

平成22年 6月 1日現在

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2007～ 2009

課題番号：19208001

研究課題名（和文） アブラナ複二倍体種成立機構の解明

研究課題名（英文） Elucidation of speciation process of amphidiploid species in *Brassica*

研究代表者

西尾 剛（NISHIO TAKESHI）

東北大学・大学院農学研究科・教授

研究者番号：30301039

研究成果の概要（和文）：

Brassica 属の複二倍体種の成立機構を解明するため、種間不和合性や雑種胚崩壊に関与する遺伝子の解析や複二倍体種における自家和合性機構の解析等を3研究室の協力により行った。種間不和合性や雑種胚崩壊性の QTL を検出し、関与遺伝子解明のための糸口を見出した。複二倍体種それぞれにおいて S 遺伝子型を複数見出し、それらがいずれも優性側 S ハプロタイプの突然変異により自家和合性になったと推定した。

研究成果の概要（英文）：Cooperative research of three laboratories was performed to elucidate the speciation process of amphidiploid species in genus *Brassica* by investigating genes responsible for interspecific incompatibility and breakdown of hybrid embryos and mechanisms of self-compatibility. We identified QTLs of the strengths of interspecific incompatibility and embryo breakdown, which are clues to identification of the genes. Several S genotypes were found in three amphidiploid species, and mutations of dominant S haplotypes were considered to be the cause of self-compatibility.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	16,100,000	4,830,000	20,930,000
2008年度	11,000,000	3,300,000	14,300,000
2009年度	11,000,000	3,300,000	14,300,000
年度			
年度			
総計	38,100,000	11,430,000	49,530,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農学・育種学

キーワード：種間不和合性、雑種胚崩壊、自家不和合性、ゲノム再配列、遺伝子発現制御

1. 研究開始当初の背景

セイヨウナタネ (*Brassica napus*) は AC ゲノム、カラシナ (*Brassica juncea*) は AB ゲノムを持つ複二倍体種であり、A ゲノムを持つ *B. rapa*、B ゲノムを持つ *B. nigra*、C ゲノムを持つ *B. oleracea*、BC ゲノムを持つ *B. carinata*

とともに三角形の関係となる。日本で解明されたこの関係はUの三角形として世界的に知られている。しかし、これら複二倍体種の成立機構については、多くの疑問が存在する。基本ゲノム種はいずれも自家不和合性を示し、人為合成複二倍体も自家不和合であるが、

複二倍体種はなぜ全て自家和合性であるか、基本ゲノム種間には種間不和合性による不受精、受精後の雑種胚崩壊のような生殖的隔離が存在するが、種成立時にはどのようにこの問題が克服できたか、複二倍体種は単一個体に由来するか複数回独立して起こった雑種形成によるものか、複二倍体におけるゲノムの再配列の機構や異種ゲノムのオルソログ間の優劣性がどのように決定されるかなど、多くの興味深い問題がある。

アブラナ類では自家不和合性遺伝子の解明が進んでおり、柱頭と花粉の自己認識分子の遺伝子がアブラナ類で最初に明らかにされた。研究代表者らは、*B. napus* のある品種の自家和合性機構を解析してきたが、他の *S* 遺伝子型も見出しており、すべてが同様の機構により自家和合性となっているかどうかは不明である。*B. juncea* や *B. carinata* の *S* 遺伝子型も複数見出している。種間不和合性は多くの植物種が持つ普遍的な特性であるが、これは自家不和合性と類似した現象で、自家不和合性の機構解明が進んだことによって、種間不和合性の機構解明の可能性が高まってきた。雑種胚崩壊に関わる遺伝子はこれまであまり研究がなされていないが、研究分担者は、長年のアブラナ科作物を用いた研究により、その種・属間雑種の作成効率の系統間差を明らかにしてきた。*Brassica* 属とその近縁植物は、交配が容易な上、生殖機構の研究が進んでおり、かつシロイヌナズナのゲノム情報を活用できる点で優れた研究材料である。

2. 研究の目的

本研究では、*Brassica* 属の複二倍体種の成立機構を明らかにするため、(1)種間不和合性遺伝子の解析、(2)雑種胚崩壊に関与する遺伝子の解析、(3)種・属間雑種形成能の遺伝分析、(4)染色体倍加過程の解析、(5)複二倍体種における自家和合性機構の解明、(6)ゲノムのシンテニーと複二倍体ゲノムの安定性の解析を、これまでアブラナ類の遺伝育種学的研究を永年行ってきた東北大学、岩手大学、宇都宮大学の3研究室が、材料や研究手法等を共有しながら、協力して進める。

3. 研究の方法

(1)種間不和合性遺伝子の解明のため、*B. rapa* の *B. oleracea* に対する種間不和合性の強度に関わる QTL を *B. rapa* の F₂ の2集団を用いて解析し、QTL 領域における遺伝子をシロイヌナズナゲノムとのシンテニー解析で推定した。
(2)雑種胚崩壊に関与する遺伝子の解析では、雑種胚崩壊時に特異的に発現レベルが変化する遺伝子の解析により、種間雑種の雑種胚崩壊や種間雑種形成能に関わる遺伝子の解明を図る。

(3)種・属間雑種形成能の遺伝分析では、*B. rapa* とダイコン (*Raphanus sativus*) の属間雑種が胚培養なしに得られる組合せがあり、属間雑種が得やすい *B. rapa* 品種と得にくい品種との F₂ を用いて QTL 解析を行った。

(4)染色体倍加過程の解析では、*B. rapa* とダイコン (*R. sativus*) の属間雑種の後代における倍数性を調査した。

(5)複二倍体種における自家和合性機構の解明のため、*B. napus* (AC ゲノム種) の他の系統の自家和合性がこれまで明らかにしてきたものと同様に優性 *S* ハプロタイプにおける変異によるものかどうかを解析すると共に、これまで明らかにしてきた自家和合性機構を形質転換体を作成して証明しようとした。

(6)ゲノムのシンテニーと複二倍体ゲノムの安定性の解析では、DNA マーカーの作成やシンテニー解析を協力して進めた。

4. 研究成果

(1)種間不和合性遺伝子の解析

B. oleracea の花粉は *B. rapa* の柱頭上では発芽せず、受精できないが、自家不和合性と同様に蕾受粉により受精させることが出来る。このような種間不和合性は、柱頭側の *B. rapa* の系統によって異なり、強い不和合性を示すものと不和合性を示さないものがある (Figure 1)。自家和合性の Yellow sarson は、種間不和合性も示さない。種間不和合性を持つコマツナ品種との F₂ を作成し、種間不和合性強度を6段階で評価し、Yellow sarson とコマツナ品種間の多型を検出できる SNP マーカーを作成して QTL 解析を行ったところ、効果の弱い3つの QTL が検出できた。Yellow sarson が自家和合性の原因となっている *S* 遺伝子座や *M* 遺伝子座には QTL が検出されず、種間不和合性は自家和合性とは異なる遺伝子により制御されていることが示唆された。



Figure 1. Pollen tube behavior in the stigmas after interspecific pollination between *B. rapa* x *B. oleracea*. *B. oleracea* pollen tubes in a stigma of an open flower of 'Osome P11' (A), in a stigma of an open flower of 'Yellow sarson' (B), in a stigma of a bud two days before anthesis of 'Osome P11' (C).

種間不和合性強度の差がより明確な両親 (STS32 自殖系統とはるさかり倍加半数体系統) 間の F₂ を使い、新たに両親間の SNP を検出するマーカーを作成して QTL 解析を行ったところ、Yellow sarson とコマツナの F₂ で検出された QTL とは異なる位置に5つの QTL が検出され、第2連鎖群の QTL が最も効果が大きかった。第2連鎖群の QTL は、戻し交雑集団を用いた再度の QTL 解析でも検

出された。この領域は、シロイヌナズナの第5染色体とシンテニーがあり、シロイヌナズナのその領域には、柱頭で特異的に発現するレセプターキナーゼ遺伝子が座乗していた。

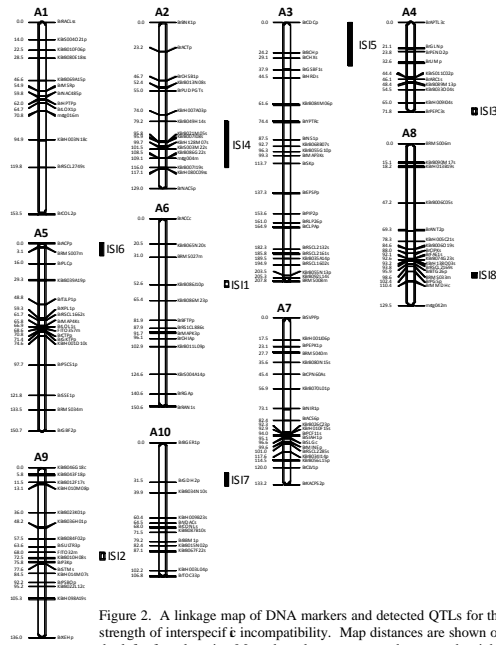


Figure 2. A linkage map of DNA markers and detected QTLs for the strength of interspecific incompatibility. Map distances are shown on the left of markers in cM, and marker names are shown on the right. White bars indicate QTLs detected in F_2 between 'OsomeP11' x 'Yellow sarson', and black bars indicate QTLs detected in F_2 between 'STS32' x 'Hatusakari P04'.

(2) 雑種胚崩壊に関与する遺伝子の解析

B. napus は *B. oleracea* と *B. rapa* 間の自然交雑によって生じた複二倍種である。*B. napus* とその両親種との間で交雑を行うと、*B. rapa* との間では容易に雑種が得られるのに対し、*B. oleracea* との間ではほとんど雑種が得られないことを多くの交雑実験から確認した。しかし、その機構についてはほとんど解明されていない。受精後の胚珠の組織学的観察から *B. rapa* との交雑においては *B. napus* の自殖とほとんど同じ発達過程を示したが、*B. oleracea* との交雑においては受粉後10日目から胚発達の遅延が見られ球状胚の段階で発達は停止した。また、本来退化するはずの胚乳細胞の退化が見られなかった。そこで、*B. rapa* と *B. oleracea* を交配した受粉後8-10日目の胚珠から mRNA を単離し、suppression subtractive hybridization 法によりそれぞれの雑種胚珠に特異的な遺伝子群の単離を行った。その結果、*B. napus* x *B. rapa* 及び *B. napus* x *B. oleracea* のそれぞれの雑種胚珠に特異的な217および202のESTsを同定することができた。これらのESTsについて相同性検索を行ったところ、前者の組合せから単離されたESTsのうち23.0%は新規なものであった。相同性を示したESTの機能推定を行い、15.9%が hydrolase activity、14.9%が other enzyme activity であった。一方、後者の組合せから単離されたESTのうち19.3%は新規な

ものであり、14.7%が unknown function、14.1%が other enzyme activity であった。

(3) 種・属間雑種形成能の遺伝分析

種・属間で交雑を行うと、たとえ受精できても、雑種胚が正常に発達せず、雑種胚崩壊が起こる (Figure 3)。宇都宮大学では、これまでにダイコンとの交雑で雑種が得やすい *B. rapa* の系統のスクリーニングを行い、聖護院カブを母親にすると胚培養を行わなくても属間雑種が得られることを明らかにしてきた。聖護院カブと属間雑種が得難いチーフハクサイとの F_2 において雑種形成能を調査したところ、交配花あたりの雑種種子数は連続的に分布し、量的形質であることが分かった。

聖護院カブとチーフハクサイの間の SNP を検出するマーカーを作成して QTL 解析を行ったところ、5ヶ所に QTL が検出され、そのうち第10染色体の QTL が最も効果が大きかった。この領域もシロイヌナズナの第5染色体とシンテニーが見られた (Table 1)。

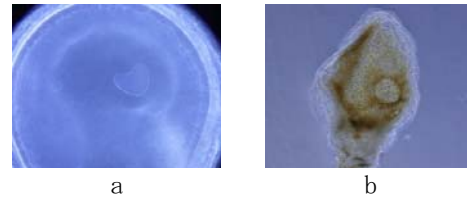


Figure 3. Development of embryos after intergeneric fertilization between *B. rapa* and *R. sativus*. a: a growing hybrid embryo, b: break down of a hybrid embryo.

Table 1 QTLs for the number of hybrid seeds per pollinated flowers

Linkage groups	QTL regions	LOD scores	Additive effect	Explained phenotypic variance
1	Brs5-2d - CL3279	2.6	0.16	8.9
2	CL3015 - CL3703	2.72	-0.16	7.3
3	CL965 - CL6489	3.77	-0.2	6.9
5	CL1200 - CL5694	2.6	0.17	6
10	Bn52 - F10	8.3	-0.33	17.4

(4) 染色体倍加過程の解析

開花まで生存した F_1 雑種集団 97 系統 2,537 個体のうち、花粉稔性が高く、多くの結莢がみられた個体が5系統から合計7個体得られた。これらの体細胞染色体数は6個体が $2n=38$ であり、1個体が $2n=29$ であった。花の大きさ、花粉稔性 (前者が $85.7 \pm 13.4\%$ 、後者は未調査)、種子稔性 (前者が莢あたり 0.20 ± 0.45 粒、後者が 0.05 粒) から、前者はゲノム構成 AARR の複二倍体であり、後者は AAR の二基三倍体であることが明らかになった。これらのことから、開花に至った F_1 雑種集団 2,537 個体中、自然倍加個体の

発生は0.28%であった。一方、自然倍加の発生と高雑種形成能を示す個体との関係はみられなかった。

(5) 複二倍体種における自家和合性機構の解明

自家和合性の *B. napus* の *S* ハプロタイプを7種類見出した。主要なセイヨウナタネの品種 Westar は、*B. rapa* の *S-47* と類似する *S* ハプロタイプと *B. oleracea* の *S-15* と類似する *S* ハプロタイプを持っており、その自家和合性は *S-47* と類似する *S* ハプロタイプと連鎖していた。Westar の雌蕊は *B. rapa* の *S-47* ホモ個体の花粉に対し不和合性を示したが、逆交配では和合性を示した。*S-47* と類似する *S* ハプロタイプの *SP11* 遺伝子は、プロモーター領域に3.6kbの挿入があり、発現していなかった (Figure 4. 5)。 *S-15* と類似する *S* ハプロタイプの *SP11* 遺伝子は、3.2kb にわたって *B. oleracea* の *S-15* と100%の相同性を示したが、遺伝子は発現していなかった。*B. rapa* の *S-47* は、*B. oleracea* の *S-15* と類似する *B. rapa* の *S-60* に対して花粉側で優性を示すため、3.6kbの挿入により発現しなくなった *S-47* 類似 *SP11* 遺伝子が *S-15* 類似 *SP11* 遺伝子の発現を抑制したことにより自家和合性になったものと推定した。

Westar に *B. rapa* の *S-47* の *SP11* 遺伝子を導入した形質転換体を3個体作成したところ、全ての個体が自家不和合性を示した。自殖後代で導入遺伝子を持つ個体も全て自家不和合性を示したことから、上記仮説が証明できた。

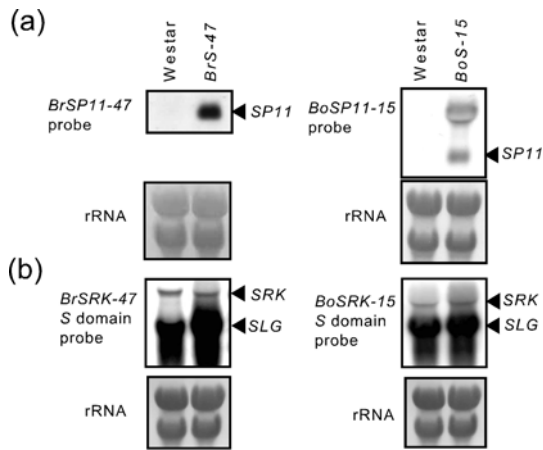


Figure 4. Northern blot analysis of *SP11* and *SRK* in 'Westar' and homozygotes of *BrS-47* in *B. rapa* and *BoS-15* in *B. oleracea*. (A) Total RNAs isolated from the anthers of 'Westar' and the homozygotes of *BrS-47* and *BoS-15* were electrophoresed and probed with the *BrSP11-47* and *BoSP11-15* cDNA clones. The anthers of *BrS-47* and *BoS-15* were used as positive controls. Signals of both *BnSP11-1* and *BnSP11-6* were not detected in 'Westar'. An equal loading of each sample was confirmed by staining rRNA with methylene blue. (B) Total RNAs isolated from the stigmas of 'Westar' and the homozygotes of *BrS-47* and *BoS-15* were electrophoresed and probed with the *S* domain of *BrSRK-47* and *BoSRK-15*. Upper signals show *SRK* and lower signals show *SLG*.

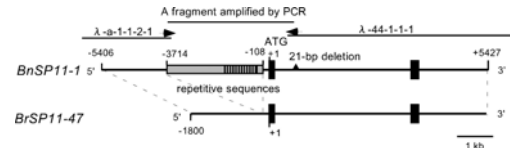


Figure 5. Comparison of gene structures of *BnSP11-1* and *BrSP11-47*. Black boxes indicate exons, and the gray box in *BnSP11-1* indicates the insertion DNA in the promoter region. The position of the translation initiation site is numbered +1. The vertical stripes in the gray box represent repetitive sequences of *Bam*HI and *Mbo*I sites. Arrows show primer pairs for LA-PCR.

B. napus 品種 Bronowski は、*B. rapa* の *S-21* と類似の *S* ハプロタイプと *B. oleracea* の *S-15* と類似の *S* ハプロタイプを持つが、*S-21* と類似の *S* ハプロタイプの *SRK* 遺伝子に1塩基と5塩基の欠失があり、フレームシフトにより不完全な *S*-レセプターキナーゼが生じ、自家和合性となると推定された。*B. napus* の N344 の系統は、*B. rapa* の *S-8* と類似の *S* ハプロタイプと *B. oleracea* の *S-15* と類似の *S* ハプロタイプを持つが、*S-8* と類似の *S* ハプロタイプの *SRK* 遺伝子に7塩基の欠失が検出された。他の *S* ハプロタイプも同様に *SP11* あるいは *SRK* 遺伝子に機能欠損型の突然変異があるものと推察された。

B. napus はいくつかの *S* ハプロタイプを持ち、それぞれ機能欠損型の突然変異があることから、*B. napus* が生じた *B. rapa* と *B. oleracea* 祖先種の種間交雑は独立して複数回起こり、自家和合変異を持つ個体のみからそれぞれ種が成立したものと推測される (Figure 6)。

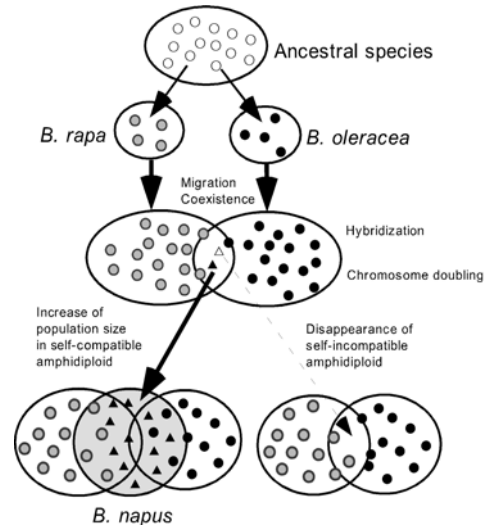


Figure 6. A model of evolution of *S* haplotypes in *B. napus*.

B. juncea では3種類の *S* ハプロタイプが見出された。その内の1つは *B. rapa* の *S-29* と類似した。*S-29* 様ハプロタイプを持つ個体の雌蕊は、*B. rapa* の *S-29* ホモ個体の花粉に対し不和合性を示したが逆交配は和合性であ

った。S-29 様ハプロタイプの SP11 遺伝子の発現は検出されなかった。B. carinata では 5 種類の S ハプロタイプを検出した。その内の 3 つは B. oleracea の S-2b, S-7, S-15 と類似した。他の 2 つは、B. nigra の S-1, S-2 と類似した。分析した B. carinata 11 系統中 10 系統が B. oleracea の S-7 と類似する S ハプロタイプを持っていたが、この S ハプロタイプでは SP11 と SRK 遺伝子が欠失していることが示唆された。S-2b や S-15 と類似した S ハプロタイプを持つ系統の雌蕊は、S-2b ホモ個体や S-15 ホモ個体の花粉に対し不和合性を示したが逆交配は和合性であった。

(6) ゲノムのシンテニーと複二倍体ゲノムの安定性の解析

B. rapa の多数の DNA マーカーを作成し連鎖解析を行った。Yellow sarson とコマツナ品種との F₂ を用いたマッピングでは 230 マーカー、STS32 自殖系統とはるさかり倍加半数体系統間の F₂ では 158 マーカー、聖護院カブとチーフハクサイの間の F₂ では 166 マーカーの連鎖地図を構築した。重複するマーカーもあるため、これらを統合すると、約 400 マーカーの連鎖地図となった。これらのマーカーの大部分は遺伝子領域であるため、シロイヌナズナのオルソログ遺伝子を推定できる。それらのマップを比較することで、ゲノムのシンテニーを解析したところ、シロイヌナズナゲノムの B. rapa での重複と複雑な再配列が起こっていることが分かった。ダイコンと B. rapa ゲノムの間でも、複雑なシンテニーの関係が見られた(Figure 7)。

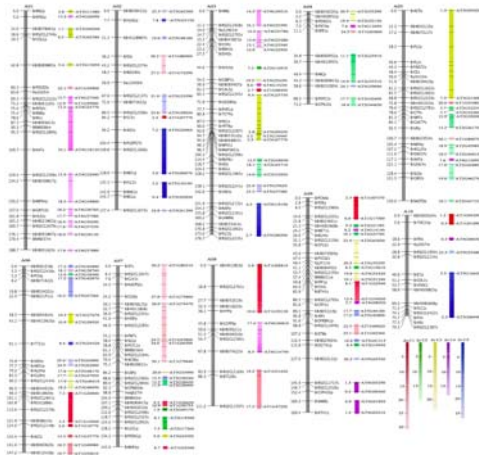


Figure 7. Linkage map of *B. rapa* with comparative maps of *A. thaliana*. Loci tested for homology with *A. thaliana* using BLAST are shown to the right of the *B. rapa* linkage groups as colored vertical bars, which represent different chromosomes of *A. thaliana*.

B. oleracea でも約 200 の SNP マーカーを作成し、100 マーカーで連鎖地図を構築したが、B. napus 等の複二倍体種とのシンテニー解析を行うにはまだ十分なマーカー数を得るこ

とが出来なかった。

以上のような一連の研究により、アブラナ複二倍体種の成立機構として、以下のような経過が考えられる。B. rapa, B. oleracea, B. nigra の二倍体種が地理的隔離等により種分化後、これらの種が共存するようになり、種間雑種が生じた。これら種間では、種間不和合性による不受精や受精後の雑種胚崩壊等により、雑種が得られることはごく希であるが、雑種が生じやすい組合せもあった。雑種は不稔であるが、成長点での染色体倍加が低率ながら起こり、複二倍体個体が生じた。複二倍体個体は一般に自家不和合であるが、優性側 S ハプロタイプに突然変異が起こった個体との間の交雑で生じた複二倍体個体は自家和合性となり、集団内で生存し続けた。このような複二倍体化は、何度も起こり、それらが異なる S ハプロタイプを持つ品種の元になった。複二倍体化の後のゲノムの再配列や安定化の過程は、DNA マーカーが不十分なため、明確な結果を得ていないが、DNA マーカーの作成は引き続き行っており、今後この研究を行う予定である。

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 15 件)

- ① Shiokai S, Shirasawa K, Sato Y, Nishio T: Improvement of the dot-blot-SNP technique for efficient and cost-effective genotyping. Mol. Breed. 25, 179-186, 2010, 査読有
- ② Takuno S, Oikawa E, Kitashiba H, Nishio T: Assessment of genetic diversity of accessions in Brassicaceae genetic resources by frequency distribution analysis of S haplotypes. Theor. Appl. Genet. 120, 1129-1138, 2010, 査読有
- ③ Udagawa H, Ishimaru Y, Li F, Sato Y, Kitashiba H, Nishio T: Genetic analysis of interspecific incompatibility in *Brassica rapa*. Theor. Appl. Genet. 印刷中, 2010, 査読有
- ④ Oikawa E, Takuno S, Izumita A, Sakamoto K, Hanzawa H, Kitashiba H, Nishio T: Simple and efficient methods for S genotyping and S screening in genus *Brassica* by dot-blot analysis. Mol. Breed. 印刷中, 2010, 査読有
- ⑤ Shiokai S, Kitashiba H, Nishio T: Prediction of the optimum hybridization conditions of dot-blot-SNP analysis using estimated melting temperature of oligonucleotide probes. Plant Cell Rep. 印刷中, 2010, 査読有
- ⑥ Li F, Kitashiba H, Inaba K, Nishio T: A *Brassica rapa* linkage map of EST-based SNP markers for identification of candidate genes controlling flowering time and leaf

morphological traits. DNA Res. 16, 311-323, 2009, 査読有

⑦Shiokai S, Kitashiba H, Shirasawa K, Nagano K, Nishio T: Leaf-punch method to prepare a large number of PCR templates from plants for SNP analysis. Mol. Breed. 23, 329-336, 2009, 査読有

⑧Akaba M, Kaneko Y, Ito Y, Nakata Y, Bang BW, Matsuzawa Y: Production and characterization of *Brassica napus-Raphanus sativus* monosomic addition lines mediated by the synthetic amphidiploids "*Raphanobrassica*". Breed. Sci. 59, 109-118, 2009, 査読有

⑨Akaba M, Kaneko Y, Hatakeyama K, Ishida M, Bang BW, Matsuzawa Y: Identification and evaluation of clubroot resistance of radish chromosome using a *Brassica napus-Raphanus sativus* monosomic addition line. Breed. Sci. 59, 203-206, 2009, 査読有

⑩ Takuno S, Nishio T, Satta Y, Innan H: Preservation of a pseudogene by gene conversion and diversifying selection. Genetics 180: 517-531, 2008, 査読有

⑪Fujimoto R, Sasaki T, Inoue H, Nishio T: Hypomethylation and transcriptional reactivation of retrotransposon-like sequences in *ddm1* transgenic plants of *Brassica rapa*. Plant Mol. Biol. 66: 463-473, 2008, 査読有

⑫Fujimoto R, Takuno S, Sasaki T, Nishio T: The pattern of amplification and differentiation of *Ty1-copia* and *Ty3-gypsy* retrotransposons in Brassicaceae species. Genes Genet. Syst. 83: 13-22, 2008, 査読有

⑬Takahata Y, Konno N, Hinata K: Genotypic variation for floral characters in *Brassica* and allied genera with special reference to breeding system. Breed. Sci. 58, 385-392, 2008 査読有

⑭Takuno S, Fujimoto R, Sugimura T, Sato K, Okamoto S, Zhang S-L, Nishio T: Effects of recombination on the hitchhiking diversity in *Brassica* self-incompatibility locus complex. Genetics 177: 949-958, 2007, 査読有

⑮Okamoto S, Odashima M, Fujimoto R, Sato Y, Kitashiba H, Nishio T: Self-compatibility in *Brassica napus* is caused by independent mutations in *S*-locus genes. Plant J. 50: 391-400, 2007, 査読有

[学会発表] (計 17 件)

① 殿崎薫・道場和也・北柴大泰・房相佑・金子幸雄・西尾剛: *Brassica rapa* と *Raphanus sativus* の属間交雑における雑種胚崩壊性の QTL 解析 日本育種学会 2010 年 3 月 27 日、京都大学
他 16 件

[図書] (計 4 件)

①Kitashiba H, Nishio T: Self-incompatibility in Brassicaceae species. In "Biology and breeding of crucifers" Ed. By Gupta SK Taylor & Francis Group, LLC pp99-112, 2009, 査読無

②Takahata Y: Floral variation in the subtribe Brassicinae with special reference to pollination strategies and pollen-ovule ratios. In "Biology and breeding of crucifers" Ed. By Gupta SK Taylor & Francis Group, LLC pp69-78, 2009, 査読無

③Kaneko Y, Bang S-W, Matsuzawa Y: Distant hybridization. In "Biology and breeding of crucifers" Ed. By Gupta SK Taylor & Francis Group, LLC pp207-248, 2009, 査読無

④Fujimoto R, Nishio T: Self-incompatibility. Adv. Bot. Res. 45, pp140-155, 2007, 査読無

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

6. 研究組織

(1) 研究代表者

西尾 剛 (NISHIO TAKESHI)

東北大学・大学院農学研究科・教授

研究者番号: 3 0 3 0 1 0 3 9

(2) 研究分担者

北柴 大泰 (KITASHIBA HIROYASU)

東北大学・大学院農学研究科・准教授

研究者番号: 8 0 4 3 1 5 4 2

高畑 義人 (TAKAHATA YOSHIHITO)

岩手大学・農学部・教授

研究者番号: 1 0 1 3 3 8 9 4

横井 修司 (YOKOI SHUJI)

岩手大学・農学部・准教授

研究者番号: 8 0 3 4 6 3 1 1

金子 幸雄 (KANEKO YUKIO)

宇都宮大学・農学部・教授

研究者番号: 4 0 2 4 1 8 4 8