

令和 3 年 5 月 31 日現在

機関番号：14603

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02464

研究課題名（和文）寄生植物の寄生器官形成シグナル伝達機構の解明

研究課題名（英文）Elucidation of signaling for haustorium organogenesis in parasitic plants

研究代表者

吉田 聡子（Yoshida, Satoko）

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授

研究者番号：20450421

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,300,000 円

研究成果の概要（和文）：アフリカを中心に穀物に寄生して甚大な農業被害を出しているハマウツボ科寄生植物のモデル実験型を構築し、寄生の成立に必要な遺伝子を同定した。日本に自生する条件的寄生植物であるコシオガマを用いて寄生ができない変異体の単離を行い、宿主に侵入することができない変異系統を単離した。次世代シーケンサーを用いて変異体の原因遺伝子を同定したところ植物ホルモンであるエチレンのシグナル伝達遺伝子であることが明らかになった。本研究により、寄生におけるエチレンシグナルの重要性が明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、ハマウツボ科寄生植物の宿主侵入に植物ホルモンエチレンのシグナル伝達が重要なことを明らかにした。エチレンは農業寄生雑草ストライガの発芽誘導物質としても知られており、本発見によってエチレンやエチレン阻害剤を用いた新たな防除法の開発につながると期待できる。また、寄生植物の変異体からの遺伝子同定法を確立したことで、今後、規制に必須な遺伝子の同定がさらに進むと期待できる。

研究成果の概要（英文）：The annual yield loss caused by parasitic plants in Orobanchaceae was estimated as more than 1 billion USD. To understand the molecular mechanisms of plant parasitism, we have employed molecular genetic approaches; isolate mutants that have defects in parasitism and identify the causative genes for the mutants. We used a Japanese native parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* as a model plant, and identify mutants that fail to invade host plants. Next generation sequencing analysis and subsequent genome comparison with wild type successfully identified the mutant causative genes.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：寄生植物 植物ホルモン 変異体 遺伝学 エチレン

1. 研究開始当初の背景

多くの高等植物は自ら光合成により有機栄養をつくりだして生活するが、寄生植物は他の植物から栄養を奪って生育する。寄生植物は吸器と呼ばれる宿主への侵入器官を発達させ、宿主の根や茎に付着・侵入し、道管をつなげて栄養を吸収する(図1A, B)。寄生植物には独立栄養でも生育できる条件的寄生植物と宿主なしでは生育できない絶対寄生植物があり、中でも、ハマウツボ科絶対寄生植物であるストライガやオロバンキは穀物や野菜に寄生し甚大な農業被害をもたらしている。しかし、植物寄生の分子メカニズムはまだほとんど明らかになっていない。

寄生植物は宿主根の近傍で、宿主から分泌される誘導物質に応答して吸器を形成する。吸器誘導物質として、2,6-Dimethoxy-1,4-benzoquinone (DMBQ)に代表されるキノン・フラボノイド類が知られており(図1C) 絶対寄生植物および条件的寄生植物で同様に吸器誘導を促すことができる。吸器形成の際には、吸器毛と呼ばれる根毛状細胞の伸長や、表皮細胞および皮層細胞の膨張、細胞分裂の活発化が確認される。吸器は宿主の細胞を壊しながら宿主根に侵入し、道管を連結させることにより宿主から水や養分を奪う。吸器形成は、独立栄養状態から従属栄養への転換点であり、この時点で寄生生活へのリプログラミングが起こると考えられる。しかし、現時点まで、吸器形成での重要性が報告されている遺伝子は数少なく、吸器形成シグナルの伝達経路は不明のままである。

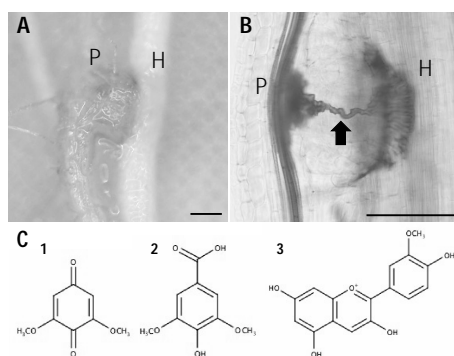


図1 コシオガマ吸器と吸器誘導物質
A, イネに寄生するコシオガマの吸器.
B, 吸器内道管のサフラン染色像。矢印: 道管連結部。P: コシオガマ、H: イネ。
C, 吸器誘導物質。1. DMBQ, 2. シリンガ酸。3. ペオニジン。

これまで、植物の発生や生物間相互作用に関わる重要遺伝子の多くがシロイヌナズナなどのモデル植物を用いた分子遺伝学的解析により明らかになってきた。一方で、モデル植物で観察されない現象については、あまり解析が進んでこなかった。私たちは、寄生植物のモデルとしてコシオガマを使った実験系を確立し、コシオガマの変異体の単離やゲノム解析による遺伝子同定を可能にした。そこで、本研究では、分子遺伝学的な手法を用いた寄生植物の寄生器官形成におけるシグナル伝達経路を明らかにすることを試みた。

2. 研究の目的

本研究では、宿主植物由来のキノンやフラボノイドに応答して寄生植物が寄生器官を形成する際のシグナリングの分子機構の解明を目指す。寄生植物の寄生シグナル伝達に関わる重要因子を単離する。

3. 研究の方法

(1) 変異体のスクリーニング

EMS 処理により変異を導入したコシオガマ M2 世代種子を 10 μ M DMBQ 培地上で 3 週間生育させ、吸器の形成や形態に異常が生じる変異体をスクリーニングした。単離した変異体は次世代種子を集め、再びスクリーニングにかけることにより、結果の再現性を確かめた。さらに野生型親株と掛け合わせるにより、遺伝型を同定した。

(2) 変異体の表現型の解析

上記(1)で得られた変異体の詳細な表現型解析をおこなった。変異体を、宿主に感染

させ、吸器の形状や吸器の数を観察した。さらに、寄生マーカー遺伝子の発現を確認することにより、寄生のどのステージに影響が出ているのかを解析した。

薬剤処理は薬剤と DMBQ を同時にいれた培地を作成し、その培地に植物体を移植することによりおこなった。

オーキシン応答マーカーについては、DR5 プロモーター下に黄色蛍光タンパク質をつなげたコンストラクトを毛状根形質転換法を用いて変異体および野生型コシオガマに形質転換した。遺伝子導入が確認された根について DMBQ を与えて吸器形成を誘導し、マーカー遺伝子の発現を共焦点顕微鏡で観察した。

(3) 変異体の原因遺伝子同定

変異体を親株にかけ合わせ、F2 世代のうち変異体の表現型を持つ個体を選抜した。選抜 F2 個体からゲノム DNA を CTAB 法により抽出し、illumina シーケンサーで 150 bp ペアエンドでゲノムの 30 倍カバレッジ量をシーケンスした。シーケンスで得たリードはクオリティフィルターのおち、野生型ゲノムにマップし、変異体に特異的な一塩基変異を特定し、これランの変異を持つ遺伝子を候補遺伝子とした。候補遺伝子のゲノム領域をバイナリーベクターに導入し、変異体に毛状根形質転換したのちに表現型を確認することによって相補試験をおこなった。表現型を相補した遺伝子を変異体の原因遺伝子として同定した。

4. 研究成果

(1) 吸器形態異常変異体の解析

DMBQ 培地上で吸器を誘導した場合には、野生型コシオガマの吸器の形成は誘導後 2 日ほどで停止する。吸器誘導シグナルが存在するが宿主植物が近傍に存在しないため、吸器形成を停止する機構があると考えられる。本研究では、DMBQ 培地で吸器を誘導した時に吸器の形成が停止せず異常に伸長した形態を示す変異体を 2 系統単離した。この変異体では、吸器の先端細胞の細胞分裂の停止が遅れることが明らかとなった。また、吸器の先端細胞では、オーキシン応答マーカーの発現が野生型より長く継続することから、先端におけるオーキシン合成の継続が細胞分裂を継続させていると考えられた。すなわち、この変異体の原因遺伝子は宿主の有無に応じて吸器の先端細胞の分裂活性を調節する因子であると考えられた。

興味深いことに、得られた変異体では宿主への侵入に異常が生じることが分かった。野生型ではほぼ 100% の吸器が宿主に侵入できるが、2 系統の変異体のうち強い表現型を示す系統では 95% 以上の吸器が宿主へ侵入できず、弱い表現型を示す系統でも宿主への侵入率は 30% 程度に低下した。宿主への侵入に際し、吸器先端部の細胞は侵入細胞へと分化することが知られている。変異体では、侵入細胞への分化が起らず、細胞分裂を継続するため侵入ができないことが明らかとなった。

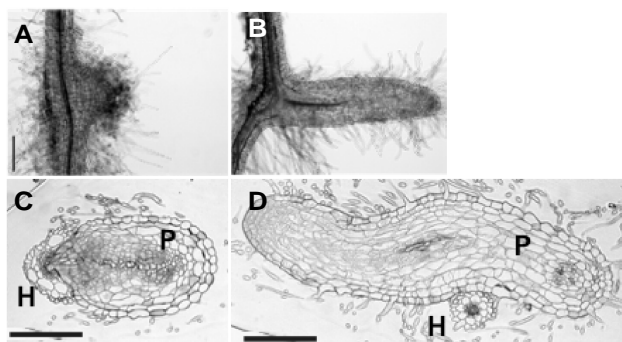


図2 吸器が長くなり宿主に侵入できない変異体 A, B, DMBQ で誘導した吸器の表現型。野生型 (A) *ein2* 変異体 (B)。C, D, 宿主に感染させた際の切片画像。野生型 (C) *ein2* 変異体 (D)。変異体は宿主に侵入せず通り過ぎている。P: コシオガマ、H: 宿主シロイヌナズナ。

(2)原因遺伝子の同定

戻し交雑をした F2 世代の表現型の分離比の解析から、2 系統の変異体はそれぞれ顕性、潜性変異であることが明らかとなった。それぞれの変異体の F2 世代のうち、表現型を示す個体のゲノム DNA を抽出し、次世代シーケンサーで解析した。野生型のゲノムにマップして変異体に特異的な Single Nucleotide Polymorphism(SNPs)を調べることにより、変異体の原因遺伝子を同定した。その結果、顕性変異系統は植物ホルモンの受容体である ETHYLENE RESPONSE 1 (ETR1)を潜性変異系統は ETHYLENE INSENSITIVE 2(EIN2)をコードする遺伝子にアミノ酸置換または終始コドンを生じる変異が生じていることがわかった。EIN2 遺伝子のゲノム領域を変異体に導入すると、表現型が野生型に戻ることから、これらの変異体がエチレンのシグナル伝達系に変異を生じたために、吸器先端細胞の細胞分裂を止めることができず宿主に侵入できないという表現型を示すことが明らかになった。エチレンのシグナル伝達阻害剤を野生型コシオガマに与えると変異体の表現型を再現することができ、エチレンが吸器先端細胞の分裂と分化を制御していることが明らかとなった。これらの結果は、コシオガマをモデル植物として用いた分子遺伝学的なアプローチから寄生に必須な遺伝子を同定できることを示している。

(3) 新たな変異体のスクリーニング

寄生植物の吸器形成に関わる変異体の単離をさらに進めるために、新たに EMS 処理をおこない、変異体の種子プールを作成した。これまでに合計 8 万種子以上の M2 個体を DMBQ またはシリリング酸培地に播種し、吸器形成を観察することで複数の変異系統を単離した。その中で DMBQ やシリリング酸による吸器形成が全く生じない変異体を 1 系統単離した。この変異体は、宿主植物に対しても有意に低い寄生率を示したが、低い割合ながら、吸器を形成できることがわかった。この変異体の原因遺伝子は DMBQ やシリリング酸に特異的な経路に働いており、宿主の根滲出液にはこれらの吸器誘導物質とは異なる誘導物質が含まれている可能性が考えられた。RNAseq 解析を行ったところ、DMBQ に対して発現変動する遺伝子のほとんどは変異体では発現変動しなかったのに対し、宿主の根滲出液に対しては一定の遺伝子発現変動が観察された。現在変異体の戻し交雑を行っており、シーケンス解析による遺伝子の同定を進めている。また、この変異体以外にも吸器を形成しない、または吸器形成数が低下する変異体を複数得ており、表現型の解析を進めている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 12件／うち国際共著 7件／うちオープンアクセス 12件）

1. 著者名 Wakatake Takanori, Ogawa Satoshi, Yoshida Satoko, Shirasu Ken	4. 巻 147
2. 論文標題 An auxin transport network underlies xylem bridge formation between the hemi-parasitic plant <i>Phtheirospermum japonicum</i> and host <i>Arabidopsis</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1242/dev.187781	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Cui Songkui, Kubota Tomoya, Nishiyama Tomoaki, Ishida Juliane K., Shigenobu Shuji, Shibata Tomoko F., Toyoda Atsushi, Hasebe Mitsuyasu, Shirasu Ken, Yoshida Satoko	4. 巻 6
2. 論文標題 Ethylene signaling mediates host invasion by parasitic plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1126/sciadv.abc2385	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Ogawa Satoshi, Wakatake Takanori, Spallek Thomas, Ishida Juliane K, Sano Ryosuke, Kurata Tetsuya, Demura Taku, Yoshida Satoko, Ichihashi Yasunori, Schaller Andreas, Shirasu Ken	4. 巻 -
2. 論文標題 Subtilase activity in intrusive cells mediates haustorium maturation in parasitic plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/plphys/kiaa001	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Masumoto Natsumi, Suzuki Yuki, Cui Songkui, Wakazaki Mayumi, Sato Mayuko, Kumaishi Kie, Shibata Arisa, Furuta Kaori M, Ichihashi Yasunori, Shirasu Ken, Toyooka Kiminori, Sato Yoshinobu, Yoshida Satoko	4. 巻 -
2. 論文標題 Three-dimensional reconstructions of haustoria in two parasitic plant species in the Orobanchaceae	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/plphys/kiab005	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Mutuku J. Musembi, Cui Songkui, Yoshida Satoko, Shirasu Ken	4. 巻 230
2. 論文標題 Orobanchaceae parasite-host interactions	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 46 ~ 59
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.17083	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Mutuku J. Musembi, Cui Songkui, Hori Chiaki, Takeda Yuri, Tobimatsu Yuki, Nakabayashi Ryo, Mori Tetsuya, Saito Kazuki, Demura Taku, Umezawa Toshiaki, Yoshida Satoko, Shirasu Ken	4. 巻 179
2. 論文標題 The Structural Integrity of Lignin Is Crucial for Resistance against Striga hermonthica Parasitism in Rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1796 ~ 1809
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.01133	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Yoshida Satoko, Kim Seungill, Wafula Eric K., Tanskanen Jaakko et al	4. 巻 29
2. 論文標題 Genome Sequence of Striga asiatica Provides Insight into the Evolution of Plant Parasitism	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3041 ~ 3052.e4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.07.086	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Wada, S., Cui, S. and Yoshida, S.	4. 巻 10
2. 論文標題 Reactive Oxygen Species (ROS) Generation is indispensable for haustorium formation of the root parasitic plant Striga hermonthica.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 328
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.00328	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Goyet, V., Wada, S., Cui, S., Wakatake, T., Shirasu, K., Montiel, G., Simier, P. and Yoshida S.	4. 巻 10
2. 論文標題 Haustorium Inducing Factors for Parasitic Orobanchaceae.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 1056
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01056	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Wada, S., Cui, S. and Yoshida, S.	4. 巻 10
2. 論文標題 Reactive Oxygen Species (ROS) Generation is indispensable for haustorium formation of the root parasitic plant <i>Striga hermonthica</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 328
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.00328	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Goyet, V., Wada, S., Cui, S., Wakatake, T., Shirasu, K., Montiel, G., Simier, P. and Yoshida S.	4. 巻 10
2. 論文標題 Haustorium Inducing Factors for Parasitic Orobanchaceae.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 1056
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01056	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Yoshida, S., Kim, S., Wafula, E. K., Tanskanen, J., Kim, Y.-M., Honaas, L., et al.	4. 巻 29
2. 論文標題 Genome wequence of <i>Striga asiatica</i> provides insight into the evolution of plant parasitism.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Curr. Biol.	6. 最初と最後の頁 3041-3052
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.07.086.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計24件（うち招待講演 10件 / うち国際学会 6件）

1. 発表者名 吉田聡子
2. 発表標題 宿主由来シグナルによって制御される寄生植物の器官発生
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Satoko Yoshida
2. 発表標題 Cell-cell interaction between parasitic plants and host plants
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉田聡子
2. 発表標題 モデル寄生植物の解析からみる植物間相互作用
3. 学会等名 植物科学シンポジウム2020（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉田聡子
2. 発表標題 つながる根：寄生植物と宿主植物のフシギな関係
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 相澤みお, Songkui Cui, 古田かおり, 吉田聡子
2. 発表標題 寄生器官を形成しないコシオガマ変異体の解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 川井友裕, 伊藤元巳, 吉田聡子
2. 発表標題 ハマウツボ科寄生植物シオガマギクにおけるアーバスキュラー菌根菌感染条件の探索
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 和田将吾, 清水崇史, ツイソクイ
2. 発表標題 寄生植物ストライガの吸器誘導物質の探索
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Mafrikhul MUttagin; Songkui Cui; Satoko Yoshida
2. 発表標題 Feeding behavior of Golden Apple Snail on rice and subsequent rice defense response
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Lei Xiang, Songkui Cui, Satoko Yoshida
2. 発表標題 Characterization of a root parasitic plant <i>Phtheirospermum japonicum</i> mutant that induces haustoria in the absence of host signal
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 青木夏美, 和田将吾, Songkui Cui, 吉田聡子
2. 発表標題 植物体のDMBQ培養により産生される寄生植物の吸器誘導物質の解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Songkui Cui, Yuri Takeda, Toshiaki Umezawa, Yuki Tobimatsu, Satoko Yoshida
2. 発表標題 Cellular and subcellular localization of haustorium inducing signals in the haustorium of the parasitic plant <i>Striga hermonthica</i>
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 和田将吾, 小堀俊吾, 熊石妃恵, Songkui Cui, 市橋泰範, 吉田聡子
2. 発表標題 寄生植物ストライガの吸器形成における遺伝子発現解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Satoko Yoshida
2. 発表標題 Genetic basis for host and parasitic plant communication
3. 学会等名 The 15th World Congress on Parasitic Plants (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Satoko Yoshida
2. 発表標題 Vascular connection between parasitic plants and host plants
3. 学会等名 Plant Vascular Biology 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Songkui Cui, Tomoya Kubota, Yuko Yoshimura, Ken Shirasu, Satoko Yoshida
2. 発表標題 Ethylene signaling mediates fine-tuning of host infection by parasitic plants
3. 学会等名 Molecular Plant Microbe Interaction (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Satoko Yoshida
2. 発表標題 Signal exchanges between parasitic plants and host plants to establish plant-plant connection
3. 学会等名 JSP2020 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 谷澤美杜里、Songkui Cui、吉田聡子
2. 発表標題 コシオガマにおける花粉を用いた形質転換法の検討
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 和田 将吾, 清水 崇史, Songkui Cui, 峠 隆之, 吉田 聡子
2. 発表標題 寄生植物ストライガの新規吸器誘導物質の探索
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Satoko Yoshida
2. 発表標題 Genetic basis for host and parasitic plant communication
3. 学会等名 The 15th World Congress on Parasitic Plants (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Satoko Yoshida
2. 発表標題 Vascular connection between parasitic plants and host plants
3. 学会等名 Plant Vascular Biology 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Songkui Cui, Tomoya Kubota, Yuko Yoshimura, Ken Shirasu, Satoko Yoshida
2. 発表標題 Ethylene signaling mediates fine-tuning of host infection by parasitic plants
3. 学会等名 Molecular Plant Microbe Interaction (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Satoko Yoshida
2. 発表標題 Signal exchanges between parasitic plants and host plants to establish plant-plant connection
3. 学会等名 JSPP2020 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 谷澤美杜里、Songkui Cui、吉田聡子
2. 発表標題 コシオガマにおける花粉を用いた形質転換法の検討
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 和田 将吾, 清水 崇史, Songkui Cui, 峠 隆之, 吉田 聡子
2. 発表標題 寄生植物ストライガの新規吸器誘導物質の探索
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	ツイ スンクイ (Cui Songkui) (20712532)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
米国	Pennsylvania State University	Virginia University	