

令和 6 年 6 月 4 日現在

機関番号：63904

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2018～2022

課題番号：18H05551

研究課題名（和文）個体発生における生殖細胞集団のレパトリー動態の解明

研究課題名（英文）Analysis of repertoire dynamics of germ cell development

研究代表者

吉田 松生（Yoshida, Shosei）

基礎生物学研究所・生殖細胞研究部門・教授

研究者番号：60294138

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 91,700,000円

研究成果の概要（和文）：生殖細胞は、精子や卵子となって次世代を作る細胞である。本研究では、マウスの雄性生殖細胞が初期胚で生まれたのちに精子幹細胞次いで精子となって次世代に伝わる過程を解析した。胚発生の過程で生まれた始原生殖細胞に起こるクローンの削減、そののちに精子幹細胞ができる過程、精子幹細胞で起こるクローン競合、さらに次世代に伝わる時の生殖細胞の動態を明らかにした。さらに、ニワトリ始原生殖細胞の培養法の開発を進め、生殖細胞が成立するプロセスが哺乳類とは異なる鳥類の生殖細胞研究の基盤を固めた。

研究成果の学術的意義や社会的意義
生殖細胞の系譜を明らかにすることで、エピゲノム状態や新規突然変異が次世代に伝わることで起こる先天性遺伝疾患の原因やゲノム進化に対する理解が深まると期待される。

研究成果の概要（英文）：Germ cells are the one cell lineage that creates the next generation through formation of sperm and oocytes. In this study, we analyzed the process by which mouse male germ cells are born in the early embryo, become spermatogonial stem cells and spermatozoa, and are transmitted to the next generation. We elucidated the clonal reduction that occurs in primordial germ cells during embryogenesis, subsequent process of sperm stem cell formation, clonal competition that occurs in sperm stem cell pool, and during transmission to the next generation. Furthermore, we developed culture methods for chick primordial germ cells, consolidating the foundation for germ cell research in birds, whose germ cell formation process differs from that of mammals.

研究分野：発生生物学、生殖細胞学

キーワード：生殖細胞 細胞系譜 マウス ニワトリ クローン動態 バーコーディング

1. 研究開始当初の背景

個体発生の過程では多数の生殖細胞が形成されるが、その多くは配偶子にならずに細胞死などで除去されることが知られている。高いインテグリティを持つ生体の配偶子は、この「生殖細胞レパトリーの削減」を生き延びた生殖細胞から作られる。このことから、「生殖細胞は不均一であり、高いインテグリティを備えた配偶子を作ることができる細胞の系譜が生き残り、そうでないものは除去される」という仮説がしばしば議論されるが、実験的な検証は実現していない。

ほ乳類であるマウスでは、胚体外で生じた数個~数十個の始原生殖細胞が胚体内の生殖腺(精巣や卵巣)に遊走し、オスまたはメスの運命をたどる。オスでは後期胚発生や数万個の精子幹細胞となって、生後の精子形成を支える。研究代表者(吉田)は、成体精巣の組織内の精子幹細胞の動態を、独自の生体ライブイメージングやパルス標識によって解析し、精子幹細胞のレパトリーは中立競合によって常に減少し一部の幹細胞だけが長期間多数の精子を作って次世代に寄与することを見出していた(*Science* 2007, 2010; *Dev. Cell* 2007; *Cell Stem Cell* 2010, 2014)。しかし、精子幹細胞クローンの削減にいたる細胞動態の詳細は不明であった。さらに、他グループによるキメラ実験から、受精後6日(E6)ごろ胚体外で発生した生殖細胞が胚内の生殖腺に遊走して性分化するE12-13頃までに、大規模なレパトリー削減が起こる可能性が示唆されていた。しかし、多数の細胞系譜を同時に追跡することが不可能であったため、始原生殖細胞から成体の精子、さらに次世代に至るまでの生殖細胞レパトリー削減の有無、時期、規模の全貌やそのメカニズムの解明は遅れていた。

一方、鳥類の生殖細胞は胚体外で発生したのち血流中を循環して生殖腺へ移動する。それゆえ鳥類は、生殖細胞レパトリー動態やインテグリティの構築の普遍性と種特異性を理解する上で重要な位置を占める。しかし研究基盤が十分でないため、鳥類の生殖細胞発生過程は十分解明されていなかった。

2. 研究の目的

ほ乳類及び鳥類の生殖細胞レパトリーの動態の詳細と意義の解明を長期目的とし、それに向かう中期的な目標を以下の3点に集約した。

- (1) マウス精子幹細胞動態を精密かつ定量的に解明する。
- (2) マウス初期胚の始原生殖細胞から成体の精子幹細胞、精子、次世代に至る生殖細胞クローンレパトリーの全体像を解明する。
- (3) ニワトリを用いて、系譜追跡を可能とする鳥類生殖細胞工学の実験系を開発する。

3. 研究の方法

- (1) マウス精子幹細胞動態については、免疫組織学的解析、パルス標識実験、単一細胞 RNAseq 解析、精子幹細胞移植、精巣器官培養、数理統計解析を組み合わせた解析を行った。具体的には、精子幹細胞の亜集団に特異的に発現する遺伝子を検索し、その発現細胞の形態や組織内の分布を解析した。さらに、CreER-loxP を用いて、当該遺伝子を発現する細胞を不可逆的に GFP などの系譜マーカーで標識し、定常状態(ホメオスタシス)における幹細胞のクローン運命を追跡した。その結果を統計解析することで、精子幹細胞が複数の転写状態(ステート)を転換しながらホメオスタシスを維持する動物の数理モデルを構築した。並行して、定常状態における精子幹細胞集団の単一細胞遺伝子発現解析を行った。さらに、幹細胞亜集団のパルス標識と幹細胞移植を組み合わせ、移植された幹細胞のクローン運命を定量的に計測、数理モデル解析を行い、精子形成を再構成するプロセスを解析した。また、精子幹細胞の分化が温度感受性を示すことが示唆されていたことから、精巣の器官培養を異なった温度で行い、精子幹細胞の分化の温度感受性を精密に検討した。
- (2) 生殖細胞クローンレパトリーについては、細胞ごとに異なる DNA 配列を導入して個別に運命追跡できる遺伝子バーコーディング法を、マウス生殖細胞系列に適用した。様々な原理の方法が提案されているが、本研究では、Cre リコンビナーゼの標的 loxP と特異配列が交互に繰り返す *Polylox* (*Nature* 2017) を用いた。タモキシフェン(TM) 依存的 Cre の発現システムを作出し、高度に生殖細胞特異的かつ TM 依存的なバーコード導入に成功した。このオスを *polylox* を持つメスをと交配し、妊娠母に TM を投与して胎子の始原生殖細胞(PGC)にバーコードを導入した。経時的に組織を回収し、次世代シーケンサでバーコー

ド配列を解読した。その結果を数理モデルやコンピュータシミュレーションを用いて解釈し、マウスの雄性生殖細胞系列の、始原生殖細胞から、精子幹細胞、次世代に至るまでのクローンレパートリーの動態を俯瞰的かつ定量的に解析した。

- (3) 鳥類生殖細胞については、ニワトリを用いて生殖細胞の発生過程を解明、操作する技術基盤の確立に取り組んだ。鳥類 PGC が血流を循環して生殖腺へと移動する特徴を利用し、初期胚血液中から分離した PGC を蛍光標識後に移植することで、生殖腺定着後の運命を追跡することを試みた。また、培養ニワトリ PGC の株化効率を向上する培養条件を検討し、天然記念物を含む多様なニワトリ品種において配偶子への分化能を維持した PGC 株の樹立を試みた。

4. 研究成果

- (1) ① マウス精子幹細胞の亜集団で発現する遺伝子を複数同定した。その中で、最も未分化な亜集団および最も分化に偏った亜集団にそれぞれ発現する Plvap と Sox3 に注目して解析を行った。まず、精巣組織の免疫染色により Plvap および Sox3 陽性細胞がそれぞれ、最も未分化な形態（多くが単独で存在する As 細胞）およびより分化に向かっていとされる形態（4 から 16 個の程度の細胞が連結した合胞体）を示すことがわかった。Plvap-CreER および Sox3-CreER マウスを用いてこれらの細胞をパルス標識し、定常状態における運命を追跡した。その結果、精子幹細胞は Plvap 陽性の状態と Sox3 陽性の状態を確率的に相互転換しながら分裂して、常に不均一な細胞集団を形成しながら、分化にコミットした細胞を生み出すことがわかった。長期的（3 ヶ月）に組織内に止まって精子形成を行う確率は Plvap 陽性細胞が Sox3 陽性細胞に比べて 1 桁以上高かったが、精子形成パッチ一つ一つの構成は、どの亜集団に由来するかに関わらずに同様に不均一であることがわかった。単一細胞トランスクリプトーム解析からもこれと一致する結果が得られ、擬時間解析により、ステート転換のプロセスが推定された。(Nakagawa et al., Cell Reports 2021)
 - ② 精子幹細胞の亜集団をパルス標識したのちに移植し、宿主精巣で精子形成を再構成する過程を詳細に計測し、数理モデル解析を行った。その結果、①の定常状態と共通点をもつ確率的なステート転換の動態を示すことが明らかとなった。その知見から想起し、移植時に宿主マウスにレチノイン酸合成を阻害する薬剤を投与することで、ドナー細胞の分化を一時的に抑制すると、未分化状態を維持する移植細胞が増え、長期の移植効率が約 10 倍向上した。この手法を用いることで、通常では宿主オスの妊孕性を回復できない移植条件でも、自然交配で産仔を得ることが可能となった。これは、精子幹細胞の移植技術を用いて、思春期前の癌患児の妊孕性を治療後に回復したり、絶滅危惧種など遺伝資源を保全するための実用に近づける成果である。(Nakamura et al., Cell Stem Cell 2021)
 - ③ 精巣（精細管）の器官培養を、様々な温度条件で行い、精子形成が障害を受けるかを解析したところ、停留精巣の結果から広く信じられてきたように、精子幹細胞が不可逆的に自己複製能を失う点が温度感受性を示すのではなく、その後の減数分裂や半数体細胞の精子変態のプロセスが深部体温程度の軽度の温度上昇によって障害を受けることがわかった。さらに、これらの温度感受性は、わずか 1 度の違いによって異なるステップで精子形成障害が起こること、特に第一減数分裂における DNA 二重鎖切断修復と相同染色体対合が 37-38 度で特異的に障害され、減数分裂チェックポイントでアポトーシスで除去されることで配偶子のインテグリティが維持されることが示唆された。(Hirano et al., Communications Biology 2022)
- (2) 胎生 6.5 日に生殖細胞に導入したバーコードを、発生期、生後の性成熟期、成体期を通して回収して解読した。このデータと数理モデル解析を組み合わせることで、クローン動態を推定し、そのレパートリーの変遷を再構成することを実現した。その結果、以下の知見を得た、まず、発生初期（胎生 6.5 日）に生じた PGC が増殖・生殖腺への遊走・性分化の過程を経る胎生 12 日までに、PGC に由来するクローンのうち少なくとも割合（半数に近い）が消失し、成体期に至る精子形成に寄与しないことが分かった。また、生存したクローンも生殖細胞に対して均等に寄与するのではなく、それが占める割合は 10%以上から 1%以下までばらつくことが分かった。それと対照的に、胎生 12.5 日まで生存したクローンは、このばらつきを保ったまま後期発生、出生、性成熟を経て精子幹細胞を作り、さらにその割合で次世代に伝わるということが分かった。以上の結果から、想像を逞しくすると、初期の削減は配偶子形成能を獲得した PGC を選別する過程、後期の保存は少数の細胞クローン

の拡大を防ぎ、精子の遺伝的多様性を保つ過程と考えることができるかもしれない。(未発表)

- (3) 鳥類生殖細胞を操作する技術に関しては、ニワトリを含む鳥類の PGC が血流を循環して生殖腺へと移動する特徴を利用し、初期胚の血液から分離した PGC を蛍光標識した後に他個体の血流に移植し、生殖腺に生着した生殖細胞の細胞系譜を定量的に解析できる実験系を確立した。併せて、ニワトリ PGC 培養の効率が低い原因が培養初期の細胞死にあることを見出し、アポトーシス阻害剤を用いることで株化効率を向上することに成功した。また、血清代替物 Knockout Serum Replacement™ が TGF- β シグナル経路を介してニワトリ PGC の *in vitro* 増殖を亢進することを明らかにした。これらの発見に基づいて培養系を改善し、天然記念物を含む多様なニワトリ品種において配偶子への分化能を維持した PGC 株を樹立することに成功した。さらに、生細胞の回収率が 60%を超える新たな凍結保存液を開発し、天然記念物品種を用いた実証試験に成功した (Hamai et al. Journal of Reproduction and Development 2023 ほか)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計29件（うち査読付論文 25件 / うち国際共著 14件 / うちオープンアクセス 26件）

1. 著者名 Ikami Kanako, Shoffner-Beck Suzanne, Tyczynska Weh Malgorzata, Schnell Santiago, Yoshida Shosei, Diaz Miranda Edgar Andres, Ko Sooh, Lei Lei	4. 巻 120
2. 論文標題 Branched germline cysts and female-specific cyst fragmentation facilitate oocyte determination in mice	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2219683120
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2219683120	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 Hu Mengwen, Yeh Yu-Han, Maezawa So, Nakagawa Toshinori, Yoshida Shosei, Namekawa Satoshi	4. 巻 52
2. 論文標題 PRC1 directs PRC2-H3K27me3 deposition to shield adult spermatogonial stem cells from differentiation	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 2306 ~ 2322
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkad1203	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 Bush Stephen J., Nikola Rafail, Han Seungmin, Suzuki Shinnosuke, Yoshida Shosei, Simons Benjamin D., Goriely Anne	4. 巻 13
2. 論文標題 Adult Human, but Not Rodent, Spermatogonial Stem Cells Retain States with a Foetal-like Signature	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Cells	6. 最初と最後の頁 742 ~ 742
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/cells13090742	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 Hirano Kodai, Nonami Yuta, Nakamura Yoshiaki, Sato Toshiyuki, Sato Takuya, Ishiguro Kei-ichiro, Ogawa Takehiko, Yoshida Shosei	4. 巻 5
2. 論文標題 Temperature sensitivity of DNA double-strand break repair underpins heat-induced meiotic failure in mouse spermatogenesis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 504
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-022-03449-y	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 Kitadate Yu, Yoshida Shosei	4. 巻 97
2. 論文標題 Regulation of spermatogenic stem cell homeostasis by mitogen competition in an open niche microenvironment	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Genes & Genetic Systems	6. 最初と最後の頁 15 ~ 25
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1266/ggs.21-00062	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 Ichikawa Kennosuke, Nakamura Yoshiaki, Bono Hidemasa, Ezaki Ryo, Matsuzaki Mei, Horiuchi Hiroyuki	4. 巻 12
2. 論文標題 Prediction of sex-determination mechanisms in avian primordial germ cells using RNA-seq analysis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 13528
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-17726-7	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 HAMAI Natsuko, KOIDE Chihiro, TANSHO Yuki, OOKA Yukino, HIRANO Mayo, FATIRA Effrosyni, TSUDZUKI Masaoki, NAKAMURA Yoshiaki	4. 巻 69
2. 論文標題 Development of cryopreservation media for the slow-freezing of cultured primordial germ cells in chicken	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Reproduction and Development	6. 最初と最後の頁 109 ~ 117
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1262/jrd.2022-123	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 Nakagawa Toshinori, Jorg David J., Watanabe Hitomi, Mizuno Seiya, Han Seungmin, Ikeda Tatsuro, Omatsu Yoshiki, Nishimura Keiko, Fujita Miyako, Takahashi Satoru, Kondoh Gen, Simons Benjamin D., Yoshida Shosei, Nagasawa Takashi	4. 巻 37
2. 論文標題 A multistate stem cell dynamics maintains homeostasis in mouse spermatogenesis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 109875 ~ 109875
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2021.109875	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 Yuki Osawa, Toshinori Nakagawa, Shosei Yoshida, Satoru Takahashi, Seiya Mizuno, et.al	4. 巻 10
2. 論文標題 EXOC1 plays an integral role in spermatogonia pseudopod elongation and spermatocyte stable syncytium formation in mice	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/elife.59759	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 Nakamura Yoshiaki, Jorg David J., Kon Yayoi, Simons Benjamin D., Yoshida Shosei	4. 巻 28
2. 論文標題 Transient suppression of transplanted spermatogonial stem cell differentiation restores fertility in mice	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cell Stem Cell	6. 最初と最後の頁 1443 ~ 1456.e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.stem.2021.03.016	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 北館祐	4. 巻 55
2. 論文標題 精子幹細胞の数の制御機構	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 月刊細胞	6. 最初と最後の頁 26-29
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Haqani Mohammad Ibrahim, Nomura Shigeru, Nakano Michiharu, Goto Tatsuhiko, Nagano Atsushi J., Takenouchi Atsushi, Nakamura Yoshiaki, Ishikawa Akira, Tsudzuki Masaaki	4. 巻 12
2. 論文標題 Mapping of Quantitative Trait Loci Controlling Egg-Quality and -Production Traits in Japanese Quail (<i>Coturnix japonica</i>) Using Restriction-Site Associated DNA Sequencing	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 735 ~ 735
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes12050735	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 Haqani Mohammad Ibrahim, Nomura Shigeru, Nakano Michiharu, Goto Tatsuhiko, Nagano Atsushi J., Takenouchi Atsushi, Nakamura Yoshiaki, Ishikawa Akira, Tsudzuki Masaoki	4. 巻 296
2. 論文標題 Quantitative trait loci for growth-related traits in Japanese quail (<i>Coturnix japonica</i>) using restriction-site associated DNA sequencing	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Genetics and Genomics	6. 最初と最後の頁 1147 ~ 1159
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00438-021-01806-w	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 Jorg David J., Kitadate Yu, Yoshida Shosei, Simons Benjamin D.	4. 巻 12
2. 論文標題 Stem Cell Populations as Self-Renewing Many-Particle Systems	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Annual Review of Condensed Matter Physics	6. 最初と最後の頁 135 ~ 153
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1146/annurev-conmatphys-041720-125707	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 Yeh Yu-Han, Hu Mengwen, Nakagawa Toshinori, Sakashita Akihiko, Yoshida Shosei, Maezawa So, Namekawa Satoshi H.	4. 巻 -
2. 論文標題 Isolation of Murine Spermatogenic Cells using a Violet-Excited Cell-Permeable DNA Binding Dye	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3791/61666	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 Rezende-Melo C A, Caldeira-Brant A L, Drumond-Bock A L, Buchold G M, Shetty G, Almeida F R C L, Matzuk M M, Hara K, Yoshida S, Meistrich M L, Chiarini-Garcia H	4. 巻 160
2. 論文標題 Spermatogonial asynchrony in Tex14 mutant mice lacking intercellular bridges	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Reproduction	6. 最初と最後の頁 205 ~ 215
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1530/Rep-20-0118	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 Sznurkowska Magdalena K., Hannezo Edouard, Azzarelli Roberta, Chatzeli Lemonia, Ikeda Tatsuro, Yoshida Shosei, Philpott Anna, Simons Benjamin D.	4. 巻 11
2. 論文標題 Tracing the cellular basis of islet specification in mouse pancreas	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 5037
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-18837-3	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 吉田 松生	4. 巻 93
2. 論文標題 精子幹細胞研究の展開	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 生化学	6. 最初と最後の頁 373 ~ 384
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.14952/SEIKAGAKU.2021.930373	査読の有無 無
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 吉田 松生	4. 巻 72
2. 論文標題 精子幹細胞のランダムな挙動からニッチの役割を考える	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 生体の科学	6. 最初と最後の頁 100 ~ 104
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11477/mf.2425201322	査読の有無 無
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 Yoshida Shosei	4. 巻 12
2. 論文標題 Mouse Spermatogenesis Reflects the Unity and Diversity of Tissue Stem Cell Niche Systems	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cold Spring Harbor Perspectives in Biology	6. 最初と最後の頁 a036186 ~ a036186
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/cshperspect.a036186	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 Haqani Mohammad I., Kawamura Kensuke, Takenouchi Atsushi, Kabir Mohammad H., Nakamura Yoshiaki, Ishikawa Akira, Tsudzuki Masaoki	4. 巻 58
2. 論文標題 A Growth Performance and Nonlinear Growth Curve Functions of Large- and Normal-Sized Japanese Quail	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Journal of Poultry Science	6. 最初と最後の頁 88 ~ 96
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2141/jpsa.0200020	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 Yoshida Shosei	4. 巻 135
2. 論文標題 Heterogeneous, dynamic, and stochastic nature of mammalian spermatogenic stem cells	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Curr Top Dev Biol	6. 最初と最後の頁 245 ~ 285
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/bs.ctdb.2019.04.008	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 Shinozuka Takuma, Takada Ritsuko, Yoshida Shosei, Yonemura Shigenobu, Takada Shinji	4. 巻 146
2. 論文標題 Wnt produced by stretched roof-plate cells is required for the promotion of cell proliferation around the central canal of the spinal cord	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.159343	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 Y. Kitadate, D.J. Jorg, M. Tokue, A. Maruyama, R. Ichikawa, S. Tsuchiya, E. Segi-Nishida, T. Nakagawa, A. Uchida, C. Kimura-Yoshida, S. Mizuno, F. Sugiyama, T. Azami, M. Ema, C. Noda, S. Kobayashi, I. Matsuo, Y. Kanai, T. Nagasawa, Y. Sugimoto, S. Takahashi, B.D. Simons and S. Yoshida	4. 巻 24
2. 論文標題 Competition for Mitogens Regulates Spermatogenic Stem Cell Homeostasis in an Open Niche.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Cell Stem Cell	6. 最初と最後の頁 1-2
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.stem.2018.11.013	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 S. Sakamoto, D. Thumkeo, H. Ohta, Z. Zhang, S.R. Huang, P. Kanchenawong, T. Fuu, S. Watanabe, K. Shimada, Y. Fujihara, S. Yoshida, M. Ikawa, N. Watanabe, M. Saitou and S. Narumiya	4. 巻 16
2. 論文標題 mDia1/3 generate cortical F-actin meshwork in Sertoli cells that is continuous with contractile F-actin bundles and indispensable for spermatogenesis and male fertility.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plos Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pbio.2004874	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 S. Yoshida	4. 巻 60
2. 論文標題 Open niche regulation of mouse spermatogenic stem cells	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Dev Growth Differ	6. 最初と最後の頁 542-552
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/dgd.12574	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 吉田松生	4. 巻 50
2. 論文標題 精子幹細胞と精巢の開放型ニッチ 特集「幹細胞の恒常性維持とその破綻」	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 月刊細胞	6. 最初と最後の頁 15-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Y. Nakamura, Y. Nakane and M. Tsudzuki	4. 巻 90
2. 論文標題 Developmental stages of the blue-breasted quail (<i>Coturnix chinensis</i>).	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Anim Sci J	6. 最初と最後の頁 35-48
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/asj.13119	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 Y. Nakamura, Y. Nakane and M. Tsudzuki	4. 巻 90
2. 論文標題 Skeletal development in blue-breasted quail embryos.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Anim Sci J	6. 最初と最後の頁 353-365
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/asj.13159	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 -

[学会発表] 計62件 (うち招待講演 38件 / うち国際学会 25件)

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Spermatogenic cycle and wave: self-organizing dynamical patterns of germ cell turnover in the mouse testis
3. 学会等名 RIKEN BDR Symposium 2024 「Time Across Scales: Development, Homeostasis and Aging」 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 Barcoding the mouse germline from development to the next generation
3. 学会等名 哺乳類の精子幹細胞の研究MACS共催 生物多様性コロキウム Kyoto University International Symposium "Dynamics in Cell Communications" (招待講演)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 佐藤俊之、吉田松生
2. 発表標題 持続可能な精巢の細胞社会：精子形成を臓器レベルで理解する
3. 学会等名 NGS meeting 2023
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Tatsuro Ikeda, Maurice Langhinrichs, Tamar Nizharadze, Hans-Reimer Rodewald, Thomas Hofer, Shosei Yoshida
2. 発表標題 マウス発生期生殖系列におけるクローン動態
3. 学会等名 NGS meeting 2023
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 精子形成の「周期と波」の可視化と数理モデルによる考察
3. 学会等名 第53回精子研究会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Dynamic spatiotemporal patterning of mouse spermatogenesis and sperm stem cells
3. 学会等名 CSCI International Seminar (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 鈴木伸之介、吉田松生
2. 発表標題 マウス精子幹細胞の不均一性は制御できるのか？
3. 学会等名 第116回日本繁殖生物学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 マウス精子形成が示す8.6日周期のリズム現象 - 精細管周期と周期波 - の可視化とモデル化
3. 学会等名 日本睡眠学会第45回定期学術集会・第30回日本時間生物学会学術大会 合同大会（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 池田達郎、吉田松生
2. 発表標題 雄マウスの生殖細胞系列におけるクローンの選択と集団自律性
3. 学会等名 第75回日本細胞生物学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Wave and cycle patterning of mammalian spermatogenesis
3. 学会等名 Developmental Biology, Gordon Research Conference（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 鈴木伸之介、吉田松生、ハーマンブライアン、阿部訓也
2. 発表標題 マウス精子幹細胞株の不均一性の実態とその制御
3. 学会等名 日本実験動物学会 第70回定期大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Barcoding the mouse male germline to the next generation
3. 学会等名 Germinal Stem Cell Biology, Gordon Research Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Super long-term visualization of the spermatogenic cycle and wave
3. 学会等名 The International Symposium "Totipotency and Germ Cell Development" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Tatsuro Ikeda, Maurice Langhinrichs, Tamar Nizharadze Thomas, Hans-Reimer Hofer, Rodewald, Shosei Yoshida
2. 発表標題 Clonal dynamics in the murine male germline: from primordial germ cells to spermatogonial stem cells, and the next generation
3. 学会等名 Cold Spring Harbor Laboratory Meeting on Germ Cells (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 マウス精子形成が示す時空間パターン-精細管周期と周期波-の可視化と数理モデル化 時間タンパク質学-時を生み出すタンパク質特性
3. 学会等名 第95回日本生化学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 命をつなく生殖細胞の謎
3. 学会等名 基生研一般公開（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Temperature-dependent meiosis failure in mouse spermatogenesis
3. 学会等名 “Physiological regulation of animal development and homeostasis” 83rd IRCMS Seminar - Mini-Symposium on Physiological regulation of animal development and homeostasis（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Dynamics of sperm stem cell self-renewal in the mouse testis
3. 学会等名 EMBO The Company of Biologists Workshop "Molecular mechanisms of developmental and regenerative biology"（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平野高大
2. 発表標題 恒温脊椎動物の精子形成の温度感受性
3. 学会等名 遺伝研研究会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Koide C, Hamai N, Nomura S, Takenouchi T, Tsudzuki M, Nakamura Y.
2. 発表標題 Improved serum- and feeder-free cultivation of chicken primordial germ cells
3. 学会等名 26th World 's Poultry Congress 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Live-imaging the stem cells and spatiotemporal pattern of spermatogenesis in the mouse testis
3. 学会等名 Understanding Stem Cells & Cellular Processes Through Imaging, International Society for Stem Cell Research (ISSCR) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 マウス精子形成における減数分裂の温度感受性
3. 学会等名 大阪大学蛋白質研究所セミナー 生殖細胞・減数分裂研究の最前線 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 精子幹細胞: そのランダムな挙動と移植による妊孕性の回復 Sperm stem cells: their random behavior and fertility restoration by transplantation
3. 学会等名 第109回日本泌尿器科学会総会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中川俊徳
2. 発表標題 機能的にヘテロジニアスなマウス精子幹細胞集団を維持する、確率的な状態の転移 Stochastic-state transition maintains functionally heterogeneous stem cell population in mouse spermatogenesis
3. 学会等名 第114回日本繁殖生物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tatsuro Ikeda, Langhinrichs Maurice, Nizharadze Tamar, Hofer Thomas, Rodewald Hans-Reimer, Shosei Yoshida
2. 発表標題 Clonal dynamics of developing germ cells in murine testes 雄マウス始原生殖細胞の次世代に至るクローン動態の解析
3. 学会等名 92nd Annual Meeting of the ZSJ
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Regulation of Spermatogonial Stem Cell Dynamics in the Testis
3. 学会等名 CRH Reproduction Seminar virtual seminar series on Germline Development and Function (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Dynamics and regulation of sperm stem cells in the mouse testis
3. 学会等名 RIMS Workshop "Biofluid Mechanics of Reproduction" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Toshinori Nakagawa, David Jorg, Ben Simons, and Shosei Yoshida
2. 発表標題 Multistate dynamics of stem cells in steady-state mouse spermatogenesis
3. 学会等名 第18回幹細胞シンポジウム
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yoshiaki Nakamura
2. 発表標題 Fertility restoration by tuning the stochastic fate of transplanted spermatogonial stem cell in mice
3. 学会等名 21st European Testis Workshop (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yoshiaki Nakamura
2. 発表標題 Restoration of fertility by tuning the post-transplantation fate of mouse spermatogonial stem cells
3. 学会等名 第18回幹細胞シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中村隼明
2. 発表標題 精子幹細胞移植の進展と畜産への応用
3. 学会等名 第130回日本畜産学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yoshiaki Nakamura
2. 発表標題 Cryobanking of chicken through manipulation of primordial germ cells
3. 学会等名 Workshop on Avian Biodiversity (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yoshiaki Nakamura
2. 発表標題 Manipulation of primordial germ cells for conservation and breeding of endangered birds
3. 学会等名 Avian Genetic Rescue Meeting (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 瀧井奈津子, 丹所祐貴, 大岡雪乃, 平野茉葉, 都築政起, 中村隼明
2. 発表標題 ジメチルスルホキシドを用いたニワトリ始原生殖細胞の凍結保存液の開発
3. 学会等名 日本家禽学会2022年度春季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Koide C, Hamai N, Nomura S, Takenouchi T, Tsudzuki M, Nakamura Y
2. 発表標題 Improved serum- and feeder-free cultivation of chicken primordial germ cells
3. 学会等名 26th World 's Poultry Congress (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 瀨井奈津子, 丹所祐貴, 大岡雪乃, 平野茉葉, 都築政起, 中村隼明
2. 発表標題 アルブミンを用いたニワトリ始原生殖細胞の無血清凍結保存液の開発
3. 学会等名 第46回鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 東竜誠, 瀨井奈津子, 野崎ののこ, 新村毅, 都築政起, 中村隼明
2. 発表標題 ニワトリ始原生殖細胞の網羅的遺伝子発現解析による血清代替品の作用機構の解明
3. 学会等名 第46回鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 精子形成の周期と波の可視化
3. 学会等名 認識と形成2022 冬の討論会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Maintenance of homeostasis and highjack by non-neutral stem cell clones in mouse spermatogenesis
3. 学会等名 Cold Spring Harbor Laboratory Meeting on Germ Cells (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Shosei Yoshida
2. 発表標題 Sperm production with minimal mutations. S4: Developmental mechanisms underlying sexual reproduction
3. 学会等名 JSDB Online Trial Meeting 2020 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中村隼明
2. 発表標題 ニワトリ始原生殖細胞の培養と凍結保存
3. 学会等名 第5回HiHA Young Researchers Workshop (広島大学健康長寿拠点) NBRPオンラインワークショップ バイオリソースの先端技術まるわかり (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 マウス精子形成の温度チェックポイントのex vivo 培養による解明
3. 学会等名 Biothermology Workshop 2019 Annual Workshop (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 Robust spermatogenesis is supported by random behavior and simple regulation of stem cells
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会シンポジウム 4S-11 "Robustness of germline lineage" (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 Temperature sensitivity of mouse spermatogenesis.
3. 学会等名 Memorial Conference for Dr. Goro Eguchi in Kumamoto, IMEG (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 精子幹細胞の集団動態と次世代へ伝わる変異へのインパクト
3. 学会等名 日本遺伝学会第91回大会シンポジウム “ 遺伝学会・新学術「配偶子インテグリティ」共催シンポ：「個体を潜り抜けるための遺伝戦略」 ” (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 マウス精子形成幹細胞の気ままな振る舞いとその制御
3. 学会等名 2019遺伝研研究会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 ひとつひとつの幹細胞のランダムなふるまいが安定した精子形成を支える
3. 学会等名 第17回幹細胞シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yusuke Atsumi, Kodai Hirano, Itaru Murayama, Kana Yoshido Miyuki Togari, Keisuke Ikegami, Yusuke, Nakane, Eriko Yorinaga, Yoshiaki Nakamura, Yoichi Matsuda, Takashi Yoshimura, Shosei Yoshida
2. 発表標題 Unique differentiation processes support the sharp seasonal response of Japanese quail spermatogenesis.
3. 学会等名 The annual meeting of the Japanese Society of Developmental Biologists (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小出茅洋, 瀧井奈津子, 橋本典和, 都築政起, 中村隼明
2. 発表標題 龍神地鶏初期発生における始原生殖細胞数の調査
3. 学会等名 2021年度日本家禽学会春季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 瀧井奈津子, 小出茅洋, 都築政起, 中村 隼明
2. 発表標題 ニワトリ始原生殖細胞に適した凍結保存液の開発
3. 学会等名 日本畜産学会第128回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中村隼明, David J Jorg, Benjamin D Simons, 吉田松生
2. 発表標題 宿主精巢に移植した精子幹細胞はストカスティックな運命を辿る
3. 学会等名 第113回日本繁殖生物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 S. Yoshida
2. 発表標題 Open niche regulation of spermatogenic stem cells in the mouse testis.
3. 学会等名 The 5th Conference of Frontiers in Reproductive Biology, (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 S. Yoshida
2. 発表標題 Rapid and robust seasonal breeding in Japanese quail supported by unique process of spermatogenesis.
3. 学会等名 Cold Spring Harbor Laboratory Meeting on Germ Cells (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 S. Yoshida
2. 発表標題 Towards a Better Understanding of Spermatogenic Stem Cells.
3. 学会等名 The Society for the Study of Reproduction 51st Annual Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 S. Yoshida
2. 発表標題 Sperm stem cells: their context-dependent behavior.
3. 学会等名 ISSCR 2018 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 精子形成幹細胞のホメオスタシス維持システムとその経時変化
3. 学会等名 千里ライフサイエンスセミナーM1 <老化メカニズムと疾患制御> (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 S. Yoshida
2. 発表標題 Flexible and stochastic behavior of spermatogenic stem cells.
3. 学会等名 The 20th European Testis Workshop (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 S. Yoshida
2. 発表標題 For a Better Understanding of Spermatogenic Stem Cell Dynamics Over Time.
3. 学会等名 11th NYRA Meeting, preceding the 20th European Testis Workshop (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 吉田松生
2. 発表標題 精子を作る細胞たち：個のランダム性が集団を支える
3. 学会等名 大隅基礎科学創成財団「第二回創発セミナー」(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中村隼明
2. 発表標題 生殖細胞の凍結・移植による家禽遺伝資源の長期保存
3. 学会等名 日本農芸化学会2018年度大会 シンポジウム「鳥類の農芸化学」(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nakamura Y, Nakane Y, Tsudzuki M
2. 発表標題 Embryonic Development of the Blue-Breasted Quail (<i>Coturnix chinensis</i>).
3. 学会等名 Asian Australasian Animal Production Congress 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中村隼明
2. 発表標題 「家禽類および齧歯類における生殖細胞の移植を用いたキメラ作製技法」
3. 学会等名 第111回日本繁殖生物学会大会 大会企画シンポジウム1「キメラ動物作製技術の応用」(招待講演)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計4件

1. 著者名 吉田松生 日本遺伝学会編	4. 発行年 2022年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 690
3. 書名 遺伝学の百科事典	

1. 著者名 三本木 至宏、上田 晃弘、杉野 利久、鈴木 卓弥、富山 毅、船戸 耕一	4. 発行年 2021年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 256
3. 書名 SDGsに向けた生物生産学入門	

1. 著者名 三本木至宏、中村隼明、松崎芽衣、坂井陽一、妹尾あいら、平山真、藤井創太郎、山本祥也、若林香織	4. 発行年 2022年
2. 出版社 恒星社厚生閣	5. 総ページ数 130
3. 書名 つくと食べるをつなぐサイエンス	

1. 著者名 S. Yoshida	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer Japan KK	5. 総ページ数 789
3. 書名 Regulatory mechanism of spermatogenic stem cells in mice: their dynamic and context-dependent behavior: Part Divesity in Reproductive Stragegies and Germ Cell Differentiation Mechanisms, Animal Diverdity and Gnerality, "Reproductive and Developmental Strategies"	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>基礎生物学研究所 吉田研究室 http://www.nibb.ac.jp/germcell/ 基礎生物学研究所 吉田研究室 http://www.nibb.ac.jp/germcell/ 基礎生物学研究所 吉田研究室 http://www.nibb.ac.jp/germcell/ 基礎生物学研究所 吉田研究室 http://www.nibb.ac.jp/germcell/</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	中村 隼明 (Nakamura Yoshiaki) (30613723)	広島大学・統合生命科学研究科(生)・准教授 (15401)	

	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	北舘 祐 (Kitadate Yu) (10455214)	名古屋市立大学大学院・医学研究科・助教 (23903)	

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