

令和 6 年 4 月 10 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21H02539

研究課題名(和文)性染色体初期および転換期の疑似的作出による遺伝子量補償の即時性と柔軟性の検証

研究課題名(英文)Testing the flexibility of dosage compensation by mimicking the initial and turn-over stages of sex chromosomes

研究代表者

野澤 昌文(Nozawa, Masafumi)

東京都立大学・理学研究科・准教授

研究者番号：50623534

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、ネオ性染色体を持つミランダショウジョウバエを材料とし、遺伝子量補償の即時性と柔軟性を検証した。Y染色体遺伝子消失直後の状態にある個体を疑似的に作り出すため、オスに重イオンビームを照射しF1オスを得た。ネオY染色体上の1:1ゲメトログには有意に欠失が入りにくかったことから、本種において1世代での即時遺伝子量補償は作用しない可能性が示唆された。また、ネオ性染色体を持たない近縁種との種間交配により、性染色体が常染色体に再転換した状態を作出した。雑種不和合の影響を受けていないと考えられる遺伝子を用いて解析を行ったところ、疑似常染色体に再転換した染色体では遺伝子量補償が有意に弱くなっていた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

性染色体進化において多くの種に見られる遺伝子量補償がY染色体の退化に伴ってどのくらい迅速に作用するのか、そして性染色体が常染色体に戻る際、遺伝子量補償がどのくらい柔軟に消失するのかという、性染色体進化における重要な2つの事象を模倣する実験系を確立できたことは意義のあることであると考えている。性染色体がただ退化するだけの染色体ではなく、潜在的に常染色体にも再転換しうることを実験的に示す道筋を示せたことも重要であると考えている。

研究成果の概要(英文)：In this research, immediacy and flexibility of dosage compensation (DC) was tested by using *Drosophila miranda* with neo-sex chromosomes. To mimic the state just after the losses of the Y-linked genes, heavy-ion beams were irradiated to males and F1 males derived from the irradiated males were obtained. Because the frequency of deletions on 1:1 gametologs was significantly lower than multi-copy genes on the neo-Y, immediate DC in one generation unlikely operates on the neo-X. In addition, I mimicked the status just after sex-chromosome turnover by crossing *D. miranda* with its closely related species without neo-sex chromosomes and making hybrids. Using the genes that are least affected by hybrid incompatibility, I found that DC was considerably weakened on the "previous" X chromosome.

研究分野：ゲノム進化学、分子進化学

キーワード：遺伝子量補償 ショウジョウバエ 性染色体 遺伝子発現 性染色体サイクル

1. 研究開始当初の背景

性決定および性分化は有性生殖に必須のプロセスである。性染色体は代表的な性決定の担い手のひとつであるが、その起源は単一ではなく、長い生物進化のなかで様々な系統で何度も独立に誕生し、ときには常染色体とも入れ替わりながら多様化してきた (Bachtrog et al. 2014 *PLoS Biol*)。性染色体には環境によらず安定した性比をもたらすというメリットがある一方で、大規模な遺伝子喪失や発現量変化が生じるというデメリットも存在する。まず、一对の常染色体が性決定遺伝子などを獲得して性染色体になると、性決定を安定に行うため、多くの場合 X-Y 染色体間の組換えは抑制される。すると Y 染色体には有害変異が蓄積し、ほとんどの遺伝子は機能を失う (Charlesworth et al. 2005 *Heredity*)。多くの生物は遺伝子量補償 (一般的にはオスの X 染色体上遺伝子の発現量上昇) によってこの不利を補う (Disteche 2012 *Annu Rev Genet*)。一方、常染色体から新たな性染色体が生じるとき、それまでの古い性染色体が常染色体に再転換することがある。通常、退化した古い Y 染色体はこのとき消失し、古い X 染色体が常染色体に再転換する (Meisel 2020 *Bioessays*)。すると、再転換したこの常染色体はオスにおいても 2 本となるため、遺伝子量補償によってこの染色体上の遺伝子発現量が上昇したままだと多くの遺伝子は過剰発現状態となり、個体にとって有害となる可能性が高い。例えば、ヒトの染色体トリソミーはその多くが致死であるが、これは染色体数増加に伴う遺伝子の過剰発現が原因であると報告されている (Amano et al. 2004 *Hum Mol Genet*)。したがって、遺伝子量補償には柔軟性が必要であると予想される。

これまで申請者は、常染色体が性染色体と融合することで生じたネオ性染色体 (図 1) とよばれる起源の新しい性染色体を持つショウジョウバエを用いて、遺伝子量補償の進化過程に着目して研究を行ってきた。特に、それぞれ独立に生じたネオ性染色体を持つ *Drosophila miranda*、*D. albomicans*、*D. americana* と、ネオ性染色体を持たないそれぞれの近縁種の相同遺伝子の発現量を比較し、3 種いずれにおいても、ネオ Y 染色体遺伝子が偽遺伝子である場合、機能遺伝子である場合と比べて、ネオ X 染色体相同遺伝子に遺伝子量補償がより強く作用することを明らかにした (Nozawa et al. 2014 *Mol Biol Evol*; Nozawa et al. 2016 *Nat Commun*; Nozawa et al. 2018 *Genome Biol Evol*; Nozawa et al. 2021 *Genome Res*)。しかし、この方法では Y 染色体遺伝子の退化後、遺伝子量補償がどのくらい迅速に発達したかは分からない。また、性染色体が常染色体に再転換した際の遺伝子発現変化に関する研究はほとんど行われておらず、遺伝子量補償の消失過程は不明である。これらの問題は、性染色体、ひいては性決定や性分化の多様化を理解するうえで大きな障壁となっている。遺伝子量補償にはどの程度の即時性や柔軟性が存在し、それは性染色体進化および生物進化にどのような影響を与えてきたのだろうか。

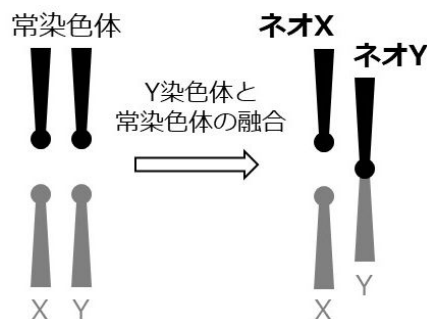


図 1: ネオ性染色体. 一对の常染色体の片方または両方がもとの性染色体と融合して生じる.

2. 研究の目的

そこで本研究では、ネオ性染色体というユニークな材料とショウジョウバエならではの遺伝学的手法を用いて、遺伝子量補償の発達と消失の進化過程、そこからみえてくる性染色体多様化の過程を明らかにすることを目的とする。そのために以下の 2 点からアプローチする。

重イオンビーム照射と交配実験を用いて Y 染色体上の遺伝子が退化した直後の状態を疑似的に作り出し、X 染色体上の相同遺伝子の発現量上昇の程度を測定する。

種間交配を用いて X 染色体が常染色体に再転換した直後の状態を疑似的に作り出し、その染色体の遺伝子発現量の減少の程度を測定する。

3. 研究の方法

(1) 遺伝子量補償の即時性の検証

まず、Y 染色体上の遺伝子が退化した後、X 染色体上の相同遺伝子に即座に遺伝子量補償が作用するかどうかを以下のように調べた。実験にはネオ性染色体を持つ *D. miranda* を用いた。Y 染色体遺伝子消失直後の状態にある個体を疑似的に作り出すため、*D. miranda* のオスに重イオンビームを照射した。照

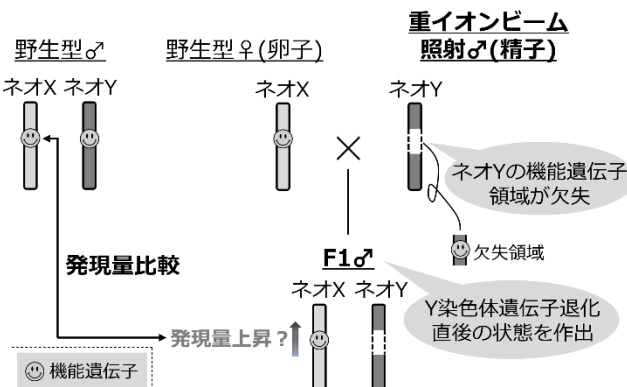


図 2: 重イオンビーム照射による性染色体初期状態の作出.

射オスの精子はある割合でゲノムが部分的に欠失しているはずなので、照射オスを正常メスと交配し、F₁ 個体を得た (図 2)。F₁ オスの DNA と RNA を個体ごとに抽出し、まずは DNA を用いてゲノムシーケンスを行った。得られた配列を *D. miranda* のリファレンスゲノム配列 (Nozawa et al. 2016 *Nat Commun*; Nozawa et al. 2018 *Genome Biol Evol*; Nozawa et al. 2021 *Genome Res*) にマップし、ネオ Y 染色体遺伝子が欠失した個体を同定した。次に、抽出した RNA を用いて RNA-seq を行った。得られたデータを野生型オス個体のデータと比較し、欠失したネオ Y 染色体遺伝子に相同なネオ X 染色体遺伝子の発現量が上昇しているか調べた (図 2)。

(2) 遺伝子量補償の柔軟性の検証

X 染色体が常染色体に再転換した直後の状態にある個体を疑似的に作り出すため、ネオ性染色体を持つ *D. miranda* とその近縁種でネオ性染色体を持たない *D. pseudoobscura* を用いて以下のような実験を行い、遺伝子量補償の柔軟性を検証した。ネオ性染色体を持つ *D. miranda* は、ネオ性染色体を持たない *D. pseudoobscura* と交配が可能である。前者のメスと後者のオスを交配させると、得られる雑種オスでは、ネオ Y 染色体だった部分が近縁種の相同常染色体に置き換わる (図 3)。したがって、雑種オスではネオ Y 染色体上の偽遺伝子の多くが機能遺伝子に復帰する。つまり、ネオ X 染色体上に 1 つしかなかった機能遺伝子が近縁種由来の相同常染色体の分と合わせて 2 つになるので、X 染色体が常染色体に再転換した状態を模したことになる。このとき、もしネオ X 染色体の遺伝子量補償に柔軟性があれば、ネオ X 染色体上の当該遺伝子の発現量は減少するはずである。そこで、上記の種間交配によって得られた雑種オスから RNA を抽出して RNA-seq を行った。得られたデータを、ネオ性染色体を持つ親種のオスの RNA-seq データ (Nozawa et al. 2016 *Nat Commun*; Nozawa et al. 2018 *Genome Biol Evol*; Nozawa et al. 2021 *Genome Res*) と比較し、ネオ X 染色体上の当該遺伝子の発現量が減少するかを調べた。

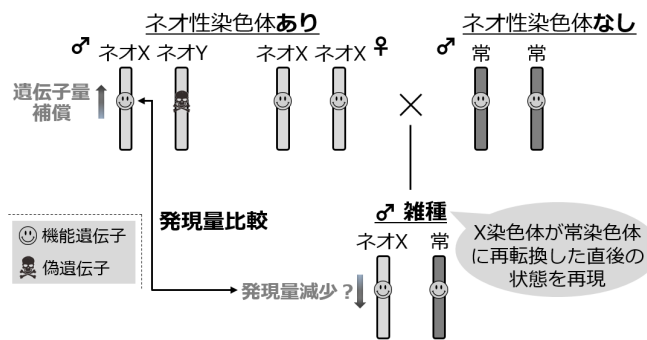


図 3: 種間交配を用いた X 染色体の常染色体転換状態の作出。

4. 研究成果

(1) 遺伝子量補償の即時性の検証

理化学研究所の阿部知子博士、常泉和秀博士の協力のもと、*D. miranda* オスに鉄 (Fe) イオンビーム (0.5 Gy、1 Gy、2 Gy)、アルゴン (Ar) イオンビーム (1 Gy、2 Gy)、炭素 (C) イオンビーム (5 Gy、10 Gy) を照射し、照射による妊性への影響を調べた。その結果、Fe イオンビームを 2 Gy 照射すると妊性が低下する傾向がみられた (図 4)。そこで、2 Gy の Fe イオンビームを照射したオスに由来する F₁ オス 6 個体の成虫から DNA と RNA を抽出し、それぞれ DNA-seq と RNA-seq を行い、野生型オスと比較した。

まず、得られた DNA-seq の結果を照射 F₁ オスと野生型オスで比較し、照射 F₁ オスのみで読取深度 (Depth) が 0 になっている領域を Fe イオンビームによる欠失領域として同定した。その結果、1 kb に満たない小さな欠失を多く検出した。しかし、これらの欠失は 1:1 ガメトログには有意に入りにくいことが分かった (表 1、Fisher の正確確率検定における P 値は 0.041)。また、1:1 ガメトログ 3 遺伝子にみつかった欠失はいずれも非翻訳領域に生じたものであり、遺伝子発現にも影響を与えていなかった。以上の結果は、1:1 ガメトログのコード領域や発現制御領域に欠失が入った個体は致死であることを示唆しており、*D. miranda* において 1 世代での即時遺伝子量補償は存在しない可能性を示唆する。本成果はすでに論文として発表されており、雑誌の表紙にも採用された (Ogawa et al. 2023 *Genes Genet Syst*)。

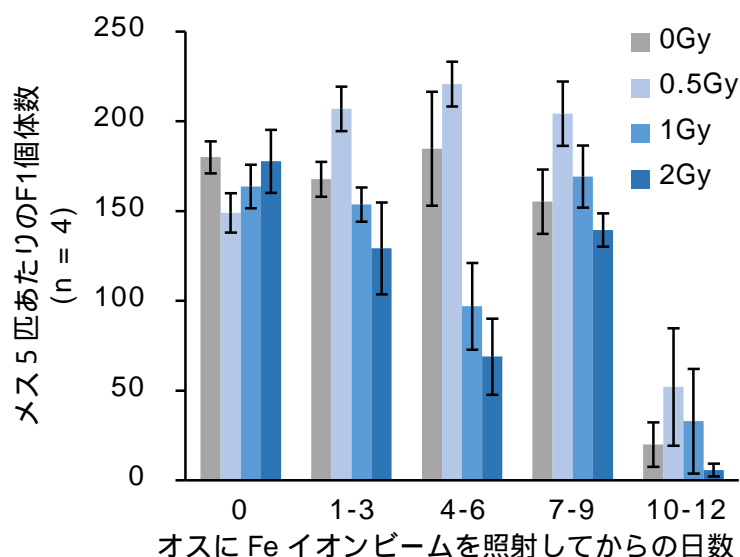


図 4: Fe イオンビーム照射がオスの妊性に与える影響

表 1: Y/ネオ Y 染色体において欠失がみつかった遺伝子の数

	遺伝子数	欠失がみつかった遺伝子数
全遺伝子	9,775	82
1:1 ガメトログのみ	927	3

次に、より大きな欠失個体を得るために、*D. miranda* オスに Ar イオンビームを 10 Gy および 50 Gy 照射して同様の実験を行った。その結果、いずれの場合でもオスの妊性は大きく低下した(図 5)。特に 50 Gy 照射オスはほぼ不妊であった。そこでわずかに得られた 50 Gy 照射に由来する F₁ オス 21 個体と 10 Gy 照射に由来する F₁ オス 9 個体から DNA と RNA を抽出し、それぞれ DNA-seq と RNA-seq を行った。

その結果、6 個体、計 9 カ所において 100 kbp ~ 13 Mbp に及ぶ大きな欠失が検出された。このうち 7 カ所は Y/ネオ Y 染色体上に生じたものであり、常染色体に比べて Y/ネオ Y 染色体上には大きな欠失が生じやすい傾向があることが示唆された。しかし、欠失領域に含まれている機能遺伝子のネオ X 染色体上のガメトログは有意に発現上昇を示さなかった。したがって、やはり *D. miranda* において 1 世代での即時遺伝子量補償はあまり作用していないことが示唆される。現在これらの結果を論文としてまとめている。

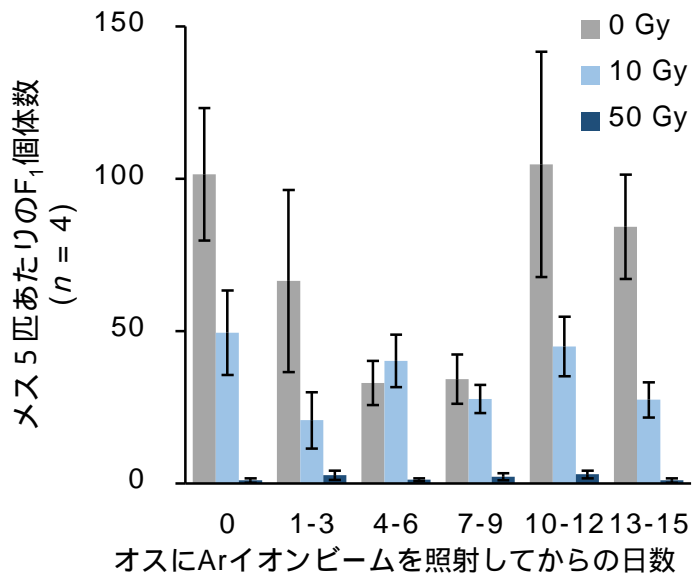


図 5: Ar イオンビーム照射がオスの妊性に与える影響

(2) 遺伝子量補償の柔軟性の検証

D. miranda メスと *D. pseudoobscura* オスを交配し、雑種の成虫オスメスの RNA-seq を行い、親種の RNA-seq データと比較した。その結果、雑種オスは遺伝子発現の類似性において両親種のメスとクラスターを形成した(図 6)。この結果は、雑種オスが遺伝子発現レベルにおいてメス化(脱オス化)していることを示唆する。そこで、雑種による遺伝子発現異常による遺伝子量補償への影響をできるだけ小さくするため、遺伝子クラスタリング解析を行い、ネオ X 染色体上の遺伝子を、雑種オスが両親種のオスとクラスターする正常型、雑種オスが両親種の雌とクラスターするメス化型、雑種と両親種がそれぞれ種ごとにクラスターを形成する種特異型、その他に分類した。

そのうえで、遺伝子量補償の程度を検証したところ、正常型の遺伝子でのみ、雑種において遺伝子発現量がほぼ消失している傾向がみられた(図 7)。したがって、*D. miranda* においては、仮にネオ性染色体が常染色体に再転換した際、遺伝子量補償は即座に軽減、消失する可能性が示唆される。しかしながら、雑種不和合による影響を完全に排除することは不可能であり、今後雑種を使用しない別の方法でさらに検証していく必要がある。これらの結果は、現在論文として執筆中である。

次に、より起源の新しいネオ性染色体を持つ *D. albomicans* メスと *D. nasuta* オスの交配でも同様の実験を行った。サンプルクラスタリングを行ったところ、この 2 種の雑種では、雑種不和合の影響はほとんどなく、雑種オス、雑種メスはそれぞれ両親種のオス、メスとクラスターを形成した。現在、遺伝子量補償の検証を引き続き進めている。

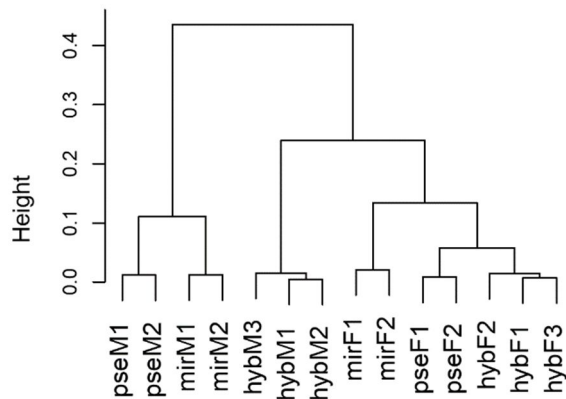


図 6: 全遺伝子の遺伝子発現量に基づくサンプルクラスタリング

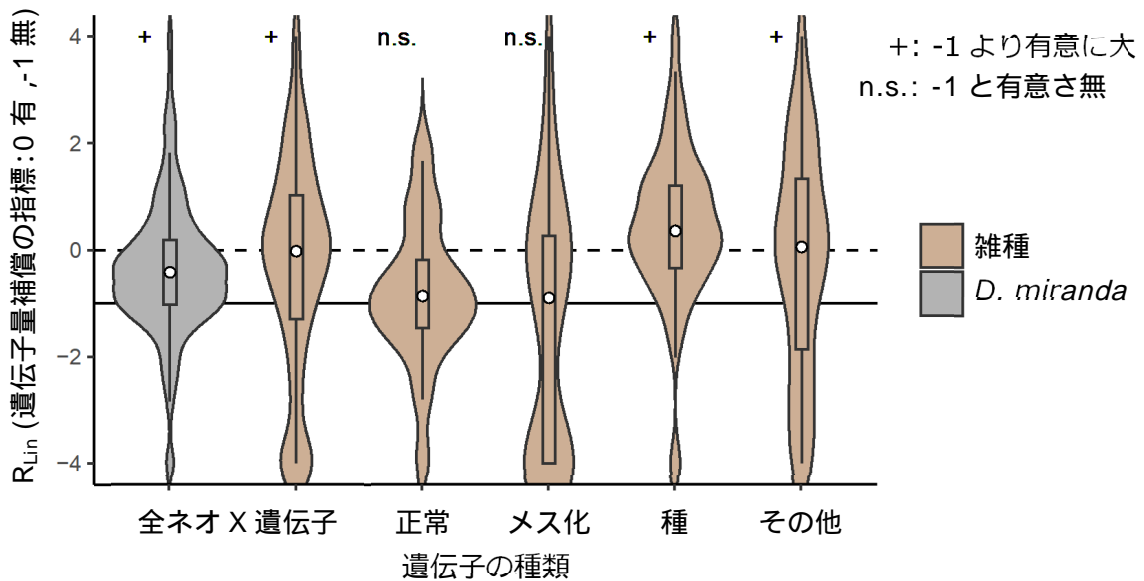


図7: 雑種におけるクラスタータイプ別の遺伝子量補償の程度

(3) まとめ

本研究では、少なくとも約 110 万年前にネオ性染色体を獲得した *D. miranda* において、即時遺伝子量補償は作用していないこと、常染色体に再転換した際に遺伝子量補償を柔軟に解消できる可能性が高いこと、を明らかにした。今後、誕生してからの時間が異なる様々な性染色体を用いて同様の研究を行うことで、性染色体進化と遺伝子量補償の関係をさらに明らかにできるものと期待される。また、クラスタリング解析を用いて見出した、*D. miranda-D. pseudoobscura* 雑種オスのメス化現象の発見は、今後雑種不和合、種分化を分子レベルで解明するうえでの新たな研究対象としても興味深いと考えている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 野澤 昌文	4. 巻 40
2. 論文標題 性染色体進化の新モデル	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 実験医学	6. 最初と最後の頁 1417 ~ 1418
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18958/7011-00004-0000158-00	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 Ogawa Masafumi, Tsuneizumi Kazuhide, Abe Tomoko, Nozawa Masafumi	4. 巻 98
2. 論文標題 Testing immediate dosage compensation in Drosophila miranda via irradiation with heavy-ion beams	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Genes and Genetic Systems	6. 最初と最後の頁 201-206
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1266/ggs.23-00100	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 Masafumi Nozawa, Yohei Minakuchi, Kazuhiro Satomura, Shu Kondo, Atsushi Toyoda, Koichiro Tamura	4. 巻 31
2. 論文標題 Shared evolutionary trajectories of three independent neo-sex chromosomes in Drosophila	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genome Research	6. 最初と最後の頁 2069-2079
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/gr.275503.121	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 Anika Minovic, Masafumi Nozawa	4. 巻 -
2. 論文標題 Evolution of sex-biased genes in Drosophila species with neo-sex chromosomes: potential contribution to reducing sexual conflict	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 bioRxiv	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) 10.1101/2023.10.28.564560	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 Ogawa Masafumi, Tsuneizumi Kazuhide, Abe Tomoko, Nozawa Masafumi	4. 巻 56
2. 論文標題 Effects of heavy-ion beam irradiation on non-model fruit fly, <i>Drosophila miranda</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 RIKEN Accelerator Progress Report	6. 最初と最後の頁 200-201
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 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26件 (うち招待講演 6件 / うち国際学会 3件)

1. 発表者名 加藤雄大, 陳胤佳, 野澤昌文
2. 発表標題 <i>Drosophila obscura</i> の性比異常現象における原因因子の探索
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」第1回領域会議
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小川雅文, 野澤昌文
2. 発表標題 種間雑種で性染色体の進化過程を明らかにする
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」第1回領域会議
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小川雅文, 常泉和秀, 阿部知子, 野澤昌文
2. 発表標題 重粒子線照射によるショウジョウバエ Y 染色体の部分破壊: 遺伝子量補償の即時性の検証に向けて
3. 学会等名 第94回日本遺伝学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 多様なショウジョウバエを用いて解明する性染色体の進化過程と遺伝基盤
3. 学会等名 生命科学4プラットフォーム「支援説明会・キックオフシンポジウム」(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Ogawa M, Nozawa M
2. 発表標題 Testing the flexibility of dosage compensation by utilizing the neo-sex chromosomes in Drosophila
3. 学会等名 The 2nd AsiaEvo Conference (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐藤伶圭, 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエにおけるY染色体消失過程の解明
3. 学会等名 第23回日本進化学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 野澤昌文, 佐藤伶圭
2. 発表標題 性染色体の進化: 多様なショウジョウバエを用いたアプローチ
3. 学会等名 第23回日本進化学会(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 小川雅文, 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエ遺伝学を用いた性染色体転換期における遺伝子量補償の柔軟性の検証
3. 学会等名 第93回日本遺伝学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 多様なショウジョウバエを用いた性染色体進化の解明
3. 学会等名 斎藤成也教授退職記念シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 長澤ジョディ 彩, 野澤昌文
2. 発表標題 <i>Drosophila miranda</i> におけるY染色体退化に伴う即時遺伝子量補償の検証
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」第2回領域会議
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 佐藤伶圭, 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエにおけるY染色体消失過程の解明～Y染色体遺伝子の転座と獲得に着目して
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」第2回領域会議
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 並木彩花, 野澤昌文
2. 発表標題 ヒゲジロショウジョウバエにおけるY染色体の有毒性と有益性の検証
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」第2回領域会議
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 唐木書子, 野澤昌文
2. 発表標題 アサヒナショウジョウバエにおけるB染色体の機能および性染色体との関連
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」第2回領域会議
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 内田友夏, 野澤昌文
2. 発表標題 ノハラカオジロショウジョウバエにおけるY染色体の有毒性と有益性の検証
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」第2回領域会議
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 加藤雄大, 野澤昌文
2. 発表標題 <i>Drosophila obscura</i> の性比異常現象における原因因子の探索
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」第2回領域会議
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 Y染色体を失ったヒゲジロショウジョウバエはいかにして性の消滅を回避したのか？
3. 学会等名 学術変革B「性染色体サイクル」中間報告会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 多様なショウジョウバエを用いた性染色体の進化遺伝学的研究【日本遺伝学会奨励賞受賞記念講演】
3. 学会等名 第95回日本遺伝学会（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 加藤雄大，陳胤佳，野澤昌文
2. 発表標題 <i>Drosophila obscura</i> における性比異常現象の原因因子の探索【BP賞受賞】
3. 学会等名 第95回日本遺伝学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 内田友夏，野澤昌文
2. 発表標題 <i>Drosophila triauraria</i> におけるY染色体消失過程の解明
3. 学会等名 第95回日本遺伝学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 加藤雄大, 陳胤佳, 野澤昌文
2. 発表標題 Drosophila obscuraにおける性比歪曲因子の探索
3. 学会等名 第25回日本進化学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 佐藤伶圭, 小川雅文, 小川佳孝, 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエにおけるY染色体消失過程の解明?Y染色体遺伝子の転座と獲得に着目して【学生優秀ポスター賞受賞】
3. 学会等名 第25回日本進化学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 唐木書子, 野澤昌文
2. 発表標題 アサヒナショウジョウバエにおけるB染色体の機能および性染色体との関連
3. 学会等名 第25回日本進化学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 Y染色体進化に関する根井先生の考えと今後の性染色体進化研究
3. 学会等名 第25回日本進化学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Nozawa M
2. 発表標題 My memory of Dr. Nei. "Symposium for Celebrating Nei's life and legacy"
3. 学会等名 The 2023 SMBE conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ogawa M, Nozawa M
2. 発表標題 Mimicking sex-chromosome turnover using hybrids reveals flexibility of dosage compensation on neo-sex chromosomes in <i>Drosophila miranda</i>
3. 学会等名 The 2023 SMBE conference (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 野澤昌文
2. 発表標題 ショウジョウバエを用いた遺伝子量補償の即時性と柔軟性の検証
3. 学会等名 名古屋大学GTRセミナー (招待講演)
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
---------	---------------------------	-----------------------	----

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