

令和 5 年 6 月 16 日現在

機関番号：82111

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K06084

研究課題名(和文)アズキノメイガの核ゲノム中に取り込まれたオス特異的致死を誘導する新奇因子の解析

研究課題名(英文) Analysis of a Novel Factor Inducing Male-Specific Lethality Incorporated within the Genome of *Ostrinia scapularis*

研究代表者

杉本 貴史 (Sugimoto, Takafumi)

国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・生物機能利用研究部門・契約研究員

研究者番号：20726707

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：チョウ目昆虫アズキノメイガの野外個体群から、性比がメスに大きく偏る性比異常系統(SR系統)を獲得した。この系統では、性比をメスに偏らせる因子sex-ratio distorting element (SR因子)を保持していることが推定され、RNA-seq解析により、SR因子候補として取得することに成功した。本申請課題の結果、このSR因子は、常染色体もしくはZ染色体に座乗すると推定される複数のレトロトランスポゾン様配列である可能性が強まった。これらの配列は一樣にほぼ共通するシーケンス配列を有し、長い繰り返し配列に挟まれた4000bp程度のレトロトランスポゾンと推定された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

レトロトランスポゾンに代表される転移因子は、性決定機構の進化に重要な役割を果たすと推定されてきた。本申請課題では、世界で初めて、昆虫の性をメスに変化させるレトロトランスポゾンと考えられる配列が、当初想定されたW染色体ではなく、常染色体やZ染色体のような組換えが生じる染色体に座乗すると推定される結果を得た。本成果は、性決定機構の進化の貴重な途中経過の観察に成功した事例と考えられる。また、性決定機構の進化について、新規に生じた性決定因子が旧来の性決定遺伝子に単純に置き換わるわけではなく、当初は協働しつつ次第に旧因子の役割を吸収していくという、新しい仮説を提示する重要な発見と位置付けられる。

研究成果の概要(英文)：We have obtained a sex-ratio distorted lineage (SR lineage) with a significant female bias from the wild population of the Azuki bean borer moth (*Ostrinia scapularis*). This SR lineage is suggested to carry a sex-ratio distorting element (SR element) that influences the skewed female-biased sex ratio through maternal inheritance. Through NGS analysis, we successfully obtained nucleotide sequence data that represents candidates for the SR element. The analysis conducted in this research indicates that the SR element is a retrotransposon-like sequence and is likely present in multiple copies on either autosomes or the Z chromosome. These sequences exhibit nearly identical sequence patterns and have a length of approximately 4000 base pairs, surrounded by long repetitive sequences.

研究分野：応用昆虫学

キーワード：生殖操作 アズキノメイガ レトロトランスポゾン 転移因子 オス殺し 性決定

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

雌雄で数が異なる性染色体は、性決定遺伝子を内包することが多く、オスヘテロの生物種で“メス=XX、オス=XY”、メスヘテロで“メス=ZW、オス=ZZ”と表記される。性特異的なY染色体及びW染色体は、組み換えによる修復が働かないため、繰り返し配列や転移因子の増殖・侵略に対して無防備である。そのため、性決定遺伝子の栄枯盛衰に伴ってダイナミックに進化し、しばしば染色体単位での再編や置換が生じる (Kondo et al. *Sex Dev*, 2009)。

チョウ目昆虫アズキノメイガ *Ostrinia scapularis* (性染色体型: メス=ZW、オス=ZZ) では、メス化誘導因子を持った共生細菌ボルバキアによって性決定機能が代替された結果、W染色体上にある本来の性決定遺伝子が機能喪失した例が報告される (Sugimoto & Ishikawa, *Biol Lett*, 2012)。このボルバキア感染母系において、本来オスであるZZ型はメスに性決定される。一方、ボルバキアを除菌した場合、W染色体がメス化遺伝子を喪失しているためZW型がオスに性決定される。これは、ボルバキアが持つメス化誘導因子とW染色体上にある性決定遺伝子の競合であるゲノムコンフリクトの結果、ボルバキアが自身の感染維持に有利な特性を進化させた事例と位置づけられる。

我々は、アズキノメイガの野外個体群から、性比がメスに大きく偏る性比異常系統 (SR 系統) を獲得した。この系統では、性染色体型ZZのオスにおいて性転換 (メス化) を通じた致死が誘導され、その結果として性比がメスに偏る。一方、生存オスではメス化の誘導は起こらない。これは、SR 系統が、不完全に母系遺伝し性比をメスに偏らせる因子 sex-ratio distorting element (SR 因子) を保持していることを示している。

そこで、研究を開始するにあたって、SR 因子の探索を目的としたRNA-seq 解析を行い、SR 系統のみで高発現を示す因子を見出すことに成功した (表1)。中でもDN40668は突出した高発現を示した。ゲノムPCR解析の結果、DN40668はSR 系統独自の因子で、メス親から娘へ伝達し、稀に

表1. NGS解析によるSR因子候補のリスト

| Gene id               | Length (bp) | Description                                     | control (FPKM) | SRW-1 (FPKM) | SRW-2 (FPKM) | SRW-3 (FPKM) |
|-----------------------|-------------|---|----------------|--------------|--------------|--------------|
| TRINITY_DN40668_c3_g5 | 310         | Retrovirus-related Pol polyprotein              | 0              | 1475.62      | 1116.55      | 1520.59      |
| TRINITY_DN30589_c4_g4 | 226         | No hit  | 0              | 98.46        | 428.37       | 304.95       |
| TRINITY_DN29715_c0_g1 | 398         | Juvenile hormone esterase                       | 0              | 268.29       | 101.14       | 345.4        |
| TRINITY_DN30755_c4_g3 | 484         | Takeout/Juvenile hormone binding-like protein   | 0              | 23.38        | 270.71       | 11.41        |
| TRINITY_DN29715_c0_g1 | 356         | Juvenile hormone esterase                       | 0              | 67.69        | 191.38       | 19.71        |
| TRINITY_DN35471_c3_g6 | 358         | No hit  | 0              | 93.53        | 51.56        | 109.95       |
| TRINITY_DN37949_c1_g3 | 217         | Juvenile hormone esterase 1 precursor           | 0              | 55.38        | 37.68        | 146.25       |
| TRINITY_DN30975_c1_g1 | 549         | Cyclin-dependent kinase inhibitor 1C-like       | 0              | 84.92        | 131.88       | 19.71        |
| TRINITY_DN34886_c0_g1 | 922         | Androgen-dependent TFPI-regulating protein-like | 0              | 103.38       | 14.87        | 106.83       |
| TRINITY_DN31700_c4_g1 | 1470        | Juvenile hormone acid O-methyltransferase       | 0              | 16           | 137.83       | 60.16        |
| TRINITY_DN32842_c2_g1 | 1377        | Putative beta-carotene-binding protein          | 0              | 35.69        | 120.98       | 28           |

生じる生存オスへは伝わらないことがわかった。このような遺伝形式を示すと推定される因子としては、細胞質中に含まれる因子 (ミトコンドリアや共生細菌など) と、核ゲノム中の母系遺伝する染色体 (W 染色や B 染色体) が候補として考えられる。B 染色体は、核ゲノム内にある第三の染色体であり、しばしば、自身の伝播に有利となるような性比や減数分裂を歪める利己的な因子としてゲノムコンフリクトを誘導し、染色体進化をドライブすることで知られる (Werren, *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011)。このような理由から、DN40668をSR 因子と仮定した場合、次世代のオスを殺す効果としては、RNA やゲノム刷り込みのような母性効果 (母性効果仮説) と、SR 因子が次世代のオスに伝達した際にオス殺しが誘導される可能性 (外来因子仮説、および、接合体仮説) が考えられる。

### 2. 研究の目的

性決定遺伝子の変化・重複は進化の過程でしばしば起こる (Herpin & Schartl, *EMBO J*, 16: 1260-1274, 2015)。中でも、メスヘテロのZW/ZZ型の性染色体構成を持つ種では、W染色体は組換えが起こらないため、外来因子の影響を受けやすく、偶発的に生じたメス化遺伝子が含まれる領域が neo-W 染色体として旧来のW染色体にしばしば置き換わると想定される。

本研究では、新規に発見された未知のSR 系統におけるSR 因子の性状解析を通じて、メスヘテロ型の性染色体システムを持つ生物にとって性決定システム進化の根本にあると考えられる、メス化遺伝子の獲得と定着の起源に迫ることを目指す。

具体的には、アズキノメイガSR 系統で独自に進化したSR 因子の配列・構造を明らかにし、その因子の詳細や起源に迫る、SR 因子が座乗するゲノム及びその周辺配列を調べることで、SR 因子が含まれる因子を特定し、その取り込み機構の解明を目指す。

### 3. 研究の方法

#### 3-1 供試昆虫

SR 因子の候補となるDN40668は千葉県松戸市から採取したアズキノメイガから得られたが、より精度の高いスクリーニングおよび解析を行うために、茨城県つくば市から新たにSR 系統を採取し、松戸系統由来のDN40668とつくば市系統のゲノムの比較解析に用いた。

#### 3-2 DN40668の発現状況や配列の遺伝様式のPCRによる調査の試み

SR 系統において、DN40668 遺伝子が発現する遺伝子として機能しているか、そして、次世代への伝達様式がどうなっているか、を確認するため、特異的プライマーを設計して、genomic PCR および RT-PCR によって、解析を行なった。

### 3-3 定量PCRによる遺伝子量補償とSR系統におけるオス特異的致死の関係の調査

SR系統におけるオス特異的致死現象は、性転換（遺伝的オスのメス化）を伴うことがわかっているが、ボルバキア感染によるオス殺しでは、この時、Z染色体に座乗する遺伝子の発現量を雌雄間で調整する機構である遺伝子量補償に異常が生じることがわかっている。そこで、SR系統において致死となるオスにおいてZ染色体座乗遺伝子の発現がどうなっているかを、リアルタイム定量PCRによって観察した。

### 3-4 ゲノム解析を通じた、DN40668 遺伝子の全長解析および挿入部位の推定

通常系統のオスおよびSR系統のメスからそれぞれゲノムDNAを抽出し、PacBio Sequel IIe システムを用いて CCS read を作成してシーケンス解析を行うことで、高精度のゲノム配列を決定し、比較解析を通じて DN40668 の全長配列の決定およびゲノム中で挿入されていると想定される部位の大きな解析を行なった。

## 4. 研究成果

### 4-1 RT-PCR およびゲノム PCR 解析を通じた DN40668 の性状調査

DN40668 に特異的なプライマーを設計し、独立に野外から獲得した異なる4つの通常性比を示す通常系統と、3つのSR系統のそれぞれのメスからRNAを抽出し、逆転写反応を経てRT-PCRを行なった結果、DN40668はSR系統のみで発現が示された（**図1a**）。次に、DN40668の遺伝様式を調べるため、上記のサンプルに加えて、SR系統から出現したオス個体を含めてゲノムDNAを抽出し、ゲノムPCRを行なったところ、SR系統から出現するオスにはDN40668が含まれないことが明らかになった（**図1b**）。この結果、DN40668はメス親から娘にのみ伝達し、生存オスには伝達しないことが有力視された。もうひとつの可能性としては、DN40668が遺伝しなかった際にオス個体が健全に発育でき、遺伝した際には致死となるために、今回実験に用いたオスサンプルからはDN40668が検出できなかった可能性も考えられる。しかし、今回は致死となる予定のオスを用いた検証は行っておらず、今後と課題とする。

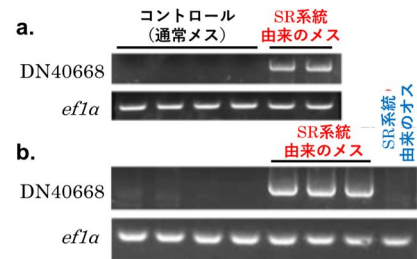


図1. DN40668特異的プライマーを用いたPCRの結果。  
a) ゲノムを鋳型としてPCRを行なった結果。  
b) RNAの逆転写産物を鋳型としてPCRを行なった結果。

### 4-2 SR系統におけるオス特異的致死の背景にある現象の調査

ボルバキア感染によりオス殺しが生じるアズキノメイガでは、遺伝的オスがメス化作用を受け、その結果として遺伝子量補償機構に異常が生じ、それが致死の要因となっている可能性が指摘されている（Sugimoto et al., *Insect Biochem Mol Biol.*, 2015; Fukui et al., *PLoS Pathog.*, 2015）。SR系統におけるオス特異的致死現象が、ボルバキア感染によるオス殺し現象と類似の機構によるものかを検証するため、SR系統および通常系統の後期胚（産卵後5日目）において、各個体の性染色体型（ZW or ZZ）と性決定遺伝子 *Osdsex* の発現型（メス型 or オス型）を詳細に確認した結果、SR系統ではメス型の性決定遺伝子発現を示すZZ型が多く確認された（**図2**）。また、その後、成虫期においてメスの性染色体型をチェックしたところ、全ての個体はZW型であったことから、SR系統では遺伝的オスがメス化を受けているが、メス化されたZZ型オスは致死や発育不全によって成虫になれない、オス特異的致死が起こっていることが再確認された。この時、メス化作用を受けているZZ型オス幼虫とZW型メス幼虫を用いて、Z染色体座乗遺伝子の定量PCRによる発現量解析を行なったところ、致死となるオスではZ染色体座乗遺伝子の発現量が多く遺伝子で有意に高くなっていることがわかった（**図3**）。これらの結果は、ボルバキア感染によるオス殺しの結果と一致するため、DN40668はボルバキアと類似的作用により、アズキノメイガにおいてオス特異的致死現象を誘導している可能性が示された。

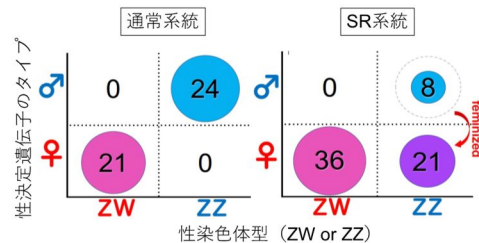


図2. 産卵後5日目において性染色体型と性決定遺伝子 *Osdsex* 発現の雌雄型をチェックした結果

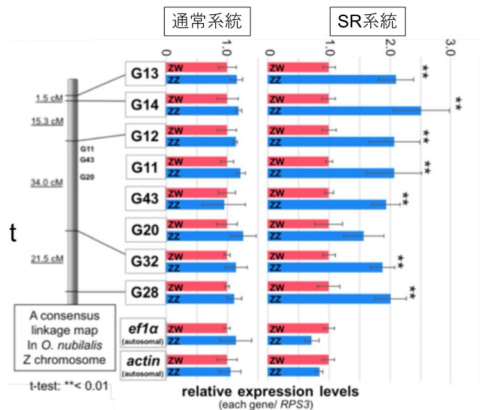


図3. 定量PCRによるZ染色体座乗遺伝子発現のZW(雌)とZZ(雄)間での比較

### 4-3 ゲノム比較を通じた DN40668 の全長配列の決定と、挿入部位の推定

通常系統のオス個体および SR 系統のメス個体からゲノム DNA を抽出し、PacBio Sequel IIe システムを用いて CCS read を作成してシーケンス解析を行い、Hifiasm(ver. 0.16-r375)のデフォルト条件で、1000 塩基以上の HiFi リードをアセンブルした。アセンブルの結果、どちらもスキファールド数 1000 以下の良好なゲノムが得られた。この結果について、BUSCO(ver. 5.4.4\_cv1)を使用して eukaryote をモデルとして、アセンブルされたゲノムの完全性確認を行なった(表 2)。その結果、非常に良好なゲノムが得られた一方で、SR 系統ではスキファールドの重複が多い傾向が見られた。その理由としては、通常系統は性染色体が ZZ 型のオスを用いた一方で、SR 系統では ZW 型のメスを用いたことが背景として考えられる。組換えが起こらない W 染色体は、転移因子の巣窟となっていると考えられており、その結果、大量の繰り返し配列や重複配列によって、アセンブルに大きな影響を与えることがしばしば知られている。

表2. BUSCOによるゲノム解析結果の完全性チェックの結果

| サンプル名  | BUSCOsによる解析結果            |                         |            |         |
|--------|--------------------------|-------------------------|------------|---------|
|        | Complete and single-copy | Complete and duplicated | Fragmented | Missing |
| 通常系統オス | 169                      | 84                      | 2          | 0       |
| SR系統メス | 62                       | 191                     | 2          | 0       |

このゲノム情報から、DN40668 に相当する配列を網羅的に抽出した結果、通常系統では相同性の高い配列は検出されなかった一方、SR 系統ではほぼ完全に保存されている 15 の DN40668 様シーケンスが確認された。このシーケンスは、両端に長い繰り返し配列を有するレトロトランスポゾンと考えられる配列であった。BLAST 検索の結果、BLASTn、tBLASTx とともにデータベース上に高い相同性を示す配列は登録されていなかった。

BUSCO 解析の結果や、シーケンスの周辺配列情報から、DN40668 に相当するトランスポゾン様配列の SR 系統ゲノム上にあるコピー数は実際にはもっと少ない可能性が高いが、複数の DN40668 様配列が非常に高い保存性を保ったまま SR 系統のゲノムにいくつも挿入されていると推定された。この DN40668 様配列の前後のシーケンスを通常系統と比較したところ、いくつかは SR 系統と通常系統で共通性が高かった。これらの結果から、SR 系統では、常染色体 and/or Z 染色体に複数の DN40668 配列を含むレトロトランスポゾンのコピーが座乗していることが有力となった。この DN40668 が座乗しているゲノム領域を含む染色体は、ZW メスに含まれる際には正常に発育できるが、ZZ オスに含まれる場合には致死となると推定されるため、既に、新規 W 染色体 (neo-W) と評価できるかもしれない。また、この時にオス特異的致死が生じる要因としては、研究当初の仮説については、母性効果仮説が完全に否定されたわけではないが、DN40668 を含むレトロトランスポゾンが ZZ オスに伝達されることで生じると想定されることから、接合体仮説が有力となった。しかし、その要因としては当初想定されていた W 染色体や B 染色体ではなく、新規にゲノム上に生じたレトロトランスポゾンを含む常染色体 and/or Z 染色体が想定される点で、非常に重要な知見と位置付けられる。

これまでの知見から、アズキノメイガの W 染色体は、メス化の健全な発育に重要な役割を果たしていることが推定されている (Herran et al., *PNAS Nexus*, 2022)。本研究における結果から、常染色体もしくは Z 染色体上にある DN40668 様レトロトランスポゾン配列が次世代に伝播した際に、W 染色体と共存した際にはメスに分化する一方、W 染色体がない状態ではオス型に分化するが正常な発育はできず致死となるという仮説 (W-トランスポゾン協働説) を提唱する。これは、従来新規に生じた性決定遺伝子を含む neo-W が W に置換するという仮説を否定するものではなく、neo-W の進化当初では完全な機能を持たないため、当初は neo-W と W の両方が必要である状態を経て、徐々に neo-W が W の持つ機能を吸収して置き換わっていくことを想定している。ただし、この W の役割は、neo-W や外的因子によって W が容易に侵略される状況を防ぐために、W 染色体が獲得した防衛策の上に成り立っていると推定される点で留意が必要であろう。

本成果は、レトロトランスポゾンがオスを選択的に殺す、という全く新しい現象の発見基盤として、非常に重要である。一方で、このレトロトランスポゾンの機能解析に遅れが生じており、オス殺し機能の確認には至っていない。今後、機能解析を進めつつ、このレトロトランスポゾンが挿入される部位の特徴や、その周辺における変異蓄積や組み換え効率の変化などの検証を進め、性染色体進化との関係や、ゲノムコンフリクトの実態に迫る解析を行なっていく予定である。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 3件）

|   |                         |
|---|-------------------------|
| 1. 著者名<br>Gazali Achmad, Sugimoto Takafumi N., Hidayanti Ardhiani Kurnia, Tagami Yohsuke  | 4. 巻<br>58              |
| 2. 論文標題<br>Autophagic chemicals effect for male-killing Wolbachia, Atg8 and TOR genes in Ostrinia scapulalis (Lepidoptera:Crambidae)                                      | 5. 発行年<br>2023年         |
| 3. 雑誌名<br>Applied Entomology and Zoology  | 6. 最初と最後の頁<br>161 ~ 169 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1007/s13355-023-00818-9  | 査読の有無<br>有              |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難  | 国際共著<br>-               |
| 1. 著者名<br>Kageyama Daisuke, Harumoto Toshiyuki, Nagamine Keisuke, Fujiwara Akiko, Sugimoto Takafumi N., Jouraku Akiya, Tamura Masaru, Katoh Takehiro K., Watada Masayoshi | 4. 巻<br>14              |
| 2. 論文標題<br>A male-killing gene encoded by a symbiotic virus of Drosophila   | 5. 発行年<br>2023年         |
| 3. 雑誌名<br>Nature Communications   | 6. 最初と最後の頁<br>-         |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1038/s41467-023-37145-0  | 査読の有無<br>有              |
| オープンアクセス<br>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<br>-               |
| 1. 著者名<br>Herran Benjamin, Sugimoto Takafumi N, Watanabe Kazuyo, Imanishi Shigeo, Tsuchida Tsutomu, Matsuo Takashi, Ishikawa Yukio, Kageyama Daisuke                      | 4. 巻<br>2               |
| 2. 論文標題<br>Cell-based analysis reveals that sex-determining gene signals in <i>Ostrinia</i> are pivotally changed by male-killing <i>Wolbachia</i>                        | 5. 発行年<br>2022年         |
| 3. 雑誌名<br>PNAS Nexus  | 6. 最初と最後の頁<br>-         |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1093/pnasnexus/pgac293   | 査読の有無<br>有              |
| オープンアクセス<br>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<br>-               |
| 1. 著者名<br>Sugimoto Takafumi N., Watanabe Kazuyo, Akiduki Gaku, Imanishi Shigeo, Mitsuhashi Wataru   | 4. 巻<br>58              |
| 2. 論文標題<br>A new continuous cell line from the pest insect, <i>Anomala cuprea</i> (Coleoptera; Scarabaeidae): emergence of contractile cells                              | 5. 発行年<br>2022年         |
| 3. 雑誌名<br>In Vitro Cellular & Developmental Biology - Animal  | 6. 最初と最後の頁<br>610 ~ 618 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1007/s11626-022-00707-5  | 査読の有無<br>有              |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難  | 国際共著<br>-               |

|  |                 |
|--|-----------------|
| 1. 著者名<br>Nishide Yudai, Sugimoto Takafumi N., Watanabe Kenji, Egami Hiroshi, Kageyama Daisuke   | 4. 巻<br>13      |
| 2. 論文標題<br>Genetic variations and microbiome of the poultry red mite <i>Dermanyssus gallinae</i> | 5. 発行年<br>2022年 |
| 3. 雑誌名<br>Frontiers in Microbiology  | 6. 最初と最後の頁<br>- |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.3389/fmicb.2022.1031535   | 査読の有無<br>有      |
| オープンアクセス<br>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<br>-       |

|   |                 |
|---|-----------------|
| 1. 著者名<br>Hidayanti Ardhiani Kurnia, Sugimoto Takafumi N., Gazali Achmad, Tagami Yohsuke  | 4. 巻<br>-       |
| 2. 論文標題<br>Effect of quorum sensing inducers and inhibitors on male-killing <i>Wolbachia</i> , the endosymbiont of the adzuki bean borer, <i>Ostrinia scapulalis</i> (Lepidoptera: Crambidae) | 5. 発行年<br>2023年 |
| 3. 雑誌名<br>Applied Entomology and Zoology  | 6. 最初と最後の頁<br>- |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1007/s13355-023-00825-w  | 査読の有無<br>有      |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難  | 国際共著<br>-       |

[学会発表] 計2件(うち招待講演 0件/うち国際学会 0件)

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>杉本 貴史・エラン ベンジャミン・渡邊 和代・土'田 努 松尾 隆嗣・石川 幸男・粥川 琢巳・陰山 大輔 |
| 2. 発表標題<br>オス殺しボルバキアにより変動する宿主遺伝子の解析からわかってきたこと                   |
| 3. 学会等名<br>第66回日本応用動物昆虫学会大会                                     |
| 4. 発表年<br>2022年   |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>杉本 貴史・エラン ベンジャミン・宮田真衣・佐々木哲彦・陰山 大輔 |
| 2. 発表標題<br>昆虫培養細胞を用いたメス化能を持つボルバキアのスクリーニング    |
| 3. 学会等名<br>第67回日本応用動物昆虫学会大会                  |
| 4. 発表年<br>2023年                              |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

|       | 氏名<br>(ローマ字氏名)<br>(研究者番号)                         | 所属研究機関・部局・職<br>(機関番号)  | 備考 |
|-------|---|--|----|
| 研究分担者 | 佐原 健<br><br>(Sahara Ken)<br><br>(30241368)        | 岩手大学・農学部・教授<br><br><br>(11201)                                   |    |
| 研究分担者 | 陰山 大輔<br><br>(Kageyama Daisuke)<br><br>(60401212) | 国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・生物機能利用研究部門・上級研究員<br><br><br>(82111)      |    |
| 研究分担者 | 長峯 啓佑<br><br>(Nagamine Keisuke)<br><br>(20817548) | 国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・生物機能利用研究部門・JSPS 特別研究員<br><br><br>(82111) |    |

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 |
|---------|---------|
|---------|---------|