

様式 C-19

科学研究費補助金研究成果報告書

平成 21 年 3 月 31 日現在

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2005～2008

課題番号：17207002

研究課題名（和文）高等植物のジェネティクスとエピジェネティクス

研究課題名（英文）Genetics and epigenetics in higher plants

研究代表者

飯田 滋 (IIDA SHIGERU)

基礎生物学研究所・分子遺伝学研究部門・教授

研究者番号：30012777

研究成果の概要：江戸時代に我国で花卉園芸化されて多数の花の色や形態に関する自然突然変異体が分離され、戦前に世界をリードし、我国の文化遺産でもあるアサガオの古典遺伝学的成果の内で、花の色や模様に的を絞り、分子遺伝学的観点から変異の実態を解明し、ジェネティク及びエピジェネティクな発現制御機構の解明を行なった。また、ゲノム配列が解析されてモデル植物となったイネを用いて、我々が独自に開発した変異創成法である相同組換えによる遺伝子ターゲティング法による変異体作出と自然条件下で転移を制御できる DNA 型トランスポゾンの転移制御機構の解析も行なった。

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合 計
2005年度	11,100,000 円	3,330,000 円	14,430,000 円
2006年度	10,000,000 円	3,000,000 円	13,000,000 円
2007年度	9,200,000 円	2,760,000 円	11,960,000 円
2008年度	8,500,000 円	2,550,000 円	11,050,000 円
年 度			
総 計	38,800,000 円	11,640,000 円	50,440,000 円

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・遺伝・ゲノム動態

キーワード：遺伝学、遺伝子、バイオテクノロジー、ゲノム、植物

1. 研究開始当初の背景

ゲノムはダイナミックに変動して種々の生体機能の発現が制御されている。このゲノムのダイナミズムは、トランスポゾン等による種々のDNA再編成ばかりでなく、ゲノムの塩基配列を変えずにDNAのメチル化やクロマチン構造の変化によるエピジェネティクな発現制御も重要な要因と考えられている。本研究は、ゲノム上の塩基配列の変化と生体機能の

発現制御の関係を検討するジェネティクな視点を中心に、塩基配列を変えずに変化した遺伝子の発現様式が体細胞分裂や減数分裂過程を通して伝達されるエピジェネティクな視点を加味し、戦前に日本で精力的な古典遺伝学的研究が行なわれたアサガオを中心に、その近縁種であるマルバアサガオやソライロアサガオの花の色や模様形成に関する分子機構を“ゲノム動態と機能発現”の視点から解析する。また、形質転換が容易でゲノムプロ

ジェクトが当時進行中だった単子葉穀類のモデル植物と考えられるイネを用いて、相同組換えによってゲノム構造を予めデザインした構造に改変する“遺伝子ターゲティング技術”を開発し、さらにイネで黄緑色の葉に濃い緑のセクターが入り、トランスポゾンが関与すると思われる易変性ヴィレッセント変異に係る因子の解析も行う。

2. 研究の目的

本研究の具体的目標は以下の通りである。

- (1) アサガオとその近縁種の花色に係る自然突然変異を解析し、アサガオにはない近縁種の新たな変異も組込んで、戦前の花色に関する古典遺伝学を今日の分子遺伝学的観点から解明し再構築する。
- (2) アサガオとその近縁種の花の色模様形成機構をジェネティクとエピジェネティクの両面から解析して両者の相互の関係を解明し、花の色模様形成機構を分子遺伝学的見地から検討する。
- (3) DNA 損傷の修復や遺伝子抑制 (Gene silencing) にも係ると考えられていて、イネに複数ある DNA glycosylase 遺伝子をターゲティング法により改変して機能を解明する。
- (4) 新たに同定したイネの DNA トランスポゾン *nDart* とその関連因子の転移活性と挿入した遺伝子の発現制御機構をジェネティクとエピジェネティクの両面から解析する。

3. 研究の方法

(1) アサガオと近縁種の花色に係る変異解析

アサガオの花色に関する自然突然変異は古典遺伝学的には、*A*, *C*, *Ca*, *R*, *Cr*, *Cy*, *Mg*, *Pr*, *Dy*, *Dk*, *Di* の 11 の遺伝子群の組合せにより多彩な花色発現が起こるとされ、その内で、*A*, *R*, *Cr*, *Cy*, *Mg*, *Pr*, *Dy* は解析をほぼ終え、*C*, *Ca*, *Dk* も最後段階にある。*Di* (*Dingy*) は変異体の花の色素分析からアシル化関連遺伝子と考えられるので、花で発現しているアシル化関連の EST を解析して変異の同定を試みる。近縁のマルバアサガオやソライロアサガオで見出された転写因子遺伝子の変異を解析し、アサガオとその近縁種の変異の全体像を描くことを目指す。

(2) アサガオとその近縁種の花の色模様形成

アサガオの花の色模様として古典遺伝学

的解析が行われている吹雪 (*Bz*) や車絞 (*Ry*) は何れも野生型に対して優性で、複数の変異が協力して色模様を形成すると考えられている。我々は既に吹雪や車絞は色素生合成系の *DFR* 遺伝子領域に複雑な DNA 再編成が起きていることを見出しているが、色の濃淡には関連しないのでエピジェネティクな遺伝子発現が関与していると思われる。そこで複雑な DNA 再編成を詳細に解析し、siRNA の生成と花の色模様形成の関連を分子遺伝学的見地から検討する。さらに、ソライロアサガオの刷毛目模様の形成機構の解析も行なう。

(3) イネ遺伝子のターゲティングによる改変

本研究では、先ず相同組換えにより *GUS* 遺伝子のようなレポーター遺伝子を標的遺伝子のプロモーターにつなげ、遺伝子本来の座位での遺伝子発現を解析できるようなノックイン・ノックアウト改変により、DNA 修復と遺伝子抑制というジェネティクスとエピジェネティクスの両面に関与し得る DNA glycosylase 遺伝子の機能解明を試みる。

(4) イネのトランスポゾンの発現制御

イネの易変性ヴィレッセント変異に係る DNA トランスポゾン *nDart* は、0.4 kb の非自律性因子で、活性な自律性因子をもたないイネのゲノム中にも構造上は約 3.7 kb の自律性因子となり得る *Dart1* 配列も見出され、エピジェネティクに抑制されている可能性が高い。そこで、先ず活性な自律性因子をもつイネゲノム中の自律性因子を同定し、次いで、構造上は自律性因子となり得る配列のエピジェネティクな発現制御の可能性を追求する。

4. 研究成果

(1) アサガオと近縁種の花色に係る変異解析

アサガオの花色に関する自然突然変異の内で、*A*, *Mg*, *Pr* は各々 *DFR-B*, *F3'H*, *NHX1* の各遺伝子であることを既に明らかにしたが、今回 *C* と *Ca* は各々転写調節因子遺伝子 *R2R3-MYB* 及び *WDR* であり、*R* と *Dy* は各々アントシアニン色素生合成系の *CHS-D* と *3GGT* 遺伝子であることを明らかにできた。また、*Cr* と *Cy* は何れも *CHI* 遺伝子であり、*Dk* は *3GT* 遺伝子であることを強く示唆する結果を得た。さらに、*Di* と思われるアシル化関連遺伝子も得られ、その詳細は現在解析中である。それ故、多彩な花色発現に関与すると古典遺伝学的に考えられていたアサガオの遺伝子は、ほぼ同定し得たと考えている。さらに近縁のマルバアサガオ

やソライロアサガオで見出された易変性の絞花を咲かせる変異は、何れも転写因子遺伝子 *bHLH* の変異であり、マルバアサガオの場合は DNA トランスポゾンが関与していたが、ソライロアサガオの場合は、遺伝子内の重複により不活性化された遺伝子が体細胞相同組換えにより再活性化するためであることも明らかにできた。

(2)アサガオの花の色模様形成

アサガオの吹雪と車紋は、アントシアニン色素生合成系の *DFR-B* 遺伝子領域内に同一の複雑なDNA再編成が起きており、完全な *DFR-B* 遺伝子以外に、*DFR-B* 遺伝子が部分的に逆反復重複を起しており、後者の部分的に逆反復重複を起した *DFR-B* 遺伝子からは部分的に 2 重鎖となり得る mRNA を生成して、siRNA が生じる。さらに、吹雪及び車紋に固有の 2 次的に増幅した siRNA が活性な *DFR-B* mRNA を部分的に分解し、さらに翻訳活性をほぼ完全に抑制する。この *DFR-B* 遺伝子領域の複雑な DNA 再編成は吹雪と車紋の模様形成に必要不可欠ではあるが、それだけでは十分ではなく、この吹雪及び車紋に固有の siRNA を 2 次的に増幅させる優性の変異の存在を示唆する結果も得られた。

ソライロアサガオの刷毛目模様の形成には、*DFR-B* 遺伝子のプロモーターに挿入した DNA トランスポゾンがメチル化され、その結果さらにプロモーター内の特定部位のメチル化が花弁細胞群中で部分的に起るためであると考えられる結果が得られた。

(3)イネ遺伝子のターゲティングによる変異

相同組換えにより *GUS* 遺伝子のようなレポーター遺伝子をイネの DNA glycosylase の遺伝子のプロモーターにつなげた ノックイン・ノックアウト改変体を単離し、その自殖後代での遺伝形質を現在解析中である。

(4)イネのトランスポゾンの発現制御

先ず活性な自律性因子 *aDart1* をもつ系統では、第 6 番染色体に座乗する *Dart1-27* が *aDart1* であることを明らかにした。この活性な *Dart1-27* の配列は、活性な自律性因子を持たない日本晴ゲノム上の同一部位にある対応する因子の配列と全く同一であることから、日本晴ゲノム上の *Dart1-27* は、構造上は自律性因子と同一であるが、エピジェ

ネティクな遺伝子発現制御により抑制されていると考えられた。さらに日本晴ゲノム上には、37 個の構造的には自律性因子となり得る *Dart1* 因子が存在するので、*Dart1-27* を含む 5 個のなるべく配列が異なる *Dart1* 因子を大腸菌にクローニングして、イネのエピジェネティクな遺伝子発現制御を外し、導入したシロイスナズナ中で転移脱離と再挿入が起ることを明らかにした。この結果は日本晴などのイネのゲノム上には、多数の自律性因子がエピジェネティクな遺伝子発現制御により抑制された状態で存在していることを強く示唆している。実際、多数のジャポニカやインディカのイネの中に活性な自律性因子 *aDart1* をもつ系統があるか否かを検討した結果、極く僅かのジャポニカ系統だけが活性な *aDart1* をもっていることが明らかになった。

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 19 件)

全て査読あり

- 1). Z. Shimatani, K. Takagi, C.H. Eun, M. Maekawa, H. Takahara, A. Hoshino, Q. Qian, R. Terada, Y. Johzuka-Hisatomi, S. Iida and K. Tsugane (2008) Characterization of autonomous *Dart1* transposons belonging to the *hAT* superfamily in rice. Mol. Gen. Genomics, **281**, 329-344.
- 2). A. Hoshino, K.I. Park and S. Iida (2008) Identification of *r* mutations conferring white flowers in the Japanese morning glory, *Ipomoea nil*. J. Plant Res., **122**, 215-222.
- 3). Y. Johzuka-Hisatomi, R. Terada and S. Iida, (2008) Efficient transfer of base changes from a vector to the rice genome by homologous recombination: involvement of heteroduplex formation and mismatch correction. Nucleic Acids Res., **36**, 4727-4735.
- 4). T. Yamauchi, S. Moritoh, Y. Johzuka-Hisatomi, A. Ono, R. Terada, I. Nakamura and S. Iida, (2008) Alternative splicing of the rice *OsMET1* genes encoding maintenance DNA methyltransferase. J. Plant Physiol., **165**, 1774-1782.
- 5). D. Kitazawa, Y. Miyazawa, N. Fujii, A. Hoshino, S. Iida, E. Nitasaka and H. Takahashi, (2008) The gravity-regulated growth of axillary buds is mediated by a mechanism different from decapitation-induced release. Plant Cell Physiol., **49**, 891-900.
- 6). H. Nishimura, N. Ahmed, K. Tsugane, S. Iida, and M. Maekawa, (2008) Distribution and mapping of an active autonomous *aDart* element responsible for mobilizing

- nonautonomous *nDart1* transposons in cultivated rice varieties. *Theor. Appl. Genet.*, **116**, 395-405.
- 7). R. Terada, Y. Johzuka-Hisatomi, M. Saitoh, H. Asao, and S. Iida, (2007) Gene targeting by homologous recombination as a biotechnological tool for rice functional genomics. *Plant Physiol.*, **144**, 846-856.
 - 8). K. Takagi, N. Ishikawa, M. Maekawa, K. Tsugane, and S. Iida, (2007) Transposon display for active DNA transposons in rice. *Genes Genet. Syst.*, **82**, 109-122.
 - 9). J.D. Choi, A. Hoshino, K.I. Park, I.S. Park, and S. Iida, (2007) Spontaneous mutations caused by an active *Helitron* transposon, *Hel-It1*, in morning glory, *Ipomoea tricolor*. *Plant J.*, **49**, 924-934.
 - 10). K.I. Park, N. Ishikawa, Y. Morita, J.D. Choi, A. Hoshino, and S. Iida, (2007) A *bHLH* regulatory gene in the common morning glory, *Ipomoea purpurea*, controls anthocyanin biosynthesis in flowers, proanthocyanidin and phytomelanin pigmentation in seeds, and seed trichome formation. *Plant J.*, **49**, 641-659.
 - 11). T. Furukawa, M. Maekawa, T. Oki, I. Suda, S. Iida, H. Shimada, I. Takamure and K. Kadokami, (2007) The *Rc* and *Rd* genes are involved in proanthocyanidin synthesis in the rice pericarp. *Plant J.*, **49**, 91-102.
 - 12). K. Tsugane, M. Maekawa, K. Takagi, H. Takahara, Q. Qian, C.H. Eun, and S. Iida, (2006) An active DNA transposon *nDart* causing leaf variegation and mutable dwarfism and its related elements in rice. *Plant J.*, **45**, 46-57.
 - 13). Y. Morita, M. Saitoh, A. Hoshino, E. Nitasaka, and S. Iida, (2006) Isolation of cDNAs for R2R3-MYB, bHLH, and WDR transcriptional regulators and identification of *c* and *ca* mutations conferring white flowers in the Japanese morning glory. *Plant Cell Physiol.*, **47**, 457-470.
 - 14). S. Iida, and R. Terada, (2005) Modification of endogenous natural genes by gene targeting in rice and other higher plants. *Plant Mol. Biol.*, **59**, 205-219.
 - 15). E. Hagihara, N. Itchoda, Y. Habu, S. Iida, T. Mikami, and T. Kubo, (2005) Molecular mapping of a fertility restorer gene for Owen cytoplasmic male sterility in sugar beet. *Theor. Appl. Genet.*, **111**, 250-255.
 - 16). Y. Morita, A. Hoshino, Y. Kikuchi, H. Okuhara, E. Ono, Y. Tanaka, Y. Fukui, N. Saito, E. Nitasaka, H. Noguchi, and S. Iida, (2005) Japanese morning glory *dusky* mutants displaying reddish-brown or purplish-grey flowers are deficient in a novel glycosylation enzyme for anthocyanin biosynthesis, UDP-glucose:anthocyanidin 3-O-glucoside-2"-O-glucosyltransferase, due to 4-bp insertions in the gene. *Plant J.*, **42**, 353-363.
 - 17). M. Ohnishi, S. Fukada-Tanaka, A. Hoshino, J. Takada, Y. Inagaki, and S. Iida, (2005) Characterization of a novel Na^+/H^+ antiporter gene *InNHX2* and comparison of *InNHX2* with *InNHX1*, which is responsible for blue flower coloration by increasing the vacuolar pH in the Japanese morning glory. *Plant Cell Physiol.*, **46**, 259-267.
 - 18). N. Saito, K. Toki, Y. Morita, A. Hoshino, S. Iida, A. Shigihara, and T. Honda, (2005) Acylated peonidin glycosides from *dusky* mutant flowers of *Ipomoea nil*. *Phytochemistry*, **66**, 1852-1860.
 - 19). D. Kitazawa, Y. Hatakeyama, M. Kamada, N. Fujii, Y. Miyazawa, A. Hoshino, S. Iida, H. Fukaki, M. T. Morita, M. Tasaka, H. Suge, and H. Takahashi, (2005) Shoot circumnutiation and winding movements require gravisensing cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102**, 18742-18747.
- [学会発表] (計 75 件)
- 1). Johzuka-Hisatomi, Y. and Iida, S.: Efficient Transfer of Base Changes From a Vector to the Genome by Homologous Recombination in Rice Gene Targeting: Involvement of Heteroduplex Formation and Mismatch Correction. 55th NIBB Conference, Frontiers of Plant Science in the 21st Century. September 13-15, 2008 (Okazaki, Japan)
 - 2). Moritoh, S., Terada, R., Johzuka-Hisatomi, Y., Eun, C., Yamaguchi, K., Ono, A. and Iida, S.: Targeted Disruption of the *OsDRM1a* Gene, a Rice Homolog of *DOMAINS REARRANGED METHYLTRANSFERASE*, by Homologous Recombination. 55th NIBB Conference, Frontiers of Plant Science in the 21st Century. September 13-15, 2008 (Okazaki, Japan)
 - 3). Tsugane, K., Maekawa, M., Eun, C., Takagi, K., Nishimura, H., Shimatani, Z., Hayashi, M. and Iida, S.: Epigenetic Regulation of Transposition Activity of the *Dart* DNA Transposon System in Rice. 55th NIBB Conference, Frontiers of Plant Science in the 21st Century. September 13-15, 2008 (Okazaki, Japan)
 - 4). Hoshino, A., Choi, J.D., Park, K.I. and Iida, S.: Epigenetic regulation of flower pigmentation in the morning glory. The 55th NIBB Conference and Arabidopsis Workshop 2008, Frontiers of Plant Science in the 21st Century. September 13-15, 2008 (Okazaki, Japan)
 - 5). Hoshino, A., Choi, J.D., Park, K.I. and Iida, S.: Epigenetic regulation of flower pigmentation in the morning glory. 6th NIBB-EMBL Joint Meeting: Evolution of epigenetic regulation. March 17-19, 2008 (Heidelberg, Germany)
 - 6). Iida, S., Morita, Y., Johzuka-Hisatomi, Y., Yamauchi, T. and Moritoh, S.: Epigenetic gene regulation in the

- Japanese morning glory and rice. 6th NIBB-EMBL Joint Meeting: Evolution of epigenetic regulation. March 17-19, 2008 (Heidelberg, Germany)
- 7). Maekawa, M., Tsugane, K. and Iida, S.: Endogenous DNA transposon, *nDart*-tagging system in rice. Workshop on Development Genetics and Molecular Breeding in Rice. November 17-19, 2007 (Hongzhou, China)
- 8). Hoshino, A., Fukada-Tanaka, S., Inagaki, Y., Yamaguchi, T., Ohnishi, M. and Iida, S.: Flower coloration and vacuolar alkalization in the Japanese morning glory. 9th World Petunia Days. October 28-31, 2007 (Amsterdam, The Netherlands)
- 9). Johzuka-Hisatomi, Y., Terada, R., Nakazono, M. and Iida, S.: Gene targeting by homologous recombination as a biotechnological tool for rice functional genomics. 5th International Symposium of Rice Functional Genomics. October 15-17, 2007 (Tsukuba, Japan)
- 10). Terada, R., Johzuka-Hisatomi, Y., Yamauchi, T. and Iida, S.: Gene targeting by homologous recombination in rice. 1st EMBO Workshop on Plant DNA Repair and Recombination. May 31-June 3, 2007 (Presquile de Giens, France)
- 11). Maekawa, M., Tsugane, K. and Iida, S.: Potent *nDart*-mediated gene tagging system in rice. International Symposium on Rice Mutants, Functional Genomics and Bio-technology Breeding. March 29-April 1, 2007 (Hongzhou, China)
- 12). Ahmed, N., Maekawa, M., Takahara, H., Takagi, K., Tsugane, K. and Iida, S.: Gene tagging by activating DNA transposon *nDart* in indica rice. 2nd International Conference of Plant Molecular Breeding. March 23-27, 2007 (Sanya, China)
- 13). Tsugane, K., Maekawa, M., Takagi, K., Eun, C. and Iida, S.: Epigenetic regulation of an active DNA transposon *nDart* under natural growth condition, and its application for gene tagging in rice. The sixth Cold Spring Harbor winter conference PLANT GENOMES. March 15-20, 2007 (Cold Spring Harbor, USA)
- 14). Terada, R., Johzuka-Hisatomi, Y. and Iida, S.: Generation of rice *DDM1* knock-out mutants by homologous recombination-promoted gene targeting. UCR's 24th Symposium in Plant Biology "Gene silencing: the biology of small RNAs and the epigenome". January 18-20, 2007 (Riverside, USA)
- 15). Morita, Y., Hoshino, A. and Iida, S.: Post-transcriptional gene silencing is involved in the formation of characteristic pigmentation patterns in flowers of the Japanese morning glory. 24th Symposium in Plant Biology, Riverside. January 18-20, 2007 (Riverside, USA)
- 16). Tsugane, K., Maekawa, M., Takagi, K., Eun, C. and Iida, S.: Identification of an active DNA transposon *nDart* under natural growth condition, and its application for gene tagging in rice. The 5th Plant Genomics European Meeting, October 11-14, 2006 (Venice, Italy)
- 17). Terada, R., Johzuka-Hisatomi, Y., Saitoh, M. and Iida, S.: Gene targeting by homologous recombination in rice. The 8th International Congress of Plant Molecular Biology. August 20-25, 2006 (Adelaide, Australia)
- 18). Hoshino, A., Morita, Y., Park, K.I., Ohnishi, M. and Iida, S.: Flower pigmentation patterns and gene silencing in the Japanese morning glory. 2006 Keystone Symposia, RNAi and Related Pathways. January 26 – 31, 2006 (British Columbia, Canada).
- 19). Takagi, K., Maekawa, M., Tsugane, K. and Iida, S.: A transposon display for nonautonomous DNA-based active rice transposons, *nDarts*. 5th International Rice Genetics Symposium and 3rd International Rice Functional Genomics Symposium. November 19-23, 2005 (Manila, Philippines)
- 20). Maekawa, M., Takahara, H., Qian, Q., Tsugane, K. and Iida, S.: Nonautonomous DNA-based active rice transposons *nDarts* and their application to gene tagging. 5th International Rice Genetics Symposium and 3rd International Rice Functional Genomics Symposium. November 19-23, 2005 (Manila, Philippines)
- 21). Iida, S., Johzuka-Hisatomi, Y., Saitoh, M. and Terada, R.: The modification of endogenous genes by homologous recombination in rice. 5th International Rice Genetics Symposium 3rd International Rice Functional Genomics Symposium. November 19-23, 2005 (Manila, Philippines)
- ほか国内学会等での発表 54 件
- 〔図書〕（計 7 件）
- 1). Y. Johzuka-Hisatomi, M. Maekawa, K. Takagi, C.H. Eun, T. Yamauchi, Z. Shimatani, N. Ahmed, H. Urawa, K. Tsugane, R. Terada and S. Iida, (2008) Homologous recombination-dependent gene targeting and an active DNA transposon *nDart*-promoted gene tagging for rice functional genomics. H. Hirano, A. Hirai, Y. Sano, and T. Sasaki eds., Rice Biology in the Genomic Era, Biotechnology in Agriculture and Forestry, **62**, 81-94.
 - 2). S. Iida, Y. Johzuka-Hisatomi and R. Terada, (2007) Gene targeting by homologous recombination for rice functional genomics. N.M. Upadhyaya ed., Rice Functional Genomics-Challenges, Progress and Prospects, pp.273-289, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
 - 3). S. Chopra, A. Hoshino, J. Boddu, and S. Iida, (2006) Flavonoid pigments as tools in molecular genetics. E. Glotewold ed., The Science of Flavonoids, pp.147-173,

Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

ほか邦文での出版 4 件

6. 研究組織

(1) 研究代表者

飯田 滋 (IIDA SHIGERU)
基礎生物学研究所・分子遺伝学研究部門・教授
研究者番号 : 30012777

(2) 研究分担者 (2005～2007)

寺田 理枝 (TERADA RIE)
基礎生物学研究所・分子遺伝学研究部門・助教
研究者番号 : 30137799
星野 敦 (HOSHINO ATSUSHI)
基礎生物学研究所・分子遺伝学研究部門・助教
研究者番号 : 80312205
梅根 一夫 (TSUGANE KAZUO)
基礎生物学研究所・分子遺伝学研究部門・助教
研究者番号 : 50343744

(3) 連携研究者 (2008)

星野 敦 (HOSHINO ATSUSHI)
基礎生物学研究所・分子遺伝学研究部門・助教
研究者番号 : 80312205
梅根 一夫 (TSUGANE KAZUO)
基礎生物学研究所・分子遺伝学研究部門・助教
研究者番号 : 50343744