

令和 7 年 5 月 29 日現在

機関番号：14301

研究種目：学術変革領域研究(A)

研究期間：2020～2024

課題番号：20H05906

研究課題名（和文）植物の不均一環境変動へのレジリエンスを支える転写開始点制御機構

研究課題名（英文）Transcription start site control mechanism supporting plant resilience to fluctuating environments

研究代表者

松下 智直（Matsushita, Tomonao）

京都大学・理学研究科・教授

研究者番号：20464399

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 116,500,000円

研究成果の概要（和文）：植物を取り巻く光環境は時空間的に不均一であり、その最たる例が木もれ日である。固着生活を営む植物が、木もれ日のような不均一でダイナミックレンジの大きな光環境変動を受け止め、それに適応するためには、転写開始点変化を介したプロテオーム多様化による環境適応能力の拡大が必要であることを、研究代表者は近年明らかにした（Cell 2017）。本研究では、不均一な光環境変動に対する植物の適応機構を支える植物独自のプロテオーム多様化機構として、光環境刺激依存的な転写開始点制御に着目し、その分子機構の概要を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

同規模の転写開始点変化は、光環境刺激に限らず、その他の多様な環境刺激やシグナルに応じて、真核生物において共通の分子機構で起こるものである可能性が高いと考えられるため、本研究によって明らかとなったその分子機構は、1つの遺伝子から機能の異なる複数のタンパク質を生み出す普遍的な仕組みを世界に先駆けて明らかにすることとなり、生物学上の大きな進歩となることは間違いない。また、本基礎研究の成果は、「遺伝子発現制御」という一般的な概念に新たな次元をもたらすことで、将来的には教科書に記載されるなどして、科学的啓蒙という観点から社会・国民に広く還元されるものと考えられる。

研究成果の概要（英文）：The light environment surrounding plants is spatiotemporally heterogeneous, with sunflecks representing a prime example. To cope with such heterogeneous and highly dynamic fluctuations in light conditions, sessile plants must expand their adaptive capacity through diversification of the proteome mediated by transcription start site (TSS) changes. We have previously demonstrated the importance of this mechanism in environmental adaptation of plants (Cell, 2017). In this study, we focused on TSS regulation in response to light environmental stimuli as a plant-specific proteome-diversification mechanism during adaptation to heterogeneous light conditions, and we successfully elucidated its molecular framework.

研究分野：植物分子生理学

キーワード：転写開始点制御 植物 環境応答 不均一光環境

1. 研究開始当初の背景

植物を取り巻く環境は、例えば木もれ日のように時空間的に不均一であるが、生存に適した環境を求めて移動することができない植物は、芽生えたその地で、この大きなダイナミックレンジの光環境変動を受け止め、適応せざるを得ない。では植物はどのような分子機構によって、そのような適応を実現させているのだろうか？

生物の適応能力はプロテオームの多様さに依存するが、ある 1 つの生物種が持つ遺伝子の数には限りがある。したがって、木もれ日のような広いダイナミックレンジの光環境変動に対して植物が示す高度な適応能力を実現させるためには、機能の異なる複数のタンパク質を 1 つの遺伝子から生み出す仕組みが必要になると考えられる。

我々は最近、光環境変化にตอบสนองして 2,000 を超える遺伝子の転写開始点が変わることによって、1 つの遺伝子から細胞内局在の異なる複数のタンパク質が生じ、それらが細胞内の異なる場所で異なる機能を果たすことが、植物の様々な光環境への適応に必要なことを明らかにした (*Cell* 2017)。具体的には、植物が木陰に入ると、木もれ日による不均一・不規則な光環境変動を予測し、特定の遺伝子の転写開始点を変化させることによって、光呼吸経路の細胞内での進路を切り替え、光障害の予測回避を行うことを示した。この機構を欠損した植物は木もれ日のような変動光環境に対して適応できなくなることから、転写開始点変化を介したプロテオーム多様化が、木もれ日のような不均一な光環境変動に対するレジリエンスに不可欠な分子機構であることが示された。

転写開始点選択は、1 つの遺伝子内に存在する異なる転写開始点から、長さの異なる mRNA 分子が転写される現象であり、選択的スプライシングと並んで、プロテオームの拡大に貢献しうる機構として知られている (Davuluri et al., 2008; Landry et al., 2003)。しかしながら、殆どのケースで 5' UTR の変化しか生み出さず、プロテオームに対するインパクトは小さいと考えられていたため、その重要性はこれまで軽んじられてきた。

フィトクロムは、植物の主要な光情報受容体であり、赤色光依存的に PIF と呼ばれる転写因子を阻害し、その 2,000 ほどの標的遺伝子の転写量を変化させることで、植物の様々な光応答を引き起こすと考えられている。

このような背景のなか、我々は最近、キャップ構造を持つ mRNA 5' 末端の配列だけを解読する TSS シークエンス解析により、転写開始点の位置と発現量をシロイヌナズナにおいて網羅的に解析した。その結果、光刺激がフィトクロムを介して、ゲノムワイドに 2,000 を超える遺伝子の転写開始点を変化させ、1,600 以上の遺伝子それぞれから長さや機能の異なる複数のタンパク質が生じること、そしてコードするタンパク質の N 末端に存在するシグナルペプチドの有無が変化することで、何百ものタンパク質の細胞内局在が光環境に応じて変化することを発見した (*Cell* 2017)。

これらの結果は、この転写開始点制御という現象が、真核生物に共通の普遍的な現象でありながら、特に植物においてプロテオームに対するインパクトが大きく、進化の中で植物が独自に発達させてきたプロテオーム多様化機構であることを示している。このことは、動き回らないが故に環境変動から逃避できず、動物に比べてはるかに大きいダイナミックレンジの環境変化に適応せざるを得ない植物の生き様を反映するとともに、転写開始点制御がセントラルドグマにおける植物ならではの新たなプロテオーム多様化機構として、植物の環境応答に普遍的に関わる機構であることを示唆している。

ここで驚くべき事に、フィトクロムによる転写量制御 (mRNA 総量の制御) と転写開始点制御をそれぞれ受ける標的遺伝子群は、互いに殆どオーバーラップしないことが判明した。この結果は、フィトクロムによる転写開始点制御を受ける遺伝子のほとんどが、転写量 (mRNA の総量) を一定に保ったまま、フィトクロムシグナルに応じて転写開始点を変化させることを示す。これまで遺伝子の発現量変化は主にマイクロアレイを用いて解析されてきたが、マイクロアレイにおいては一般に遺伝子の 3' UTR 上にプローブが設計されることが多く、それ故に転写開始点制御によるプロテオーム変化はこれまで検出されることなく見逃されてきたのだと考えられる。

2. 研究の目的

ダイナミックレンジの大きな不均一環境変動への適応を可能とする多層的なプロテオーム多様化機構の一つとして転写開始点制御を取り上げ、TSS シークエンス技術を領域内で共有することによって、植物環境応答におけるその普遍性を検証する。また、光受容体フィトクロムを介した光刺激による転写開始点制御をモデルケースとして、真核生物に共通であると考えられる転写開始点選択の分子機構を解明することで、セントラルドグマに新たな一過程を付け加え、生物の教科書を書きかえることを目指す。そして、木もれ日に晒された植物が不均一かつ不規則な光環境変動情報を時空間的に統合し対処する分子機構を解明することで、「環境の空間的不均一性に対するレジリエンス機構」や「環境の不規則な経時変動に対するレジリエンス機構」における転写開始点制御の具体的な貢献を明らかにすることを目指す。

3. 研究の方法

(1) 植物環境応答における転写開始点制御の普遍性の検証

総括班の研究支援センター・TSS シークエンス部門による TSS シークエンス解析技術を領域内の全ての計画研究班および多くの公募研究班と共有することにより、この転写開始点制御によるプロテオーム多様化機構が光刺激以外の多様な環境刺激に対する応答においても普遍的に働くことを検証する。そしてさらに、植物以外の真核生物についても解析の対象を広げることで、転写開始点選択が真核生物に共通のセントラルドグマの普遍的一過程であることを示す。

(2) 光環境刺激依存的な転写開始点制御の分子機構解明

植物の不均一環境変動への適応を支える植物独自のプロテオーム多様化機構として転写開始点制御に着目し、その分子機構を、植物の主要な光受容体であるフィトクロムを介した光環境刺激による転写開始点制御をモデルケースとしてシロイヌナズナにおいて解明する。

また、上記(1)の解析を行うなかで、光刺激以外の様々な環境シグナルによっても、同規模のゲノムワイドな転写開始点変化が引き起こされることを確認した上で、それらの制御に関わるシス配列とトランス因子をそれぞれ同定し、比較することで、異なる環境シグナルによる転写開始点制御機構の間に存在する共通点と共に、それらの間の特異性を生み出すための機構を解析する。

まずシス配列については、それぞれの環境刺激に応じて転写開始点変化を示す遺伝子群において、有意に濃縮される配列を解析することにより同定を進める。一方トランス因子については、ある環境刺激による転写量制御に関わる転写因子が、同じ刺激による転写開始点制御にも関与する可能性が考えられるため、その可能性を検証することで同定を試みる。それに加えて、同定したシス配列に結合するタンパク性因子の探索を試みる。そして同定したシス配列とトランス因子を比較することで、様々な環境刺激による転写開始点制御機構における共通性と特異性を解析する。

4. 研究成果

(1) 植物環境応答における転写開始点制御の普遍性の検証

TSS シークエンス解析技術を領域内の全ての計画研究班および多くの公募研究班と共有することにより、この転写開始点制御によるプロテオーム多様化機構が、モデル植物であるシロイヌナズナにおいて、光刺激以外の多様な環境刺激に対する応答においても普遍的に働くことを明らかにした。そしてこれらのデータを解析することで、転写開始点変化を示す遺伝子の顔ぶれは基本的に環境刺激特異的であること、そして転写開始点制御の主目的の一つは、代謝酵素の細胞内局在を変化させることで、様々な環境変動に応じて代謝経路の細胞内区画を切り換えることであることが明らかとなった。

我々は、TSS シークエンス解析技術を領域内でさらに共有することにより、この転写開始点制御によるプロテオーム多様化機構が、シロイヌナズナのみならず、その他の系統的に離れた複数の植物種、さらには緑藻や酵母、そしてヒトに至まで多様な真核生物種において、様々な環境刺激に応答して普遍的に働くことを明らかにした。これによって、転写開始点選択が真核生物に普遍的なプロテオーム多様化機構であり、セントラルドグマの新たな一過程であることが示された。

(2) 光環境刺激依存的な転写開始点制御の分子機構解明

フィトクロムが従来より知られる転写量制御を行う際には、標的遺伝子のプロモーター上に存在する G-box 配列に、bHLH 型の転写因子である PIF が直接結合することが知られているため、PIF が光刺激による転写開始点制御にも関与する可能性を検証した。その結果、フィトクロムによる転写量制御と転写開始点制御のいずれにおいても、PIF が本質的に関与すること、しかしながら標的遺伝子に対するその結合様式が 2 つの制御間で異なり、転写量制御では従来より知られている通り G-box 依存的に結合するのに対して、転写開始点制御においては G-box 非依存的に結合することを明らかにした。

さらに、フィトクロムによる PIF を介した転写開始点制御に本質的に関わる下流因子を、逆遺伝学的手法により同定し、その下流因子と PIF が標的遺伝子のプロモーター上で直接相互作用し、協調して当該制御に関わることを明らかにした。

以上により、光環境刺激依存的な転写開始点制御の分子機構の概要が明らかにされた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計15件（うち査読付論文 15件／うち国際共著 5件／うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Zaha, S., Sakamoto, Y., Nagasawa, S., Sugano, S., Suzuki, A., *Suzuki, Y., and *Seki, M.	4. 巻 12
2. 論文標題 Whole-genome methylation analysis of APOBEC enzyme-converted DNA (~5 kb) by Nanopore sequencing.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Bio-protocol	6. 最初と最後の頁 e4345
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21769/BioProtoc.4345.	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 Wang, Z., Orosa-Puente, B., Nomoto, M., Grey, H., Potuschak, T., Matsuura, T., Mori, I.C., Tada, Y., Genschik, P., and *Spoel, S.H.	4. 巻 8
2. 論文標題 Proteasome-associated ubiquitin ligase relays target plant hormone-specific transcriptional activators.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Sci. Adv.	6. 最初と最後の頁 eabn4466
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.abn4466	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 Ehara, H., Kujirai, T., Shirouzu, M., *Kurumizaka, H., and *Sekine, S.I.	4. 巻 377
2. 論文標題 Structural basis of nucleosome disassembly and reassembly by RNAPII elongation complex with FACT.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 eabp9466
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.abp9466	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 Hirano, R., Ehara, H., Kujirai, T., Uejima, T., Takizawa, Y., *Sekine, S.I., and *Kurumizaka, H.	4. 巻 13
2. 論文標題 Structural basis of RNA polymerase II transcription on the chromatosome containing linker histone H1.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nat. Commun.	6. 最初と最後の頁 7287
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-022-35003-z	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 Zhang, X., Nomoto, M., Garcia-Leon, M., Takahashi, N., Kato, M., Yura, K., Umeda, M., Rubio, V., Tada, Y., Furumoto, T., Aoyama, T., and *Tsuge, T.	4. 巻 63
2. 論文標題 CFI 25 subunit of cleavage factor I is important for maintaining the diversity of 3' UTR lengths in <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 369-383
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac002	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 Kobayashi, H., Murakami, K., Sugano, S.S., Tamura, K., Oka, Y., Matsushita, T., and *Shimada, T.	4. 巻 3
2. 論文標題 Comprehensive analysis of peptide-coding genes and initial characterization of an LRR- only microprotein in <i>Marchantia polymorpha</i> .	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Front. Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 1051017
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2022.1051017	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 Moriya, K.C., Shirakawa, M., Loue-Manifel, J., Matsuda, Y., Lu, Y.T., Tamura, K., Oka, Y., Matsushita, T., Hara-Nishimura, I., Ingram, G., Nishihama, R., Goodrich, J., Kohchi, T., and *Shimada, T.	4. 巻 9
2. 論文標題 Stomatal regulators are co-opted for seta development in the astomatous liverwort <i>Marchantia polymorpha</i> .	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Nat. Plants	6. 最初と最後の頁 302-314
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-022-01325-5	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 該当する

1. 著者名 Yagi H, Tamura K, Matsushita T, and Shimada T	4. 巻 16
2. 論文標題 Spatiotemporal relationship between auxin dynamics and hydathode development in <i>Arabidopsis</i> leaf teeth.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Signal Behav.	6. 最初と最後の頁 1989216
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2021.1989216	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 Nomoto M, Skelly MJ, Itaya T, Mori T, Suzuki T, Matsushita T, Tokizawa M, Kuwata K, Mori H, Yamamoto YY, Higashiyama T, Tsukagoshi H, Spoel SH, and Tada Y	4. 巻 37
2. 論文標題 Suppression of MYC transcription activators by the immune cofactor NPR1 fine-tunes plant immune responses.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cell Rep.	6. 最初と最後の頁 110125
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2021.110125	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 Yagi Hiroki, Nagano Atsushi J, Kim Jaewook, Tamura Kentaro, Mochizuki Nobuyoshi, Nagatani Akira, Matsushita Tomonao, Shimada Tomoo	4. 巻 72
2. 論文標題 Fluorescent protein-based imaging and tissue-specific RNA-seq analysis of Arabidopsis hydathodes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 1260-1270
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/eraa519	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 Takagi Hiroshi, Lee Nayoungら	4. 巻 60
2. 論文標題 Florigen-producing cells express PPF1-LIKE PROTEIN 1 to accelerate flowering and stem growth in Arabidopsis	5. 発行年 2025年
3. 雑誌名 Developmental Cell	6. 最初と最後の頁 1-16
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.devcel.2025.02.003	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 Chen Yingxi, Nishimura Kohji, Tokizawa Mutsutomo, Yamamoto Yoshiharu Y, Oka Yoshito, Matsushita Tomonao, Hanada Kousuke, Shirai Kazumasa, Mano Shoji, Shimizu Takayuki, Masuda Tatsuru	4. 巻 195
2. 論文標題 Alternative localization of HEME OXYGENASE 1 in plant cells regulates cytosolic heme catabolism	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 2937 ~ 2951
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiae288	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 Seki Masahide, Kuze Yuta, Zhang Xiang, Kurotani Ken-ichi, Notaguchi Michitaka, Nishio Haruki, Kudoh Hiroshi, Suzaki Takuya, Yoshida Satoko, Sugano Sumio, Matsushita Tomonao, Suzuki Yutaka	4. 巻 52
2. 論文標題 An improved method for the highly specific detection of transcription start sites	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 e7 ~ e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkad1116	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 Hosokawa Chika, Yagi Hiroki, Segami Shoji, Nagano Atsushi J, Koumoto Yasuko, Tamura Kentaro, Oka Yoshito, Matsushita Tomonao, Shimada Tomoo	4. 巻 65
2. 論文標題 The Arabidopsis <i>katamari2</i> Mutant Exhibits a Hypersensitive Seedling Arrest Response at the Phase Transition from Heterotrophic to Autotrophic Growth	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant And Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 350 ~ 361
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcad156	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 Takeda Tomoyuki, Shirai Kazumasa, Kim You-wang, Higuchi-Takeuchi Mieko, Shimizu Minami, Kondo Takayuki, Ushijima Tomokazu, Matsushita Tomonao, Shinozaki Kazuo, Hanada Kousuke	4. 巻 111
2. 論文標題 A de novo gene originating from the mitochondria controls floral transition in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 189 ~ 203
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11103-022-01320-6	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10件（うち招待講演 8件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 松下智直
2. 発表標題 植物の光受容体フィトクロムによる遺伝子発現の多段階制御機構
3. 学会等名 DIC総合研究所セミナー（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Tomonao Matsushita
2. 発表標題 Phytochrome regulates alternative promoter selection in Arabidopsis
3. 学会等名 International Conference of the Genetics Society of Korea 2022 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松下智直
2. 発表標題 植物が光を感じる秘密
3. 学会等名 特別展「植物」オンライン講演会 特別講演 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松下智直
2. 発表標題 植物の不均一環境変動への適応を支える転写開始点制御機構
3. 学会等名 植物科学シンポジウム2021 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松下智直
2. 発表標題 植物の不均一環境変動への適応を支える 転写開始点制御機構
3. 学会等名 植物科学シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松下智直
2. 発表標題 光環境変動への適応を支える 転写開始点制御機構
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会シンポジウム
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松下智直
2. 発表標題 不均一光環境変動に対する植物の適応を支える 転写開始点制御機構
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会 ワークショップ
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tomonao Matsushita
2. 発表標題 Transcription start site selection is environmentally controlled to diversify the proteome in eukaryotes
3. 学会等名 GMI (Gregor Mendel Institute) Seminar (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 Tomonao Matsushita
2. 発表標題 Molecular mechanism of light-regulated and phytochrome-mediated transcription start site selection in Arabidopsis
3. 学会等名 Gordon Research Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 Tomonao Matsushita
2. 発表標題 Transcription start site selection is environmentally controlled to diversify the proteome in eukaryotes
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2023 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔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	多田 安臣 (Tada Yasuomi) (40552740)	名古屋大学・遺伝子実験施設・教授 (13901)	
研究分担者	関根 俊一 (Sekine Shun-Ichi) (50321774)	国立研究開発法人理化学研究所・生命機能科学研究センター・チームリーダー (82401)	
研究分担者	花田 耕介 (Hanada Kousuke) (50462718)	九州工業大学・大学院情報工学研究院・教授 (17104)	
研究分担者	鈴木 孝征 (Suzuki Takamasa) (50535797)	中部大学・応用生物学部・教授 (33910)	
研究分担者	関 真秀 (Sekai Masahide) (90749326)	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・特任准教授 (12601)	

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