

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 1 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2010～2013

課題番号：22247037

研究課題名(和文)ゲノム不毛地帯(RCRO)の進化と意義

研究課題名(英文)Evolution and meanings of genomic wastelands (RCRO)

研究代表者

平井 啓久(Hirai, Hirohisa)

京都大学・霊長類研究所・教授

研究者番号：10128308

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,200,000円、(間接経費) 10,260,000円

研究成果の概要(和文)：ゲノムの再造形に積極的に関与する構成ヘテロクロマチン(RCRO)に着目しその内部の分子解剖とそれが関与する生物学的意義について解析を進めた。新たに反復配列の解析法を開発しRCROの構成要素と構造の分析を踏み込んで解析し、特にチンパンジーの進化的意義を推測し、テナガザルとヨザルにおけるアルファサテライトDNAの存在様式とその構造において新知見を得た。テナガザルのアルファサテライトDNAはセントロメアに留まらずテロメアにも存在する。ヨザルでは夜行性との関係が推定される。チンパンジーではRCROが非相同染色体間の組換えを抑制している。等の興味深い染色体と生物の進化の関係の糸口が見えてきた。

研究成果の概要(英文)：We focused on constitutive heterochromatin (RCRO) that positively concerns to rearrangements of genome, and performed molecular dissection and estimated biological meaning of RCRO. We developed a new technique to analyze repetitive sequences and analyzed the component and construction of RCRO. Especially, subterminal satellite and alpha satellite DNA were investigated in chimpanzees, gibbons, and owl monkeys. Incredible differentiations were found in them. We found following results: 1) Gibbons have alpha satellite DNA not only at centromeres but also at telomeres. 2) Owl monkeys showed that 3 structures of alpha satellite DNA are related to change of chromosome number and one of them have some concerns with the nocturnal. 3) Chimpanzees allowed us to postulate that RCRO restrains ectopic recombinations from comparisons with results found previously. These outcomes interestingly enable us to be aware some concerns among biological evolution and chromosome rearrangements.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：人類学・自然人類学

キーワード：RCRO

1. 研究開始当初の背景

2001年のヒトゲノム概要配列決定の成果を皮切りに、2005年チンパンジー、2007年アカゲザルと順次ゲノム配列解析が終了した。これらの新規なデータは生物進化の新たな洞察を産む緒となる。申請代表者は、チンパンジーの subterminal satellite やテロメアやヒト内在性レトロウイルス LTR などの反復配列が複合的に混成することで、類人猿特異的染色体末端ヘテロクロマチン (RCRO と命名) が形成されることを明らかにした (Hirai et al. 2005 Cytogenet Genome Res)。その後の継続研究において、RCRO 構造がアフリカ類人猿だけではなく、シャーマンとアカゲザルにも存在することが明らかになった。ゲノムデータベース解析から、チンパンジー、ゴリラ、アカゲザルが同一のコンセンサス配列を共有することも確認された。新世界ザルや原猿類には存在しないので、この配列は類人猿と旧世界ザル (狭鼻猿類) の共通祖先で出現し、現在存在しないものは増幅する前に消失、あるいは小さな配列としてゲノム内のどこかに潜んでいるものと思われる (Hirai 投稿中)。細胞レベルの RCRO 機能の解析で、減数分裂時の染色体配置の制御 (ブーケステージの長期化など) およびキアズマ形成の偏向が認められた (Hirai 2005、投稿中、論文準備中)。これらの解析から2つの仮説を提唱した。**第1は「RCRO のゲノム内拡散は減数分裂のパキテン期で起る」**。その理由は、パキテン期に見られる染色体末端ならびに動原体領域の会合 (実験観察されている) とそれによる非同相染色体間の組み換えが、侵入した RCRO の DNA 断片の一部を他の染色体に転移させるというものである。増幅と転移を繰り返すことによって、最大全染色体に分布するようになる。**第2は「increase is loss」である**。これは、RCRO を持たないヒトでは染色体の次端部領域が、非同相染色体間の組み換えによって、高い多様性を維持しているが、一方、RCRO を持つチンパンジーではヒトで調べた遺伝子 (OR) の多様性が、ヒトのように高くない (Mefford and Trask 2002) ことから推測したものである (チンパンジーの比較データがまだ不十分な点もあるが)。すなわち、RCRO がない場合は非同相染色体間で遺伝子領域を組み換えるが、RCRO がある場合は RCRO 間だけの組み換えが起り、その周辺の遺伝子の多様性が低下するというものである。ようするに、「**RCRO が増加することで、ゲノムの多様性が低下する**」と仮定する。これらの現象は遺伝子変換・協調進化・エピジェネティクス・DNA 断片の移動・DNA の染色体間均質化・遺伝子多様化の抑制など、多くの現象に影響を与えることが推測され、RCRO の有無が霊長類の進化に影響している可能性を示唆する。ゲノム内に大量に存在することから、所有する種においては、RCRO の存在が「正の淘汰」を享受してきたことも推測される。そこで、

本課題では、上記の解析を敷衍させ、仮説の検証を目指し、RCRO の侵入・転移メカニズム、RCRO が惹起する細胞・染色体レベルの動態、ゲノム内外での転移メカニズム、周辺遺伝子の特性と発現修飾、さらに関連する疾病や行動特性を、RCRO を持たない種 (ヒト) と比較する。この比較解析によって、RCRO が生物に与える影響を、分子細胞遺伝学的、分子遺伝学的、集団遺伝学的に解析し、**RCRO が霊長類の進化にどのように関与しているか**を推測する。

2. 研究の目的

従来、「生物の進化は機能遺伝子の変異の蓄積によって形成される」、とする仮定を主流として研究が進められてきた。ところが、最近達成された各種生物の全ゲノム配列解析は、機能遺伝子だけが必ずしも生物の進化を支配しているとは言えない、ことを示唆した。今回我々は霊長類に特異的に存在するゲノム不毛地帯 (反復配列複合体: RCRO) の進化機構とその存在が与える周辺ゲノムへの影響を解析する。ゲノム内に大きな割合を占める RCRO は、遺伝的不活性領域ではあるけれど、これまでの我々の研究において遺伝的組換えの抑止や、遺伝子発現修飾に大きく影響を与えているらしいことが、観察され、予測されてきた。そこで、その進化と生物学的意義を分子細胞遺伝学的ならびに分子遺伝学的に明らかにする。

3. 研究の方法

本研究課題は類人猿とアカゲザルに特異的に存在する RCRO の変異多型を基盤にして、生物学的機能の分化を推測し、それを細胞およびゲノムレベルで解明しようとするものである。RCRO を起点に生物のゲノムや細胞や個体の機能分化を解析するもので、遺伝学、ゲノム科学、集団遺伝学、細胞遺伝学、獣医学、脳科学の専門家と組織し、それぞれの専門領域の視点や技術を結集して、学際的ならびに有機的に目的を遂行する計画である。生物の進化には環境に対する感受性が大きく関与しているとの考えから、ゲノム進化を俯瞰する目的で、疾病や精神行動の変化にも着目する。この研究組織は相互に共同研究体制をつくり、実験ならびに情報の共有・連携を図る。

4. 研究成果

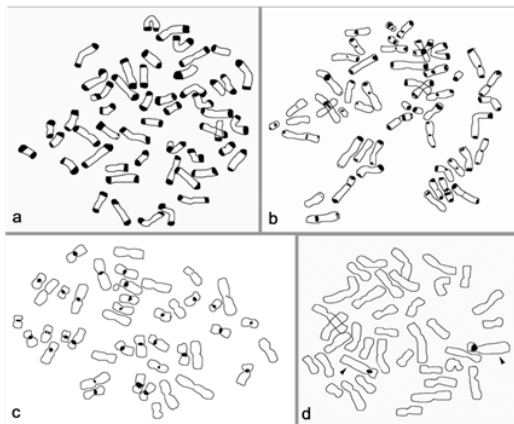
以下のような項目を明らかにした。

- (1) RCRO のゲノム内拡散機構と染色体行動への影響
ヒト科4種 (ヒト、チンパンジー、ボノボ、ゴリラ) における次端部サテライト DNA (StSat) の比較研究において、末端 RCRO はアフリカ類人猿とヒトが分岐する前に出現し、ヒトで消失したことを明らかにした。したがって、現在、末端 RCRO はアフリ

カ類人猿 3 種に存在し、ヒトとオランウータンには存在しない (Koga et al., *Genetica* 2011)。チンパンジーの減数分裂の解析から次のことが示唆された。末端 RCRO はパキテン期で集合体を作り、染色体間で組換えを起こし、RCRO の伝播や均質化を生じ、その結果として反復配列の協調進化を引き起こすこと。さらに、それらのことが競合して、末端 RCRO の上流部の遺伝子領域の組換えに、ヒトとチンパンジーの間で偏向をもたらすことである (Hirai, *Post-genome Biology of Primates* 2012; 未発表)。ヒト科 4 種を染色体レベルで比較し、先行研究のヒトの染色体端部領域間の高頻度の組換え率のデータと比較すると、チンパンジーとゴリラではヒトと同じ領域に相当する領域ではまったく非同相間組換えが生じていないことが示唆された (Hirai et al. 投稿準備中)。

(2) アルファサテライト DNA の染色体内再配置

さらに、類似の末端 RCRO を有する小型類人猿の *Symphalangus* 属 (シアマン) では、通常セントロメアに局在するアルファサテライト DNA (AS) が末端のテロメア領域に大量に存在することが明らかになった。すなわちセントロメアからテロメアに AS が転移し、増幅したことになる (Koga et



al., *Heredity*, 2012)。表面的に類似のヘテロクロマチンからなる末端 RCRO はアフリカ類人猿と小型類人猿とでは、それを構成する主要素が、それぞれ StSat と AS と別の配列であることが明らかになった。さらに、小型類人猿の AS はその 4 属 (*Symphalangus*, *Nomascus*, *Hylobates*, *Hoolock*) ごとに異なる局在性を示した (左図)。その概要は *Symphalangus* 属 (a) と *Nomascus* 属 (b) はセントロメアとテロメアに AS を持ち、*Hylobates* 属 (c) と *Hoolock* 属 (d) はセントロメアだけに AS を持

つことである (Baicharoen et al. *Genome*, 2012)。*Hylobates* 属は 8 本の染色体が AS を欠き、*Hoolock* 属は第 4 染色体以外のすべてが AS を失っている。これは、他の反復配列に乗っ取られたことに起因するものである (Hara et al. *J Human Genet*, 2012)。これらのデータは RCRO の劇的なゲノム進化の一面を捉えたものである (Koga and Hirai, in *Evolution of Gibbons and Siamangs*, Springer, in press)。

(3) RCRO と遺伝子発現制御の関係

ヒトには存在せず、チンパンジー特異的に存在する RCRO の遺伝子多様性に及ぼす影響を調べるために、チンパンジー親子トリオ 3 個体 (父親 (アキラ) -母親 (アイ) -子供 (アユム)) の全ゲノム解析を、京都大学理学研究科、国立遺伝学研究所との共同研究として 2010 年からの 4 年間に渡る共同研究として推進してきた。その結果、ヒトゲノムを含めて前例にない高精度でのゲノム解読を行うことが可能となり、精密に世代間における直接世代間変異数および変異率の推定が可能となった。この結果を用いて、本基盤研究の主目的である RCRO の遺伝子多様性に及ぼす影響についての解析を試みた。親子トリオの全ゲノム解析データの中のコドモの全ゲノムデータセットを用いて、チンパンジー特異的に RCRO の挿入が確認されている領域でのヘテロ接合率を計算し、それ以外での領域のヘテロ接合率との比較を行った。これは、RCRO が挿入された領域では、そうでない領域と比べて RCRO 間での組み換えが起こりやすくなり、遺伝的な多様性が低くなる事が予想されるためである。具体的なヘテロ接合率の計算は、ゲノム全体を 1Mb のウィンドウに区切り、それぞれのウィンドウにおけるヘテロ接合率を計算することで求めた。チンパンジーの 7 番染色体の 109Mb から 129Mb の領域 (ヒト染色体 7q31 に相当する領域) にはチンパンジー特異的に RCRO が挿入されている領域があり、その領域とその他の領域におけるヘテロ接合率をそれぞれ計算したところ、それぞれ $0.074 \pm 0.022\%$ (7q31, n=20)、 $0.069 \pm 0.028\%$ (7q31 以外, n=2645) となり、RCRO の挿入があった領域の多様性が低くなるという現象は今回の領域では認められなかった。しかし、これは 1 つの領域およびチンパンジーに限った結果であるため、今後は複数領域およびヒトとの比較解析を進める事が重要である。本基盤

研究では、チンパンジーにおける方法論の確立は達成できたため、現在、データベースのヒトの全ゲノムデータを用いて、同様の解析を行っている最中であり、ヒトとチンパンジーの比較解析を行っているところである。

先行研究から、チンパンジーの7番染色体7q31.1領域に存在するRCROが染色体の組み換えを抑制している可能性が示唆された(Hirai et al. 2005)。もし7番染色体(もしくは7q31.1領域の周辺)の組み換えが抑制されているのならば、当該領域の連鎖不平衡(LD)は、他の染色体やヒトの染色体に比べ、高い水準に保たれ、LDの減衰が少ない事が期待される。この予測を検証するために、24個体のチンパンジー(*Pan troglodytes verus*)を対象に一塩基多型(SNP)を決定し、LDの程度を染色体毎に調べた。SNPの決定にはPCRダイレクトシーケンシング法を採用し、チンパンジーゲノムの中で非コーディング領域を中心に無作為に抽出した約20箇所の20kbの領域について、PCRによるDNA断片の増幅と配列決定を行った。各20kbの領域には6つのプライマーペアを用意し、平均850bpのDNA断片を増幅するPCRを行い、得られたDNA断片の塩基配列決定を行った。LDの程度を調べるのに必要となるハプロタイプ情報は、SNPの遺伝子型からPHASEアルゴリズムによって推定をした。最初に選択した20箇所のPCRダイレクトシーケンシングの結果が思わしくなかったため、新たにプライマー設計の戦略を変え別の20箇所にPCRプライマーを設定し、ダイレクトシーケンシングを行う事とした。結果、チンパンジー7番染色体は、チンパンジーの他の染色体と比べてLDの減衰に違いは見られず、当初の予測と異なる結果を示した。本研究とは別のチンパンジー集団(10個体)について、全ゲノム塩基配列を決定したデータから得られるLDを調べても同様にチンパンジー7番染色体のLDの減衰には、他の染色体と比べて違いは見られなかった。これらの結果からは、チンパンジーの7番染色体では組み換えが抑制されていないか、抑制されていても別の機構でLDの減衰が起こるかの可能性が考えられる。

(4) 染色体数変異とアルファサテライトDNAの関係

ヒト上科およびヨザル科にみられる大規模反復配列について、分子レベルでの解析を行い、形成や変遷の過

程に関する新しい知見を得た。ヒト上科のほうは、セントロメアの主要構成成分であるアルファサテライトDNAを扱った。ヒト上科はヒト科とテナガザル科からなる。これまでは、このうちのヒト科のみにアルファサテライトDNAの高次構造が観察されていた。ところが、新規の解析法を開発し、テナガザル科での様相を調べたところ、高次構造が見つかった。この結果は、高次構造の起源は少なくともヒト上科の共通祖先まで遡ることを意味する(Koga et al. 2014; Terada et al. 2013)。ヨザル科で対象とした反復配列は、主に染色体の端部に存在する大規模なヘテロクロマチンである。染色体上の詳細な場所、規模、および塩基配列の特性を調べ、形成の過程を推測した。セントロメア領域の構成成分とみなされて他の染色体に伝播し、続いてテロメア領域の構成成分とみなされて量的な拡大が起こったとの結論に至った(Ptrakhongcheep et al. 2013)。また、ヨザルにおいては染色体数の異なる種の間で雑種を形成した場合に、染色変異を誘発する可能性を示唆するデータが得られた。X染色体のトリソミー、相互転座、相互転座変異の一個体内キメラが観察されたものである。これらのデータは染色体彩色プローブおよびY反復配列プローブを用いて明らかになったものであるが、アルファサテライトDNAも染色体再配列の機構を解析することに有効であることが示された(発表準備中)。

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38件)

- ① Koga A, Hirai Y, Terada S, Jahan I, Baicharoen S, Arsaithamkul V, Hirai H, “Evolutionary origin of higher-order repeat structure in alpha satellite DNA of primate centromeres.” DNA Research, in press, (2014), 査読有 DOI: 10.1093/dnares/dsu005
- ② Fukuda K, Ichiyanagi K, Yamada Y, Go Y, Udono T, Wada S, Maeda T, Soejima H, Saitou N, Ito T, Sasaki H, “Regional DNA methylation differences between humans and chimpanzees are associated with genetic changes, transcriptional divergence and disease genes.” J. Hum Genet 58, 446-454 (2013), 査読有 DOI: 10.1038/jhg.2013.55
- ③ Prakhongcheep O, Chaiprasertsri N, Terada S, Hirai Y, Srikulnath K, Hirai

- H, *Koga A, “Heterochromatin blocks constituting the entire short arms of acrocentric chromosomes of Azara’s owl monkey: formation processes inferred from chromosomal locations.” *DNA Research* 20, 461-470 (2013), 査読有
DOI: 10.1093/dnares/dst023
- ④ Terada S, Hirai Y, Hirai H, *Koga A, “Higher-order repeat structure in alpha satellite DNA is an attribute of hominoids rather than hominids.” *Journal of Human Genetics* 58, 752-754 (2013), 査読有
DOI: 10.1038/jhg.2013.87
- ⑤ Jahan I, Hirai Y, Rahman ZMM, Islam MA, Hirai H, “The first finding of chromosome variations in wild-born western hoolock gibbons.” *Primates* 54, 335-340 (2013), 査読有
DOI: 10.1007/s10329-013-0382-2
- ⑥ Prakhongcheep O, Hirai Y, Hara T, Srikulnath K, Hirai H, Koga A, “Two Types of Alpha Satellite DNA in Distinct Chromosomal Locations in Azara’s Owl Monkey.” *DNA Research* 20, 235-240 (2013), 査読有
DOI: 10.1093/dnares/dst004
- ⑦ Yamamichi M, Gojobori J, Innan H, “An autosomal analysis gives no genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees.” *Mol Biol Evol* 29, 145-156 (2012), 査読有
DOI: 10.1093/molbev/msr172
- ⑧ Baicharoen S, Arsaithamkul V, Hirai Y, Hara T, Koga A, Hirai H, “In situ hybridization analysis of gibbon chromosomes suggests that amplification of alpha satellite DNA in the telomere region is confined to two of the four genera.” *Genome* 55, 809-812 (2012), 査読有
DOI: 10.1139/gen-2012-0123
- ⑨ Koga A, Hirai Y, Hara T, Hirai H, “Repetitive sequences originating from the centromere constitute large-scale heterochromatin in the telomere region in the siamang, a small ape.” *Heredity* 109, 180-187 (2012), 査読有
DOI: 10.1038/hdy.2012.28
- ⑩ Hara T, Hirai Y, Baicharoen S, Hayakawa T, Hirai H, Koga A, “A novel composite retrotransposon derived from or generated independently of the SVA (SINE/VNTR/Alu) transposon has undergone proliferation in gibbon genomes.” *Genes & Genetic Systems* 87, 181-190 (2012), 査読有
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22976393>
- ⑪ Hara T, Hirai Y, Jahan I, Hirai H, Koga A, “repeat sequences evolutionarily related to SVA-type retrotransposons are expanded in the centromere region of the western hoolock gibbon, a small ape.” *Journal of Human Genetics* 57, 760-765 (2012), 査読有
DOI: 10.1038/jhg.2012.107
- ⑫ Hayakawa T, Sugawara T, Go Y, Udono T, Hirai H, Imai H, “Eco-Geographical Diversification of Bitter Taste Receptor Genes (TAS2Rs) among Subspecies of Chimpanzees (*Pan troglodytes*).” *PLOS ONE* 7, E43277 (2012), 査読有
DOI: 10.1371/journal.pone.0043277
- ⑬ Hirai H, Hirai Y, LoVerde PT, “Evolution of sex chromosomes ZW of *Schistosoma mansoni* inferred from chromosome paint and BAC mapping analyses.” *Parasitology International* 61, 684-689 (2012), 査読有
DOI: 10.1016/j.parint.2012.07.007
- ⑭ Miyabe-Nishiwaki T, K Masui, A Kaneko, K Nishiwaki, T Nishio, H Kanazawa, “Evaluation of the predictive performance of a pharmacokinetic model for propofol in Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*).” *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics* 36, 16-173 (2012), 査読有
DOI: 10.1111/j.1365-2885.2012.01404.x
- ⑮ Hirai H, “Evolution and biological meaning of genomic wastelands (RCRO) : proposal of hypothesis.” In *Post-Genome Biology of Primates* 227-240 (2012), 査読有
- ⑯ Kurosaki T, Gojobori J, Ueda S, “Comparative Genetics of the Poly-Q Tract of Ataxin-1 and Its Binding Protein PQBP-1.” *Biochem Genet* 50, 309-317 (2012), 査読有
DOI: 10.1007/s10528-011-9473-1
- ⑰ Katoh I, Mirova A, Kurata S, Murakami Y, Horikawa K, Nakakuki N, Sakai T, Hashimoto K, Maruyama A, Yonaga T, Fukunishi N, Moriishi K, Hirai H, “Activation of the long terminal repeat of human endogenous retrovirus K by melanoma-specific transcription factor MITF-M.” *Neoplasia* 13, 1081-1092 (2011), 査読有
DOI: 10.1593/neo.11794
- ⑱ Iwase M, Satta Y, Hirai H, Hirai Y, Takahata N, “Frequent gene conversion events between the X and Y homologous chromosomal regions in primates.” *BMC*

Evolution Biology 10. 225 (2010), 査読有
DOI: 10.1186/1471-2148-10-225

[学会発表] (計46件)

- ① 古賀章彦, 平井百合子, 寺田祥子, 平井啓久, “セントロメアを構成する反復配列の高次構造はヒト科ではなくヒト上科の特性である” 日本遺伝学会第85回大会 (2013年9月19日-9月21日), 横浜市
- ② 平井啓久, オーン・プラコンチ, ナンペ・チャイパセルチ, 平井百合子, 古賀章彦, “ヨザルのアクロセントリック染色体短腕にあるヘテロクロマチンの形成過程” 第29回日本霊長類学会・日本哺乳類学会2013年度合同大会 (2013年9月6日-9月9日), 岡山市
- ③ 古賀章彦, 平井百合子, オーン プラコンチ, 平井啓久, “ヨザルのヘテロクロマチンを構成する切れやすそうな縦列反復配列: 染色体構成の急速な変化への関与に関する仮説” 日本遺伝学会第84回大会 (2012年9月26日), 福岡市
- ④ 平井啓久, 原暢, 平井百合子, 古賀章彦, “テナガザルの染色体端部にある大規模ヘテロクロマチンの主成分” 第28回日本霊長類学会大会 (2012年7月7日), 名古屋市
- ⑤ 古賀章彦, 原暢, Israt Jahan, 平井百合子, 平井啓久, “テナガザルにみられるトランスポソンのゲノムへの影響: セントロメアへのヘテロクロマチンの供給” 第28回日本霊長類学会大会 (2012年7月7日), 名古屋市
- ⑥ 郷康広, 辰本将司, 豊田敦, 西村理, 友永雅己, 平井啓久, 松沢哲郎, 藤山秋佐夫, 阿形清和, “チンパンジーパーソナルゲノム研究” 第28回日本霊長類学会大会 (2012年7月7日), 名古屋市
- ⑦ 平井啓久, 他3名, “チンパンジーにあってヒトにない染色体端部ゲノム不毛地帯: 存在様式変異” 第62回染色体学会, (2011年11月11日-2011年11月13日), 平塚市
- ⑧ Yasuhiro GO, “Comparative transcriptome and genome analysis in a chimpanzee trio” Young Researchers Conference on Evolutionary Genomics. (2011年8月2日), Tokyo (招待講演)
- ⑨ 郷康広, “ゲノムを通して我が身を知る〜ヒトとチンパンジーの間にあるもの〜” 第27回日本霊長類学会 公開シンポジウム, (2011年7月18日). 犬山市 (招待講演)
- ⑩ 平井啓久, 他3名, “チンパンジーにあってヒトにない染色体端部ゲノム不毛地帯: (2) 培養細胞を用いた組換えの検出” 第27回日本霊長類学会大会, (2011年7月16日-2011年7月18日). 犬山国際観

光センター(犬山市)

- ⑪ 古賀章彦, 他2名, “チンパンジーにあってヒトにない染色体端部ゲノム不毛地帯: (1) 存在様式変異から推測される非同相染色体間末端組換え” 第27回日本霊長類学会大会, (2011年7月16日-2011年7月18日), 犬山市
- ⑫ Koga A, Hirai H, “Origin and evolution of retrotransposable compound repeat organization (RCRO).” International Primatological Society XXIII, (2010年9月16日), Kyoto
- ⑬ Baicharoen S, Miyabe-Nishiwaki T, et al.: “Intergeneric and interspecific hybrids in gibbons : chromosomal aspects of the small ape evolution” International Primatological Society XXIII, (2010年9月15日), Kyoto

[図書] (計1件)

- ① Hirai, H, Imai, H, Go, Y, Springer, “Post-Genome Biology of Primates” 2012, 286

6. 研究組織

(1) 研究代表者

平井 啓久 (Hirai, Hirohisa)
京都大学・霊長類研究所・教授
研究者番号: 10128308

(2) 研究分担者

五條堀 淳 (Gojobori, Jun)
総合研究大学院大学・先導科学研究科・助教
研究者番号: 00506800

宮部 貴子 (Miyabe, Takako)
京都大学・霊長類研究所・助教
研究者番号: 10437288

田辺 秀之 (Tanabe, Hideyuki)
総合研究大学院大学・先導科学研究科・助教
研究者番号: 50261178

郷 康広 (Go, Yasuhiro)
大学共同利用機関法人自然科学研究機構
(新分野創成センター)・新分野創成センター・准教授
研究者番号: 50377123

古賀 章彦 (Koga, Akihiko)
京都大学・霊長類研究所・教授
研究者番号: 80192574