

研究種目：基盤研究（B）
 研究期間：2006～2009
 課題番号：18380040
 研究課題名（和文） 脳作動遺伝子の網羅的解析による昆虫変態機構の解明
 研究課題名（英文） Molecular mechanism of insect metamorphosis revealed by analyzing the brain-expressed genes.
 研究代表者
 岩見 雅史（IWAMI MASAFUMI）
 金沢大学・自然システム学系・教授
 研究者番号：40193768

研究成果の概要（和文）：カイコガの変態時における脳の変態制御の中枢としての機能を探るために、発生過程での使用される遺伝子の網羅的解析を試みた。サブトラクションライブラリーから、エクジソン応答遺伝子を10遺伝子単離し、前胸腺刺激ホルモン産生細胞でのみ発現することを示した。マイクロアレイを用いた網羅的解析では、前終齢特異的発現を示す3遺伝子（ADAMTS様タンパク質、チトクローム P450、Kruppel様タンパク質をコード）、終齢脳特異的発現を示す遺伝子（クチクラ様タンパク質をコード）を同定した。

研究成果の概要（英文）：The insect brain and its appendages are the center of developmental control, from which ecdysone and juvenile hormone govern morphogenesis and regulate gene-expression cascades associated with molting and metamorphosis. In order to identify the gene-expression cascades in the silkworm brain, we isolated 10 ecdysone-inducible genes, all of which were exclusively expressed in two pairs of lateral neurosecretory cells in the larval brain, known as prothoracotropic hormone-producing cells. We also identified three genes expressed predominantly in the brain at the penultimate larval stage and one gene at the last larval stage. Their encoding proteins showed homology to ADAMTS family, cytochrome P450, Kruppel protein, and cuticle protein.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	3,200,000	960,000	4,160,000
2007年度	3,800,000	1,140,000	4,940,000
2008年度	3,300,000	990,000	4,290,000
2009年度	3,300,000	990,000	4,290,000
年度			
総計	13,600,000	4,080,000	17,680,000

研究分野：昆虫分子生物学

科研費の分科・細目：農学・応用昆虫学

キーワード：遺伝子，昆虫，脳・神経，発生・分化，マイクロアレイ，エクジソン，前胸腺刺激ホルモン，神経分泌細胞

1. 研究開始当初の背景

昆虫における成長、脱皮、変態、代謝、生殖、行動などの生理的機能の制御には、脳から分泌されるペプチドホルモンが重要な役割を果たしている。例えば、脳は、前胸腺刺激ホルモンを産生・分泌することにより、実行分子として体内の諸器官に働き成長、脱皮、変態を遂行させる脱皮ホルモン（エクジソン）の合成・分泌を、また、アラタ体刺激ホルモン・アラタ体抑制ホルモンを産生・分泌することにより、幼虫形質の維持や成虫期での卵巣の成熟など生殖機能の発達に関与する幼若ホルモンの合成・分泌を支配している。脳では、この他に、インスリン様ペプチドホルモンであるボンビキシンや羽化ホルモンをはじめ多くのペプチドホルモンが産生されるなど、発生の中樞を担っている。

しかし、これまでの研究では、様々なホルモンが脳内で遺伝子発現にどのように関わり、その結果、どのような生理作用を及ぼすかについては手つかずの領域であった。個々のホルモン、例えば、エクジソンが変態期の脳再編成に必須な役割を果たし、フィードバックにより前胸腺刺激ホルモンを調節しているなどの断片的な報告はなされているが、どの遺伝子の発現を誘導し、どの遺伝子の発現を抑えるといった遺伝子レベルでの解析は行われていない状況を背景に、本研究の着想に至った。

2. 研究の目的

本研究は、脱皮・変態時に、脳で作動する遺伝子に注目し、俯瞰型統合的、要素還元的アプローチにより、変態過程を系統的に解析することにより、脱皮・変態の分子機構に迫ることを目的とする。

具体的には、カイコガをモデル昆虫に、変態時における脳の神経網の再編を伴う形態変化及び、変態制御の中樞としての機能を探るために、サブトラクションライブラリーの構築やマイクロアレイを用いて、脳における使用される遺伝子セットの変更を、経時的かつ網羅的に網羅する。また、候補遺伝子について、発現変動や機能等の解析を行う。

昆虫の後胚発生で作動する遺伝子群は未知の部分が多く、本研究の網羅的解析により、発生や成長での役割を担う遺伝子が同定されれば、昆虫発生の遺伝子レベルでの全貌解明への手掛かりとなりうる。

3. 研究の方法

カイコガ 5 齢 2 日幼虫に対して、エクジソン (20-hydroxyecdysone, 20E) により発現を誘導した脳サブトラクションライブラリーを作成し、20E 非応答遺伝子を差し引いた後スクリーニングすることにより、20E 応答遺伝子を同定した。また、マイクロアレイ (EST プロジェクトに基づいたカイコガの EST クラスタが 34,647 個配置されたもの) を用い、5 齢 2 日幼虫へのエクジソン投与により脳で発現量が変動する遺伝子を網羅的に同定した。加えて、幼虫前終齢及び終齢特異的発現遺伝子の同定のために、3 齢幼虫を絶食させた後幼若ホルモン類似体 (フェノキシカルブ) を投与し、6 齢幼虫が誘導される条件下で、5 齢幼虫脳で対照区に対して発現が変動している遺伝子をマイクロアレイにより網羅的に同定した。いずれのマイクロアレイを用いた発現解析実験も、独立行政法人農業生物資源研究所の施設を利用し、三田和英博士と共同で行った。

上記により同定した候補遺伝子は、4 齢～蛹期の脳 RNA に対して RT-PCR 法により発現変動を解析した。また、ホールマウントまたは切片による *in situ* ハイブリダイゼーションにより、脳での発現細胞の同定を行った。ハイブリダイゼーションプローブはジゴシゲニンで標識したオリゴヌクレオチド又は RNA を用い、対照区にはセンス鎖を用いた。

さらに、一部の候補遺伝子の機能解析については、*in vitro* 合成した dsRNA を用いた RNA 干渉法により、遺伝子発現阻害を誘導し、ノックダウン効果により行った。

4. 研究成果

(1) 脳サブトラクションライブラリーから、20E 応答遺伝子 (*bombeyl* 遺伝子) を 10 単離した。相同性検索 (KAIKOBLAST や SilkBase を対象データベースとした BLAST 検索) から、*bombeyl-1* 遺伝子はチトクローム P450 18a1 を、*bombeyl-7* 遺伝子はグルタミル tRNA 合成酵素を、*bombeyl-9* 遺伝子はリジル tRNA 合成酵素をコードする遺伝子と相同性を有した。*bombeyl-4* , *bombeyl-6* , *bombeyl-8* , *bombeyl-10* の各遺伝子は機能未知の遺伝子と相同性を有したが、*bombeyl-2* , *bombeyl-3* , *bombeyl-5* の各遺伝子は新規な遺伝子であった。20E に対する応答性を逆転写-PCR で確認し、*in situ* ハイブリダイゼーションによる発現部位の特定を行ったところ、脳側方部に存在する 2 対の神経分泌細胞、すなわち前胸腺刺激ホルモン (PTTH) 産生細胞でのみ発現が見られることを示した (図 1)。

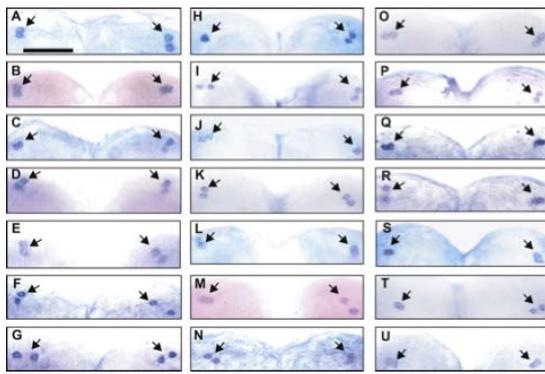


図1. 単離した20E応答遺伝子の5齢2日幼虫脳での発現部位。(A~J)順に, *bombecil-1*~*-10* の発現を示す。矢印は発現細胞を示す。(K) PTTH 遺伝子の発現部位。(L~U) 順に, *bombecil-1*~*-10* 各プローブに PTTH 遺伝子プローブを混ぜ合わせ発現細胞を同定した結果。いずれも, PTTH 産生細胞で発現が見られることから, 単離した20E応答遺伝子の PTTH 産生細胞特異的発現が示される。

次に, 機能未知の20E応答遺伝子のうち, *bombecil-2* 遺伝子について RNA 干渉により発生の阻害を検証したところ, 蛹や成虫での脚の形態形成異常が, また一部の個体では幼虫脳から蛹脳への形態形成の遅延が見られた(図2)。

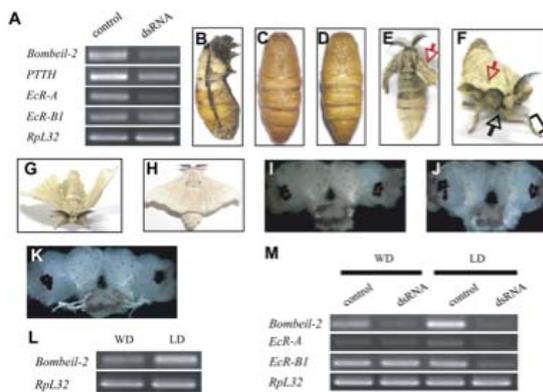


図2. *bombecil-2* 遺伝子の RNA 干渉実験結果。(A) 5 齢 4 日脳 RNA に対する RT-PCR 結果。5 齢 2 日幼虫への dsRNA 投与により, *bombecil-2*, *PTTH*, *EcR-A*, *EcR-B1* 各遺伝子に発現低下が見られ, *Rpl32* (リボゾームタンパク質 32) 遺伝子には発現低下が見られなかった (対照区)。(B) dsbombeil-2 投与による蛹の表現型。(C) リンゲル液投与による蛹の表現型 (対照区)。(D) dsEGFP 投与による蛹の表現型 (対照区)。(E, F) dsbombeil-2 の投与による成虫の表現型。赤矢印は翅形質の異常を, 黒矢印は前胸肢の異常を, ブラケットはふ節の異常を示す。(G) リンゲル液投与による成虫の表現型 (対照区)。(H) dsEGFP 投与による成虫の表現型 (対照区)。(I, J) dsbombeil-2 の投与による蛹 2 日脳の形態。(K) リンゲル

液投与による蛹 2 日脳の形態 (対照区)。(L) RT-PCR による *bombecil-2* 及び *Rpl32* 遺伝子の 5 齢 4 日の翅成虫原基 (WD), 肢原基 (LD) での発現。(M) dsbombeil-2 の投与による *bombecil-2*, *EcR-A*, *EcR-B1*, *Rpl32* 各遺伝子の WD 及び LD での発現。*bombecil-2* の発現量低下が見られる。

(2) まず, カイコガで 5 齢幼虫が 6 齢幼虫へと過剰脱皮させる誘導条件を構築した。3 齢脱皮直後の幼虫を 2 日間絶食させ, その後さまざまな量のフェノキシカルブを塗布した結果, 5 μ g を塗布したときに最も高い誘導効率 (89.5%) で 5 齢幼虫が 6 齢へと脱皮した。

次に, 幼虫前終齢及び終齢の脳で優位に発現が見られる遺伝子を網羅的に同定するため, マイクロアレイを利用し, 4 齢, 5 齢, 過剰脱皮する予定の 5 齢 (F5 齢と表記する) のそれぞれ 0 日幼虫の脳において遺伝子の発現比較を行った。4 齢と 5 齢の発現量の比較により 5 齢で発現が高かった遺伝子, および 5 齢と F5 齢の発現量の比較により 5 齢で発現が高かった遺伝子に注目した。また, どちらの比較でも 5 齢で発現が優位に高かった 26 遺伝子中, 発現比率が 2 倍以上の 8 遺伝子に注目した。

これら遺伝子が前終齢で優位に発現し, 幼虫形質維持関連遺伝子であるならば 5 齢よりも 4 齢で発現が高いことが予想された。そこで各発生段階の個体から RNA 抽出し, RT-PCR により発現を解析したところ, 8 遺伝子 (*P1*~*P8* と表記, 内 *P3*, *P4*, *P5* は相同性検索の結果から同一遺伝子と判明) 中, 3 遺伝子 (*P1*, *P2*, *P6*) が前終齢 (4 齢) 期において優位な発現動態を示し, 幼虫形質維持関連遺伝子である可能性を示唆した (図3)。



図3. 幼虫前終齢脳で優位に発現が見られる候補遺伝子の 4 齢 0 日~5 齢 6 日における発現動態。*Rpl3* はリボゾームタンパク質 3 遺伝子を (対照区), RT+, RT- はそれぞれ逆転写酵素の有無を示す。候補遺伝子の内, *P1*, *P2*, *P6* 遺伝子が, 4 齢期で発現量が高く, 5 齢期では発現量が低下していることから, 前終齢 (4 齢) 期において優位な発現動態を示した。

相同性検索から, *P1* 遺伝子 (アレイ No. Ka12184) は ADAMTS 様タンパク質 4 前駆体, *P2* 遺伝子 (アレイ No. Ka29811) はチトクローム P450 18a1, *P6* 遺伝子 (アレイ No. Ka22492) は Kruppel homolog-1 をそれぞれコードすることが示唆された。脳内発現細胞

の *in situ* ハイブリダイゼーションによる同定では、特定の細胞や細胞群での発現は観察されなかった。

(3) マイクロアレイを用いた解析の結果、終齢で発現が高かった候補 3 遺伝子について、各発生段階の個体の脳から RNA 抽出し、RT-PCR により発現を解析したところ、1 遺伝子 (*L1* と表記) が終齢期で優位な発現動態を示した (図 4)。



図 4. 幼虫終齢脳で優位に発現が見られる遺伝子候補の 3 齢 0 日～5 齢 8 日における発現動態。*L1* 遺伝子が終齢 (5 齢) 1 日～6 日において優位な発現が見られた。

相同性検索から、この遺伝子 (アレイ No. Ka22535) はクチクラ様タンパク質をコードすることが示唆された。脳内発現細胞の *in situ* ハイブリダイゼーションによる同定では、脳の各半球の中心部でシグナルが管状に検出されたことから (図 5)、終齢期から蛹期にかけて脳が急激な形態変化を起こす際の気管の形成に関わっている可能性が示唆された。

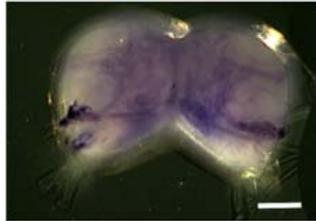


図 5. 同定した *L1* 遺伝子の 5 齢 5 日幼虫脳での発現部位。紫に発色した部位が発現部位である。脳の各半球の中心部でシグナルが管状に観察される。白線の長さは 100 μ m。

(4) 本研究では、網羅的解析により発生過程で使用される遺伝子として、5 齢 2 日脳における 20E 応答遺伝子 *bombeyl-1*～*-10*、前終齢幼虫脳において優位に発現する遺伝子 *P1*, *P2*, *P6*、終齢幼虫脳において優位に発現する遺伝子 *L1* の計 14 遺伝子を同定した。

今後、これら同定した 14 遺伝子について、過剰脱皮する 5 齢 (F5 齢) や過剰脱皮した 6 齢幼虫を用いた発現解析、加えて、さまざまな発生段階での dsRNA 投与による RNA 干渉実験を用いた機能解析が必要であると考えられる。これら実験により、同定した遺伝子が、変態時における脳の変態制御中枢として機能し、幼虫形質維持や蛹化に関わる遺伝子であるか否かを見極める必要がある。

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)

1. Suzuki, T., Sakurai, S., Iwami, M., Physiological requirements for 20-hydroxyecdysone-induced rectal sac distention in the pupa of *Bombyx mori.*, J. Insect Physiol., in press, 査読有

2. Suzuki, T., Sakurai, S., Iwami, M., Juvenile hormone delays the initiation of rectal sac distention by disrupting ecdysteroid action in the silkworm, *Bombyx mori.*, Pesticide Biochem. Physiol., in press, 査読有

3. Tatum, N., Singtripop, T., Osugi, S., Siriluk, N. C., Iwami, M., Sakurai, S., Possible involvement of proteinaceous and non-proteinaceous trehalase inhibitors in the regulation of hemolymph trehalose concentration in *Bombyx mori.*, Appl. Entomol. Zool., 44 (2009), 85-94, 査読有

4. Suzuki, T., Sakurai, S., Iwami, M., Rectal sac distention is induced by 20-hydroxyecdysone in the pupa of *Bombyx mori.*, J. Insect Physiol., 55 (2009), 250-254, 査読有

5. Manaboon, M., Iga, M., Iwami, M., Sakurai, S., Intracellular mobilization of Ca²⁺ by the insect steroid hormone 20-hydroxyecdysone during programmed cell death in silkworm anterior silk glands., J. Insect Physiol., 55 (2009), 123-129, 査読有

6. Xia, Q., Xiang, Z., Mita, K., Iwami, M., Shimada, T., Morishita, S., (他 95 名, 54 番目), The genome of a lepidopteran model insect, the silkworm *Bombyx mori.*, Insect Biochem. Mol. Biol., 38 (2008), 1036-1045, 査読有

7. Hossain, M., Shimizu, S., Matsuki, M., Imamura, M., Sakurai, S., Iwami, M., Expression of 20-hydroxyecdysone-induced genes in the silkworm brain and their functional analysis in post-embryonic development., Insect Biochem. Mol. Biol., 38 (2008), 1001-1007, 査読有

8. Elmogy, M., Iwami, M., Sakurai, S., Solubilization of the ecdysone binding

protein from anterior silk gland cell membranes of the silkworm, *Bombyx mori*, Zool. Sci., 24 (2007), 971-977, 査読有

9. Matsumoto, S., Hull, J. J., Ohnishi, A., Moto, K., Fonagy, A., Molecular mechanisms underlying sex pheromone production in the silkworm, *Bombyx mori*: characterization of the molecular components involved in bombykol biosynthesis. J. Insect Physiol. 53 (2007), 752-759, 査読有

10. Sekimoto, T., Iwami, M., Sakurai, S., Hormonal regulation of two isoforms of Ets transcription factor E74 gene in programmed cell death in the silkworm anterior silk gland., Insect Mol. Biol., 16 (2007), 581-590, 査読有

11. Iga, M., Iwami, M., Sakurai, S., Nongenomic action of an insect steroid hormone in steroid-induced programmed cell death., Mol. Cell. Endocr., 263 (2007), 18-28, 査読有

12. Elmogy, M., Terashima, J., Iga, M., Iwami, M., Sakurai, S., A rapid increase in cAMP in response to 20-hydroxyecdysone in the anterior silk glands of the silkworm, *Bombyx mori*, Zool. Sci., 23 (2006), 715-719, 査読有

13. Hossain, M., Shimizu, S., Fujiwara, H., Sakurai, S., Iwami, M., EcR expression in the prothoracicotropic hormone-producing neurosecretory cells of the *Bombyx mori* brain: an indication of the master cells of insect metamorphosis., FEBS J., 273 (2006), 3861-3868, 査読有

14. Kaneko, Y., Takaki, K., Iwami, M., Sakurai, S., Developmental profile of annexin IX and its possible role in programmed cell death of the *Bombyx mori* anterior silk gland., Zool. Sci., 23 (2006), 533-542, 査読有

[学会発表] (計 21 件)

1. 鈴木匠, 桜井勝, 岩見雅史, カイコガ変態期における糖代謝変化と老廃物蓄積の解析, 日本動物学会第 80 回大会, 2009 年 9 月 19 日, グランシップ (静岡県)

2. 鈴木匠, 桜井勝, 岩見雅史, カイコガ蛹における直腸囊膨張の内分泌的コントロール, 日本応用動物昆虫学会第 53 回大会, 2009 年 3 月 30 日, 北海道大学 (北海道)

3. 松井洋人, 宮腰菜沙美, 掛井基徳, 桜井勝, 岩見雅史, カイコガ前部絹糸腺に存在するエクジソン誘導性予定細胞死抑制因子の特性, 日本応用動物昆虫学会第 53 回大会, 2009 年 3 月 30 日, 北海道大学 (北海道)

4. Aslam, A.F.M., Hossain, M., Shimizu, S., Sakurai, S., Iwami, M., Expression and functional analysis of the 20-hydroxyecdysone-induced genes in brain of the silkworm *Bombyx mori*: RNAi analysis of *bombeil-1, 3, 5* and *-8* genes., 日本分子生物学会第 31 回大会, 2008 年 12 月 11 日, 神戸国際会議場 (兵庫県)

5. 松井洋人, 宮腰菜沙美, 掛井基徳, 桜井勝, 岩見雅史, カイコガ前部絹糸腺に存在するエクジソン誘導性予定細胞死抑制因子の特性, 日本分子生物学会第 31 回大会, 2008 年 12 月 10 日, 神戸国際会議場 (兵庫県)

6. 鈴木匠, 桜井勝, 岩見雅史, 幼若ホルモン類似物による直腸囊膨張の抑制, 日本動物学会第 79 回大会, 2008 年 9 月 5 日, 福岡大学 (福岡県)

7. Manaboon, M., Iga, M., Iwami, M., Sakurai, S., Involvement of intracellular Ca²⁺ in the nongenomic action of 20-hydroxyecdysone induced programmed cell death., 17th International Ecdysone Workshop, 2008. 7. 21, Ulm University (Germany)

8. Hossain, M., Shimizu, S., Matsuki, M., Imamura, M., Sakurai, S., Iwami, M., 20-Hydroxyecdysone- (20E-) induced genes expression in the brain and their functional analysis by RNAi during development of the silkworm, *Bombyx mori*., 日本分子生物学会第 30 回大会, 2007 年 12 月 13 日, パシフィコ横浜 (神奈川県)

9. Roy, A., Shimizu, S., Sakurai, S., Mita, K., Iwami, M., Spatial distribution of 20-hydroxyecdysone (20E) -responsive genes in the brain of silkworm, *Bombyx mori*., 日本分子生物学会第 30 回大会, 2007 年 12 月 13 日, パシフィコ横浜 (神奈川県)

10. 伊東慎矢, 桜井勝, 野田博明, 三田和英, 岩見雅史, カイコガ (*Bombyx mori*) 幼虫の脳における変態調節機構に関する遺伝子の網羅的解析, 日本分子生物学会第 30 回大会, 2007 年 12 月 13 日, パシフィコ横浜 (神奈川県)

11. マナブーンマナブーン, 伊賀正年, 岩見雅史, 桜井勝, カイコガ前部絹糸腺細胞死におけるカルモジュリン拮抗薬による核凝縮の阻害, 日本動物学会第 78 回大会, 2007 年 9 月 22 日, 弘前大学 (青森県)
12. Hossain, M., Shimizu, S., Matsuki, M., Imamura, M., Sakurai, S., Iwami, M., Expression and functional analysis of the 20-hydroxyecdysone- (20E-) induced brain genes during development of the silkworm *Bombyx mori.*, 日本分子生物学会 2006 フォーラム, 2006 年 12 月 8 日, 名古屋国際会議場 (愛知県)
13. 清水咲子, Hossain, M., 関本隆志, 桜井勝, 三田和英, 岩見雅史, カイコガ幼虫脳において網羅的解析により同定したエクジソン応答遺伝子の発現および機能解析, 日本分子生物学会 2006 フォーラム, 2006 年 12 月 8 日, 名古屋国際会議場 (愛知県)
14. 鈴木匠, 伊賀正年, 善岡克次, 桜井勝, 岩見雅史, カイコガにおける昆虫インスリン様ホルモン bombyxin のシグナル伝達機構, 日本分子生物学会 2006 フォーラム, 2006 年 12 月 6 日, 名古屋国際会議場 (愛知県)
15. 鈴木匠, 伊賀正年, 善岡克次, 岩見雅史, ボンビキシンによるマルピーギ管での MAP キナーゼシグナルの活性化, 日本動物学会第 77 回大会, 2006 年 9 月 23 日, 島根大学 (島根県)
16. 伊賀正年, 岩見雅史, 桜井勝, 20E 誘導性予定細胞死シグナルカスケードにおける Ca²⁺の関与, 日本動物学会第 77 回大会, 2006 年 9 月 22 日, 島根大学 (島根県)
17. Iga, M., Sekimoto, T., Elmogy, M., Iwami, M., Sakurai, S., Genomic and nongenomic actions of 20E in programmed cell death of *Bombyx* anterior silk gland., 7th International Workshop on Molecular Biology and Genetics of the Lepidoptera, 2006.8.24, Orthodox Academy of Crete (Greece)
18. Iga, M., Sekimoto, T., Elmogy, M., Iwami, M., Sakurai, S., Interaction of genomic and nongenomic actions of 20-hydroxyecdysone in 20E-dependent development events., 16th International Ecdysone Workshop, 2006.7.12, Ghent University (Belgium)
19. Iga, M., Iwami, M., Sakurai, S., Nongenomic action of 20-hydroxyecdysone in programmed cell death of *Bombyx* anterior silk gland., 16th International Ecdysone Workshop, 2006.7.11, Ghent University (Belgium)
20. Hossain, M., Shimizu, S., Sakurai, S., Iwami, M., The prothoracicotropic hormone-producing cells (PTPCs) are the master cells of insect metamorphosis: Exclusive expression of ecdysone receptor genes at the PTPCs in silkworm larval brain., 20th IUBMB International Congress of Biochemistry and Molecular Biology, 2006 年 6 月 19 日, 京都国際会議場 (京都府)
21. Shimizu, S., Hossain, M., Kaneko, Y., Sakurai, S., Noda, H., Mita, K., Iwami, M., Comprehensive analysis of gene expression induced by 20-hydroxyecdysone (20E) in the silkworm brain: Analysis with microarray., 20th IUBMB International Congress of Biochemistry and Molecular Biology, 2006 年 6 月 19 日, 京都国際会議場 (京都府)
- [図書] (計 1 件)
1. Iga, M., Sakurai, S., Springer Netherlands, *Ecdysone: Structures and Functions*, 2009 年, 411 頁~423 頁
 2. 岩見雅史, 南江堂, ホルモンハンドブック新訂 eBook 版, 2007 年, 1787 頁~1799 頁及び 1806 頁~1827 頁
- [その他]
ホームページ等
<http://bombyxin.umin.jp>
6. 研究組織
- (1) 研究代表者
岩見 雅史 (IWAMI MASAFUMI)
金沢大学・自然システム学系・教授
研究者番号: 40193768
 - (2) 研究分担者
本 賢一 (MOTO KEN'ICHI)
独立行政法人理化学研究所・松本分子昆虫学研究室・専任研究員
研究者番号: 90333335
 - (3) 連携研究者
桜井 勝 (SAKURAI SHO)
金沢大学・事務局・副学長
研究者番号: 80143874
(H18→H19: 研究分担者)