

令和 5 年 6 月 19 日現在

機関番号：32702

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2017～2022

課題番号：17K19374

研究課題名(和文)ネナシカズラが宿主と交信しながら吸器形成・花成を進める茎寄生戦略の分子解剖

研究課題名(英文)Molecular dissection of the mechanisms by which dodders communicate with their post plants to regulate the haustorial development and flowering.

研究代表者

西谷 和彦(Nishitani, Kazuhiko)

神奈川大学・理学部・教授

研究者番号：60164555

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文)：寄生植物であるアメリカネナシカズラは宿主の茎に巻き付き、吸器と呼ばれる分裂組織を新生し、そこから探索系を伸ばして宿主に侵入して道管に分化し、宿主の道管と連結することにより寄生を成立させる。これら一連の過程の分子メカニズムはこれまで未解明であった。本研究では、(1)探索系の伸長が二段階の核内倍化を通して進み、この過程が宿主由来のエチレンにより促進されること、(2)探索系が道管に分化し、宿主維管束に連結する過程に宿主因子が必須であることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

寄生植物であるアメリカネナシカズラの寄生過程は、異種植物の組織間の様々なレベルでの相互作用を介して制御される発生過程である。今回発見したアメリカネナシカズラと宿主であるシロイヌナズナとの組織や細胞間の相互作用に関わる因子の同定は、植物の発生メカニズムの基本的な問題の解明のため重要なヒントを与える点で発生生物学としての学術的な意義がある。また、これらの相互作用に関する知見は、農業上、極めて有害な植物であるネナシカズラ属の繁殖を管理するうえでの有用な知見となる点で社会的な意義がある。

研究成果の概要(英文)：The parasitic plant *Cuscuta campestris* exhibits a coiling behavior around the stem of its host and produces haustoria. These haustoria extend searching hyphae to penetrate the host, differentiate into vessels, and establish parasitism by connecting with the host's vessels. The molecular mechanisms that underlie these processes have yet to be fully elucidated. In this study, we discovered the following: (1) the elongation of the searching hyphae occurs via two endoreduplication steps that are stimulated by host-derived ethylene; and (2) the differentiation of searching hyphae into vessels necessitates host vascular bundle-derived factors.

研究分野：植物生理学

キーワード：ネナシカズラ 吸器形成 エチレン 道管分化 寄生植物 細胞壁 光応答

## 1. 研究開始当初の背景

植物が植物に寄生する生存戦略は過程で 10 回以上に亘り独立に出現した収斂進化であることが 22 科 4000 種(植物全種の 1%)以上の現生の寄生植物の系統より推定できる。植物の茎に寄生する寄生植物であるネナシカズラ属 (*Cuscuta*) は 170 種を擁する多様化した集団である。その中の代表種であるアメリカネナシカズラ (*Cuscuta campestris* Yuncker) は茎で他の被子植物の茎に巻き付くと、接着面側の皮層組織から吸器という分裂組織を発生させる。吸器の最前面の細胞列には探索系細胞が並び、これらが伸長させながら宿主組織内に浸入する。探索系は伸長を続け、宿主の維管束領域に浸入すると管状要素に分化し、最終的には宿主道管と連結し、水や養分を全て宿主より調達し、繁殖する。その寄生戦略の分子機構の解明は、異種植物間の情報のやり取りを通じた非自立的な発生過程の解明に繋がり、旧来の植物発生生物学の枠を超えた新しい概念の構築に留まらず、独立栄養から従属栄養への大進化のプロセス解明に繋がる糸口が得られると期待される。しかし、本研究開始当初は、吸器形成から道管連結に至る一連の過程や、その花成などの生殖成長の分子メカニズムほとんど未解明であった。

## 2. 研究の目的

申請者は 2014 よりアメリカネナシカズラを実験室内で継代維持して、シロイヌナズナやタバコに寄生させる実験系を確立し、吸器組織の RNAseq 解析を行い、遺伝子発現のデータベースの整備を進めてきた。本研究の目的は、これまでに整備してきた独自のリソースを活用して、アメリカネナシカズラが宿主と交信しながら寄生し繁殖する一連の過程の分子過程を解剖することである。そのために、(1) 宿主に巻きついた後の吸器形成過程 (2) 吸器による宿主との維管束連結、(3) 寄生成立後の開花のタイミングの制御の三つの過程に焦点を当て、アメリカネナシカズラの寄生メカニズム解明の突破口を拓くことを目指す。

## 3. 研究の方法

項目 (1) 宿主に巻きついた後の吸器形成過程の解析のために、組織学的な解析と RNAseq によるトランスクリプトーム解析、更にフローサイトメトリー法を用いて、探索系の分化過程における核内倍加とその制御に関わる遺伝子の特定を進める。また、RNAseq 解析により可能性が示唆される植物ホルモンなどの制御因子については、それらの合成や作用について検証的な解析を進める。

項目 (2) 吸器の探索系から道管への分化に関わる宿主由来の因子の解析のためにアメリカネナシカズラ吸器が探索系を伸長させ、宿主組織内に侵入して道管連結を行う過程を経時的に観察し、同時に各段階の RNAseq の解析を行う。当初の予備知見より、探索系からの道管分化は先端側から進行することが推定されていたので、これら過程について、より詳細な解析を進めるための *in vitro* の実験系の開発より始める。

項目 (3) 寄生成立後の開花のタイミングの制御の解析は FT を介した花成の分子メカニズムに焦点を当てて解析を進める。

## 4. 研究成果

1 の項目については、アメリカネナシカズラが宿主に巻き付き、宿主の茎を締め付けることにより発生する力学的応力が探索系の二段階の核内倍加を引き起こすことを、まず明らかにした。また、この二段階の核内倍加には、KRP1 や CCS52A1、CYCA2 が関与すること、そのうちの二段階目の核内倍加は、宿主が生産するエチレンを介した CYCA2 の発現の減少が促進的に働き、吸器の宿主への侵入を促していることをトランスクリプトーム解析より明らかにした。ついで、探索系の核内倍加と伸長が宿主由来のエチレンにより促進されることを、シロイヌナズナを宿主に用いた解析により明らかにした。すなわち、アメリカネナシカズラが野生型のシロイヌナズナに巻き付くと、1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) 合成酵素の遺伝子、ACC SYNTHASE2 (*AtACS2*) および ACC SYNTHASE6 (*AtACS6*) の発現が上昇するが、エチレン欠乏シロイヌナズナ変異体を宿主とした時には探索系の伸長や核内倍加が抑制され、これらの抑制は ACC の投与によって相補された。一方、シロイヌナズナのエチレン感受性変異体 *etr1-3* を宿主にした時には、探索系の伸長抑制は観察されず、宿主植物のエチレンシグナル伝達系は、アメリカネナシカズラの寄生には関与しないことも明らかにした。更に、エチレンによるアメリカネナシカズラの核内倍加促進の機構についても分子解剖を行なった。この結果は、寄

生植物が寄生行動の過程で宿主が発する化学シグナルを、寄生植物が寄生行動のゴーサインと認識し、寄生行動を一層推進させるメカニズムの存在を示している [H. Narukawa et al. (2021) Plant Physiol.185: 491-502; On the Inside (2021) Plant Physiol.185: 275-277]

この研究を進める過程で、寄生成立に必要な光環境がネナシカズラの発生過程で異なることに気づき、その違いを詳細に解析した結果、アメリカネナシカズラの発芽直後の芽生えによる群落底部での一次寄生は赤色光により抑制され、青色および遠赤色光により促進されるのに対して、寄生成立後に成長した側枝による群落上部での寄生（二次寄生）は赤色光下でも進むことを見出した。この発見は、半世紀前より定説とされていた、ネナシカズラ属の寄生成立条件に対するクリプトクロムとフィトクロム系を介した制御に関わる定説の見直しを迫るもので、生理・生態学の視点からネナシカズラ属の寄生に関する新しい視点からの研究の重要性を示すものである [T.Yokoyama et al.(2023) Plant Cell Environment 46: 1774-1784; 同誌 Issue 6 Cover Image]。

2の研究項目についてはRNAseqデータのクラスタリング解析により、吸器形成に関わる宿主とアメリカネナシカズラの両者の維管束誘導に関する候補因子の検索を進めた。本研究では、シロイヌナズナのロゼット葉組織を宿主とする *in vitro* 寄生誘導系を開発し、この技術を用いて寄生に至るまでの一連の分子過程をトランスクリプトームにより解析した。この *in vitro* 誘導系を用いることにより、吸器の先端細胞が道管に分化するためには、宿主組織との相互作用が必要であることを明らかにすることができた。次に、アメリカネナシカズラにおける宿主依存的な道管分化誘導の分子メカニズムの解明を目指し、*in vitro* 誘導系による道管誘導過程にある吸器組織をレーザーマイクダイセクション法により調整し、それを用いたトランスクリプトーム解析を行った。その結果、維管束細胞の発生・増殖に関与する遺伝子のオルソログは、宿主組織が存在しない場合でも発現が上昇するのに対し、木部道管細胞の分化に必要な遺伝子のオルソログは、いくつかの血管細胞が伸長して宿主木部に接触した後にのみ発現が上昇することを明らかにした。また、無傷の宿主植物に寄生したアメリカネナシカズラの葉茎の組織についてもトランスクリプトーム解析を行い、同様の結果を得た。これらの結果は、非自律的な木部道管分化の制御に宿主由来のシグナルが関与していることを強く示唆している。[Y.Kaga et al.(2020) Front. Plant Sci.11: 193]。

3の研究項目についてはゲノムデータの解析から、アメリカネナシカズラ（以下 ネナシカズラと略す）が2つのFTオルソログCcFT1とCcFT2をもつことをまず明らかにした。更に、CcFT1では花成誘導型から抑制型へと機能転換を引き起こす1アミノ酸置換が確認された。また、両遺伝子は宿主への寄生部でもっとも発現が高く、CcFT1は幼若期に、CcFT2は成熟期に高い発現を示した。次に、両遺伝子をシロイヌナズナ内で過剰発現させ、宿主の花成タイミングを調べた。この実験結果は、CcFT1/2がシロイヌナズナにおいては花成誘導因子や花成抑制因子として機能しないことを示唆していた。一方、CcFT2過剰発現体シロイヌナズナに寄生させたアメリカネナシカズラは、顕著に早咲きとなった。この結果は、CcFT2はネナシカズラでは花成誘導因子として機能することを示している。以上の結果から、ネナシカズラでは、CcFT2による内生の花成制御機構が保存されていること、CcFT1/2は、しかし、宿主であるシロイヌナズナの花成には影響しないことが明らかとなった。続いて、ネナシカズラが宿主由来のFT蛋白質を吸収し、それを情報として利用しているか否かを調べるために、AtFT-EGFPを過剰発現させた宿主にアメリカネナシカズラを寄生させ、アメリカネナシカズラ内へのAtFT-EGFPの移行と、花成時期を調べた。その結果、アメリカネナシカズラは、AtFT-EGFPを吸収するものの、花成は影響されず、花成情報として利用していない可能性が示唆された。この成果に基づいて、可能性を検証するための研究を続行している。

最後に、宿主に巻きつき吸器形成を開始する過程で重要な役割を担っている細胞壁の役割についても解析した。これは当初の計画にはなかったものであるが、トランスクリプトーム解析の結果より着想して、解析したものである。これら一連の吸器形成過程で、アメリカネナシカズラと宿主両者の細胞壁機能が重要な役割を担っていると予測されているが、その分子機構は不明である。アメリカネナシカズラの吸器が宿主の表皮細胞を突破する過程での細胞壁機能の解明に焦点を当て、昨年度までに解析を終えていたトランスクリプトーム解析データを調査した。その結果、探索系の侵入の初期過程で、細胞壁の分解に関わるエンド- $\beta$ -1,4-グルコナーゼ、ポリガラクトクトロナーゼ、およびペクチンメチルエステラーゼをコードする細胞壁酵素遺伝子の発現パターンと一致した発現特性をもつ2つのAPETALA2 / ETHYLENE RESPONSE FACTOR (ERF) 遺伝子を見出した。この二つの遺伝子は、我々が確立した *in vitro* の吸器誘導系においても、探索系が侵入する初期過程で特異的に発現することを明らかにした。興味深いこと

に、この遺伝子のトマトのオルソロググループはトマトの器官脱離における細胞壁酵素の発現制御に関係していることが報告されている。今回の解析により、アメリカネナシカズラの吸器形成における細胞壁関連遺伝子の制御に関わる分子過程の糸口の一つを見つけることができた。[R.Yokoyama et al.(2022) Front. Plant Sci.13: 904313]

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 17件／うち国際共著 5件／うちオープンアクセス 11件）

1. 著者名 Narukawa Hideki, Yokoyama Ryusuke, Kuroha Takeshi, Nishitani Kazuhiko	4. 巻 185
2. 論文標題 Host-produced ethylene is required for marked cell expansion and endoreduplication in dodder search hyphae	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 491 ~ 502
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiaa010	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 Kaga Y., Yokoyama R., Sano, R., Ohtani, M., Demura, T., Kuroha, T., Shinohara, N., Nishitani, K..	4. 巻 11
2. 論文標題 Interspecific signaling between the parasitic plant and the host plants regulate xylem vessel cell differentiation in haustoria of <i>Cuscuta campestris</i> .	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 193
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.00193	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 Yokoyama Ryusuke, Yokoyama Toshiya, Kuroha Takeshi, Park Jihwan, Aoki Koh, Nishitani Kazuhiko	4. 巻 13
2. 論文標題 Regulatory modules involved in the degradation and modification of host cell walls during <i>Cuscuta campestris</i> invasion	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 904313
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2022.904313	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 Yokoyama Toshiya, Watanabe Akira, Asaoka Mariko, Nishitani Kazuhiko	4. 巻 46
2. 論文標題 Germinating seedlings and mature shoots of <i>Cuscuta campestris</i> respond differently to light stimuli during parasitism but not during circumnutation	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant, Cell and Environment	6. 最初と最後の頁 1774 ~ 1784
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pce.14575	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 -

〔学会発表〕 計47件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 10件）

1. 発表者名 横山隆亮, 加賀悠樹, 加藤萌木, 古井瑛恵, 黒羽剛, 西谷和彦, 佐藤勝也、大野豊
2. 発表標題 炭素イオンビームによる寄生植物ネナンカズラ属の変異体ライブラリ作製
3. 学会等名 高崎サイエンスフェスタ2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 加藤萌木, 横山隆亮, 黒羽剛, 大林武, 阿部光知, 西谷和彦
2. 発表標題 寄生植物 アメリカネナンカズラの花成制御におけるFTの機能
3. 学会等名 日本植物学会 第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 加賀悠樹, 大林武, 横山隆亮, 黒羽剛, 大谷美沙都, 出村拓, 西谷和彦
2. 発表標題 植物種間情報伝達を介したアメリカネナンカズラ吸器における維管束新生機構の探索
3. 学会等名 日本植物学会 第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Aoki, K., Hozumi, A., Ekawa, M., Shimizu, K., Yokoyama, R., Nishitani, K.
2. 発表標題 Apoplastic and symplastic interactions between parasitic plants and host plants
3. 学会等名 14th World Congress on Parasitic Plants (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 西谷和彦, 横山隆亮, 大林武 他
2. 発表標題 ネナシカズラのゲノムから読み解く茎寄生の生命戦略
3. 学会等名 日本植物学会 第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 横山隆亮, 大林武, 鳴川秀樹, 加賀悠樹, 加藤萌木, 黒羽剛, 西谷和彦
2. 発表標題 比較ゲノム解析から見えてきた茎寄生植物ネナシカズラの形態形成メカニズム
3. 学会等名 日本植物学会 第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 鳴川秀樹, 加賀悠樹, 横山隆亮, 黒羽剛, 西谷和彦
2. 発表標題 茎寄生植物ネナシカズラにおける宿主由来エチレンを介した吸器発生メカニズム
3. 学会等名 日本植物学会 第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Narukawa H., Kaga Y., Takeshi Kuroha T, Yokoyama R., Nishitani K.
2. 発表標題 Parasitic Plant - Host Interactions Control Endoreduplication-Mediated Cell Expansion During Haustorial Development of the Holoparasitic Plant, <i>Cuscuta Campestris</i>
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kuki H., Higaki T., Yokoyama R., Kuroha T, Hasezawa S., Nishitani K.
2. 発表標題 Quantitative Imaging Approaches to Mechanisms of Cell Wall Construction Using Arabidopsis Mesophyll Protoplasts
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kaga Y., Obayashi T., Yokoyama R., Nishitani K.
2. 発表標題 A Model for the Molecular Mechanism of Vascular Development in the Haustorium of the Parasitic Plant <i>Cuscuta campestris</i> .
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kato M., Yokoyama R., Kuroha T., Abe M., Nishitani K.
2. 発表標題 Elucidation of the molecular mechanisms controlling flowering in the stem parasitic plant <i>Cuscuta campestris</i> .
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Mikami S., Kuroha T., Shinohara N., Yokoyama R., Nishitani K.
2. 発表標題 Exploring the function of cellulose end transglycosylase (CET) in plants
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 Narukawa, H., Yokoyama, R., Obayashi, T., Kaga, Y., Kato, M., Kuroha, T., Nishitani, K.
2. 発表標題 Insight into strategies for plant-plant parasitism in <i>Cuscuta campestris</i> based on genome sequencing.
3. 学会等名 日本植物生理学会 第59回年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 黒羽剛, ダイアンワン, スーザンマッコーチ, 横山隆亮, 西谷和彦, 芦苺基行
2. 発表標題 洪水環境に適応した浮イネの進化におけるジベレリン合成遺伝子の関与
3. 学会等名 日本植物生理学会 第59回年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 横山隆亮, 大林武, 鳴川秀樹, 加賀悠樹, 加藤萌木, 黒羽剛, 西谷和彦
2. 発表標題 アメリカネナシカズラのゲノム解読による寄生植物の適応進化メカニズムの解明
3. 学会等名 日本植物生理学会 第59回年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤原大輝, 横山隆亮, 西谷和彦, 青木考
2. 発表標題 アメリカネナシカズラが持つ附着器の形成に関与する遺伝子の探索
3. 学会等名 日本植物生理学会 第59回年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yokoyama Toshiya, Mizumoto Yu, Asaoka Mariko, Nakata Miyuki, Tadashi Kunieda, Demura Taku, Nishitani Kazuhiko
2. 発表標題 Spatio-temporal imaging of the stem and haustorium in a parasitic plant <i>Cuscuta campestris</i> during parasitism
3. 学会等名 The 7th International Conference on Plant Cell Wall Biology (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 横山俊哉、水本侑、浅岡真理子、七夕高也、中田未友希、国枝正、出村拓、西谷和彦
2. 発表標題 寄生植物アメリカネナシカズラの寄生過程における回旋転頭運動と寄生領域の時空間的イメージング解析の研究
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 横山隆亮、横山俊哉、西谷和彦
2. 発表標題 寄生植物アメリカネナシカズラの吸器形成と寄生機能の分子機構の解明
3. 学会等名 東北植物学会 第11回福島大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 飛内桃子、浅岡真理子、横山俊哉、西谷和彦
2. 発表標題 "根無し"カズラの根の退化過程に着目した形態的解析
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会(つくば)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡辺 明、西谷和彦、武藤 宝、中楚洋介、川口健一、津川 暁、出村 拓
2. 発表標題 植物の動的挙動のワイヤレスセンシング
3. 学会等名 建築学会大会 (北海道科学大学)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 横山隆亮、横山俊哉、黒羽剛、Jihwan Park、青木考、西谷和彦
2. 発表標題 寄生植物アメリカネナシカズラの寄生機能の分子進化プロセスの解明
3. 学会等名 日本植物学会 第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 横山俊哉、浅岡真理子、西谷和彦
2. 発表標題 アメリカネナシカズラの寄生に必要な光条件が発生過程により異なることを時空間イメージング法で解明した
3. 学会等名 日本植物学会 第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡辺 明、西谷 和彦、武藤 宝、中楚 洋介川口 健一、津川 暁、出村 拓
2. 発表標題 植物を対象としたレーザー描画に関する研究
3. 学会等名 レーザー学会1第43回年次大会(招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 横山俊哉, 渡辺明, 浅岡真理子, 西谷和彦
2. 発表標題 寄生植物アメリカネナシカズラは芽生えから成熟シュートへの移行過程で光応答を 調節し, 光環境に適応している
3. 学会等名 日本植物生理学会 第64回年会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 リンカーン・テイツ、エドゥアルド・ザイガー、イアン・M・モラー、アンガス・マーフィー、西谷 和彦、島崎 研一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 講談社	5. 総ページ数 832
3. 書名 テイツ/ザイガー 植物生理学・発生学 原著第6版	

1. 著者名 近藤始彦・荒井裕美子・趙鋭・西谷和彦	4. 発行年 2018年
2. 出版社 養賢堂	5. 総ページ数 419
3. 書名 農林バイオマス資源と地域利活用	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>神奈川大学理学部  <a href="https://www.sci.kanagawa-u.ac.jp/bio/faculty_member.html">https://www.sci.kanagawa-u.ac.jp/bio/faculty_member.html</a>          東北大学大学院生命科学研究科植物細胞壁機能分野  <a href="http://www.biology.tohoku.ac.jp/lab-www/nishitani_lab/">http://www.biology.tohoku.ac.jp/lab-www/nishitani_lab/</a>          植物細胞壁の情報処理システム  <a href="https://www.plantcellwall.jp/#/pro">https://www.plantcellwall.jp/#/pro</a>          東北大学生命科学研究科植物細胞壁機能分野  <a href="http://www.biology.tohoku.ac.jp/lab-www/nishitani_lab/">http://www.biology.tohoku.ac.jp/lab-www/nishitani_lab/</a></p>
--

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
--	---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------