵母ツーハイブリッド法、BiFC法および*in vitro*プルダウンアッセイ法を用いた。プロモーター解析は、AtNUDX6および7のプロモーター領域 約2000 bpと γ -グルクロニダーゼ(GUS)もしくはホタルルシフェラーゼ(LUC)をレポーター遺伝子として連結したコンストラクトを導入したシロイヌナズナT3世代を用いた。マイクロアレイ解析およびリアルタイムRT-PCRによる発現解析は常法に従った。

4. 研究成果

活性型および不活性型AtNUDX6および7の一過的誘導発現が生物学的・非生物学的ストレス応答性に及ぼす影響の解析

AtNUDX6および7の野生型および不活性型変異体の一過的誘導発現系を導入したシロイヌナズナ株において(KO-*nudx6*/IE-NUDX6株、KO-*nudx7*/IE-NUDX7株、KO-*nudx6*/IE-NUDX6 E154Q株およびKO-*nudx7*/IE-NUDX7 E154Q株)、ES処理により野生型のAtNUDX6および7の一過的発現に伴い細胞内NADHレベルが減少したが、不活性型の発現では変化が見られなかった(図1)。そこで、それらの株におけるES処理に伴う細胞内NADHレベルの変化もしくは両酵素自身の存在量の変化が、非生物学的ストレス応答を含む多様な細胞応答の制御のためのタンパク質修飾機構であるポリADPリボシル化(PAR)反応やその下流遺伝子の発現、および生物学的ストレスに応答したサリチル酸(SA)による全身獲得抵抗性のマスターレギュレーターであるNPR1制御下の遺伝子発現とSAレベルを解析した。その結果、KO-*nudx6*/IE-NUDX6株およびKO-*nudx7*/IE-NUDX7株において、ES処理による経時的なNADHレベルの低下に伴うPAR活性の増加が認められた(図2)。一方、NADHレベルに変化が見られなかったKO-*nudx6*/IE-NUDX6 E154Q株およびKO-*nudx7*/IE-NUDX7 E154Q株においては、ES処理後のPAR活性に大きな変化は認められなかった。したがって、PAR反応の制御には細胞内NADH量の調節が重要であることが示された。また、ES処理後のNPR1依存的なSA応答性遺伝子の発現量は、野生型および変異型に関わらずKO-*nudx6*/IE-NUDX6株とKO-*nudx6*/IE-NUDX6 E154Q株で増加、KO-*nudx7*/IE-NUDX7株とKO-*nudx7*/IE-NUDX7 E154Q株で減少した(図3)。さらに、KO-*nudx7*株でSAが過剰蓄積することが知られているが、ES処理後のSAレベルはKO-*nudx7*/IE-NUDX7株とKO-*nudx7*/IE-NUDX7 E154Q株で減少した。以上の結果から、NPR1依存的生物学的ストレス応答の制御には、細胞内NADHレベルではなくAtNUDX6および7自身、もしくは他の相互作用因子の存在が重要であることが示された。

AtNUDX6および7のプロモーター解析

プロモーター::GUS遺伝子を導入したシロイヌナズナ株を用いた発現解析の結果、AtNUDX6は口ゼッタ葉とカーリン葉の先端や花芽の苞片全体に、AtNUDX7は、口ゼッタ葉とカーリン葉、基

部、花芽、根、長角果など広範囲の組織で発現していることが明らかとなった。

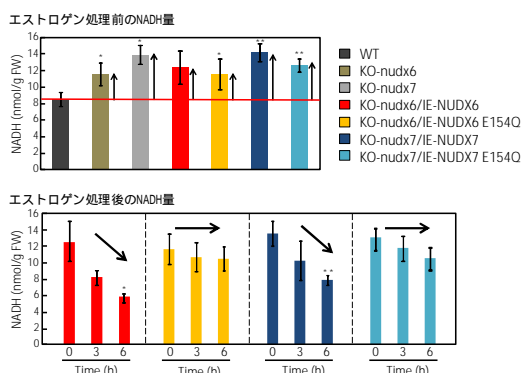


図1. AtNUDX6および7の一過的発現が細胞内NADH量に及ぼす影響

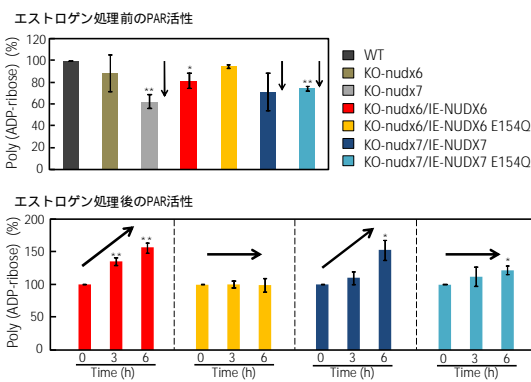


図2. AtNUDX6および7の一過的発現がPAR活性に及ぼす影響

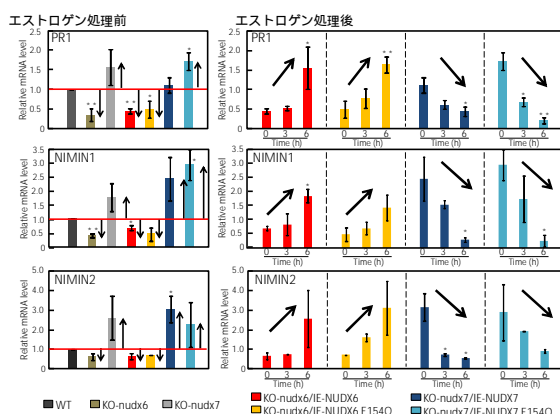


図3. AtNUDX6および7の一過的発現がNPR1依存的SA誘導性遺伝子の発現に及ぼす影響

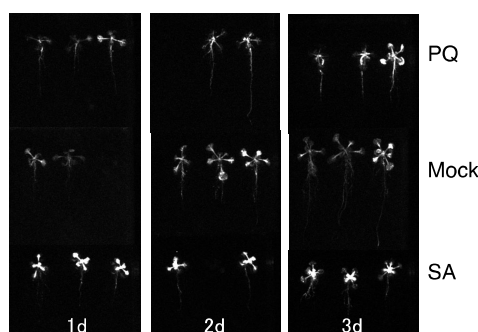


図4. PQおよびSA処理に対するAtNUDX7の発現応答各条件下でのAtNUDX7プロモーター::LUCシロイヌナズナの化学発光を測定した。

AtNUDX6および7のプロモーター::LUC遺伝子を導入したシロイヌナズナ株それぞれから、低、中、高と段階的に異なるLUC発光量を示す複数の系統を確立した。それらを用いて、非生物学的ストレスとして活性酸素発生剤であるパラコート(PQ)処理、および擬似的な生物学的ストレスとしてSA処理に対するAtNUDX6および7の発現応答性を検討した。その結果、葉では生物学的ストレス処理24時間後までにAtNUDX6と7の両方が発現誘導され、3日後にはほぼ正常レベルに戻った(図4)。非生物学的ストレス処理では24時間後までにAtNUDX7のみが発現誘導され、3日後まで高レベルを維持していた。一方、根では非生物学的ストレス処理により両者の発現が僅かに増加するのみであった。これらの結果から、AtNUDX6および7の発現は組織特異的およびストレス種特異的に制御されていることが明らかになった。

細胞内NADHレベル変化と発現レベルが相関関係を示す遺伝子群の機能解析

我々は、シロイヌナズナ野生株と比較して細胞内NADHレベルが段階的に増加しているAtNUDX6および7の単一および二重KO株 (*KO-nudx6*, *KO-nudx7*, *WKO-nudx6/7*) を用いた遺伝子チップ解析の結果、発現レベルが細胞内NADHレベル変化と正および負の相関関係(相関係数 $R = 0.90$ / $R = -0.90$)を示した遺伝子(NADH-responsive gene, NRG)を、それぞれ196個および100個同定している。NRGには転写因子やシグナル伝達因子を含むストレス応答関連遺伝子が多数(23.5%)含まれていたが、既報の細胞内ROSや抗酸化物質レベルにより発現制御されている遺伝子群とはほとんど重複が認められなかったことから、既報のレッドシグナルとは異なるNADH独自の経路の存在が予想された。そこで、NADHの前駆体であるキノリン酸処理により人為的に細胞内NADHレベルを増加させ、それら遺伝子のNADHレベルによる発現変化の検証を行った結果、ほとんどの遺伝子において同様に発現の増加および減少が認められた。一方、主要な抗酸化物質であるアスコルビン酸の細胞内レベルの増加はそれら遺伝子の発現にほとんど影響しなかった。これらの結果から、NRGの発現は細胞内NADH特異的に制御されていることが明らかになった。

次に、NRGの中から12種の遺伝子に対する13株のT-DNA挿入株を取得し、発現解析を行った結果、3株のT2世代において転写が完全に抑制、5株において転写が一部抑制、2株において過剰発現していることを確認した。そこで、それらの株のPQ処理による生物学的ストレス応答性およびSA処理による生物学的ストレス応答性を解析した結果、野生株よりもPQ耐性能が増加および低下していた2株を見出した。それらの株の中で、NAC転写因子の一つ、ANAC016の遺伝子破壊株は、*KO-nudx7*株と同様にPQ処理下でのダメージの亢進を示すアントシアニンの高蓄積が認められた(図5)。また本株では、ストレス下でAtNUDX7やDNA修復因子であるAtRAD51B、AtRAD51Cの発現の亢進が認められた(図6)。これらの結果から、NRGは種々のストレス下での細胞内NADHレベルの

変化にตอบสนองして、防御応答機構の制御に機能していると考えられた。

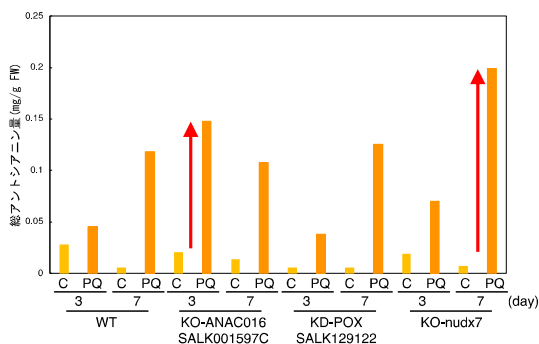


図5. パラコート処理下でのアントシアニン蓄積量の変化

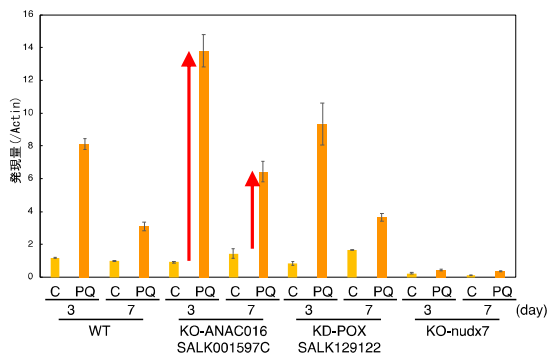


図6. パラコート処理によるAtNUDX7の発現変化

AtNUDX6および7の相互作用因子の同定

AtNUDX6および7の存在自体が重要な役割を果たす可能性があるため、酵母ツーハイブリッドシステムを用いて相互作用因子の同定を試みた。AtNUDX6の一過的発現に伴いSAシグナル経路関連遺伝子の発現変動が認められた株から調製したcDNAライブラリーを用いてスクリーニングを行った。その結果、AtNUDX6の相互作用候補因子として低分子量GTPaseタンパク質ファミリーの一つ(RGP1)を同定した。そこで、リコンビナントタンパク質を用いて*in vitro*プルダウンアッセイを行った結果、RGP1は活性型/不活性型AtNUDX6のいずれとも相互作用することを確認した(図7)。さらにBiFC解析の結果、AtNUDX6とRGP1はシロイヌナズナ葉細胞の細胞質で相互作用することが明らかになった(図8)。RGP1の発現は、AtNUDX6と同様にSA処理により増加した。また、細胞内SAレベルが増加しているKO-nudx7株では両遺伝子の発現が増加していた。KO-nudx6株ではRGP1の発現が、KO-rgp1株ではAtNUDX6の発現が抑制されていた。今後、RGP1の遺伝子破壊株およびAtNUDX6遺伝子との二重遺伝子破壊株を作成し、種々のストレス耐性能やAtNUDX6に制御されることがわかっている遺伝子の発現応答性の変化やRGP1の機能との関連が予想される膜輸送に及ぼす影響を解析する予定である。

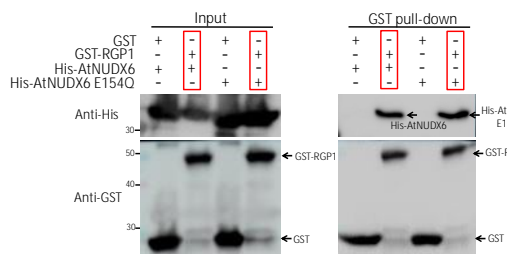


図7. Pull-down assayによる*in vitro*での相互作用の確認

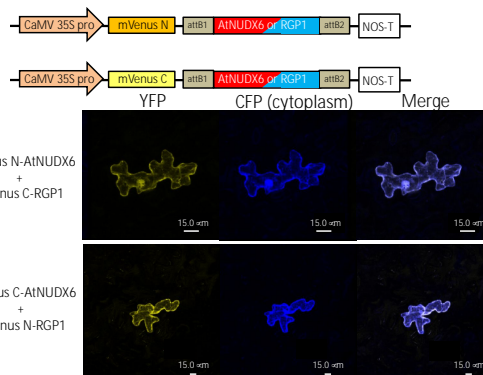


図8. BiFC法によるシロイヌナズナ葉細胞内での相互作用の確認

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計15件)

- Ogawa T, Yoshimura K. Modulation of the subcellular levels of redox cofactors by Nudix hydrolases in chloroplasts. *Environmental and Experimental Botany* 査読有, 161, 57-66, 2019. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2018.11.002
- Tanabe N., Noshi M., Mori D., Nozawa K., Tamoi M., Shigeoka S. The basic helix-loop-helix transcription factor, bHLH11 functions in the iron-uptake system in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Research* 査読有, 132, 93-105, 2019. DOI: 10.1007/s10265-018-1068-z
- Otori K., Tanabe N., Tamoi M., Shigeoka S. Sugar Transporter Protein 1 (STP1) contributes to regulation of the genes involved in shoot branching via carbon partitioning in *Arabidopsis*. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 査読有, 83, 472-481, 2019. DOI: 10.1080/09168451.2018.1550355
- Noshi M., Tanabe N., Okamoto Y., Mori D., Ohme-Takagi M., Tamoi M., Shigeoka S. Clade Ib basic helix-loop-helix transcription factor, bHLH101, acts as a regulatory component in photo-oxidative stress responses. *Plant Science* 査読有, 274, 101-108, 2018. DOI: 10.1016/j.plantsci.2018.05.012
- Ishikawa T., Maruta T., Yoshimura K, Smirnoff N. Biosynthesis and regulation of ascorbic acid in plants. *In: Gupta D., Palma J., Corpas F. (Eds.) Antioxidants and Antioxidant Enzymes in Higher*

- Plants. Springer International Publishing, 査読無, p163-179, 2018.
DOI: 10.1007/978-3-319-75088-0_8
6. Yoshimura K., Ishikawa T. Chemistry and metabolism of ascorbic acid in plants. *In: Hossain MA, Munne-Bosch S, Burritt DJ, Vivancos PD, Fujita M, Lorence A (Eds.) Ascorbic Acid in Plant Growth, Development and Stress Tolerance.* 査読無, p1-23, 2018.
DOI: 10.1007/978-3-319-74057-7_1
 7. 三富弦、寺井佑介、吉村和也、石川孝博、丸田隆典 葉緑体から核への直接的な H₂O₂ シグナル輸送~逆行性シグナルとアスコルビン酸ペルオキシダーゼ~ ビタミン 査読無, 92, 143-145, 2018.
DOI: なし
 8. 崎下絢子、田部記章、田茂井政宏、吉村和也、重岡成 ジャスモン酸シグナル経路によるアスコルビン酸・グルタチオン生合成の制御~沈水後の再酸素化ストレスに応答した活性酸素消去系の活性化~ ビタミン 査読無, 92, 316-318, 2018.
DOI: なし
 9. 寺井佑介、吉村和也、石川孝博、丸田隆典 植物におけるトリニトロトルエン毒性 ~モノデヒドロアスコルビン酸還元酵素の関与~ ビタミン 査読無, 91, 366-368, 2017.
DOI: なし
 10. 寺井佑介、三富弦、吉村和也、石川孝博、丸田隆典 デヒドロアスコルビン酸還元酵素の新たな役割 ~酸化型グルタチオンを介した細胞死誘導への寄与~ ビタミン 査読無, 91, 660-662, 2017.
DOI: なし
 11. Watanabe F., Yoshimura K., Shigeoka S. Biochemistry and Physiology of Vitamins in *Euglena*. *In: Schwartzbach, S.D. and Shigeoka, S. (Eds.), Euglena: Biochemistry, Cell and Molecular Biology, Advances in Experimental Medicine and Biology* 査読無, 979, 65-85, 2017.
DOI: 10.1007/978-3-319-54910-1_5
 12. Corpas F.J., Aguayo-Trinidad S., Ogawa T., Yoshimura K., Shigeoka S. Activation of NADPH-recycling systems in leaves and roots of *Arabidopsis thaliana* under arsenic-induced stress conditions is accelerated by knock-out of Nudix hydrolase 19 (AtNUDX19) gene. *Journal of Plant Physiology* 査読有, 192, 81-89, 2016.
DOI: 10.1016/j.jplph.2016.01.010
 13. Ogawa T., Muramoto K., Takada R., Nakagawa S., Shigeoka S., Yoshimura K. Modulation of NADH levels by *Arabidopsis* Nudix hydrolases, AtNUDX6 and 7, and the respective proteins themselves play distinct roles in the regulation of various cellular responses involved in biotic/abiotic stresses. *Plant & Cell Physiology* 査読有, 57, 1295-1308, 2016.
DOI: 10.1093/pcp/pcw078
 14. Maruta T., Ogawa T., Tsujimura M., Ikemoto K., Yoshida T., Takahashi H., Yoshimura K., Shigeoka S. Loss-of-function of an *Arabidopsis* NADPH pyrophosphohydrolase, AtNUDX19, impacts on the pyridine nucleotides status and confers photooxidative stress tolerance. *SCIENTIFIC REPORTS* 査読有, 6, 37432, 2016.
DOI: 10.1038/srep37432
 15. 小川貴央、吉村和也、重岡成 植物の Nudix hydrolase ファミリーの機能解析の進展 -細胞内 GDP-D-マンノースおよび NADH 代謝制御の新たな役割- 生化学 査読無, 88, 752-755, 2016.
DOI: 10.14952/SEIKAGAKU.2016.880752

〔学会発表〕(計 15 件)

1. 菊池円架, 杉本琢隼, 原田美帆, 丸田隆典, 石川孝博, 吉村和也, 重岡成, 小川貴央 植物におけるフラビン輸送に関与する新規因子の同定と解析 第 60 回 日本植物生理学会 年会 名古屋大学 (愛知県・名古屋市) 2019 年 3 月
2. 難波純也, 丸田隆典, 石川孝博, 吉村和也, 重岡成, 小川貴央 植物におけるフラビン代謝制御に関する新規転写因子の探索 第 60 回 日本植物生理学会 年会 名古屋大学 (愛知県・名古屋市) 2019 年 3 月
3. 菊池円架, 難波純也, 丸田隆典, 石川孝博, 吉村和也, 重岡成, 小川貴央 植物のフラビン化合物輸送に関与する新規因子の探索 日本ビタミン学会第 70 回大会 高槻現代劇場 (大阪府・高槻市) 2018 年 6 月
4. 菊池円架, 難波純也, 丸田隆典, 石川孝博, 吉村和也, 重岡成, 小川貴央 植物におけるフラビン代謝制御に関与する新規因子の同定と解析 2018 年 第 59 回日本植物生理学会年会 札幌コンベンションセンター (北海道・札幌市) 2018 年 3 月
5. 鈴置友伽, 瀧下龍之助, 小川貴央, 石川孝博, 吉村和也 ユーグレナにおける Nudix hydrolase ファミリーの機能解析 日本農芸化学会 2018 年度大会 名城大学 (愛知県・名古屋市) 2018 年 3 月
6. 野津昌史, 丸田隆典, 石川孝博, 澤嘉弘, 吉村和也, 重岡成, 小川貴央 シロイヌナズナ NADH 加水分解酵素, AtNUDX6 および 7 の相互作用因子の探索と機能解析 第 40 回日本分子

- 生物学会年会 神戸国際会議場(兵庫県・神戸市) 2017年12月
7. 鈴置友伽、瀧下龍之助、小川貴央、石川孝博、吉村和也 ユーグレナ Nuxix hydrolase ファミリーの酵素学的性質の解析 ユーグレナ研究会第 33 回研究集会 とかちプラザ(北海道・帯広市) 2017年8月
 8. 中川奨也、野津昌史、小川貴央、吉村和也、重岡成 シロイヌナズナ NADH 加水分解酵素 (AtNUDX6)の生物学的ストレス応答制御に関する相互作用因子の同定と機能解析 日本ビタミン学会 第 69 回大会 横浜市開港記念会館(神奈川県・横浜市) 2017年6月
 9. 菊池円架、難波純也、小川貴央、丸田隆典、石川孝博、吉村和也、重岡成 2017年6月 植物のフラビン代謝制御に関する新規因子の探索 日本ビタミン学会 第 69 回大会 横浜市開港記念会館(神奈川県・横浜市)
 10. 吉村和也、中川奨也、小川貴央、田部記章、田茂井政宏、重岡成 シロイヌナズナ NADH 加水分解酵素 (AtNUDX6) による生物学的ストレス応答制御に関する相互作用因子の同定と機能解析 日本農芸化学会 2017 年度大会 京都女子大学(京都府・京都市) 2017年3月
 11. 中川奨也、小川貴央、田部記章、田茂井政宏、吉村和也、重岡成 NPR1 依存的 SA シグナル経路の制御に関するシロイヌナズナ Nudix hydrolase 6 (AtNUDX6)の相互作用因子の同定および 機能解析 第 58 回日本植物生理学会年会 鹿児島大学 郡元キャンパス(鹿児島県・鹿児島市) 2017年3月
 12. 小川貴央、菊池円架、吉村和也、石川孝博、重岡成 植物のフラビン代謝制御に関する新規因子の同定と機能解析 第 39 回日本分子生物学会年会 パシフィコ横浜(神奈川県・横浜市) 2016年12月
 13. 中川奨也、小川貴央、吉村和也、重岡成 シロイヌナズナ NADH 加水分解酵素 (AtNUDX6 および 7) の相互作用因子の探索と機能解析 第 39 回日本分子生物学会年会 パシフィコ横浜(神奈川県・横浜市) 2016年12月
 14. 中川奨也、小川貴央、吉村和也、重岡成 シロイヌナズナ NADH 加水分解酵素の生物学的/非生物学的ストレス応答機構の解析 日本ビタミン学会 第 68 回大会 富山国際会議場(富山県・富山市) 2016年6月
 15. 戸田結奈、小川貴央、吉村和也、重岡成 植物細胞内のフラビン代謝制御に関する新規因子の同定と機能解析 日本ビタミン学会 第 68 回大会 富山国際会議場(富山県・富山市) 2016年6月

〔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〕

ホームページ等

近畿大学農学部バイオサイエンス学科 植物分子生理学研究室ホームページ

<http://plantmolphysiol.sakura.ne.jp/PMP/Home.html>

6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名: 吉村 和也

ローマ字氏名: YOSHIMURA, Kazuya

所属研究機関名: 中部大学

部局名: 応用生物学部

職名: 准教授

研究者番号(8桁): 9 0 3 7 9 5 6 1

(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。