

令和 4 年 5 月 30 日現在

機関番号：63904

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06302

研究課題名（和文）ヒメツリガネゴケの幹細胞化における新奇DNA合成の分子機構の解明

研究課題名（英文）Mechanisms underlying unusual DNA synthesis during the moss reprogramming

研究代表者

石川 雅樹（Ishikawa, Masaki）

基礎生物学研究所・生物進化研究部門・助教

研究者番号：00586894

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）：ヒメツリガネゴケ葉細胞は、傷害刺激で細胞周期が再開し幹細胞に変化する。この過程では、通常の核ゲノムDNA複製とは異なった細胞周期の進行に依存する新奇DNA合成がおり、そのDNA合成が幹細胞への変化に必要である。本研究では新奇DNA合成の実体を解明することで、細胞周期再開・進行によって作動される細胞運命転換の制御機構の解明を目指した。その結果、幹細胞化過程でゲノムDNAの損傷がおり、それによって活性化されるDNA修復系が幹細胞化を制御することが示唆された。また、DNA修復系はゲノムDNAの脱メチル化に関与している可能性が考えられ、これが新奇DNA合成の実体である可能性が考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ヒメツリガネゴケの幹細胞化における細胞周期制御下にある新奇DNA合成が細胞運命転換を誘導するというアイデアは、「細胞周期における各ステージの役割は、ただ単に細胞周期を動かすためだけなのか」、という細胞周期制御についての根源的な問いに立ち返ることになり、本研究から得られた成果は、動植物の枠を超えた新たな細胞周期研究の展開に繋がる可能性を秘めており、その学術的意義は大きい。

研究成果の概要（英文）：In the moss *Physcomitrium patens*, upon wounding, leaf cells reactivate the cell cycle and change into stem cells. In this process, the cell cycle-dependent DNA synthesis (unusual DNA synthesis), which is different from the usual nuclear genome DNA replication, is required for the cell fate change. In this study, we aimed to elucidate the regulatory mechanism of the unusual DNA synthesis during stem cell formation in order to understand the relationship between the cell cycle reentry/progression and the cell fate change. Our results suggest that genomic DNA damage occurs during stem cell formation, which leads to the activation of the DNA repair system related to the novel DNA synthesis. We also found that the DNA repair system, which is activated by genomic DNA damage, is involved in stem cell formation. These results suggest that the DNA repair system may be involved in the demethylation of genomic DNA and these processes may be the novel DNA synthesis during stem cell formation.

研究分野：植物幹細胞生物学

キーワード：ヒメツリガネゴケ 幹細胞化 細胞周期 DNA合成

1. 研究開始当初の背景

植物は、傷害によって失われた組織を容易に再生させたり、ある条件下では、個体そのものを再生させたりすることができる。しかしながら、植物の再生を制御している分子基盤は謎であり、その解明は植物科学の重要な課題の一つである (Vogel, 2005 *Science* 309, 86; Xu and Huang, 2014 *Curr. Top. Dev. Biol.* 108, 1)。植物の再生過程では、傷害部位にある分裂を停止した分化細胞が細胞分裂を再開させるとともに、その細胞が保持していた特定の細胞機能を喪失させ、他の細胞機能をもった細胞へと変化させる (Sugimoto et al., 2011; Ikeuchi et al., 2016 *Development* 143, 1442)。細胞の性質が変化することを細胞運命転換と呼び、細胞周期の再開と進行が必要であることが分かってきた (Che et al., 2007 *Planta* 226, 118; Sena et al., 2009 *Nature* 457, 1150)。しかしながら、細胞がもつ遺伝情報を正確に娘細胞へと分配するための細胞周期の基本原理はほぼ確立したが、細胞周期の再開と進行が、どのように細胞運命転換を誘導するのかは未解明であった。

2. 研究の目的

この謎を解明するため、葉を切断するだけで葉細胞が細胞分裂を再開し、カルスを経ずに幹細胞に変化する (幹細胞化する) コケ植物ヒメツリガネゴケを用いて、幹細胞化における細胞周期の役割について研究を行ってきた。そして、細胞周期と細胞運命転換を結びつける鍵となりうる、幹細胞化に伴う未知な DNA 合成を発見した。ヒメツリガネゴケの葉細胞は 1 倍体にも関わらず、その核 DNA 量は 2C であったため、核 DNA は複製されている状態と予想された。ところが、幹細胞化の過程でチミジンアナログである EdU の取り込みが細胞分裂前に起こった。そこで、細胞周期の進行に機能する DNA ポリメラーゼを阻害剤で抑制したところ、この DNA 合成が阻害され、かつ幹細胞化の進行が途中で停止した (Ishikawa et al., 2011 *Plant Cell* 23: 2924)。これらのことから、細胞周期の進行に依存して何らかの DNA 合成がおこり、その DNA 合成が葉細胞から幹細胞への細胞運命転換を制御する可能性が推定された。そこで本研究では、新奇 DNA 合成の実体、および、幹細胞化における新奇 DNA 合成の機能を明らかにすることで、細胞周期の再開・進行によって作動される細胞運命転換の分子機構の解明を目指した。

3. 研究の方法

本研究では、ヒメツリガネゴケの幹細胞化における新奇 DNA 合成の実体を明らかにすることを目的として、(1) 新奇 DNA 合成の開始点の特定、(2) 新奇 DNA 合成領域の塩基配列の決定、(3) 新奇 DNA 合成に関わる因子の機能解析を行い、幹細胞化における新奇 DNA 合成の機能について推定する。

4. 研究成果

(1) 新奇 DNA 合成が開始点の特定

新奇 DNA 合成が開始される箇所では、DNA 合成・修復に関わる因子が結合することが予想された。そこで、DNA 複製に関わる PCNA、および、DNA 修復に関わる RAD51 をコードする遺伝子に GFP 遺伝子を融合させ、PCNA-GFP、および、RAD51-GFP 融合タンパク質を発現するヒメツリガネゴケ形質転換体をそれぞれ作製した。PCNA-GFP は、切断前の葉細胞では核全体からシグナルが検出され、葉切断後、幹細胞化する細胞の核内でドット状にそのシグナルが検出された。一方、RAD51-GFP は葉切断前後で核ではなく、オルガネラに局在していた。これらのことから、幹細胞化では、PCNA-GFP は特定のゲノム DNA 領域に、RAD51-GFP はオルガネラ DNA

に結合することが予想された。そこで幹細胞化における新奇 DNA 合成開始点を同定するため、PCNA-GFP を用いたクロマチン免疫沈降シーケンス (ChIP-seq) を行うための条件検討を開始した。実験条件確立後、ChIP-seq 解析を行う予定である。

(2) 新奇 DNA 合成領域の塩基配列の決定

幹細胞化における新奇 DNA 合成領域を同定するため、チミジンアナログである EdU を用いた実験系の確立を目指した。EdU は、クリックケミストリー反応によりビオチン化できるため、EdU を取り込んだゲノム DNA を容易に回収することが期待される。そこで、細胞分裂活性の高い細胞をもつ原系体を用いて以下の方法を試みた。

- ① 原系体を EdU 存在下で培養し、ゲノム DNA に EdU を取り込ませた。
- ② 原系体からゲノム DNA を精製した後、EdU をビオチン化させた。
- ③ 物理的処理によりゲノム DNA を断片化し、ストレプトアビジンビーズによりビオチン化 EdU を取り込んだゲノム DNA を回収した。
- ④ 回収したゲノム DNA を鋳型にして、独立した複数の遺伝子領域を増やすプライマーを用いて PCR を行った。

その結果、EdU を加えていない原系体から精製したゲノム DNA に比べて有意に PCR による増幅が観察された。そこで、幹細胞化が起こっている細胞をもつ切断葉を用いたところ、EdU の取り込みにばらつきが生じ切断葉の幹細胞化は同調的に起こっていないことが判明した。そのため、EdU を取り込んだゲノム DNA を回収しても、一部のみが合成されたり、ゲノム DNA 全体が合成されたりするものが混在することになるため、この方法による新奇 DNA 合成を同定することが困難であることが明らかになった。

一方、別の研究プロジェクトから、幹細胞化における新奇 DNA 合成は、DNA 修復系の一つである塩基除去修復システムを利用したゲノム DNA の脱メチル化による可能性が示唆された。そこで計画の一部変更し、(3) 新奇 DNA 合成に関わる因子の機能解析と合わせて、幹細胞化における新奇 DNA 合成が DNA 脱メチル化によるものなのか、その可能性について検証を行った。

(3) 新奇 DNA 合成に関わる因子の機能解析

ヒメツリガネゴケの葉細胞に幹細胞化誘導転写因子 *STEMIN1* を発現させると、葉細胞がリプログラミングし原系体幹細胞が新生する。*STEMIN1* の機能解析を行っている別の研究プロジェクトにおいて、DNA 修復に関わる *XRCC1* 遺伝子を欠失したヒメツリガネゴケに *STEMIN1* を発現させると、幹細胞化の頻度は減少することがわかった。また *STEMIN1* 誘導前後の葉細胞を、DNA 損傷の指標として用いられている γ H2A.X 抗体を用いたウエスタン解析を行うと、そのシグナルが *STEMIN1* 誘導後に上昇することが分かった。これらのことから、*STEMIN1* 発現誘導により DNA 損傷が誘導され、それによって活性化されると思われる *XRCC1* を含む DNA 修復系が幹細胞化に機能する可能性が考えられた。また *XRCC1* は、DNA 修復系に加え塩基除去システムを利用したゲノム DNA の脱メチル化を制御している。そこで、幹細胞化における新奇 DNA 合成は、塩基除去システムを利用した DNA 脱メチル化の可能性を考え、幹細胞化における DNA 脱メチル化領域の同定を試みた。

葉の切断による幹細胞化は一部の葉細胞のみで起こるだけでなく、幹細胞化にばらつきが生じるため、*STEMIN1* を発現誘導させることで、ほぼ全ての葉細胞を幹細胞化させる実験系を用いた。*STEMIN1* 発現誘導前後の葉からゲノム DNA を抽出し、バイサルファイトシーケンスを

行い、幹細胞化における DNA メチル化変化について調べた。同時に、*XRCCI* 遺伝子欠失株についても同様に *STEMIN1* を発現させ、ゲノム DNA のメチル化について解析した。その結果、ゲノム全体では *STEMIN1* 発現誘導前後でそのレベル変化に違いが見られなかったが、特定の領域について詳細に調べてみると、DNA メチル化が変化することが分かった。そこで、*XRCCI* 遺伝子欠失株に *STEMIN1* を発現誘導させたゲノム DNA についても解析を始めた。

以上の解析を続けることで、新奇 DNA 合成が DNA 修復系を利用した DNA メチル化制御の可能性を検証することができると考えており、本研究課題の細胞周期の再開と進行が、どのように細胞運命転換を誘導するのか、その分子機構の理解に繋がることが期待される。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 7件）

1. 著者名 Bao Liang, Inoue Natsumi, Ishikawa Masaki, Gotoh Eiji, Teh Ooi-Kock, Higa Takeshi, Morimoto Tomoro, Ginanjar Eggie Febrianto, Harashima Hirofumi, Noda Natsumi, Watahiki Masaaki, Hiwatashi Yuji, Sekine Masami, Hasebe Mitsuyasu, Wada Masamitsu, Fujita Tomomichi	4. 巻 8
2. 論文標題 A PSTAIRE-type cyclin-dependent kinase controls light responses in land plants	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 1~12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.abk2116	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 Ishikawa Masaki, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 65
2. 論文標題 Molecular mechanisms of reprogramming of differentiated cells into stem cells in the moss <i>Physcomitrium patens</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Current Opinion in Plant Biology	6. 最初と最後の頁 102123 ~ 102123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2021.102123	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 Kanne Jakob V., Ishikawa Masaki, Bressendorff Simon, Ansbol Jeppe, Hasebe Mitsuyasu, Rodriguez Eleazar, Petersen Morten	4. 巻 Online
2. 論文標題 Overexpression of ATG8/LC3 enhances wound-induced somatic reprogramming in <i>Physcomitrium patens</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Autophagy	6. 最初と最後の頁 1~4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15548627.2021.1975913	査読の有無 有
オープンアクセス 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 該当する

1. 著者名 Umeda Masaaki, Ikeuchi Momoko, Ishikawa Masaki, Ito Toshiro, Nishihama Ryuichi, Kyojuka Junko, Torii Keiko U., Satake Akiko, Goshima Gohta, Sakakibara Hitoshi	4. 巻 106
2. 論文標題 Plant stem cell research is uncovering the secrets of longevity and persistent growth	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 326 ~ 335
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.15184	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 Gu Nan, Tamada Yosuke, Imai Akihiro, Palfalvi Gergo, Kabeya Yukiko, Shigenobu Shuji, Ishikawa Masaki, Angelis Karel J., Chen Chunli, Hasebe Mitsuyasu	4. 巻 6
2. 論文標題 DNA damage triggers reprogramming of differentiated cells into stem cells in Physcomitrella	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 1098 ~ 1105
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-0745-9	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 石川 雅樹	4. 巻 3
2. 論文標題 クロマチン修飾を介して植物の分化細胞を幹細胞化する新規転写因子STEMIN	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 240-241
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス 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 -

1. 著者名 Masaki Ishikawa, Mio Morishita, Yohei Higuchi, Shunsuke Ichikawa, Takaaki Ishikawa, Tomoaki Nishiyama, Yukiko Kabeya, Yukiko, Yuji Hiwatashi, Tetsuya Kurata, Minoru Kubo, Shuji Shigenobu, Yosuke Tamada, Sato Yoshikatsu, Mitsuyasu Hasebe	4. 巻 5
2. 論文標題 Physcomitrella STEMIN transcription factor induces stem cell formation with epigenetic reprogramming	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 681 ~ 690
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-019-0464-2	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 Minoru Kubo, Tomoaki Nishiyama, Yosuke Tamada, Ryosuke Sano, Masaki Ishikawa, Takashi Murata, Akihiro Imai, Daniel Lang, Taku Demura, Ralf Reski, Mitsuyasu Hasebe	4. 巻 47
2. 論文標題 Single-cell transcriptome analysis of Physcomitrella leaf cells during reprogramming using microcapillary manipulation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 4539 ~ 4553
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkz181	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 石川雅樹	4. 巻 -
2. 論文標題 植物がもつ再生能力の秘密 -分化細胞を幹細胞へと変化させる"ステミン遺伝子"の発見	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 academist Journal	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) なし	査読の有無 無
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21件(うち招待講演 10件/うち国際学会 6件)

1. 発表者名 Masaki Ishikawa and Mitsuyasu Hasebe
2. 発表標題 Cellular reprogramming into stem cells as an adaptation to land environments in Physcomitrium patens
3. 学会等名 PLANT & ANIMAL GENOME XXIX (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Masaki Ishikawa
2. 発表標題 Mechanisms underlying stem cell formation in the moss Physcomitrium patens
3. 学会等名 Secrets of stem cells underlying longevity and persistent growth (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石川 雅樹
2. 発表標題 陸上植物の幹細胞新生を制御する分子機構
3. 学会等名 第14回 日本エピジェネティクス研究会年会(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石川 雅樹、畠山 晋、西浜 竜一、坂本 裕一、須賀 晴久、鈴木 智大、矢野 明、西内 巧
2. 発表標題 遺伝子組換えヒメツリガネゴケの拡散防止措置
3. 学会等名 第43回 日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川雅樹、青山剛士、長谷部光泰
2. 発表標題 器官再生の鍵を握るエピゲノムの再構築
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 鈴木 智大、矢野 明、坂本 裕一、畠山 晋、石川 雅樹、西浜 竜一、須賀 晴久、西内 巧
2. 発表標題 遺伝子組換えキノコ類の拡散防止措置
3. 学会等名 第43回 日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 畠山 晋、鈴木 智大、矢野 明、坂本 裕一、石川 雅樹、西浜 竜一、須賀 晴久、西内 巧
2. 発表標題 組換えアカパンカビの拡散防止措置
3. 学会等名 第43回 日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 幸節 健、堀内 雄太、玉田 洋介、石川 雅樹、壁谷 幸子、小藤 累美子、長谷部 光泰
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケの茎葉体における細胞分裂軸制御機構の解析
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 堀内 雄太、藤原 彩香、藤本 直也、中村亮、吉田 彩子、幸節 健、壁谷 幸子、石川 雅樹、玉田 洋介、藤本 仰一、長谷部 光泰、小藤 累美子
2. 発表標題 GRAS 転写因子によるヒメツリガネゴケ葉原基の細胞分裂軸制御
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 Liechi Zhang, Tsuyoshi Aoyama, Takashi Murata, Ken Kosetsu, Yukiko Kabeya, Masaki ishikawa, Mitsuyasu Hasebe
2. 発表標題 ABCB14 regulates local cell growth in Physcomitrella patens
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 Masaki Ishikawa
2. 発表標題 Molecular mechanisms underlying stem cell formation in plants
3. 学会等名 the JSDB online trial meeting 2020 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川雅樹, 青山剛士, 長谷部光泰
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケから見えてきた幹細胞新生におけるオーキシンの役割
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 井上夏実, Liang Bao, 菅原駿人, 石川雅樹, 後藤栄治, 関根政実, Ooi-Kock Teh, 長谷部光泰, 和田正三, 藤田知道
2. 発表標題 ヒメツリガネゴケ CDKA の光応答における制御機構
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川雅樹
2. 発表標題 植物の幹細胞新生を司る分子基盤の解明にむけて
3. 学会等名 植物科学シンポジウム2019 SDGsに向けた植物科学の展開 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mio Morishita, Masaki Ishikawa, Tomoaki Nishiyama, Shuji Shigenobu, Yosuke Tamada, Mitsuyasu Hasebe
2. 発表標題 STEMIN1 transcription factor induces stem cell formation with local histone modifications in the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 International Symposium: Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Masaki Ishikawa, Mio Morishita, Yukiko Kabeya, Mitsuyasu Hasebe
2. 発表標題 STEMIN transcription factor induces reprogramming of differentiated cells to stem cells in the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 International Symposium: Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Masaki Ishikawa, Mio Morishita, Mitsuyasu Hasebe
2. 発表標題 STEMIN transcription factor induces stem cell formation with local histone modifications in the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 Marchantia Workshop 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川雅樹, 森下美生, 重信秀治, 長谷部光泰
2. 発表標題 陸上植物がもつ細胞の分化状態を打破するシステム
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nan Gu, Yosuke Tamada, Akihiro Imai, Gergo Palfalvi, Shuji Shigenobu, Masaki Ishikawa, Chunli Chen, Mitsuyasu Hasebe
2. 発表標題 DNA damage induces cellular reprogramming of differentiated cells to stem cells in the moss <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 日本遺伝学会第90回大会 国際シンポジウム (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Brody Frink, Atsushi Takabayashi, Masaki Ishikawa, Yuzuru Suzuki, Sumio Sagano Ayumi, Tanaka, Mitsuyasu Hasebe, Tomomichi Fujita
2. 発表標題 RNA-seq data analysis of CDKA double knockout in Physcomitrella patens and investigation into affected potassium transport and photosynthesis pathways
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Eggie Febrianto Ginanjar, Masaki Ishikawa, Masami Sekine, Natsumi Inoue, Mitsuyasu Hasebe, Ooi-Kock Teh, Tomomichi Fujita
2. 発表標題 Requirement Of Kinase Activity Of CDKA On The Novel Functions In The Moss, Physcomitrella patens
3. 学会等名 第60回 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>基礎生物学研究所 生物進化研究部門 http://www.nibb.ac.jp/sections/evolutionary_biology_and_biodiversity/hasebe/ 基礎生物学研究所 生物進化研究部門 長谷部研究室 http://www.nibb.ac.jp/evodevo/</p> <p>基礎生物学研究所 生物進化研究部門 長谷部研究室 http://www.nibb.ac.jp/evodevo/</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
研究協力者	長谷部 光泰 (Hasebe Mitsuyasu) (40237996)	基礎生物学研究所・生物進化研究部門 (63904)	

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			
中国	Huazhong Agricultural Univ.			
チェコ	Acad. Sci. of Czech Republic			
デンマーク	Univ. of Copenhagen			