

令和元年6月10日現在

機関番号：10101

研究種目：国際共同研究加速基金（国際活動支援班）

研究期間：2015～2018

課題番号：15K21720

研究課題名（和文）ノンコーディングRNAネオタクソノミの実現を加速する国際活動支援

研究課題名（英文）Support activities to promote international collaboration to accomplish the research on noncoding RNA neo-taxonomy

研究代表者

廣瀬 哲郎（Hirose, Tetsuro）

北海道大学・遺伝子病制御研究所・教授

研究者番号：30273220

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 38,700,000円

研究成果の概要（和文）：領域研究の推進と成果発信を目的とした海外研究者との交流活動を支援するために、主に3つの活動、国際共同研究の支援、海外研究機関の訪問支援、海外著名研究者の招聘を推進した。特に本領域特有のリソースであるncRNA遺伝子改変マウスに関する国際共同研究の支援、また若手研究者の国際研究機関への短期滞在を含めた国際活動支援を推進した。その結果、若手研究者を含めた領域班員による多数の国際共同研究が活発に行われ、34報もの国際共著論文に結びついた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

競争の激しいlncRNA研究分野において、様々な本領域独自の高品質な研究成果を世界に向けて発信し、その結果それらが国際的に認知されるに至った。特にarcRNAを独立のタクソンとして提唱するに至ったことは、本領域の目指すネオタクソノミの実践成果として、国際的な学問分野にインパクトを与えた。その結果、我が国のRNA研究のプレゼンスの向上に大きく貢献した。また次世代を担う研究者の育成に重要な役割を果たすことができた。一方で本領域の成果は、国際的な一般社会における自然科学の基礎概念、医療技術、次世代の融合科学の発展に向けた多くの可能性を提示したと言える。

研究成果の概要（英文）：To support active interaction with foreign researchers, three main activities including enhancement of international collaboration, travel support for visiting the foreign research institutes and invitation of prominent foreign scientists were promoted. The international collaboration using ncRNA knockout mice were particularly supported. Also the travel fee for short term stay of young researchers in the foreign research institutes were particularly supported. These activities linked to multiple international collaboration with the group members that eventually achieve publication of 34 research articles.

研究分野：分子生物学

キーワード：noncoding RNA 国際活動

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

RNA は、太古の生命誕生の鍵を握る重要な生体分子であり、20 世紀に行われた研究によって、RNA がタンパク質合成の根幹を担っていることが明らかになった。ところが、21 世紀に入り、その古典的な RNA の機能概念は大きく変貌を遂げつつあった。例えば、ヒトやマウスゲノムの大半を占めるノンコーディング領域から膨大な数の ncRNA が産生されており、その一部はエピジェネティックな遺伝子発現制御に関わることが、近年相次いで報告された。そのような ncRNA の中には、疾患に関わるものも含まれており、ncRNA が原因となる新たな分子病態が明らかになりつつあった。しかしながら、ヒトゲノムから転写されている 9,600 種類ともいわれる ncRNA のうち、詳細な機能解析が行われたものはごく一部であり、ncRNA がどのような分子メカニズムで働き、どのような生命現象を制御しているのか、その全体像は未だ厚いベールに包まれていた。このような状況において、ncRNA の中には、同じ機能カテゴリーとしてまとめられる分子群 (ncRNA タクソン) を形成しているものがあることが示唆された。同じファミリーに属するタンパク質が共通の機能ドメインを介して働くのと同様に、各タクソンに属する ncRNA も、共通の機能を受け持つ単位として固有の RNA 配列・構造・修飾からなる作動エレメントを持っており、それぞれの特性に応じた様式で、生理現象を制御していると考えられた。そこで、ncRNA による生体制御の全体像を解明するために、雑多な ncRNA 群を作動エレメントの組み合わせに基づいて各タクソンに整理・分類し、それぞれの特性に基づいた機能解析を戦略的に進めることによって、ncRNA の新しい分類体系「ncRNA ネオタクソノミ」を確立することを推進した。

### 2. 研究の目的

本領域では、世界的な主要な潮流とは一線を画した独自の ncRNA 研究が進められてきており、国際的にも高い評価を受けている。そこで国際活動支援班は、本領域発のオリジナルな研究に端を発した海外研究者との国際研究ネットワークを構築することを目的とした。また一方で、海外の一流研究者の有する技術や知見を本領域研究に取り入れるための国際交流を推進した。さらに領域班員とその関連研究者、特に若手研究者が実際に海外研究機関を訪問したり、短期滞在などを支援する活動を通して若手研究者育成を推進した。

### 3. 研究の方法

国際共同研究の支援：

領域班員の海外研究者との国際共同研究を推進するために、領域班員が保有するリソースの拡大、維持、輸送などを支援した。特に ncRNA 遺伝子改変マウスは、国際的にも貴重なリソースであり、多くの海外研究者が利用を希望するものであったので重点的に支援した。

海外研究機関の訪問支援：

領域班員の海外研究者との国際共同研究を推進するため、あるいは新しい共同研究を開始するきっかけを得るために、実際に海外研究機関を訪問しセミナーなどを通して自らの研究を発信すること、また現地の研究者と直接ディスカッションすることは非常に重要である。そこで領域班員の海外研究機関訪問の旅費を支援した。一方で、領域の若手研究者が、国際共同研究に関する実験を海外研究機関で行うための短期滞在費を支援する取り組みも行なった。

海外著名研究者の招聘：

ncRNA 研究フィールドにおける国際的に著名な海外研究者を毎年複数名招聘し、領域班員と若手研究者を含む関連研究者と交流する場を積極的に設けた。

### 4. 研究成果

国際共同研究の支援：

本支援活動によって支援された国際共同研究の中で論文化までに至ったものは以下の通りである (共同研究機関・研究題目・(実施班員)・成果を記載)。

西オーストラリア大学 (豪): arcRNA とタンパク質の相互作用解析 (廣瀬、中川) JCB 2015, 2016, Mol Cell 2018, TIBS 2018

フランス国立科学研究センター (仏): 核内構造体の微細構造観察 (廣瀬) PNAS 2015, Mol Cell 2018

フランシスクリック研究所 (英): 幹細胞分化における arcRNA の機能解析 (廣瀬) Mol Cell 2019 (印刷中)

アブドラ国王科学技術大学 (サウジアラビア): arcRNA によるクロマチン 3D 構造制御 (廣瀬) (投稿中)

タルツ大 (エストニア): 緊縮応答に関わる因子とリボソームの相互作用解析 (鈴木) NAR 2018

クリーンズ大学 (カナダ): tRNA メチル化酵素 TYW3 の立体構造解析 (鈴木) RNA 2017

ロツズ大学 (ポーランド): 新規 tRNA 修飾構造の同定と生合成の解析 (鈴木) NAR 2017

オハイオ州立大学 (米): 新規 tRNA 修飾構造の同定と生合成の解析 (鈴木) NAR 2017

ネゲブ・ベン・グリオン大学 (イスラエル): ミトコンドリア tRNA のメチル化酵素の解析 (鈴

木) PLoS Biol 2016  
 ローチェスター大学(米): 二本鎖 RNA 分解経路の研究(塩見) PNAS 2018  
 イタリア科学研究院(CNR)(伊): ショウジョウバエのレトロポゾン由来 ncRNA(塩見) Genetics 2016  
 テキサス大学(米): RISC 複合体因子の研究(塩見) Mol Cell 2015  
 テキサス大学(米): 乳癌の転移モデルを用いた Malat1 の生理機能解析(中川) Nat Genet 2018  
 DZHK(独): 心筋梗塞患者における arcRNA 機能(中川、廣瀬) Cardiovasc Res. 2019  
 スタンフォード大学(米): p53 誘導性 arcRNA の癌における機能解析(中川、廣瀬) Genes & Dev 2017  
 オーガスタ大学(米): 血管平滑筋細胞における arcRNA 機能解析(中川、廣瀬) PNAS 2018  
 ベルギーフランダース・パイオテクノロジー研究院(VIB)(ベルギー): p53 誘導性 arcRNA の癌における機能解析(中川、廣瀬) Nat Med 2016  
 イリノイ大学(米): MALAT1 アンチセンス RNA のプロセッシング機構(中川) NAR 2016, Sci Rep 2016  
 Chinese University of Hong Kong(中): 筋再生時における筋肉細胞分化における Malat1 の役割の解析(中川) Cell Discov 2017  
 マーストリヒト大学(オランダ): 心臓機能における MALAT1 ncRNA 機能(中川) PLoS One 2016  
 DZHK(独): 循環器の自然免疫における MALAT1 の機能解析(中川) J Mol Cell Biol 2016  
 トロント大学(加): 神経細胞における神経活動依存的スプライシング解析(中川) Mol Cell 2016  
 トウールズ第 3 大学(仏) ショウジョウバエのマイクロペプチド遺伝子の機能解析(影山) Nat Commun 2018  
 第三軍医大学(中国): RNA 干渉の一分子解析(泊・多田隈) Mol Cell 2015  
 トーマス・ジェファーソン大学(米): piRNA の成熟を司る Trimmer の同定(泊) Cell 2016  
 トロント大学(カナダ): PIWIL1 と Tudor ドメイン因子の相互作用の構造解析(泊) PNAS 2017  
 シティオブホープ研究所(米): 癌抑制 miRNA の標的解析(浅原) PNAS 2017  
 スクリプス研究所(米): 転写因子のジーンターゲット解析(浅原) PNAS 2016, Nat Commun 2016, Sci Rep 2017  
 メリーランド大学(米): 脂肪生成における miRNA による ncRNA の発現制御(浅原) MCB 2015

#### 海外研究機関の訪問支援:

実施期間中にのべ 18 名の領域班員あるいは関連若手研究者が、米国カリフォルニア大学、テキサス大学、アインシュタイン大学、インディアナ大学、カナダ・トロント大学、サイモンフレーザー大学、オーストラリア・西オーストラリア大学、イスラエル・ワイズマン研究所、ドイツ・マックスプランク研究所などを訪問または短期滞在した。

#### 海外著名研究者の招聘:

ncRNA 研究分野を先導する指導的研究者、または新進気鋭の研究者(ロックフェラー大学、カリフォルニア大学、コロラド大学、マックスプランク研究所、ケンブリッジ大学、テキサス大学、シカゴ大学、コーネル大学、西オーストラリア大学、オーストラリア国立大学など)を実施期間中に合計 33 名招聘し、領域班員および関連若手研究者と交流する場を設けた。

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 34 件)(全て査読あり)

国際支援班自体は論文発表を行わないが、領域班員が発表した代表的な国際共同研究成果論文を記載する。

1. Modic M, Grosch M, Rot G, Engert S, Lepko T, Yamazaki T, Lee FCY, Rusha E, Shaposhnikov D, Palo M, Merl-Pham J, Cacchiarelli D, Rogelj B, Hauck SM, von Mering C, Meissner A, Lickert H, Hirose T, Ule J, Drukker M. (2019) Cross-regulation between TDP-43 and paraspeckles promotes pluripotency differentiation transition. Mol Cell in press
2. Katsel P, Roussos P, Fam P, Khan S, Tan W, Hirose T, Nakagawa S, Pletnikov MV, Haroutunian V. (2019) The expression of long noncoding RNA NEAT1 is reduced in schizophrenia and modulates oligodendrocytes transcription. NPJ Schizophr. 5:3.
3. Yamazaki, T., Souquere, S., Chujo, T., Kobelke, S., Chong, Y.S., Fox, A.H., Bond, C.S., Nakagawa, S., Pierron, G. & Hirose, T. (2018) Functional Domains of NEAT1 Architectural lncRNA Induce Paraspeckle Assembly through Phase Separation. Mol Cell 70, 1038-1053.
4. Fox AH, Nakagawa S, Hirose T, Bond CS. (2018) Paraspeckles: Where Long Noncoding RNA Meets Phase Separation. Trends Biochem Sci. 43:124-135.
5. Kudrin, P., Dzhygyr, I., Ishiguro, K., Beljantseva, J., Maksimova, E., Sofia Raquel Alves Oliveira, Varik, V., Payoe, R., Konevega, A., Tenson, T., Suzuki, T. and Haurlyliuk, V. (2018) The ribosomal A-site finger is crucial for binding and activation of the stringent factor RelA. Nucleic Acids Res., 46, 1973-1983.
6. Lucas BA, Lavi E, Shiue L, Cho H, Katzman S, Miyoshi K, Siomi MC, Carmel L, Ares M Jr,

- Maquat LE. (2018) Evidence for convergent evolution of SINE-directed Staufen-mediated mRNA decay. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 115, 968-973.
7. Gast, M., Rauch, B.H., Nakagawa, S., Haghikia, A., Jasina, A., Haas, J., Nath, N., Jensen, L., Stroux, A., Bohm, A., Friebel, J., Rauch, U., Skurk, C., Blankenberg, S., Zeller, T., Prasanth, K.V., Meder, B., Kuss, A., Landmesser, U. & Poller, W. (2018) Immune system-mediated atherosclerosis caused by deficiency of long noncoding RNA MALAT1 in ApoE<sup>-/-</sup> mice. *Cardiovasc Res.* cvz085.
  8. Kim, J., Piao, H.L., Kim, B.J., Yao, F., Han, Z., Wang, Y., Xiao, Z., Siverly, A.N., Lawhon, S.E., Ton, B.N., Lee, H., Zhou, Z., Gan, B., Nakagawa, S., Ellis, M.J., Liang, H., Hung, M.C., You, M.J., Sun, Y., Ma, L. (2018) Long noncoding RNA MALAT1 suppresses breast cancer metastasis. *Nat Genet* 50, 1705-1715.
  9. Ahmed ASI, Dong K, Liu J, Wen T, Yu L, Xu F, Kang X, Osman I, Hu G, Bunting KM, Crethers D, Gao H, Zhang W, Liu Y, Wen K, Agarwal G, Hirose T, Nakagawa S, Vazdarjanova A, Zhou J. (2018) Long noncoding RNA NEAT1 (nuclear paraspeckle assembly transcript 1) is critical for phenotypic switching of vascular smooth muscle cells. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 115, E8660-E8667.
  10. Bohère J, Mancheno-Ferris A, Al Hayek S, Zanet J, Valenti P, Akino K, Yamabe Y, Inagaki S, Chanut-Delalande H, Plaza S, Kageyama Y, Osman D, Polesello C, Payre F. (2018) Shavenbaby and Yorkie mediate Hippo signaling to protect adult stem cells from apoptosis. *Nat Commun.* 2018 9:5123.
  11. Currie, M. A., Brown, G., Wong, A., Ohira, T., Sugiyama, K., Suzuki, T., Yakunin, A. F., and Jia, Z. (2017) Structural and functional characterization of the TYW3/Taw3 class of SAM-dependent methyltransferases. *RNA*, 23, 346-354.
  12. Matuszewski, M., Wojciechowski, J., Miyauchi, K., Gdaniec, Z., Wolf, W. M., \*Suzuki, T. and \*Sochacka, E. (2017) A hydantoin isoform of cyclic N6-threonylcarbamoyl-adenosine (ct6A) is present in tRNAs *Nucleic Acids Res.*, 45, 2137-2149.
  13. Kang, B., Miyauchi, K., Matuszewski, M., D'Almeida, G. S., Rubio, M., Alfonzo, J. D., Inoue, K., Sakaguchi, Y., Suzuki, T., \*Sochacka, E. and \*Suzuki, T. (2017) Identification of 2-methylthio cyclic N6-threonylcarbamoyl-adenosine (ms2ct6A) as a novel RNA modification at position 37 of tRNAs. *Nucleic Acids Res.*, 45, 2124-2136.
  14. Currie, M. A., Brown, G., Wong, A., Ohira, T., Sugiyama, K., Suzuki, T., Yakunin, A. F., and Jia, Z., (2017) Structural and functional characterization of the TYW3/Taw3 class of SAM-dependent methyltransferases. *RNA*, 23, 346-354.
  15. Mello, S.S., Sinow, C., Raj, N., Mazur, P.K., Biegging-Rolett, K., Broz, D.K., Imam, J.F.C., Vogel, H., Wood, L.D., Sage, J., Hirose, T., Nakagawa, S., Rinn, J. & Attardi, L.D. (2017) Neat1 is a p53-inducible lincRNA essential for transformation suppression. *Genes Dev* 31, 1095-1108.
  16. Chen, X., He, L., Zhao, Y., Li, Y., Zhang, S., Sun, K., So, K., Chen, F., Zhou, L., Lu, L., Wang, L., Zhu, X., Bao, X., Esteban, M.A., Nakagawa, S., Prasanth, K.V., Wu, Z., Sun, H., Wang, H. (2017) Malat1 regulates myogenic differentiation and muscle regeneration through modulating MyoD transcriptional activity. *Cell Discov* 3, 17002.
  17. Zhang H, Liu K, Izumi N, Huang H, Ding D, Ni Z, Sidhu SS, Chen C, Tomari Y, Min J. (2017) Structural basis for arginine methylation-independent recognition of PIWIL1 by TDRD2. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 114:12483-12488.
  18. Hasei J, Teramura T, Takehara T, Onodera Y, Horii T, Olmer M, Hatada I, Fukuda K, Ozaki T, Lotz MK, Asahara H. (2017) TWIST1 induces MMP3 expression through up-regulating DNA hydroxymethylation and promotes catabolic responses in human chondrocytes. *Sci Rep.* 7:42990.
  19. Ito Y, Inoue A, Seers T, Hato Y, Igarashi A, Toyama T, Taganov KD, Boldin MP, Asahara H. (2017) Identification of targets of tumor suppressor microRNA-34a using a reporter library system. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 114:3927-3932
  20. West, JA, Mito, M, Kurosaka, S, Takumi, T, Tanegashima, C, Chujo, T, Yanaka, K, Kingston, RE, Hirose, T, Bond, C, Fox, A, and Nakagawa, S (2016) Structural, super-resolution microscopy analysis of paraspeckle nuclear body organization. *J Cell Biol.* 214: 817-830.
  21. Guida V, Cernilogar FM, Filograna A, De Gregorio R, Ishizu H, Siomi MC, Schotta G, Belenchi GC, Andrenacci D. (2016) Production of Small Non-coding RNAs from the flamenco Locus Is Regulated by the gypsy Retrotransposon of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 204, 631-644.
  22. Bar-Yaacov, D., Frumkin, I., Yashiro, Y., Chujo, T., Ishigami, Y., Chemla, Y., Blumberg, A., Schlesinger, O., Bieri, P., Greber, B., Ban, N., Zarivach, R., Alfonta, L., Pilpel, Y., Suzuki, T. and Mishmar, D. (2016) Mitochondrial 16S rRNA is methylated by tRNA methyltransferase TRMT61B in all vertebrates *PLOS Biol.*, 14, e1002557.
  23. Adriaens C, Standaert L, Barra J, Latil M, Verfaillie A, Kalev P, Boeckx B, Wijnhoven PW, Radaelli E, Vermi W, Leucci E, Lapouge G, Beck B, van den Oord J, Nakagawa S, Hirose T, Sablina AA, Lambrechts D, Aerts S, Blanpain C, Marine JC. (2016) p53 induces formation of NEAT1 lncRNA-containing paraspeckles that modulate replication stress response and chemosensitivity. *Nat Med.* 22: 861-868.

24. Zong X, Nakagawa S, Freier SM, Fei J, Ha T, Prasanth SG, Prasanth KV (2016) Natural antisense RNA promotes 3' end processing and maturation of MALAT1 lncRNA. *Nucleic Acids Res* 44: 2898-2908
25. Peters T, Hermans-Beijnsberger S, Beqqali A, Bitsch N, Nakagawa S, Prasanth KV, de Windt LJ, van Oort RJ, Heymans S, Schroen B (2016) Long Non-Coding RNA Malat-1 Is Dispensable during Pressure Overload-Induced Cardiac Remodeling and Failure in Mice. *PloS one* 11: e0150236
26. Quesnel-Vallieres, M., Dargaei, Z., Irimia, M., Gonatopoulos-Pournatzis, T., Ip, J.Y., Wu, M., Sterne-Weiler, T., Nakagawa, S., Woodin, M.A., Blencowe, B.J., Cordes, S.P. (2016) Misregulation of an activity-dependent splicing network as a common mechanism underlying autism spectrum disorders. *Mol Cell* 64, 1023-1034.
27. Gast, M., Schroen, B., Voigt, A., Haas, J., Kuehl, U., Lassner, D., Skurk, C., Escher, F., Wang, X., Kratzer, A., Michalik, K., Papageorgiou, A., Peters, T., Loebel, M., Wilk, S., Althof, N., Prasanth, K.V., Katus, H., Meder, B., Nakagawa, S., Scheibenbogen, C., Schultheiss, H.P., Landmesser, U., Dimmeler, S., Heymans, S., Poller, W. (2016) Long noncoding RNA MALAT1-derived mascRNA is involved in cardiovascular innate immunity. *J Mol Cell Biol* 8, 178-181.
28. Izumi N, Shoji K, Sakaguchi Y, Honda S, Kirino Y, Suzuki T, Katsuma S, Tomari Y. (2016) Identification and Functional Analysis of the Pre-piRNA 3' Trimmer in Silkworms. *Cell*. 164:962-973.
29. Nakamichi R, Ito Y, Inui M, Onizuka N, Kayama T, Kataoka K, Suzuki H, Mori M, Inagawa M, Ichinose S, Lotz MK, Sakai D, Masuda K, Ozaki T, Asahara H. (2016) Mohawk promotes the maintenance and regeneration of the outer annulus fibrosus of intervertebral discs. *Nat Commun*. 7:12503.
30. Suzuki H, Ito Y, Shinohara M, Yamashita S, Ichinose S, Kishida A, Oyaizu T, Kayama T, Nakamichi R, Koda N, Yagishita K, Lotz MK, Okawa A, Asahara H. (2016) Gene targeting of the transcription factor Mohawk in rats causes heterotopic ossification of Achilles tendon via failed tenogenesis. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 113:7840-7845.
31. Kawaguchi T, Tanigawa A, Naganuma T, Ohkawa Y, Souquere S, Pierron G, Hirose T. (2015) SWI/SNF chromatin-remodeling complexes function in noncoding RNA-dependent assembly of nuclear bodies. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 112: 4304-4309.
32. Liang C, Wang Y, Murota Y, Liu X, Smith D, Siomi MC, Liu Q, (2015) TAF11 Assembles the RISC Loading Complex to Enhance RNAi Efficiency. *Mol Cell*. 59: 807-18.
33. Yao C, Sasaki HM, Ueda T, Tomari Y, Tadakuma H. (2015) Single-Molecule Analysis of the Target Cleavage Reaction by the Drosophila RNAi Enzyme Complex. *Mol Cell*. 59:125-132.
34. Gernapudi R, Wolfson B, Zhang Y, Yao Y, Yang P, Asahara H, Zhou Q. (2015) MicroRNA 140 Promotes Expression of Long Noncoding RNA NEAT1 in Adipogenesis. *Mol Cell Biol*. 36:30-38.

〔学会発表〕(計 0件)

国際支援班自体は学会発表を行わない。

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

取得状況(計 0件)

〔その他〕

領域ホームページ (<https://ncrna.jp>) から関連情報を発信した。

## 6 . 研究組織

### (1) 研究分担者

研究分担者氏名：中川 真一

ローマ字氏名：Shinichi Nakagawa

所属研究機関名：北海道大学

部局名：薬学研究院

職名：教授

研究者番号(8桁)：50324679

研究分担者氏名：浅原 弘嗣

ローマ字氏名：Hiroshi Asahara  
所属研究機関名：東京医科歯科大学  
部局名：大学院医歯学総合研究科  
職名：教授  
研究者番号（8桁）：70294460

研究分担者氏名：泊 幸秀  
ローマ字氏名：Yukihide Tomari  
所属研究機関名：東京大学  
部局名：定量生命科学研究所  
職名：教授  
研究者番号（8桁）：90447368

研究分担者氏名：鈴木 勉  
ローマ字氏名：Tsutomu Suzuki  
所属研究機関名：東京大学  
部局名：大学院工学系研究科  
職名：教授  
研究者番号（8桁）：20292782

研究分担者氏名：塩見 美喜子  
ローマ字氏名：Mikiko Siomi  
所属研究機関名：東京大学  
部局名：大学院理学系研究科  
職名：教授  
研究者番号（8桁）：20322745

研究分担者氏名：影山 裕二  
ローマ字氏名：Yuji Kageyama  
所属研究機関名：神戸大学  
部局名：遺伝子実験センター  
職名：准教授  
研究者番号（8桁）：90335480

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。