

令和 4 年 6 月 6 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03277

研究課題名(和文)生活史戦略の改変と多様化をもたらす分子遺伝基盤

研究課題名(英文)Molecular genetic mechanisms underlying life-history evolution and diversification

研究代表者

石川 麻乃(Ishikawa, Asano)

東京大学・大学院新領域創成科学研究科・准教授

研究者番号：20722101

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：生物がいつ生まれ、成長・繁殖し、死ぬのかという生活史戦略は様々な形質が統合されて成立する複雑な形質群です。一方、この生活史戦略は適応度に直接的に影響するため、環境に応じて迅速に分化すると考えられます。このことは、多くの形質を同時並行的に変化させ、生活史戦略を劇的に変える原因変異が存在することを示唆していますが、このような原因変異の同定や、それらの各変異の機能の解明は進んでいませんでした。本研究では、集団間で異なる季節性生活史を複数進化させてきたトゲウオ科イトヨを用いて、この問題に取り組み、その原因となる甲状腺刺激ホルモン遺伝子のシス制御領域やトランス制御因子の変異、それらの機能を解明しました。

研究成果の学術的意義や社会的意義

甲状腺刺激ホルモンは、イトヨ以外の魚や鳥、哺乳類でも季節性繁殖の制御をおこなっていることが分かってきました。このため、広い生物群で季節性繁殖の進化の鍵を担っているハブ遺伝子として機能していると考えられます。この遺伝子を制御することにより、より長い期間繁殖する家畜種や養殖種の作成などが可能になる可能性があります。

研究成果の概要(英文)：The annual timing of reproduction is a key life-history trait having a large effect on fitness. Populations often show convergent evolution of the reproductive period to adapt to different seasonality between habitats. To address the molecular genetic mechanisms, we use the three-spined stickleback as a model. We found that the multiple freshwater populations exhibited an extended breeding season. We showed that gonad development is suppressed by short photoperiod in marine ecotypes, but not in freshwater ecotypes. TSHb2 exhibited photoperiodic changes in marine ecotypes, but not in multiple freshwater populations. Knockout marine fish of TSHb2 demonstrated that fish showed signs of maturation even under short photoperiod. They were also similar to freshwater individuals in brain transcriptome and body size, suggesting pleiotropic effects. We revealed that the parallel loss of TSHb2 response occurred via different mechanisms; cis- and trans-mutations in Canada and Japan, respectively.

研究分野：進化生物学

キーワード：季節性繁殖

1. 研究開始当初の背景

生物がどのように生まれ、成長し、繁殖し、死ぬのかを決定する生活史戦略は、個体の適応度を大きく左右する最も重要な形質の一つである (Stearns 1992 The evolution of life history; Roff 1992 The evolution of life histories: theory and analysis)。生活史戦略はそれ自体、多くの形態、生理、行動形質が統合して成立する複雑な形質群である。この多形質が同時並行的に変化する進化は一見簡単には起こりにくいように思えるが、実は近縁種/集団間で繰り返し見られる (Hughes & Leips 2017 Ann N Y Acad Sci)。この原因変異の解明は、各変異がどれだけ生活史の進化に貢献するかを実証し、また生活史戦略を変える変異がどのように生まれ、どのような選択圧のなかで集団に広まるのかを理解する上で不可欠であるが、その実体はほとんど分かっていない。申請者は、進化学のモデル生物であるトゲウオ科イトヨを用いて、この実体を解明する。

近年、代表者は、春に川を遡上し、初夏の短い時期のみ繁殖する祖先的な海型と、早春から初冬までの長い繁殖期を獲得した派生的な淡水型という異なる生活史を示す2つのエコタイプを内包するトゲウオ科イトヨを用いて、この生活史の進化をもたらす候補遺伝子として甲状腺刺激ホルモン *TSHB2* を同定した (Ishikawa et al. in prep)。そこで本研究では、この *TSHB2* の日長応答性の喪失をもたらす原因変異を同定し、その生理的機能と適応度に対する効果、由来、過去の自然選択を検証することで、生活史の改変をもたらす至近的、究極的機構を解明する。

2. 研究の目的

本研究では、甲状腺刺激ホルモン *TSHB2* の日長応答性の喪失をもたらす原因変異を同定し、その生理的機能と適応度に対する効果、由来、過去の自然選択を変異間で比較することで、生活史戦略の改変と、その遺伝基盤の違いを生み出す至近的、究極的機構を理解する。

イトヨの淡水型は、日本と北米で独立に進化した。興味深いことに、淡水型における *TSHB2* の発現変化は日本と北米両方で生じているが、その原因遺伝子座は両者で異なる (Ishikawa et al. in prep)。北米では *TSHB2* のシス変異が短日条件での *TSHB2* の高発現の喪失をもたらす一方、日本では異なる染色体上のトランス変異がその喪失をもたらす。つまり生活史戦略の収斂進化が、同一の遺伝子の発現変化を引き起こす異なる原因変異によって実現されているのである。そこで、本研究では、この2つの原因変異の間で、生理的機能と適応度に対する効果、由来、過去の自然選択を比較することで、どのような進化的要因が、生活史戦略の収斂進化の中で、原因変異の違いを生み出したのかを明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 北米と日本の淡水型で *TSHb2* の応答性の喪失をもたらす遺伝子座 (*TSHb2* eQTL) と各表現型の関連解析

北米の海型と淡水型の F₂ 交雑個体と日本の海型と淡水型の F₂ 交雑個体をそれぞれ約 200 個体ずつ用いて、*TSHb2* の応答性の喪失をもたらす遺伝子座 (*TSHb2*eQTL) と生殖腺サイズやオスの腎臓サイズ、アロメトリーなどの繁殖形質や体サイズ、肝臓サイズ、筋肉量などの成長形質、また、それらを司るホルモン動態との関連解析を行った。

(2) 北米の海型のゲノム編集個体を用いた *TSHb2* の機能解析

(1) から、北米の淡水型では *TSHb2* の発現を制御する遺伝子座 (*TSHb2*eQTL) が、短日条件で生殖腺発達や腎臓発達、肝臓発達、筋肉成長に抑制的にはたらくことが明らかになった。そこで、その制御機構を解明するために、北米の海型で *TSHb2* を CRISPR/Cas9 システムを用いたゲノム編集によりノックアウトし、生殖腺発達や精子形成、腎臓発達、体サイズ成長、肝臓発達、筋肉発達、脳サイズ、酸素消費量、繁殖行動、血中アンドロゲン濃度に影響を与えるか検証し、それらを日本の海型で得られた結果と比較した。

(3) 短日/長日条件下での日本の海型を用いた下垂体の一細胞 RNA シークエンス解析

日本集団の QTL 再解析により、日本の淡水集団では *TSHb2* の発現量は多遺伝子座によって支配されていることが分かった。また、下垂体の培養実験から、日長変化は下垂体で直接感知されている可能性が示唆された。そこで、短日条件下の海型の下垂体 (N=2) と、長日条件に移して3日目の海型の下垂体 (N=2) を用いて一細胞 RNA シークエンス解析を行い、*TSHb2*

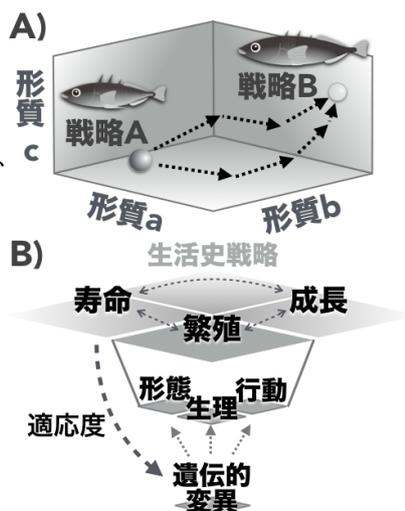


図 1. (A)生物は複数の形質を同時並行的に変化させ、新たな生活史戦略を進化させる。(B)それぞれの生活史戦略は、複数の形態・生理・行動形質が統合された形質群である

と共発現する遺伝子を探索した。下垂体細胞は 0.25%トリプシンによって分離し、そのうち約 10000 細胞から Chromium Single Cell 3' GEM, Library & Gel Bead Kit v3 (10xGenomics 社) を用いてライブラリーを作成した。HiSeq を用いたシーケンスを行い、Cell Ranger 4.0.0 と Loupe Browser を用いたデータ解析を行なった。

(4) *TSHb2* の応答性の喪失をもたらす遺伝子座 (*TSHb2* eQTL) の集団遺伝解析

イトヨの淡水進出は日本と北米の中でも複数回生じている。そこで各地域の海型と淡水型の複数集団を対象に全ゲノム解析と、原因変異の周辺領域を対象にした系統解析を行なった。

4. 研究成果

(1) 北米と日本の淡水型で *TSHb2* の応答性の喪失をもたらす遺伝子座 (*TSHb2* eQTL) と各表現型の関連解析

甲状腺刺激ホルモン *TSHb2* の応答性の変化をもたらす遺伝子座 (*TSHb2* eQTL) が、生殖腺サイズなどの繁殖形質や体サイズなどの成長形質、また、それらを司るホルモン動態の変化にもたらす効果を定量化した。この結果、シス制御領域の変化により、この *TSHb2* の応答性の進化が生じている北米集団では、*TSHb2* eQTL が、オスでアンドロゲン、精巣発達、腎臓発達の違いに、メスでは卵巣発達、肝臓発達、筋肉の発達の違いに、多面的に寄与することが分かった。一方で、トランス制御による多遺伝子座によって *TSHb2* の応答性の進化が生じている日本集団では、*TSHb* eQTL の効果は小さく、その直接的な貢献は精巣発達にしか見ることができなかった。

(2) 北米の海型のゲノム編集個体を用いた *TSHb2* の機能解析

(1) から、北米の淡水型では *TSHb2* の発現を制御する遺伝子座 (*TSHb2* eQTL) が、短日条件下で生殖腺発達や腎臓発達、肝臓発達、筋肉成長に抑制的に働いていた。そこで、その制御機構を解明するために、北米の海型で *TSHb2* を CRISPR/Cas9 システムを用いたゲノム編集によりノックアウトすると、ノックアウト個体は短日条件下でも成熟した精子を多く保持していた。これは北米の海型が淡水型に比べて短日条件下で成熟した精子を多く保持している点と一致した。また、血中アンドロゲン濃度もノックアウト個体で高い傾向にあった。また、ノックアウト個体は、短日条件下でも巣作りなどの繁殖行動を行なった。一方で、ノックアウト個体は短日条件下で体サイズ成長や肝臓成長が抑制され、相対的に大きな脳サイズを持っていたが、これらは海型と淡水型の違いと一致するものではなかった。

(3) 短日/長日条件下での日本の海型を用いた下垂体の一細胞 RNA シーケンス解析

4 サンプルについてクラスタリング解析を行った結果、*CGA* や *LHb*、*NR5A1*、*AR* 遺伝子を発現する性腺刺激ホルモン産生細胞、*TSHb1* 遺伝子を発現する甲状腺刺激ホルモン産生細胞、*POMC*、*OACYL* 遺伝子を発現する副腎皮質刺激ホルモン/メラノサイト刺激ホルモン産生細胞、*PRL* 遺伝子を発現するプロラクチン産生細胞、*SMTLa* 遺伝子を発現するソマトラクチン産生細胞、*GH* 遺伝子を発現する成長ホルモン産生細胞などのホルモン産生細胞がクラスターを形成することが分かった。さらに、*TSHb2* 発現細胞は、このような各ホルモン産生細胞クラスター内に少数ずつ散在することが分かった。これは、これまでの代表者の *in situ* hybridization 解析の結果と一致する。これらの結果は、*TSHb2* 発現細胞が各ホルモン産生細胞クラスター内で司令塔として働くことを示唆している。

TSHb2 発現細胞と共発現し、*TSHb2* よりも先に日長応答する上流の日長応答遺伝子を探索するために、短日条件から長日条件への日長条件の変更前後で 4 時間おきにサンプリングした日本の海型の下垂体の RNAseq 解析データを用いることで、候補因子の絞り込みを行なった。その結果、*TSHb2* 発現細胞と有意に共発現し、*TSHb2* よりも早く日長に応答する遺伝子を得た。この遺伝子は他の脊椎動物で繁殖期に発現し、性ホルモンや性腺刺激ホルモン、甲状腺ホルモンシグナリングに関わる遺伝子であった。今後この遺伝子の機能解析を行い、生活史戦略の収斂進化機構を明らかにする予定である。

(4) *TSHb2* の応答性の喪失をもたらす遺伝子座 (*TSHb2* eQTL) の集団遺伝解析

北米の集団において、*TSHb2* の応答性の喪失をもたらすのは *TSHb2* のシス制御領域であることが代表者のこれまでの研究から明らかになっている。そこで、*TSHb2* の周辺領域 7.8kb について、北米の複数の海型と淡水型集団で系統解析を行うと、独立起源の淡水型の間でも、*TSHb2* の周辺領域が共有されていることが分かった。北米の海型と淡水型は遺伝的交流があることが知られているため、ある淡水域で生じた *TSHb2* の応答性の喪失をもたらす遺伝子座が Standing genetic variation として海型に維持され、他の淡水域でも独立に選択されていると考えられた。一方で、日本の海型と淡水型の間では、全ゲノム解析の結果から、遺伝的交流がほとんど検出されなかった。これは、日本の淡水型では北米で *TSHb2* の応答性の喪失をもたらした遺伝的変異とは独立の変異により、*TSHb2* の応答性の喪失をもたらされていることと一致した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 4件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Ishikawa Asano, Yamasaki Yo Y., Kitano Jun et al.	4. 巻 364
2. 論文標題 A key metabolic gene for recurrent freshwater colonization and radiation in fishes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 886 ~ 889
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.aau5656	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 Ishikawa Asano, Kitano Jun	4. 巻 223
2. 論文標題 Diversity in reproductive seasonality in the three-spined stickleback, <i>Gasterosteus aculeatus</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 jeb208975
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.208975	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 -
1. 著者名 Kitano Jun, Kakioka Ryo, Ishikawa Asano, Toyoda Atsushi, Kusakabe Makoto	4. 巻 33
2. 論文標題 Differences in the contributions of sex linkage and androgen regulation to sex biased gene expression in juvenile and adult sticklebacks	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 1129 ~ 1138
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13662	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 -
1. 著者名 Kakioka Ryo, Mori Seiichi, Kokita Tomoyuki, Hosoki Takuya K., Nagano Atsushi J., Ishikawa Asano, Kume Manabu, Toyoda Atsushi, Kitano Jun	4. 巻 20
2. 論文標題 Multiple waves of freshwater colonization of the three-spined stickleback in the Japanese Archipelago	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 BMC Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 143
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12862-020-01713-5	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 -

1. 著者名 Ravinet Mark, Kume Manabu, Ishikawa Asano, Kitano Jun	4. 巻 34
2. 論文標題 Patterns of genomic divergence and introgression between Japanese stickleback species with overlapping breeding habitats	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 114 ~ 127
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13664	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 Kakioka Ryo, Kume Manabu, Ishikawa Asano, Ansai Satoshi, Hosoki Takuya K, Yamasaki Yo Y, Nagano Atsushi J, Toyoda Atsushi, Kitano Jun	4. 巻 133
2. 論文標題 Genetic basis for variation in the number of cephalic pores in a hybrid zone between closely related species of goby, <i>Gymnogobius breunigii</i> and <i>Gymnogobius castaneus</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 143 ~ 154
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/biolinnean/blab033	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 -

1. 著者名 Twining Cornelia W., Bernhardt Joey R., Derry Alison M., Hudson Cameron M., Ishikawa Asano, Kabeya Naoki, Kainz Martin J., Kitano Jun, Kowarik Carmen, Ladd Sarah Nemiah, Leal Miguel C., Scharnweber Kristin, Shipley Jeremy R., Matthews Blake	4. 巻 24
2. 論文標題 The evolutionary ecology of fatty acid variation: Implications for consumer adaptation and diversification	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecology Letters	6. 最初と最後の頁 1709 ~ 1731
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ele.13771	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 Ishikawa Asano, Stuart Yoel E., Bolnick Daniel I., Kitano Jun	4. 巻 17
2. 論文標題 Copy number variation of a fatty acid desaturase gene <i>Fads2</i> associated with ecological divergence in freshwater stickleback populations	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biology Letters	6. 最初と最後の頁 20210204
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsbl.2021.0204	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 Yoshitake Kazutoshi、Ishikawa Asano、Yonezawa Ryo、Kinoshita Shigeharu、Kitano Jun、Asakawa Shuichi	4. 巻 4
2. 論文標題 Construction of a chromosome-level Japanese stickleback species genome using ultra-dense linkage analysis with single-cell sperm sequencing	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 NAR Genomics and Bioinformatics	6. 最初と最後の頁 lqac026
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nargab/lqac026	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 -

1. 著者名 Ishikawa Asano、Yamanouchi Shun、Iwasaki Wataru、Kitano Jun	4. 巻 377
2. 論文標題 Convergent copy number increase of genes associated with freshwater colonization in fishes	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 2020.0509
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2020.0509	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 -

〔学会発表〕 計20件 (うち招待講演 17件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Ishikawa A. and Kitano J.
2. 発表標題 Key physiological genes important for freshwater adaptation and life history evolution in sticklebacks
3. 学会等名 Congress of the European Society of Evolutionary Biology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ishikawa A
2. 発表標題 Genetic basis of life history evolution in sticklebacks
3. 学会等名 第21回日本進化学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川麻乃、北野潤
2. 発表標題 繰り返し生じた魚類の淡水進出を担う鍵遺伝子
3. 学会等名 第90回日本動物学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川麻乃
2. 発表標題 生活史の適応進化を生む分子遺伝機構 –変異/ 遺伝子、生理、適応度を繋ぐ–
3. 学会等名 第67回日本生態学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ishikawa A
2. 発表標題 A key metabolic gene important for freshwater colonization and adaptation
3. 学会等名 ICZ Virtual Conference 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ishikawa A.
2. 発表標題 Genetic molecular mechanisms underlying life-history evolution in sticklebacks
3. 学会等名 NIBB-Academia Sinica International Webinar of Aquatic Model Organisms for Basic Biology to Human Disease Models (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ishikawa A.
2. 発表標題 Molecular genetic basis of convergent evolution of life-history traits in sticklebacks
3. 学会等名 Biological colloquium in University of Wisconsin-Madison (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ishikawa A. and Kitano J
2. 発表標題 The molecular genetic mechanisms of life history evolution in sticklebacks.
3. 学会等名 JEB2019: Genome editing for comparative physiology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ishikawa A.
2. 発表標題 A key gene important for freshwater colonization and radiation
3. 学会等名 第67回日本生態学会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 ゲノムから探る！母なる海から離れたトゲウオたちのサバイバル術
3. 学会等名 日本学術会議 公開シンポジウム「動物科学の最前線：めくるめく多様性を科学する」(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 ヒトと魚をつなぐ脂肪酸代謝の進化機構
3. 学会等名 第75回日本人類学会大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 トゲウオから探る季節性生活史の収斂進化の分子遺伝基盤
3. 学会等名 日本遺伝学会第93回大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 海から淡水域へ大進出！トゲウオの能力とその仕組み
3. 学会等名 日本進化学会第23回大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 トゲウオから探る生活史の収斂進化の分子遺伝機構
3. 学会等名 第66回日本生態学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 トゲウオから探る生活史の収斂進化の鍵遺伝子
3. 学会等名 第52回種生物学会シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ishikawa A.
2. 発表標題 Molecular genetic mechanisms underlying convergent evolution of life-history traits in sticklebacks
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 トゲウオから探る生活史進化の分子遺伝機構
3. 学会等名 つくば進化生態セミナー (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 ゲノムから探る！母なる海から離れたサカナたちのサバイバル術
3. 学会等名 14th Science-ome (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 海から川や湖へ！トゲウオから探る適応進化の分子遺伝機構
3. 学会等名 Ezoゼミ（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川 麻乃
2. 発表標題 海から川へ！魚から分かってきた適応進化のしくみ
3. 学会等名 『遺伝子から解き明かす魚の不思議な世界』発売記念シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 石川 麻乃	4. 発行年 2019年
2. 出版社 一色出版	5. 総ページ数 480
3. 書名 遺伝子から解き明かす魚の不思議な世界	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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 分担者	山崎 曜 (Yamasaki Yo) (40816021)	国立遺伝学研究所・ゲノム・進化研究系・特別研究員(PD) (63801)	

6. 研究組織（つづき）

	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
研究分担者	北野 潤 (Kitano Jun) (80346105)	国立遺伝学研究所・ゲノム・進化研究系・教授 (63801)	

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