

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 25 年 4 月 30 日現在

機関番号：63904

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21370107

研究課題名（和文）陸上植物の共通祖先が持っていた発生システムの推定

研究課題名（英文）Exploration of the common body plan in land plants

研究代表者

長谷部 光泰（MITSUYASU HASEBE）

基礎生物学研究所・生物進化研究部門・教授

研究者番号：40237996

研究成果の概要（和文）：陸上植物に共通の発生システムを推定することを目的とし、ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体の無限成長と分枝を制御する分子機構を被子植物シロイヌナズナの無限成長と分枝を制御する分子機構と比較した。分枝する時にオーキシンが予定幹細胞に局在し、その後、クラス1 KNOX 遺伝子が誘導されることがわかった。被子植物の複葉形成と類似しており、これまで不明であった陸上植物に共通のボディプランにこの遺伝子系が関わっている可能性が明らかになった。

研究成果の概要（英文）：The purpose of this project is to infer the common developmental program in land plants. We compared localization of auxin and class 1 KNOX protein between sporophyte-like structure formed in polycomb-repression complex loss-of-function mutants of the moss *Physcomitrella patens* and the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. The localization patterns of auxin and KNOX protein were similar to those in compound leaf development, suggesting this developmental motif is conserved among land plants.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	3,900,000	1,170,000	5,070,000
2010年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
2011年度	7,000,000	2,100,000	9,100,000
年度			
年度			
総計	14,400,000	4,320,000	18,720,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物科学・進化生物学

キーワード：ポリコーム・CLF・世代交代・進化・リニア

1. 研究開始当初の背景

ホメオボックス遺伝子の発見に端を発する近代発生進化学の歴史においてもっとも重要な発見の一つは後生動物の発生システムの共通性である。多様な形態を持つ後生動物であるが、前後軸形成、神経系、循環系、光受容系などの基本的な発生システムが保存されていることがわかってきた。このよう

な発生システムは、左右相称性後生動物の共通祖先（urbilateria）段階で確立され、子孫である現生後生動物に広く保存されていると考えられている。

一方、地上の多細胞生物のもう一つの大きな系統である陸上植物においては、分子発生的、分子生物学的研究が被子植物に限られてきたため、発生遺伝子がどのように進化し

てきたかははっきりわかっていなかった。しかし、我々の研究グループによる研究から、異なった系統間において、発生システムがあまり保存されていないのではないかとということが示唆されてきた。例えば、被子植物のシュート（茎葉構造）形成を担うホメオボックス遺伝子である class 1 KNOX 遺伝子が、コケ植物ヒメツリガネゴケではシュート形成には関与していないことがわかった（Sakakibara et al. 2008 *Evol. Dev.*）。また、シュート形成に必須な、位置情報分子オーキシンの極性輸送がコケ植物セン類では検出できなかった（Fujita et al. 2008 *Evol. Dev.*）。そして、被子植物の栄養成長から生殖成長への転換を担う転写因子である *LEAFY* 遺伝子も、ヒメツリガネゴケでは受精卵の第一分裂制御に機能しており、大きく異なっていることがわかった（Tanahashi et al. 2005; Maizel et al. 2005）。

これらの個別の因子に加え、ゲノム全体における発生遺伝子の比較が必要である。そこで、我々は、ヒメツリガネゴケの核ゲノムを国際コンソーシアムコアメンバーとして解読した（Rensing et al. 2008）。また、イヌカタヒバのゲノム解読も進行中である。これらのゲノム比較の結果、被子植物の発生に重要な植物ホルモンシグナル合成系遺伝子、転写因子など約 100 遺伝子は、被子植物特異的であり、ヒメツリガネゴケゲノムにはオルソログ存在しないことがわかった。また、オルソログが見つかった場合でも、多くの場合、系統特異的に著しい遺伝子重複がおこっており、重複によって生じた遺伝子機能は系統特異的である可能性が示唆された。しかしながら、現生陸上植物も共通祖先から進化したのであるから、共通祖先の発生システムの少なくとも一部は保存されているのではないだろうか。

陸上植物の共通祖先についてはこれまで多くの議論があった。陸上植物の最古の大化石は、枝状構造を持つリニア植物で、コケ植物の大化石はリニア植物よりも後にしか産出しない。しかし、コケ植物の胞子壁に類似した特徴を持つ微化石が産出されることから、陸上植物の共通祖先はコケ植物に似た形態を持ち、その後、維管束植物の共通祖先としてリニア植物が進化したのではないかと考えられている（Kenrick and Crane 1997 *Nature* 389: 33）。しかし、コケ植物の大化石が産出しないこと、微化石のコケ植物との類似形態が微妙であることもあり、陸上植物の共通祖先はリニア植物であり、コケ植物は退化によって生じたものだというコケ退化仮説も提唱されてきた（Crandall-Stotler 1980 *BioScience* 30: 580）。しかし、コケ植物の胞子体（2倍体植物体）は途中で成長を止める有限成長であり枝分かれ（分枝）しな

いが、リニア植物と現生維管束植物の胞子体は分枝しながら無限に成長し続けることから、胞子体の無限成長と分枝（無限成長分枝構造）を共有派生形質とすることで、前者の仮説が広く支持されている。

ところが、我々はクロマチン修飾制御因子であるポリコム遺伝子群をヒメツリガネゴケで遺伝子破壊すると、リニア植物に類似した無限成長分枝構造の胞子体（ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体）が形成されるという予備的結果を得た。このことから、コケ植物でも無限成長分枝胞子体を作りうる発生システムを持っている可能性が高いことがわかった。そして、我々は、陸上植物の共通祖先はリニア植物であり、コケ植物の分枝しない有限成長胞子体はリニア植物の無限成長分枝胞子体から派生したもので、陸上植物胞子体形成における共通発生システムは無限成長分枝構造ではないだろうか、という仮説を考えた。これは、先述のコケ退化仮説に対応している。そして、この仮説は、ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体がリニア植物の分枝と同じパターンか、そして、ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体と維管束植物の無限成長と分枝様式に同じような発生システムが使われているかどうか、を調べることによって検証できるはずである。

2. 研究の目的

本研究では、(1) ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体の分枝様式とリニア植物の分枝様式などを比較し、(2) ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体の無限成長と分枝を制御する分子機構を被子植物シロイヌナズナの無限成長と分枝を制御する分子機構と比較することにより、リニア植物が陸上植物の共通祖先であり、リニア植物型ボディープランが陸上植物共通の発生システムであるという仮説の妥当性を検証することを目的とする。

3. 研究の方法

ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体とリニア植物化石の分枝様式、表面構造、頂端分裂組織を比較し、両者がどの程度類似しているか調べる。また、ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体とシロイヌナズナにおける無限成長分裂組織形成、分枝形成の分子機構の共通点を明らかにする。以上、2種類の実験より、リニア植物型無限成長分枝が陸上植物に共通の発生システムであり、陸上植物の共通祖先は現生コケ植物様ではなく、リニア植物であり、コケ植物の単純な体制は退化によって生じた、という仮説の妥当性を検討する。

4. 研究成果

まず、本研究の基礎として、陸上植物の発生遺伝子系がどのように多様化しているかを調べるため、コケ植物セン類ヒメツリガネゴケと被子植物の間に位置する小葉類イヌカタヒバのゲノム解読を行い、陸上植物における発生遺伝子の変化を調べた (Banks et al. 2008 Science)。その結果、ヒメツリガネゴケと被子植物を較べたときにわかった、陸上植物の系統ごとの発生遺伝子の多様性がイヌカタヒバでもおこっており、被子植物特有の発生遺伝子、被子植物とイヌカタヒバだけで保存されヒメツリガネゴケには無い発生遺伝子が数多く存在すること、さらに、各系統で転写因子の数の増減がおこっていることがわかった。このことから、陸上植物に共通祖先が持っていた発生システムを推定するには、ゲノムにおける遺伝子比較に加えて、発生過程における個々の遺伝子の作用機作を比較することが必要であることがわかった。

次に本研究の出発点となるポリコム抑制複合体 2 を構成する *Physcomitrella patens* *CURLY LEAF* (*PpCLF*) 遺伝子の遺伝子破壊体、誘導発現体、レポーター遺伝子ノックインによるタンパク質の局在解析を行い、*PpCLF* 欠失突然変異体がリニアのような分岐した胞子体を形成することを確認し、論文として発表した (Okano et al. 2009 PNAS)。

ヒメツリガネゴケ無限成長胞子体とリニア植物群化石の比較解析のため、連携研究者西田治文教授 (中央大学) に高解像度 X 線 CT (HRXCT) 解析を依頼し、ライニーチャート内のリニア類の分枝様式の CT 解析を行った。しかし、予想が外に、チャートの材質が X 線 CT 解析に適さず、十分な解像度がえられず、はっきりとした画像が得られなかった。

ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体とシロイヌナズナにおける無限成長分裂組織形成、分枝形成の分子機構の共通点を明らかにするために、ヒメツリガネゴケ無限成長分枝胞子体の分枝様式とオーキシン、クラス 1 KNOX 遺伝子との関連を調べた。ヒメツリガネゴケはゲノム中からクロマチン修飾制御因子であるポリコム複合体 2 遺伝子が欠失すると、配偶体組織から胞子体様構造体を形成する。この胞子体様構造体は無限成長しながら分岐する特徴を示し、胞子体様構造体の形態はリニア植物群の茎葉構造に類似する。

本研究の目的は無限成長と分枝を示す陸上植物の共通祖先が持っていた発生システムを推定することである。そのためには、ヒメツリガネゴケポリコム複合体 2 遺伝子欠失系統 (*ppclf* 欠失系統) で生じる胞子体様構造体の無限成長と分枝を制御する分子機構を解明し、被子植物シロイヌナズナの無限成長と分枝を制御する分子機構を比較することが有効である。しかしながら、胞子体

様構造体の無限成長と分枝を制御する分子機構は未解明であることから、本研究ではヒメツリガネゴケの無限成長分枝胞子体様構造体の無限成長と分枝を制御する分子機構の解明を行った。胞子体様構造体の分枝は分化した表層細胞から胞子体様幹細胞が形成されることで開始する。はじめに、オーキシン分布に着目した胞子体様幹細胞の形成位置制御機構を解析した。次に分枝制御因子を同定するツールとして紫外線照射による突然変異体作出系を確立し、分枝異常を示す突然変異体の作出を行った。

(1) オーキシン分布に着目した胞子体様幹細胞の形成位置制御機構の解析

植物ホルモンであるオーキシンは植物体内で空間情報を与える物質として知られている。例えば、シロイヌナズナの根ではオーキシンの濃度勾配が形成されており、この濃度勾配に基づいて細胞の分化や増殖、幹細胞ニッチの確立と維持などが制御されていると考えられている。そこで、胞子体様構造体からの胞子体様幹細胞の形成位置制御について、オーキシンが位置情報を与えているのではないかと想定し、*ppclf* 欠失系統でオーキシンシグナル活性化の分布を調べた。その結果、以下のことがわかった。

- 胞子体様構造体の表層細胞から胞子体様幹細胞が形成される過程において、オーキシンシグナルの高活性化部位が幹細胞の形成部位に一致する。従って、オーキシンシグナルの局所的な活性化が幹細胞の位置決定に関連する可能性がある。
- オーキシンシグナルは表層細胞の隆起とともに活性化する。一方、*class1 KNOX* 遺伝子である *MKN4* はオーキシンシグナルの活性化および表層細胞の隆起と分裂を経た後発現する。
- 胞子体様幹細胞におけるオーキシンシグナル活性化は *MKN4* が発現すると消失する。幹細胞が *MKN4* を発現するステージになるとオーキシンシグナルを低下させるメカニズムが機能することが示唆される。
- オーキシンシグナルは胞子体様構造体の表層細胞に特異的に活性化される。胞子体様構造体においてオーキシンシグナルを表層細胞特異的に活性化するメカニズムが存在する。
- 外性オーキシン、アンチオーキシン、オーキシン極性輸送阻害剤を用いた生理実験よ

り、胞子体様構造体からの胞子体様幹細胞形成には、オーキシン極性輸送を介したオーキシン分布と局所的なオーキシンシグナルの活性化が必要であることが示唆される。

- オーキシン排出キャリアータンパク質 PpPIN1 は胞子体様構造体の基部および分枝の基部領域で顕著に発現する。PpPIN1 は胞子体様構造体の基部および分枝の基部領域での高活性オーキシンシグナルの分布に関連する可能性がある。

(2) 紫外線 (UV) 照射による分枝異常を示す突然変異体の作出

胞子体様構造体からの胞子体様幹細胞形成の分子メカニズムを解明するために、突然変異体を使用した解析を行った。*ppcl1* 欠失系統では配偶子嚢が形成されず次世代を得ることができない。そのため、連鎖解析による責任遺伝子の同定ではなく、超並列 DNA シーケンサーを用いた直接ゲノム DNA 解読により責任遺伝子を同定する方法を考案した。具体的には (1) *ppcl1* 欠失変異体において突然変異の誘発、(2) 分枝異常を示す突然変異体の単離、(3) 超並列 DNA シーケンサーによる分枝異常突然変異体のゲノム配列の解読と候補遺伝子の絞り込み、(4) 遺伝子ターゲティングによる候補遺伝子の機能解析による責任遺伝子の同定、というアプローチを計画した。本解析では、(1) *ppcl1* 欠失変異体において突然変異の誘発、(2) 分枝異常を示す突然変異体の単離を行った。

その結果、紫外線照射による突然変異誘発の作出系を確立し、分枝異常を示す突然変異系統が単離できた。約 750 系統中 2 系統で分枝異常を示したことから、スクリーニングする系統の数を多くすることにより、複数の分枝異常突然変異体を見いだすことができると考えられる。また、胞子体様構造体が全く形成されないなど分枝異常以外の表現型を示す系統も観察された。従って、分枝異常突然変異体のみならず、他の形質に注目した突然変異体の単離にも使用できる。本法を用いて作出した分枝異常突然変異体から、超並列 DNA シーケンサーを用いて責任遺伝子を同定する系の確立は今後の研究課題である。

(3) 今後の展望

本研究により、ヒメツリガネゴケの胞子体様構造体の無限成長と分枝が、オーキシンと class 1 KNOX を用いた遺伝子系によって制御されているらしいことがわかった。この系はシロイヌナズナに近縁なタネツケバナ属における小葉形成時の遺伝子系に類似している。今後、オーキシン、class 1 KNOX と他の

因子との関連を調べ、被子植物のそれと比較することによって、どの程度遺伝子系が保存されているかがはっきりすると期待される。また、本研究によって得られた突然変異体は今後のヒメツリガネゴケにおける同遺伝子系解明に有効であると考えられる。

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 10 件)

1 Kim, S.Y., Colpitts, C.C., Wiedemann, G., Jepson, C., Rahimi, M., Rothwell, J.R., McInnes, A.D., Hasebe, M., Reski, R., Sterenberg, B.T., and Suh, D.Y. (2013). Physcomitrella PpORS, basal to plant type III polyketide synthases in phylogenetic trees, is a very long chain 2'-oxoalkylresorcinol synthase. *J Biol Chem* 288: 2767-2777.

2 Zhao, N., Ferrer, J.L., Moon, H.S., Kapteyn, J., Zhuang, X., Hasebe, M., Stewart, C.N., Jr., Gang, D.R., and Chen, F. (2012). A SABATH Methyltransferase from the moss *Physcomitrella patens* catalyzes S-methylation of thiols and has a role in detoxification. *Phytochemistry* 81: 31-41.

3 Aoyama, T., Hiwatashi, Y., Shigyo, M., Kofuji, R., Kubo, M., Ito, M., and Hasebe, M. (2012). AP2-type transcription factors determine stem cell identity in the moss *Physcomitrella patens*. *Development* 139: 3120-3129.

4 Motose, H., Hamada, T., Yoshimoto, K., Murata, T., Hasebe, M., Watanabe, Y., Hashimoto, T., Sakai, T., and Takahashi, T. (2011). NIMA-related kinases 6, 4, and 5 interact with each other to regulate microtubule organization during epidermal cell expansion in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 67: 993-1005.

5 Banks, J.A., Nishiyama, T., Hasebe, M., 他 100 名 (2011). The Selaginella genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. *Science* 332: 960-963.

6 Aya, K., Hiwatashi, Y., Kojima, M., Sakakibara, H., Ueguchi-Tanaka, M., Hasebe, M., and Matsuoka, M. (2011). The Gibberellin perception system evolved to

regulate a pre-existing GAMYB-mediated system during land plant evolution. *Nat Commun* 2: 544.

7 Yokoyama, R., Uwagaki, Y., Sasaki, H., Harada, T., Hiwatashi, Y., Hasebe, M., and Nishitani, K. (2010). Biological implications of the occurrence of 32 members of the XTH (xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase) family of proteins in the bryophyte *Physcomitrella patens*. *Plant J.* 64: 645-656.

8 Mikami, K., Saavedra, L., Hiwatashi, Y., Uji, T., Hasebe, M., and Sommarin, M. (2010). A dibasic amino acid pair conserved in the activation loop directs plasma membrane localization and is necessary for activity of plant type I/II phosphatidylinositol phosphate kinase. *Plant Physiol.* 153: 1004-1015.

9 Hayashi, K., Horie, K., Hiwatashi, Y., Kawaide, H., Yamaguchi, S., Hanada, A., Nakashima, T., Nakajima, M., Mander, L.N., Yamane, H., Hasebe, M., and Nozaki, H. (2010). Endogenous diterpenes derived from ent-kaurene, a common gibberellin precursor, regulate protonema differentiation of the moss *Physcomitrella patens*. *Plant Physiol.* 153: 1085-1097.

10 Okano, Y., Aono, N., Hiwatashi, Y., Murata, T., Nishiyama, T., Ishikawa, T., Kubo, M., and Hasebe, M. (2009). A polycomb repressive complex 2 gene regulates apogamy and gives evolutionary insights into early land plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 16321-16326.

[学会発表](計 19 件)

1 永島明知、石川雅樹、西山智明、日渡祐二、久保 稔、佐藤良勝、倉田哲也、長谷部光泰 : 「Decrease of TAS3 tasiRNA promotes reprogramming of *Physcomitrella* differentiated leaf cells to stem cells with auxin response factor accumulation」第54回日本植物生理学会年会、2013年03月21日、岡山大学(岡山県)

2 Xu, B., Otani, M., Hiwatashi, Y., Yamaguchi, M., Kubo, M., Kurata, T., Kato, K., Hasebe, M., and Demura, T. (March 21, 2013). VND, NST/SND, SMB-related NAC homologs in *Physcomitrella patens*. In The

54th Annual Meeting of The Japanese Society of Plant Physiologists (Okayama, Japan).

3 Gomez-Paez, M., Medina, J., Restovic, F., Jordana, X., Kabeya, Y., Ishikawa, M., Hasebe, M., and Vicente-Carbajosa, J. (October 29, 2012). Converged gene networks in the seed and beyond. In XLVIII Reunión Anual de la Sociedad Argentina de Investigación Bioquímica y Biología Molecular organized by the Argentinean Society for Biochemistry and Molecular Biology (Ciudad de Mendoza, Argentina).

4 Ishikawa, T., Tamada, Y., Hiwatashi, Y., Thompson, K., Ohshima, M., Kurata, T., Nishiyama, T., and Hasebe, M. (March 16, 2012). Epigenome and transcriptome analyses using the histone methyltransferase mutant of *Physcomitrella patens*. In The 53rd Annual Meeting of The Japanese Society of Plant Physiologist (Kyoto, Japan).

5 安益公一郎, 日渡祐二, 小嶋美紀子, 榊原均, 上田(田中)美祢子, 長谷部光泰, and 松岡信. 植物の進化過程において、ジベレリン受容システムは既存のGAMYBを制御するために誕生した. In 第53回日本植物生理学会年会、2012年3月16日 (京都産業大学).

6 Ishikawa, T., Tamada, Y., Hiwatashi, Y., Kurata, T., Nishiyama, T., and Hasebe, M. (December 13, 2011). Polycomb repressive complex 2 is required for the maintenance of H3K4me3 at the H3K27me3 target genes in the moss *Physcomitrella patens*. In 第34回日本分子生物学会年会 (パシフィコ横浜).

7 石川貴章, 玉田洋介, 日渡祐二, 倉田哲也, 西山智明, and 長谷部光泰 (2011年10月30日). ヒメツリガネゴケ野生型およびH3K27メチル化酵素欠失株を用いたトランスクリプトーム・エピゲノム解析. In 生命情報科学若手の会第3回研究会 (基礎生物学研究所)

8 長谷部光泰 (2011年7月30日). 現代進化生物学の面白さ. In 第13回日本進化学会大会 (京都大学).

9 Hasebe, M. (March 28, 2011). Origin of Plant Patterns. A workshop "Evolution of Plant Patterns" organized by Mata Laskowski and Ben Scheres (Jackson Hall, WY, USA.)

10日渡祐二, Dawnd, T., and 長谷部光泰 (2010年9月9日). ヒメツリガネゴケポリコーム遺伝子破壊系統における無限成長・分枝機構の解析. In 日本植物学会第74回大会 (中部大学).

11馬川直之, 日渡祐二, 長谷部光泰, and 小藤累美子 (2010年9月9日). ヒメツリガネゴケLAS遺伝子オソログは不等分裂を制御し生殖細胞の形成に關与する. In 日本植物学会第74回大会 (中部大学).

12長谷部光泰 (2010年8月2日). 植物の系統と発進進化. In 第12回日本進化学会大会 (東京工業大学).

13 Aoyama, T., Hiwatashi, Y., Shigyo, M., Hayashi, K., Ito, M., and Hasebe, M. (July 23, 2010). PpAPB genes regulate stem cell characterization in the moss *Physcomitrella*. In Moss 2010 (Sapporo, Japan).

14 Hiwatashi, Y., and Hasebe, M. (July 23, 2010). Regulatory mechanisms of initiation of a sporophyte-like stem cell in *Physcomitrella patens* CURFY LEAF deletion mutants. In Moss 2010 (Sapporo, Japan).

15T., and Wen, J., Hasebe, M., (July 9, 2010), "Evolution of genome, body plan, and life cycle in land plants" International Conference "New Frontiers in Plant Systematics and Evolution" organized by Ge, S. Chinese Academy of Sciences, Beijing, China.

16 Aoyama, T., and Hasebe, M. (June 16, 2010). *Physcomitrella patens* INTEGUMENTA/PLETHORA/BABY BOOM orthologs are involved in stem cell characterizatio. In 21st International Conference on Arabidopsis Research (Yokohama, Japan)

17長谷部光泰 (2010年5月30日). 日本の全ての植物図鑑は間違っていた。植物科学の今を語る. In 第67回小石川植物園市民セミナー (東京大学).

18石川貴章, 玉田洋介, 日渡祐二, Kari Thompson, 大島真澄, 倉田哲也, 西山智明, and 長谷部光泰 (2010年3月20日). ヒメツリガネゴケpolycomb repressive complex 2 遺伝子破壊体におけるヒストン H3 メチル化状

態のゲノムワイド解析. In 第52回日本植物生理学会年会 (東北大学)

19長谷部光泰, 日渡祐二, 岡野陽介, 青野直樹, 村田隆, 西山智明, 石川貴章, and 久保稔 (2009年12月9日). ポリコーム抑制複合体 2 遺伝子PpCLFとPpFIEの遺伝子破壊は1倍体分化細胞を2倍体多能性幹細胞にプログラムする. In 第32回日本分子生物学会年会 (パシフィコ横浜).

〔その他〕
ホームページ等
<http://www.nibb.ac.jp/evodevo>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

長谷部 光泰 (MITSUYASU HASEBE)
基礎生物学研究所・生物進化研究部門・教授
研究者番号：40237996

(2) 研究分担者

日渡 祐二 (YUJI HIWATASHI)
基礎生物学研究所・生物進化研究部門・助教
研究者番号：10373193

(3) 連携研究者

なし