

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月 7日現在

機関番号：85301

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2009～2011

課題番号：21580060

研究課題名（和文）病原体の認識と応答における分子機構の解明～デュアル R-遺伝子モデルの検証

研究課題名（英文）Analysis of structure and function of RPS4 and RRS1 proteins

## 研究代表者

鳴坂 義弘 (NARUSAKA YOSHIHIRO)

岡山県農林水産総合センター 生物科学研究所・研究員

研究者番号：20335459

研究成果の概要（和文）：シロイヌナズナの2つの異なる抵抗性蛋白質（RRS1 および RPS4）が協調的に働き、複数の病原体に対する抵抗反応に関与している“デュアル抵抗性蛋白質システム”を発見した。この2つの抵抗性蛋白質について、シロイヌナズナの20種の生態型におけるアミノ酸配列を比較した結果、RPS4は生態型間で高い相同性を示したのに対して、RRS1にはロイシンリッチリピート(LRR)配列やC末端領域において生態型間の高い多様性が存在した。そこで、RRS1 および RPS4 の構造と機能を解明するために RRS1 および RPS4 に部位特異的に変異を導入し、病害抵抗性に関するアミノ酸配列を特定した。

研究成果の概要（英文）：We found that both *Arabidopsis* RRS1 and RPS4 are required for resistance to *Colletotrichum higginsianum*, *Ralstonia solanacearum* and *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* strain DC3000 expressing *avrRps4*. These two adjacent R genes confer resistance, in tandem or individually, to three distinct pathogens with very different infection strategies and virulence mechanisms. The comparison of amino acid sequences of the RPS4 alleles from twenty ecotypes revealed the protein sequences were highly similar. On the contrary, we found several variations in the LRR domain and C-terminal region of RRS1 by comparing twenty ecotypes. Natural variation in receptor-type R proteins often occurs in their LRR domain, typically at the solvent exposed  $\beta$ -strand/ $\beta$ -turn structure. The strong selection pressure at the LRR domain suggests that this is the domain directly binds to the pathogen determinants that are evolving fast. We introduced some amino acid changes into RPS4 and RRS1, and we revealed the structure and function of RPS4 and RRS1 proteins.

## 交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,500,000	450,000	1,950,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	1,200,000	360,000	1,560,000
年度			
年度			
総計	3,800,000	1,140,000	4,940,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農学・植物病理学

キーワード：抵抗性遺伝子、遺伝子対遺伝子説、シグナル伝達、植物免疫、シロイヌナズナ、炭疽病、青枯病、トマト斑葉細菌病菌

## 1. 研究開始当初の背景

遺伝子対遺伝子説は、植物の病原体による疾病が植物の R-遺伝子と対応する病原体の Avr-遺伝子の組み合わせによって決定されるというものである。しかし、例えばモデル実験植物シロイヌナズナのゲノム上には約 150 の R-遺伝子しか存在せず、多様な病原体に対する抵抗性はどのようなメカニズムによって発揮されているのか、遺伝子対遺伝子説のみでは説明できず、新たな作業仮説の構築を必要としている。

代表者は、natural variation 解析および逆遺伝学的解析によりアブラナ科野菜類炭疽病菌に対応する R-遺伝子 *RCH3/RPS4* および *RCH2/RRS1-R* (for Recognition of *C. higginsianum*) を同定した。これらはそれぞれトマト斑葉細菌病と青枯病に対応する R-遺伝子として知られており、このことから植物の異なる 2 つの R-遺伝子が異なる 3 つの病原体の攻撃を認識し、抵抗性を誘導することを発見した。これは、シロイヌナズナのゲノム上に存在するわずか 150 個の R-遺伝子であっても、その組み合わせにより無数の病原体に対応できることを意味する。また、植物は病原体の攻撃に対して様々な防御系を持っていることが知られている。植物は動物のような効率的な循環系と血球のような稼働細胞を持たないため、個々の細胞が病原体認識から防御応答までの全メカニズムを有している。近年、動物の自然免疫と植物の耐病性の分子機構に類似した機構があることが明らかになってきた。細菌および糸状菌などの病原体是一群の宿主細胞移行性タンパク質（エフェクター）を分泌して宿主（植物、ヒト、動物）に感染し、病気を引き起こす。しかし、動植物は感染時における病原体成分をどのような機序で認識するのか未解決な部分が多い。本研究の知見は植物の病害の防御機構の解明、予防、創薬への応用に不可欠である。また、これらの研究は生物の普遍原理を見いだすための題材として貴重であり、動植物における免疫系の解明に大きな貢献を果たすものとして期待できる。

## 2. 研究の目的

本課題により、植物の病原体認識および抵抗反応起動システムを明らかにするとともに、植物の免疫系も動物と同様に、少ない遺伝子を組み合わせることにより多様な病原体を認識し、防御系を発動している可能性について明らかにする。具体的には以下の 2 課題を推進する。課題 1：植物において複数の R-タンパク質が同時に病原体を認識し防御応答を誘起する現象に関わっていることを証明する。2 つの R-遺伝子が炭疽病菌に対する応答反応に必須であることを証明し、さらにトマト斑葉細菌病と青枯病の認識におい

ても複数の R-タンパク質が関わっている可能性を明らかにする。

課題 2：2 種の R-タンパク質間に存在する相互作用を解析する。タンパク質間相互作用を解析することで、2 つの R-遺伝子が相互作用しているのか、相加的に作用しているのかを酵母などを用いて細胞レベルの実験系を使い検討する。さらに、それぞれのタンパク質と相互作用する因子を探索し (Two-hybrid システムなどによる解析)、病原菌の認識から下流への防御シグナル伝達経路を解明する。また、シロイヌナズナ生態型間で、2 つの R-タンパク質のアミノ酸配列を比較し、3 種の病原体に対する宿主の病害感受度と R-タンパク質の構造との相関を解析することで、抵抗性発揮に必須のアミノ酸配列およびタンパク質の構造が明らかになる。

## 3. 研究の方法

(材料) シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*)、アブラナ科野菜類炭疽病菌 (*Colletotrichum higginsianum*)、トマト斑葉細菌病菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* strain DC3000 expressing *avrRps4*)、青枯病菌 (*Ralstonia solanacearum*)

(1) 植物において複数の R-タンパク質が同時に病原体を認識し防御応答を誘起する現象に関わっていることを証明する。

(研究計画)

① *RCH2/RRS1-R* と *RCH3/RPS4* の両者が炭疽病菌に対する応答反応に必須であることを証明する。そのため 2 つの遺伝子がゲノム上に隣接して存在していることで、お互いの機能に干渉しあっている可能性を排除する (破壊株に加えて形質転換植物における遺伝子発現パターンの解析)。特に、3 種の病原菌に対して抵抗性を示す生態型を用いて研究を行う。生態型 *Ws-0* には *RCH2/RRS1-R* および *RCH3/RPS4* の両遺伝子が破壊された変異体が存在し、この変異体に *RCH2* または *RCH3* 遺伝子を導入した形質転換体を用いて 3 種の病原菌に対する防御応答を解析するとともに、遺伝子発現パターンを解析する。

② トマト斑葉細菌病と青枯病の認識においても複数の R-タンパク質が関わっている可能性を明らかにする。(予備的なデータの追試と確認)

(2) 2 種の R-タンパク質間に存在する相互作用の解析

(研究計画)

① スクリーニング用 cDNA ライブラリーの作製

② 細胞レベルの実験系を使いタンパク質間相互作用の解析 (*RCH2/RRS1-R* と *RCH3/RPS4* が直接相互作用をするかどうか)

- ③ それぞれのタンパク質と相互作用する因子の探索 (酵母 Two-hybrid、スプリットユビキチンシステムなどによる解析)
- ④ natural variation 解析による R-タンパク質の構造を解明 (生態型間のアミノ酸配列を比較し、抵抗性発現に必須のアミノ酸配列とタンパク質構造を明らかにする)
- ⑤ 連携研究者が得たエフェクター分子と R-タンパク質の相互作用の解析

#### 4. 研究成果

(1) 植物による病原体の認識と応答反応における新仮説“デュアル R-遺伝子モデル”を検証することを目的として研究を行った。3種の病原菌に対して抵抗性を示す生態型である Ws-0 を用いて解析を行った。Ws-0 のタグラインをスクリーニングして得た変異体である RPS4 に変異を有する *rps4-21* および、RRS1 に変異を有する *rrs1-1*、*rrs1-2* 変異体は、アブラナ科野菜類炭疽病菌 (*Colletotrichum higginsianum*) に対して感受性となった。本現象は RPS4 と RRS1-R 遺伝子による変異体への相補実験により実証された。以上により、炭疽病菌に対する抵抗性誘導には両遺伝子が R-遺伝子として機能していることが明らかとなった。また、これら変異体を用いた解析により、トマト斑葉細菌病菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* strain DC3000 expressing *avrRps4*) と青枯病菌 (*Ralstonia solanacearum*) に対しても、RRS1-R と RPS4 の両者が抵抗性誘導に必須であることが明らかになった。さらに、*rps4-21* と *rrs1-1* の交配によって得た 2 重変異体 *rps4-21/rrs1-1* を用いた解析により、RRS1-R と RPS4 蛋白質は相加的ではなく、協調的に相互作用していることが示唆された。炭疽病菌に抵抗性と感受性の 20 種類のシロイヌナズナ生態型の natural variation 解析により、RPS4 蛋白質の 950 番目のチロシンが抵抗性発現に重要であることが示唆された。一方、RRS1-R 蛋白質においては、C 末端側のアミノ酸配列が重要であることが示唆された。

(2) 植物において複数の抵抗性蛋白質が同時に病原体を認識し防御応答を誘起する現象に関わっていることを証明するために研究を行った。3種の病原菌：アブラナ科野菜類炭疽病菌 (*Colletotrichum higginsianum*)、トマト斑葉細菌病菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* strain DC3000 expressing *avrRps4*) および青枯病菌 (*Ralstonia solanacearum*) に対して、感受性および抵抗性シロイヌナズナ生態型の RRS1 と RPS4 蛋白質のアミノ酸配列の比較解析 (natural variation 解析) により、抵抗性発現に必須なアミノ酸配列を検証した。その結果、炭疽

病菌と青枯病菌に対する抵抗性発現には、RRS1 蛋白質の C 末端領域のアミノ酸配列が重要だが、斑葉細菌病菌に対しては必ずしも必要ではないことが明らかとなった。以上から、2つの抵抗性蛋白質による各病原菌 (エフェクター) の認識のための作用機序が異なることが示唆された。3種の病原菌に対して抵抗性を示す生態型である Ws-0 のタグラインをスクリーニングして得た変異体 (RPS4 に変異を有する *rps4-21*、RRS1 に変異を有する *rrs1-1*) と、これらを交配して得たダブル変異体を用いたマイクロアレイ解析により、炭疽病菌に対する防御応答を解析した。その結果、炭疽病菌の感染に対して特異的に発現 (抑制) する遺伝子群が明らかになった。今後は、これら遺伝子の機能について詳細に解析し、病原菌の感染に対する植物の防御シグナル伝達機構を明らかにする。

(3) デュアル抵抗性蛋白質システムを構成する 2つの抵抗性蛋白質 RPS4 および RRS1 について、シロイヌナズナの 20 種の生態型における各抵抗性蛋白質のアミノ酸配列を比較した結果、RPS4 は生態型間で高い相同性を示したのに対して、RRS1 にはロイシンリッチリピート (LRR) 配列や C 末端領域において生態型間の高い多様性が存在した。LRR 配列は特定の蛋白質や分子と特異的に相互作用していると考えられていることから、RRS1 が多様な蛋白質を認識するための強い選択圧を受けていることを示唆している。そこで、RRS1 および RPS4 の構造と機能を解明するために抵抗性蛋白質 RRS1 および RPS4 に部位特異的に変異を導入し、病害抵抗性に関する表現型が変化した変異体を複数個得た。特に、RRS1 の WRKY ドメインや、ロイシンジッパーにアミノ酸置換を導入した変異体は、形状が矮性化するとともに防御応答遺伝子が常時活性化された表現型を示した。このことから、RPS4 は防御応答を活性化し、RRS1 は RPS4 を介した防御応答を負に制御する因子であることが示唆された。

(4) 酵母 Two-hybrid およびスプリットユビキチンシステムにより、2つの抵抗性蛋白質 RPS4 および RRS1 と相互作用する因子の探索を試み、数十個のクローンを得た。現在、これらクローンの解析を進めている。

(5) アブラナ科野菜類炭疽病菌から得たエフェクター分子と 2つの抵抗性蛋白質 RPS4 および RRS1 との相互作用を解析した。その結果、RPS4 または RRS1 と特異的に作用するエフェクター分子の発見には至らなかったが、植物に過敏感細胞死を誘導する新規エフェクター分子を発見した。今後、炭疽病菌の感染戦略における本因子の機能を解析する予

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 14 件)

① Narusaka Y. (104番目、他109名). The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. *Nature Genetics*, 43, 1035-1039 (2011) (査読有り), DOI: 10.1038/ng.919

② Abe H., Narusaka Y., Sasaki I., Hatakeyama K., Shin-I S., Narusaka M., Fukami-Kobayashi K., Matsumoto S., Kobayashi M. Development of full-length cDNAs from Chinese cabbage (*Brassica rapa* subsp. *pekinensis*) and identification of marker genes for defence response. *DNA Research*, 18, 277-289 (2011) (査読有り), DOI: 10.1093/dnares/dsr018

③ Narusaka M., Shiraishi T., Iwabuchi M., Narusaka Y. *rpoD* gene expression as an indicator of bacterial pathogens in host plants. *Journal of General Plant Pathology*, 77:75-80 (2011) (査読有り), DOI: 10.1007/s10327-011-0298-x

④ Narusaka M., Shiraishi T., Iwabuchi M., Narusaka Y. The floral inoculating protocol: a simplified *Arabidopsis thaliana* transformation method modified from floral dipping. *Plant Biotechnology* 27, 349-351 (2010) (査読有り)

⑤ Narusaka M., Shiraishi T., Iwabuchi M., Narusaka Y. Monitoring fungal viability and development in plants infected with *Colletotrichum higginsianum* by quantitative reverse transcription-polymerase chain reaction. *Journal of General Plant Pathology*, 76:1-6 (2010) (査読有り), DOI: 10.1007/s10327-009-0211-z

⑥ 鳴坂義弘、鳴坂真理. プラントアクティベーターを利用したハクサイ炭疽病および黒斑病の防除の可能性. 植物防疫 3月号, vol. 64, 156-161 (2010) (査読無し)

⑦ Nishimura N., Okamoto M., Narusaka M., Yasuda M., Nakashita H., Shinozaki K., Narusaka Y., Hirayama T. *ABA hypersensitive germination2-1* causes the activation of both abscisic acid and salicylic acid responses in *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology* 50: 2112-2122 (2009) (査読有り), DOI: 10.1093/pcp/pcp146

⑧ Narusaka M., Kubo Y., Shiraishi T.,

Iwabuchi M., Narusaka Y. A dual resistance gene system prevents infection by three distinct pathogens. *Plant Signaling & Behavior* Oct;4(10), 954-955 (2009) (査読有り),

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2801359/?tool=pubmed>

⑨ Birker D., Heidrich K., Takahara H., Narusaka M., Deslandes L., Narusaka Y., Reymond M., Parker JE., O'Connell R. A locus conferring resistance to *Colletotrichum higginsianum* is shared by four geographically distinct *Arabidopsis* accessions. *The Plant Journal* 60, 602-613 (2009) (査読有り), DOI: 10.1111/j.1365-313X.2009.03984.x

⑩ Narusaka M., Shirasu K., Noutoshi Y., Kubo Y., Shiraishi T., Iwabuchi M., Narusaka Y. *RRS1* and *RPS4* provide a dual *Resistance*-gene system against fungal and bacterial pathogens. *The Plant Journal* 60, 218-226 (2009) (査読有り), DOI: 10.1111/j.1365-313X.2009.03949.x

⑪ Abe H., Shimoda T., Ohnishi J., Kugimiya S., Narusaka M., Seo S., Narusaka Y., Tsuda S., Kobayashi M. Jasmonate-dependent plant defense restricts thrips performance and preference. *BMC Plant Biology* 9: 97, 1-12 (2009) (査読有り), DOI: 10.1186/1471-2229-9-97

[学会発表] (計 27 件)

① 新屋友規, 元山記子, 早船真広, 神谷光太, 谷本匠, 鳴坂真理, 鳴坂義弘, 賀来華江, 渋谷直人. シロイヌナズナのキチン認識における LysM 型受容体の役割  
第 53 回日本植物生理学会年会, 2012 年 3 月 16-18 日, 京都

② 山崎識知, 鳴坂真理, 岩淵雅樹, 鳴坂義弘. Floral inoculation 法によるシロイヌナズナ簡易形質転換法の開発. 第 53 回日本植物生理学会年会, 2012 年 3 月 16-18 日, 京都

③ 鳴坂真理, 白須賢, 久保康之, 白石友紀, 畠山勝徳, 平井正良, 河本晃一, 江面浩, 高野義孝, 岩淵雅樹, 鳴坂義弘. デュアル抵抗性蛋白質システムによる病原体認識機構の解明: *RPS4* と *RRS1* 遺伝子の作物への導入. 第 53 回日本植物生理学会年会, 2012 年 3 月 16-18 日, 京都

④ 鳴坂義弘, 鳴坂真理, 白須賢, 高野義孝, 白石友紀, 岩淵雅樹. デュアル抵抗性蛋白質システムによる病原体認識機構の解明: *RPS4* と *RRS1* 蛋白質の構造と機能の解明  
第 53 回日本植物生理学会年会, 2012 年 3 月 16-18 日, 京都

⑤ Yamasaki, S., Narusaka, M., Shiraishi, T., Iwabuchi, M., Narusaka, Y. The floral

inoculating protocol: a simplified *Arabidopsis thaliana* transformation method modified from floral dipping.

第34回日本分子生物学会年会, 2011年12月13-16日, 横浜

⑥ Narusaka, M., Shirasu, K., Kubo, Y., Shiraishi, T., Hatakeyama, K., Hirai, T., Kawamoto, K., Ezura, H., Mukaiharu, T., Iwabuchi, M., Narusaka, Y. A dual *Resistance*-gene system confers resistance against fungal and bacterial pathogens in transgenic *Brassica rapa*. 第34回日本分子生物学会年会, 2011年12月13-16日, 横浜

⑦ Narusaka, Y., Narusaka, M., Shirasu, K., Kubo, Y., Shiraishi, T., Iwabuchi, M.

*RRS1* and *RPS4* provide a dual *Resistance*-gene system against fungal and bacterial pathogens. 第34回日本分子生物学会年会, 2011年12月13-16日, 横浜

⑧ 安部洋, 佐々木一誠, 畠山勝徳, 鳴坂真理, 田村卓郎, 深海-小林薫, 鳴坂義弘, 小林正智. シロイヌナズナゲノム情報を用いたハクサイ cDNA リソース整備とデータベース開発. 日本育種学会平成23年度秋季大会, 2011年9月23日, 福井

⑨ 鳴坂真理, 白須賢, 久保康之, 白石友紀, 畠山勝徳, 平井正良, Seung Won Kang, 河本晃一, 江面浩, 岩淵雅樹, 鳴坂義弘. デュアル *R*-遺伝子による病原体認識機構: *RPS4* と *RRS1* 遺伝子の作物への導入. 第52回日本植物生理学会年会, 2011年3月20-22日, 仙台

⑩ 鳴坂義弘, 鳴坂真理, 白石友紀, 岩淵雅樹. シロイヌナズナ簡易形質転換法の開発. 第52回日本植物生理学会年会, 2011年3月20-22日, 仙台

⑪ 鳴坂真理, 鳴坂義弘. デュアル *R* 遺伝子システムの見解と分子育種への応用技術開発

シンポジウム「植物機能の包括的理解を目指して」 2011年2月28日, 倉敷

⑫ Abe H., Sasaki I., Narusaka M., Hatakeyama K., Tamura T., Fukami-Kobayashi K., Narusaka Y., Kobayashi M. Development of Full-length cDNAs from *Brassica rapa* and expression analyses of *Brassica* immune responses. 21st International Conference on Arabidopsis Research, 2010年6月8日, Yokohama

⑬ 安部洋, 佐々木一誠, 畠山勝徳, 鳴坂真理, 田村卓郎, 深海-小林薫, 鳴坂義弘, 小林正智. シロイヌナズナゲノム情報を用いたハクサイ cDNA リソース整備とデータベース開発. 日本育種学会平成22年度秋季大会, 2010年9月24日, 秋田

⑭ 鳴坂真理, 白須賢, 久保康之, 豊田和広, 白石友紀, 岩淵雅樹, 鳴坂義弘. デュアル *R*-遺伝子システムによる病原菌認識機構の解明. 平成22年度日本植物病理学会大会, 2010年4月18-20日, 京都

⑮ 鳴坂義弘, 鳴坂真理, 白石友紀, 岩淵雅樹. 定量 RT-PCR 法による病原菌の簡易定量および生物活性評価法の開発. 平成22年度日本植物病理学会大会, 2010年4月18-20日, 京都

⑯ 安部洋, 佐々木一誠, 畠山勝徳, 鳴坂真理, 深海-小林薫, 鳴坂義弘, 小林正智. シロイヌナズナゲノム情報を用いたハクサイ cDNA リソース整備とデータベース開発. 第229回日本作物学会講演会, 2010.3.30-31

⑰ 安部洋, 下田武志, 立石剣, 大西純, 釘宮聡一, 鳴坂真理, 瀬尾茂美, 鳴坂義弘, 津田新哉, 小林正智. 難防除微小害虫の食害に対するシロイヌナズナの防御応答. 第51回日本植物生理学会年会, 2010年3月18-21日, 熊本

⑱ Hirayama T., Ushiyama S., Narusaka M., Nakashita H., Narusaka Y., Hayashi S. Analysis of suppressor mutants of a PARN deficient mutant, ABA hypersensitive germination2-1. 第51回日本植物生理学会年会, 2010年3月18-21日, 熊本

⑲ 鳴坂真理, 白須賢, 久保康之, 白石友紀, 岩淵雅樹, 鳴坂義弘. 新説デュアル *R*-遺伝子システムによる病原体認識機構: *RPS4* と *RRS1* による異なる3種の病原体の認識. 第51回日本植物生理学会年会, 2010年3月18-21日, 熊本

⑳ 鳴坂義弘, 鳴坂真理, 白須賢, 能年義輝, 白石友紀, 久保康之, 岩淵雅樹. 新説デュアル *R*-遺伝子システムによる病原体認識機構: 2つのR蛋白質による3種の病原体の攻撃の認識. 第51回日本植物生理学会年会, 2010年3月18-21日, 熊本

㉑ 鳴坂真理, 白須賢, 能年義輝, 久保康之, 白石友紀, 岩淵雅樹, 鳴坂義弘. 新説デュアル *R*-遺伝子システムによる病原体認識機構: *RPS4* と *RRS1* による異なる3種の病原体の認識. 第26回岡山植物病理セミナー、2009年12月19日, 倉敷

〔図書〕(計1件)

① Narusaka Y., Narusaka M., Yamasaki S., Iwabuchi M. Methods to Transfer Foreign Genes to Plants, *In Transgenic Plants - Advances and Limitations*, Yelda Ozden Çiftçi (Ed.), ISBN: 978-953-51-0181-9, InTech, pp.173-188, 総ページ数478ページ (2012)

〔産業財産権〕

○出願状況(計1件)

①

名称：複数の病害に対して抵抗性を示す植物  
及びその作出法

発明者：鳴坂義弘、鳴坂真理、白須賢

権利者：岡山県、理化学研究所

種類：特許

番号：PCT/JP2009/063474

出願年月日：平成21年7月29日

国内外の別：国内および国外

[その他]

ホームページ

<http://www.kibi.ne.jp/~narusaka/index.html>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

鳴坂 義弘 (NARUSAKA YOSHIHIRO)

岡山県農林水産総合センター 生物科学

研究所・研究員

研究者番号：20335459

### (2) 連携研究者

久保 康之 (KUBO YASUYUKI)

京都府立大学・農学研究科・教授

研究者番号：80183797