

令和 5 年 6 月 23 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2017～2021

課題番号：17H07424

研究課題名(和文)陸上植物の性分化：遺伝的頑健性と可塑性のメカニズム

研究課題名(英文)Sex differentiation in land plant: mechanism of genetic robustness and plasticity

研究代表者

河内 孝之(Kohchi, Takayuki)

京都大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：40202056

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 141,500,000円

研究成果の概要(和文)：タイ類ゼニゴケを材料として、配偶体世代における有性生殖誘導のマスター制御因子BONOBOを同定し、これを起点として有性生殖誘導の時空間的発現制御と環境依存的発現制御の分子機構を明らかにした。また、雌性化因子FGMYBが発現すると雌性分化が起こり、その逆鎖にコードされるlncRNAであるSUFが発現すると雄に分化すること、また、その制御がlncRNAを介する転写抑制であることを明らかにした。さらに、性二型性を示す半数体生物として初めて性染色体上にコードされる性決定因子BPCUを同定するとともに、この性決定因子が常染色体上の性分化制御遺伝子座の制御を介して性決定することを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

配偶体世代の環境依存的な有性生殖誘導、性分化、性決定において、転写制御ネットワークとエピジェネティックな制御により頑健性と可塑性が達成されることが明らかになった。この制御システムを分子系統学的位置付けと合わせて考察することにより、植物生殖の制御機構の理解が大きく進んだ。また、約100年前に植物として初めて性染色体が発見されたコケ植物から性決定因子が同定されたことで長年の謎が解明されたという意義がある。また、性決定因子には性染色体間の相同遺伝子が存在し、有性生殖誘導機能を共有することを明らかにした。これは予想外の発見であり、性染色体進化や多様な性決定に関する新たな知見を加えた。

研究成果の概要(英文)：Using the liverwort *Marchantia polymorpha*, we identified BONOBO, a master regulator of sexual reproduction induction in the plant gametophytic generation, and elucidated the molecular mechanisms of spatiotemporal and environment-dependent regulation of sexual reproduction induction. We also found that female differentiation occurs when the feminization factor FEMALE GAMETOPHYTE MYB (FGMYB) is expressed, and male differentiation occurs when SUPPRESSOR OF FEMINIZATION, a long non-coding (lnc) RNA encoded on its complementary strand, is expressed, and that the regulation of lncRNA-mediated transcriptional repression. Furthermore, we identified a sex-determining factor, BPCU, encoded on the sex chromosome in a sexually dimorphic haploid organism for the first time, and showed that this sex-determining factor functions via regulation of FGMYB locus on the autosome.

研究分野：植物発生生物学

キーワード：有性生殖 性決定 性染色体 性分化 陸上植物進化 環境応答

1. 研究開始当初の背景

(1) 有性生殖は生命の継承と生物の進化において重要な仕組みである。有性生殖の本質は生殖細胞の決定や分化と雌雄配偶子の発生、配偶子の受精および減数分裂にあるが、植物においては主に花成や花器官発生の問題として扱われることが多く、生殖細胞の決定、性分化、性決定に関する理解は遅れていた。植物は孢子体世代 (2n) と配偶体世代 (n) に多細胞体制をとり、これらを繰り返す「世代交代」をもつという特徴がある。従来、植物の生殖研究においてモデルとして利用されることが多い被子植物では配偶体世代が極端に縮退し、孢子体に依存して存在する。配偶体世代が優占的であるコケ植物を用いることで配偶体世代における有性生殖に関連した発生と性分化の理解が進むことが期待された。研究の開始当初は、タイ類ゼニゴケのゲノム解析が完了し、また、CRISPR/Cas9 による効率的ゲノム編集が可能となり、ゼニゴケをモデルに研究を効率的に行う基盤が整備された段階にあった。維管束植物とは姉妹群の関係であるコケ植物の一種、タイ類ゼニゴケを材料に配偶体世代の生殖メカニズムを効率よく調べ、得られた知見を被子植物と比較することによって、陸上植物の進化における保存性と多様性を理解することができると期待された。

(2) 植物における有性生殖は花成として知られる成長相転換に代表されるように環境の影響を強く受けるという特徴がある。既にゼニゴケの有性生殖誘導が日長や光質によって制御されること、日長が被子植物と共通した制御因子を介していることを明らかにしていた。生殖細胞系列の分化のマスター制御因子として bHLH 型転写因子 MpBNB を見出し、その発現が引き金となり有性生殖が開始されることを予想していたが、その分子機構は不明であった。

(3) 雌性化因子として MpFGMYB を見出し、この遺伝子を欠くと遺伝的に雌の個体が雄に性転換することを見出していた。また、遺伝的雄においては、FGMYB 遺伝子の発現が同一遺伝子座の逆鎖にコードされる long non-coding (lnc) RNA である MpSUF が抑制することを見出していた。つまり、MpFGMYB-MpSUF による性決定モジュールの存在が推定されていたが、その制御機構は不明であった。

(4) コケ植物には性染色体を有する雌雄異株の種があり、約 100 年前に植物の性染色体の発見の端緒となった。染色体の観察から雌の性染色体の存在が性決定に重要であることが示されたが、性決定因子の同定や性染色体の進化に関する研究は進んでいなかった。研究開始当初には性染色体の一次構造解析を進めており、性決定因子の同定が待たれる状況にあった。

2. 研究の目的 (図 1)

(1) 植物の有性生殖は、胚発生時に生殖細胞系列が決定する動物とは異なり、環境要因の影響を強く受け、生殖細胞が成長の過程で後成的に決定されるという特徴をもつ。植物の有性生殖の誘導は被子植物の花成研究から制御因子の同定や制御ネットワークの解析が進んだが、配偶体世代における有性生殖の理解は遅れていた。そこで、配偶体世代の生殖細胞誘導の鍵因子として発見した MpBNB を起点として環境依存的な生殖誘導制御の分子実体の解明を目指した。

(2) 生殖には雌雄の配偶子の発生が重要である。従来、植物の性分化の研究は、雌蕊や雄蕊といった器官発生として扱われることが多く、配偶体世代における胚のうや花粉における配偶子発生は性決定という視点では解析されてこなかった。コケ植物は配偶体世代が優占的で明瞭な性分化を行う。配偶体世代における性分化を研究するために優れた材料である。研究の開始当初には、ゼニゴケの性分化モジュールとして MpFGMYB-MpSUF 遺伝子座を見出しており、配偶体世代の性分化制御を知るうえで重要な手がかりとなると考えた。そこで、MpFGMYB を中心として雌性生殖器官と配偶子形成を導く制御機構を解析することとした。さらに、MpSUF による抑制機構の解明は、植物の性分化制御の研究に留まらず、lncRNA による遺伝子発現制御の解析としても重要である。

(3) 有性生殖には雌雄の性が必要であり、性決定機構の解明は生物学的にも重要な課題である。これまでに哺乳類の XX/XY や鳥類の ZW/ZZ に代表される 2 倍体生物の性染色体と性決定因子の解析が進められ、因子の同定や染色体進化の観点から研究が進んでいる。植物の性決定も、被子植物に代表される孢子体世代の性決定については研究が進められ、知見が蓄積した。しかし、半数体生物の性染色体進化や性決定因子同定に関する研究は遅れていた。そこで、性染色体をもち雌雄異株でゼニゴケを材料に、雌の性染色体にコードされると予想される雌性決定因子 Feminizer を同定することとした。Feminizer は常染色体上の MpFGMYB-MpSUF 遺伝子座の MpSUF の発現を抑制することが予想された。その制御機構の解析を、同定した遺伝子に基づいて進めることとした。

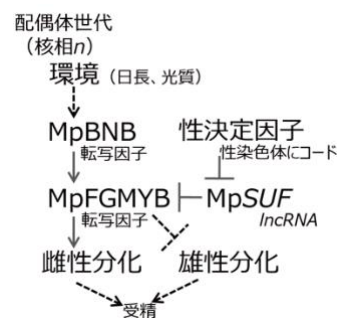


図 1. 本研究で扱う遺伝子ネットワーク。遺伝子名を記した因子は研究開始時の鍵因子。実体は不明であった性決定因子や矢印や T バーで記した遺伝的關係を対象として発生制御機構の解明を目的とした。

### 3. 研究の方法

MpFGMYB 転写因子と MpSUF lncRNA からなるゼニゴケの性分化制御モジュールを中心に、以下の項目について、ゼニゴケの特徴を活かした遺伝学解析、高効率ゲノム編集による変異体解析、レポーター解析を用いて、分子レベルの解析を進めた。特に、次世代シーケンサーを用いたトランスクリプトーム、エピゲノム解析手法を取り入れ、クロマチン動態に注目した。中心的な制御因子 (MpBNB、Feminizer、MpFGMYB、MpSUF など) が作る制御ネットワークを明らかにすることを試みた。各項目の具体的な目標は次の通りである。

- (1) 転写因子を介する環境に依存した生殖誘導機構の解明
  - 1-1 転写因子 MpBNB による発現制御標的の同定
  - 1-2 MpBNB の環境依存的発現機構の解析
- (2) 性染色体に座乗する遺伝的性決定因子 Feminizer の同定と機能解析
  - 2-1 性染色体上の Feminizer の同定
  - 2-2 同定された Feminizer の分子機能解析
  - 2-3 Feminizer による MpSUF の発現制御
  - 2-4 Feminizer の性染色体間相同遺伝子の機能解析
- (3) MpSUF を介した MpFGMYB 調節モジュールの制御機構の解明
  - 3-1 MpSUF lncRNA の作用メカニズム
  - 3-2 MpSUF 機能に必要な構造の決定
  - 3-3 MpSUF-FGMYB 遺伝子座のクロマチン状態の解析
- (4) MpFGMYB による雌性生殖器官と生殖細胞の形成のメカニズムの解明
  - 4-1 MpFGMYB 制御標的遺伝子の同定と解析
- (5) 性分化における TALE 型ホメオボックス転写因子の機能解析

### 4. 研究成果

#### (1) 転写因子を介した環境に依存した生殖誘導制御機構

MpBNB は造卵器・造精器発生の元となる生殖細胞系列の決定に必要であることを明らかにした。この機能はシロイヌナズナでは花粉の雄原細胞分化に必須であった (図 2、Yamaoka *et al.*, 2018)。ゼニゴケでは長日条件に遠赤色光を補充した条件で MpBNB が発現し、生殖器の成長を開始した。この遠赤色光誘導が、フィトクロムを介した高照射応答であることを明らかにした (Inoue *et al.*, 2019)。また、長日誘導は被子植物の日長経路制御因子のオースログ MpGI/MpFKF を介することに加えて、転写抑制因子 MpCDF の日長依存的分解が重要であることを明らかにした。また、MpCDF には TOPLESS 結合部位が存在することを見出し、その領域を除くと転写抑制が起こらないことがわかった。また、CUT&RUN 法により MpCDF の結合遺伝子を同定したところ標的遺伝子に MpBNB が含まれていた。環境からの情報を入力として有性生殖を誘導する制御システムの一部が明らかになった (論文未発表)。

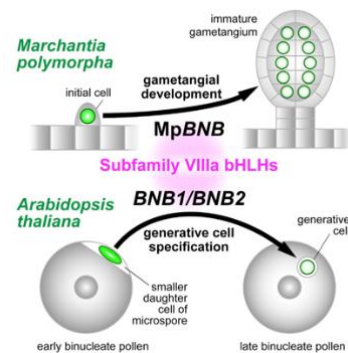


図 2. BNB は陸上植物の生殖細胞分化に重要である。Yamaoka *et al.*, 2018 より転載

#### (2) 染色体にコードされる配偶体世代の性決定因子の同定と機能 (図 3)

逆遺伝学的に U 染色体上の転写因子などの変異体を作出することで、ゼニゴケの U 染色体上の性決定遺伝子 *Feminizer* を同定した (Iwasaki *et al.*, 2021)。雄株に導入すると雌性化を引き起こす遺伝子として同定された性決定遺伝子は植物に特異的な転写因子である BASIC PENTACYSTEINE (BPC) ファミリーをコードしており、MpBPCU と命名した。MpBPCU は、常染色体上の性分化モジュールである MpFGMYB-MpSUF 遺伝子座の発現制御を介して雌性化に機能していた。MpBPCU 遺伝子を欠損させると、UV 染色体をもつ異数性株は雌性表現型が雄性に転換し、半数体個体では有性生殖誘導が阻害された。つまり MpBPCU は U 染色体にコードされる性決定因子であるとともに、有性生殖誘導にも関与するこれまでに知られていない性決定因子であることがわかった。驚いたことに MpBPCU にはガメトログとして V 染色体上に MpBPCV が存在し、2つの BPC は共通した機能として有性生殖誘導に関与していた。コケ植物を中心とした BPC の分子系統解析ではタイ類の BPC は BPCU 型と BPCV 型に分岐しており、ゼニゴケの性染色体はおおよそ 4 億 3000 万年前に確立されたことが推測された (Iwasaki *et al.*, 2021)。

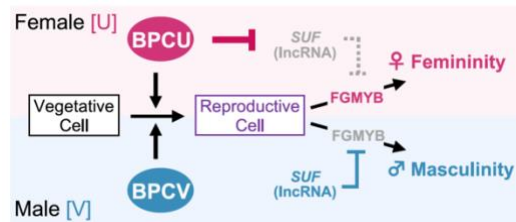


図 3. *Feminizer* とそのガメトログを介した有性生殖誘導と性分化制御。Iwasaki *et al.*, 2021 より転載

ドメインスワッピング実験により、高度に保存された BPC ドメイン中の特定のアミノ酸残基が BPCU と BPCV の雌性化機能の違いに特に寄与していることが分かった。また、アミノ酸置換実

験でこの領域のアミノ酸配列を BPCU と BPCV が分岐する以前の推定祖先型に置換したゼニゴケは雌雄の表現型が混合した生殖器官を形成した。このため祖先型 BPC は雌性分化能力を有していた可能性が考えられ、進化の過程で BPCV は雌性化能力を失ったのに対して、BPCU は雌性化能力を保持または強化しているという仮説が立てられた（論文未発表）。

2 倍体における性染色体の進化は、哺乳類やショウジョウバエなどを用いた研究により理解が深められてきた。一方、半数体については理論的考察が中心であり、実験的知見に乏しいのが現状であった。本研究において、半数体であるゼニゴケの性染色体の全容と性決定遺伝子を明らかにしたことで、半数体における性染色体の「なりたち」が初めて明らかになった。すなわち、半数体であるゼニゴケの性染色体は 2 倍体における性染色体とは異なる淘汰圧の元で進化してきたこと、その一方で、2 倍体における性染色体進化と同様に性決定遺伝子が生じた領域から性染色体としての分化が始まり、拡大したことが明らかとなった。U 染色体を有する雌株は造卵器を、また V 染色体を有する雄株は造精器を形成する。MpBNB 活性化における遺伝子発現をゲノムワイドに調べたところ、MpFGMYB がその標的の 1 つであることが示唆された（未発表）。MpFGMYB の欠失株では造精器を形成する一方、MpSUF の欠失株は MpFGMYB を発現し、造卵器を形成した。このことから、MpFGMYB は雌性化に必要であること、MpSUF は MpFGMYB の発現と雌性化を抑制することがわかり、植物の性分化の新しい制御系を明らかにすることができた（Hisanaga *et al.*, 2019）。

lncRNA は、エピジェネティックな遺伝子発現制御を行い、発生制御に関与する。MpSUF の作用機序として *cis* に機能すること、逆鎖から MpFGMYB の重複領域への転写が重要であることが示唆された。そこで MpSUF による MpFGMYB の発現抑制機構の解明を目指した。まず、MpFGMYB-MpSUF 遺伝子座の解析を行い、両遺伝子の制御に十分なゲノム領域を同定した。MpSUF の転写領域内に polyA 付加シグナルを挿入した実験から、MpSUF の機能に MpFGMYB との重複領域への転写が必要であることが示唆された。MpSUF の MpFGMYB と重複していない 5'側配列を部分的に欠失した実験、MpFGMYB と重複する 3'側配列をジフテリア毒素遺伝子に置換した実験から、MpSUF 転写産物の配列・構造は重要ではなく、逆鎖からの転写自体により MpFGMYB が発現抑制されることが示唆された。また、栄養成長期におけるヒストン修飾状態を CUT&RUN 法により解析し、栄養成長期において MpSUF は MpFGMYB 領域のエピジェネティック制御に関与しないことが示唆された。以上の結果より、MpBNB の発現により規定される生殖始原細胞での MpSUF の転写の有無が雌雄分化を決定するという性分化モデルが考えられた（論文未発表）。

### (3) MpFGMYB-MpSUF による性分化制御機構 (図 4)

U 染色体を有する雌株は造卵器を、また V 染色体を有する雄株は造精器を形成する。MpBNB 活性化における遺伝子発現をゲノムワイドに調べたところ、MpFGMYB がその標的の 1 つであることが示唆された（未発表）。MpFGMYB の欠失株では造精器を形成する一方、MpSUF の欠失株は MpFGMYB を発現し、造卵器を形成した。このことから、MpFGMYB は雌性化に必要であること、MpSUF は MpFGMYB の発現と雌性化を抑制することがわかり、植物の性分化の新しい制御系を明らかにすることができた（Hisanaga *et al.*, 2019）。

lncRNA は、エピジェネティックな遺伝子発現制御を行い、発生制御に関与する。MpSUF の作用機序として *cis* に機能すること、逆鎖から MpFGMYB の重複領域への転写が重要であることが示唆された。そこで MpSUF による MpFGMYB の発現抑制機構の解明を目指した。まず、MpFGMYB-MpSUF 遺伝子座の解析を行い、両遺伝子の制御に十分なゲノム領域を同定した。MpSUF の転写領域内に polyA 付加シグナルを挿入した実験から、MpSUF の機能に MpFGMYB との重複領域への転写が必要であることが示唆された。MpSUF の MpFGMYB と重複していない 5'側配列を部分的に欠失した実験、MpFGMYB と重複する 3'側配列をジフテリア毒素遺伝子に置換した実験から、MpSUF 転写産物の配列・構造は重要ではなく、逆鎖からの転写自体により MpFGMYB が発現抑制されることが示唆された。また、栄養成長期におけるヒストン修飾状態を CUT&RUN 法により解析し、栄養成長期において MpSUF は MpFGMYB 領域のエピジェネティック制御に関与しないことが示唆された。以上の結果より、MpBNB の発現により規定される生殖始原細胞での MpSUF の転写の有無が雌雄分化を決定するという性分化モデルが考えられた（論文未発表）。

### (4) ゼニゴケ雌性分化において MpFGMYB が果たす機能

ゼニゴケ生殖枝原基の発生過程を、高深度かつ高精細な 3 次元イメージとして捉え、画像解析プログラムを用いて細胞単位にセグメンテーションする技術を樹立した。これを用いた解析により、生殖枝原基の発生とその内部における生殖細胞系列の分化が同調的に進行すること、また

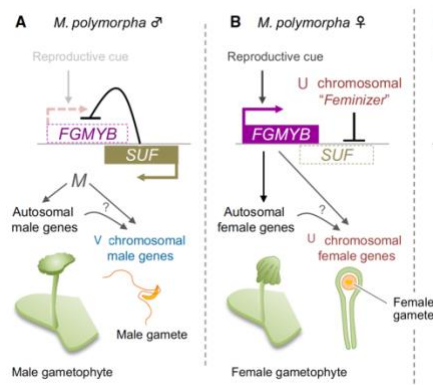


図 4. ゼニゴケの性分化モデル  
lncRNA である *SUF* が雌性化因子 *FGMYB* の発現を抑制する。雌では性染色体上の性決定因子 BPCU (Feminizer) により *SUF* の発現は抑制される。Hisanaga *et al.*, 2019 より転載

雌雄に特異的な生殖細胞系列の空間配置が生殖枝の形態に強く相関することを見出した(図5)。この発見は、ゼニゴケ配偶体の性分化における生殖器官の形態形成と生殖細胞分化の空間的なカップリングを示したもので、陸上植物の有性生殖機構の理解に新たな視点を提供したものである。また同様のイメージングにより、*MpFGMYB* の発現が初期の生殖枝原基で開始され、生殖器官や配偶子の形成過程においても維持されること、さらには *Mpfgmyb* 機能欠損変異体の雌個体においては、生殖枝原基の形態や生殖細胞系列の配置が野生型の雄植物と同一であることを見出した。以上の結果より、*MpFGMYB* がゼニゴケの雌性分化を最初期から制御するマスター制御因子であることを明らかにした(Cui et al., 2023)。これに加え、*MpFGMYB* の機能を誘導的に相補する植物系統を樹立し、これを用いた比較トランスクリプトーム解析から、*MpFGMYB* の下流で雌性分化に機能する12個の遺伝子を同定した。これらの遺伝子は、生殖枝原基や生殖器官原基、卵の前駆細胞などで強く発現していたことから、ゼニゴケの雌性分化に機能する遺伝子の有力な候補であることが示唆された。

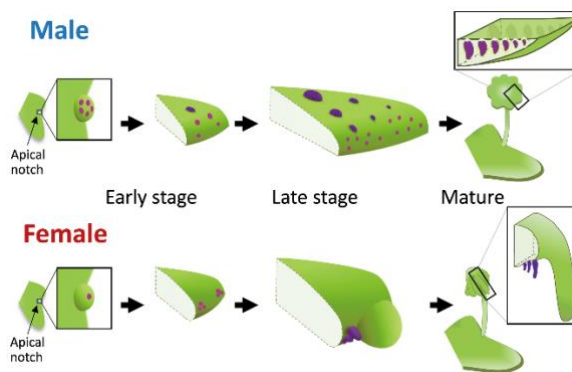


図5. ゼニゴケの生殖器托形成において、原基の形態が雌雄で同一であるごく初期の段階で既に生殖細胞系列の空間分布が異なっている。この分布パターンに相関する形で生殖器体の形態に性二型性が生じる。

### (5) TALE ホメオボックス転写因子の進化的保存性と機能の転用

受精卵からの発生制御は有性生殖において重要な意義を果たす。種子植物においては雌雄の配偶子に由来する転写因子や mRNA が受精卵で相互作用することで発生を開始させる。緑藻植物のクラミドモナスでは、TALE 型のホメオボックス転写因子である KNOX と BELL が雌雄それぞれの配偶子で発現し、受精卵の中で両者が結合して核局在することで発生開始に必要な遺伝子群の発現を活性化する。KNOX と BELL は陸上植物にも広く保存されているが、被子植物のシロイヌナズナや、コケ植物蘚類のヒメツリガネゴケにおいては、配偶子や受精卵では機能せず、分裂組織の維持や器官形成に機能している。我々は本課題を遂行する過程でゼニゴケの *MpKNOX1* が卵細胞で特異的に発現していることを見出した。*MpKNOX1* の機能を欠損させた雌個体を作成したところ、これらは正常な外見の卵を形成し野生型の精子と受精できたものの、受精後の発生は開始されなかった。受精卵の内部をイメージングした結果、*MpKNOX1* 機能を欠く卵においては、受精後に雌雄の前核が融合できないまま発生停止していることが明らかとなった(図6)。さらにゼニゴケの *BELL* 遺伝子 (*MpBELL*) は、受精卵における *MpKNOX1* の核移行に働いており、*MpKNOX1* と *MpBELL* が共同してゼニゴケの受精卵における雌雄前核の融合と胚発生を促進していることを明らかにした。すなわちゼニゴケの *KNOX1* や *BELL* の機能は、同じコケ植物のヒメツリガネゴケや被子植物とは全く異なっており、むしろ緑藻であるクラミドモナスの機能を保存していることを明らかにした。以上の結果から、陸上植物の配偶子の機能分化を担っていた KNOX/BELL 転写因子が、コケ植物の系統や維管束植物の分岐後に、分裂組織の維持や器官形態の決定に転用されたことが示唆された(Hisanaga et al., 2021)。

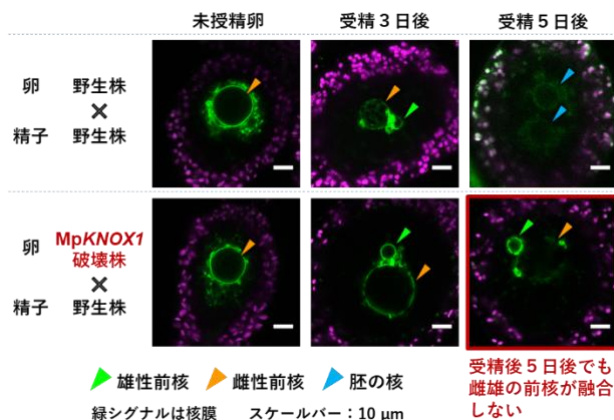


図6. *MpKNOX1* 機能欠損変異体の卵は野生型精子と受精させても雌雄の前核の融合が起こらず、胚発生を開始しない。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計24件（うち査読付論文 24件／うち国際共著 13件／うちオープンアクセス 9件）

1. 著者名 Hisanaga Tetsuya, Fujimoto Shota, Cui Yihui, Sato Katsutoshi, Sano Ryosuke, Yamaoka Shohei, Kohchi Takayuki, Berger Frederic, Nakajima Keiji	4. 巻 10
2. 論文標題 Deep evolutionary origin of gamete-directed zygote activation by KNOX/BELL transcription factors in green plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 e57090
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.7554/eLife.57090	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 Hernandez-Garcia Jorge, Sun Rui, Serrano-Mislata Antonio, Inoue Keisuke, Vargas-Chevez Carlos, Esteve-Bruna David, Arbona Vicent, Yamaoka Shohei, Nishihama Ryuichi, Kohchi Takayuki, Blazquez Miguel A.	4. 巻 31
2. 論文標題 Coordination between growth and stress responses by DELLA in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3678 ~ 3686.e11
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.cub.2021.06.010	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 Iwasaki Miyuki, Kajiwara Tomoaki, Yasui Yukiko, Yoshitake Yoshihiro, Miyazaki Motoki, Kawamura Shogo, Suetsugu Noriyuki, Nishihama Ryuichi, Yamaoka Shohei, (10名省略), Nakamura Yasukazu, Liu Chang, Berger Frederic, Yamato Katsuyuki T., Bowman John L., Kohchi Takayuki	4. 巻 31
2. 論文標題 Identification of the sex-determining factor in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i> reveals unique evolution of sex chromosomes in a haploid system	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 5522 ~ 5532.e7
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.cub.2021.10.023	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 Kawamura Shogo, Romani Facundo, Yagura Masaru, Mochizuki Takako, Sakamoto Mika, Yamaoka Shohei, Nishihama Ryuichi, Nakamura Yasukazu, Yamato Katsuyuki T., Bowman John L, Kohchi Takayuki, Tanizawa Yasuhiro	4. 巻 63
2. 論文標題 MarpolBase Expression: A Web-Based, Comprehensive Platform for Visualization and Analysis of Transcriptomes in the Liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1745 ~ 1755
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcac129	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 Suzuki Hidemasa, Kato Hiroataka, Iwano Megumi, Nishihama Ryuichi, Kohchi Takayuki	4. 巻 35
2. 論文標題 Auxin signaling is essential for organogenesis but not for cell survival in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1058 ~ 1075
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koac367	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 Montgomery Sean A., Tanizawa Yasuhiro, Galik Bence, (9名省略), Kohchi Takayuki, Lin Shih-Shun, Liu Li-Yu Daisy, Nakamura Yasukazu, Valeeva Lia R., Shakirov Eugene V., Shippen Dorothy E., Wei Wei-Lun, Yagura Masaru, Yamaoka Shohei, Yamato Katsuyuki T., Liu Chang, Berger Frederic	4. 巻 30
2. 論文標題 Chromatin Organization in Early Land Plants Reveals an Ancestral Association between H3K27me3, Transposons, and Constitutive Heterochromatin	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 573 ~ 588.e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.12.015	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 Suzuki Hidemasa, Harrison C. Jill, Shimamura Masaki, Kohchi Takayuki, Nishihama Ryuichi	4. 巻 133
2. 論文標題 Positional cues regulate dorsal organ formation in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 311 ~ 321
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-020-01180-5	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 Kato Hiroataka, Mutte Sumanth K., Suzuki Hidemasa, Crespo Isidro, Das Shubhajit, Radoeva Tatyana, Fontana Mattia, Yoshitake Yoshihiro, Hainiwa Emi, van den Berg Willy, Lindhoud Simon, Ishizaki Kimitsune, Hohlbein Johannes, Borst Jan Willem, Boer D. Roeland, Nishihama Ryuichi, Kohchi Takayuki, Weijers Dolf	4. 巻 6
2. 論文標題 Design principles of a minimal auxin response system	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 473 ~ 482
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-0662-y	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 Yamaoka Shohei, Inoue Keisuke, Araki Takashi	4. 巻 34
2. 論文標題 Regulation of gametangia and gametangiophore initiation in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Reproduction	6. 最初と最後の頁 297 ~ 306
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00497-021-00419-y	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 Inoue Keisuke, Nishihama Ryuichi, Araki Takashi, Kohchi Takayuki	4. 巻 60
2. 論文標題 Reproductive Induction is a Far-Red High Irradiance Response that is Mediated by Phytochrome and PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR in <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1136 ~ 1145
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz029	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 Tsuzuki Masayuki, Futagami Kazutaka, Shimamura Masaki, Inoue Chikako, Kunimoto Kan, Oogami Takashi, Tomita Yuki, Inoue Keisuke, Kohchi Takayuki, Yamaoka Shohei, Araki Takashi, Hamada Takahiro, Watanabe Yuichiro	4. 巻 29
2. 論文標題 An Early Arising Role of the MicroRNA156/529-SPL Module in Reproductive Development Revealed by the Liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3307 ~ 3314.e5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.07.084	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 Hiwatashi T., Goh H., Yasui Y., Koh L. Q., Takami H., Kajikawa M., Kirita H., Kanazawa T., Minamino., Togawa T., Sato M., Wakazaki M., Yamaguchi K., Shigenobu S., Fukaki H., Mimura T., Toyooka K., Sawa S., Yamato K. T., Ueda T., Urano D., Kohchi T., Ishizaki K.	4. 巻 29
2. 論文標題 The RopGEF KARAPPO Is Essential for the Initiation of Vegetative Reproduction in <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3525 ~ 3531.e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.08.071	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 Yasui Yukiko, Tsukamoto Shigeyuki, Sugaya Tomomi, Nishihama Ryuichi, Wang Quan, Kato Hirota, Yamato Katsuyuki T., Fukaki Hidehiro, Mimura Tetsuro, Kubo Hiroyoshi, Theres Klaus, Kohchi Takayuki, Ishizaki Kimitsune	4. 巻 29
2. 論文標題 GEMMA CUP-ASSOCIATED MYB1, an Ortholog of Axillary Meristem Regulators, Is Essential in Vegetative Reproduction in Marchantia polymorpha	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3987 ~ 3995.e5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.10.004	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 Hisanaga Tetsuya, Okahashi Keitaro, Yamaoka Shohei, Kajiwara Tomoaki, Nishihama Ryuichi, Shimamura Masaki, Yamato Katsuyuki T, Bowman John L, Kohchi Takayuki, Nakajima Keiji	4. 巻 38
2. 論文標題 A cis-acting bidirectional transcription switch controls sexual dimorphism in the liverwort	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The EMBO Journal	6. 最初と最後の頁 e100240
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.15252/embj.2018100240	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 Taisuke Togawa, Tohru Adachi, Daijiro Harada, Tasuku Mitani, Daisuke Tanaka, Kimitsune Ishizaki, Takayuki Kohchi and Katsuyuki T. Yamato	4. 巻 131
2. 論文標題 Cryopreservation of Marchantia polymorpha spermatozoa	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 1047-1054
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-018-1059-0	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 Higo, A., Kawashima, T., et al.	4. 巻 9
2. 論文標題 Transcription factor DU01 generated by neo-functionalization is associated with evolution of sperm differentiation in plants	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 5283
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-018-07728-3	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 Kato Hirota, Nishihama Ryuichi, Weijers Dolf, Kohchi Takayuki	4. 巻 69
2. 論文標題 Evolution of nuclear auxin signaling: lessons from genetic studies with basal land plants	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 291 ~ 301
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erx267	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 Yamaoka Shohei, Nishihama Ryuichi, Yoshitake Yoshihiro, Ishida Sakiko, Inoue Keisuke, Saito Misaki, Okahashi Keitaro, Bao Haonan, Nishida Hiroyuki, Yamaguchi Katsushi, Shigenobu Shuji, Ishizaki Kimitsune, Yamato Katsuyuki T., Kohchi Takayuki	4. 巻 28
2. 論文標題 Generative Cell Specification Requires Transcription Factors Evolutionarily Conserved in Land Plants	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 479 ~ 486.e5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2017.12.053	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 Nakajima Keiji	4. 巻 41
2. 論文標題 Be my baby: patterning toward plant germ cells	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Current Opinion in Plant Biology	6. 最初と最後の頁 110 ~ 115
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2017.11.002	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 Kohchi Takayuki, Yamato Katsuyuki T., Ishizaki Kimitsune, Yamaoka Shohei, Nishihama Ryuichi	4. 巻 72
2. 論文標題 Development and Molecular Genetics of Marchantia polymorpha	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Annual Review of Plant Biology	6. 最初と最後の頁 677 ~ 702
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1146/annurev-arplant-082520-094256	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 Hisanaga Tetsuya, Yamaoka Shohei, Kawashima Tomokazu, Higo Asuka, Nakajima Keiji, Araki Takashi, Kohchi Takayuki, Berger Frederic	4. 巻 5
2. 論文標題 Building new insights in plant gametogenesis from an evolutionary perspective	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 663 ~ 669
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-019-0466-0	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 Ikeda Yoko, Nishihama Ryuichi, Yamaoka Shohei, Arteaga-Vazquez Mario A, Aguilar-Cruz Adolfo, Grimaneilli Daniel, Pogorelcnik Romain, Martienssen Robert A., Yamato Katsuyuki T., Kohchi Takayuki, Hirayama Takashi, Mathieu Olivier	4. 巻 59
2. 論文標題 Loss of CG methylation in Marchantia polymorpha causes disorganization of cell division and reveals unique DNA methylation regulatory mechanisms of non-CG methylation	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 2421-2431
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcy161	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 Sugano Shigeo S., Nishihama Ryuichi, Shirakawa Makoto, Takagi Junpei, Matsuda Yoriko, Ishida Sakiko, Shimada Tomoo, Hara-Nishimura Ikuko, Osakabe Keishi, Kohchi Takayuki	4. 巻 13
2. 論文標題 Efficient CRISPR/Cas9-based genome editing and its application to conditional genetic analysis in Marchantia polymorpha	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0205117
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0205117	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 Cui Yihui, Hisanaga Tetsuya, Kajiwar Tomoaki, Yamaoka Shohei, Kohchi Takayuki, Goh Tatsuaki, Nakajima Keiji	4. 巻 64
2. 論文標題 Three-dimensional morphological analysis revealed the cell patterning bases for the sexual dimorphism development in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcad048	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40件（うち招待講演 10件 / うち国際学会 20件）

1. 発表者名 Kohchi, T.
2. 発表標題 Evolution of reproductive induction and sex determination in land plants
3. 学会等名 International Conference of the Genetics Society of Korea (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kohchi, T.
2. 発表標題 Regulation of reproductive induction and sex determination in Marchantia polymorpha
3. 学会等名 Marchantia Meeting in UK (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Tetsuya Hisanaga, Satoshi Koi, Keitaro Okahashi, Shota Fujimoto, Yihui Cui, Shohei Yamaoka, Ryuichi Nishihama, Masaki Shimamura, Katsuyuki T. Yamato, Fred Berger, Takayuki Kohchi, and Keiji Nakajima
2. 発表標題 Deciphering the evolution of sexual plant reproduction using Marchantia polymorpha
3. 学会等名 2020 International Conference of the Korean Society of Plant Biologists (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kohchi, T.
2. 発表標題 Induction of sexual reproduction and regulation of sexual dimorphism in Marchantia polymorpha.
3. 学会等名 UK Marchantia Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kohchi, T.
2. 発表標題 Sexual differentiation is regulated by a MYB transcription factor and cis-acting long non-coding RNA in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 Poland-Japan RNA Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 梶原智明、岡橋啓太郎、久永哲也、宮崎基、岩崎美雪、山岡尚平、西浜竜一、嶋村正樹、大和勝幸、中島敬二、河内孝之
2. 発表標題 アンチセンス長鎖ノンコーディングRNA SUFによる苔類ゼニゴケ雌性化因子MpFGMYBの発現抑制メカニズムの解析
3. 学会等名 日本分子生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉竹良洋・山岡尚平・西浜竜一・河内孝之
2. 発表標題 陸上植物進化から探る環境依存的な有性生殖プログラムの起動メカニズム
3. 学会等名 日本分子生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 梶原 智明、岡橋 啓太郎、山岡 尚平、久永 哲也、中島 敬二、西浜 竜一、河内 孝之
2. 発表標題 苔類ゼニゴケにおける雌性化因子MpFGMYBとアンチセンスlncRNA SUFからなる性分化モジュールの解析
3. 学会等名 日本分子生物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山岡尚平, 西浜 竜一, 吉竹良洋, 石田咲子, 井上佳祐, 齊藤美咲, 岡橋啓太郎, 包昊南, 西田 浩之, 山口勝司, 重信秀治, 石崎公庸, 大和勝幸, 河内孝之
2. 発表標題 転写因子BONOB0は陸上植物の生殖系列細胞の分化に必要である
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takayuki Kohchi
2. 発表標題 Light regulated reproduction in Marchantia polymorpha
3. 学会等名 International Symposium on Plant Photomorphogenesis (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tomotsugu Imahori, Keisuke Inoue, Ryuichi Nishihama, and Takayuki Kohchi
2. 発表標題 Low-fluence response and far-red high-irradiance response in Marchantia polymorpha are mediated by a sole phytochrome-PIF module
3. 学会等名 International Symposium on Plant Photomorphogenesis (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yoshihiro Yoshitake, Shohei Yamaoka, Ryuichi Nishihama and Takayuki Kohchi
2. 発表標題 Interaction between MpCDF and MpTPL mediates repression of the photoperiodic growth-phase transition in Marchantia polymorpha
3. 学会等名 International Symposium on Plant Photomorphogenesis (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takayuki Kohchi
2. 発表標題 Light regulated induction of sexual reproduction in Marchantia polymorpha
3. 学会等名 The 65th NIBB Conference Renaissance of Marchantia polymorpha (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Shohei Yamaoka, Ryuichi Nishihama, Yoshihiro Yoshitake, Sakiko Ishida, Keisuke Inoue, Misaki Saito, Keitaro Okahashi, Haonan Bao, Hiroyuki Nishida, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Kimitsune Ishizaki, Katsuyuki T. Yamato, Takayuki Kohchi
2. 発表標題 BONOBs Are Evolutionarily Conserved Transcription Factors for Germ Cell Fate Determination in Land Plants
3. 学会等名 The 65th NIBB Conference Renaissance of Marchantia polymorpha (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tetsuya Hisanaga, Keitaro Okahashi, Shohei Yamaoka, Ryuichi Nishihama, Tatsuaki Goh, Takayuki Kohchi, Keiji Nakajima
2. 発表標題 A MYB transcription factor controls female sexual differentiation in Marchantia polymorpha
3. 学会等名 The 65th NIBB Conference Renaissance of Marchantia polymorpha (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Keitaro Okahashi, Tetsuya Hisanaga, Shohei Yamaoka, Ryuichi Nishihama, Keiji Nakajima, Takayuki Kohchi
2. 発表標題 A long non-coding RNA module for sex differentiation in the liverwort Marchantia polymorpha
3. 学会等名 The 65th NIBB Conference Renaissance of Marchantia polymorpha (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yoshihiro Yoshitake, Keitaro Nagayama, Shohei Yamaoka, Akane Kubota, Ryuichi Nishihama and Takayuki Kohchi
2. 発表標題 The CDF-G1-FKF module regulates photoperiodic growth-phase transition in the liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>
3. 学会等名 The 65th NIBB Conference Renaissance of <i>Marchantia polymorpha</i> (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Takayuki Kohchi
2. 発表標題 Evolution of light regulated reproductive growth in plants
3. 学会等名 Asia and Oceania Conference on Photobiology (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tetsuya Hisanaga, Satoshi Koi, Keitaro Okahashi, Shota Fujimoto, Shohei Yamaoka, Masaki Shimamura, Katsuyuki T. Yamato, Takayuki Kohchi, Keiji Nakajima
2. 発表標題 Functional diversification of evolutionarily conserved regulatory factors for sexual plant reproduction
3. 学会等名 EMBO Workshop, New shores in land plant evolution (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tetsuya Hisanaga, Shota Fujimoto, Keiji Nakajima
2. 発表標題 Maternally expressed MpKNOX1 triggers embryo development in <i>Marchantia</i>
3. 学会等名 EMBO Workshop, New shores in land plant evolution (国際学会)
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 Tetsuya Hisanaga, Keitaro Okahashi, Shohei Yamaoka, Ryuichi Nishihama, Masaki Shimamura, Katsuyuki T. Yamato, Takayuki Kohchi, Keiji Nakajima
2. 発表標題 A bidirectional transcription switch controls sexual differentiation
3. 学会等名 25th International Conference of Sexual Plant Reproduction (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>ホームページ等 <a href="https://www.plantmb.lif.kyoto-u.ac.jp/">https://www.plantmb.lif.kyoto-u.ac.jp/</a>          成果発表プレスリリース          (1)半数体生物の性染色体上の性決定遺伝子を解明 コケがもつ現生生物最古の起源の性染色体、2021年11月  <a href="https://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research-news/2021-11-08-3">https://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research-news/2021-11-08-3</a>          (2)植物で受精卵を活性化する機構の進化的起源を解明 雌雄の因子が会って成長をスタートさせる、2021年9月  <a href="https://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research-news/2021-09-29">https://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research-news/2021-09-29</a> <a href="https://bsw3.naist.jp/research/index.php?id=2386">https://bsw3.naist.jp/research/index.php?id=2386</a>          (3)ゼニゴケは遺伝子のオモテとウラを使ってメスとオスを作り分けている、2019年1月<a href="https://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research-news/2019-01-09-0">https://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research-news/2019-01-09-0</a>  <a href="http://www.naist.jp/pressrelease/2019/01/005492.html">http://www.naist.jp/pressrelease/2019/01/005492.html</a>          (4)植物の生殖細胞をつくる鍵因子を発見 - 花粉の精細胞をつくる仕組みは花の咲かないコケ植物に起源があった -、2018年1月  <a href="http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2017/180126_1.html">http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2017/180126_1.html</a></p>
--

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	中島 敬二 (Nakajima Keiji) (80273853)	奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授  (14603)	
研究分担者	大和 勝幸 (Yamato Katsuyuki) (50293915)	近畿大学・生物理工学部・教授  (34419)	
研究分担者	山岡 尚平 (Yamaoka Shohei) (00378770)	京都大学・生命科学研究所・准教授  (14301)	

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
研究協力者	久永 哲也  (Hisanaga Tetsuya)		

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			
オーストリア	Gregor Mendel Institute			