

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 8 日現在

機関番号：34304

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24770047

研究課題名(和文) 葉の形態の表現型可塑性の分子基盤の解明：環境に応じて葉形を変化させる植物の研究

研究課題名(英文) Developmental and molecular mechanism of the heterophylly in North American lake cress (*Rorippa aquatica*; Brassicaceae)

## 研究代表者

木村 成介 (KIMURA, Seisuke)

京都産業大学・総合生命科学部・准教授

研究者番号：40339122

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：北米原産の半水生植物*Rorippa aquatica*は、生育環境に応じて発生する葉の形態を大きく変化させるという変わった特徴を持つ。本研究では、*R. aquatica*の表現型可塑性の発現にどのような遺伝子制御ネットワークが関与しているかを明らかにするために植物ホルモンの網羅的定量解析やトランスクリプトーム解析などをおこなった。その結果、ジベレリンが関与する遺伝子制御ネットワークが重要であることなどを明らかにできた。現在は、葉形が大きく変化する系統とあまり変化しない系統との比較トランスクリプトーム解析により表現型可塑性の発現に重要な遺伝子群や遺伝子制御ネットワークを同定することを試みている。

研究成果の概要(英文)：Plants show leaf form alteration in response to changes in the surrounding environment, and this phenomenon is called heterophylly. The North American lake cress, *Rorippa aquatica* shows heterophylly and we have studied the mechanism underlying heterophylly using this plant. *R. aquatica* develops pinnately dissected leaves in submerged conditions, whereas it forms simple leaves with serrated margins in terrestrial conditions. We found that the expression pattern of *KNOTTED1*-LIKE *HOMEODOMAIN* (*KNOX1*) genes changed in response to surrounding environment (e.g., temperature; below or above water) and that the level of gibberellin (GA), which is thought to be regulated by *KNOX1* genes, was also changed. Moreover, transcriptome analysis revealed that regulation of GA level via *KNOX1* genes is involved in regulating heterophylly.

研究分野：植物生態進化発生学

キーワード：発生 葉 表現型可塑性 異形葉生

## 1. 研究開始当初の背景

北米原産の半水生植物 *Rorippa aquatica* は、生育環境に応じて発生する葉の形態を大きく変化させるという変わった特徴を持つ。この植物は湖畔に生育しており、陸上では楕円形の単葉を発生する一方、湖の水位が上昇して水没すると葉身が針状になった羽状複葉を発生して水の流れに抵抗できるようになる。このように生物が環境に応答して形態などの表現型を変化させることを表現型可塑性という。*R. aquatica* の示す葉の形態の表現型可塑性も、湖畔という水位が季節変動する環境への適応に役に立っていると考えられるが、どのように環境変化を受容して葉形を変化させているのかについては明らかとなっていない。

本研究課題の開始以前の研究により、*R. aquatica* の表現型可塑性について、発生学的にどのような現象が起きているのかは明らかになりつつあったが、どのような遺伝子が関与しているのかについてはほとんど知見が得られていなかった。そこで、本研究では、トランスクリプトーム解析や重イオンビーム照射による突然変異誘発などにより、*R. aquatica* の葉の形態の表現型可塑性のメカニズムを分子レベルで解明することを目指した。

## 2. 研究の目的

本研究では、以下の(1)~(3)を具体的な目的として研究を進めた。

### (1) *R. aquatica* 葉の形態の表現型可塑性の発生学的基盤の解明

- ・発生学的解析により、葉形変化に重要な部位と時期を明らかにする。
- ・葉の発生に重要な遺伝子の時空間遺伝子発現パターンが葉形変化に伴ってどのように変化しているかを明らかにする。

### (2) トランスクリプトーム解析による表現型可塑性に重要な遺伝子の同定と機能解析

- ・Digital Gene Expression法により網羅的遺伝子発現解析を行う。
- ・発現に変動がある遺伝子の機能を解析する。

### (3) 重イオンビーム照射による突然変異体の単離と解析

- ・重イオンビームの照射による突然変異誘発とスクリーニングを行う。
- ・突然変異体の性状を解析する。

## 3. 研究の方法

### (1) *R. aquatica* の葉の形態の表現型可塑性の発生学的基盤の解明

トランスクリプトーム解析により表現型可塑性の分子基盤を明らかにするための基礎とするため、

発生学的解析をおこなった。詳細な形態観察により環境条件による葉形変化の発生学的側面を明らかにするとともに、網羅的植物ホルモンの定量解析により葉形変化に関わる植物ホルモンを同定した。また、*KNOX* 遺伝子など葉の発生に重要な遺伝子の時空間遺伝子発現パターンを調べた。

### (2) トランスクリプトーム解析による表現型可塑性に重要な遺伝子の同定と機能解析

*R. aquatica* の表現型可塑性の発現は、葉の発生に関与する遺伝子の発現部位や量が環境に応じて変化することで起こると考えられる。そこで、トランスクリプトーム解析により、表現型可塑性の発現に重要な遺伝子を同定することを試みた。まず、様々な環境で育てた *R. aquatica* の mRNA-seq 解析をおこない、ある遺伝子にマップされたショートリードの数をその遺伝子の発現量を示す指標とした。環境間で発現量を比較することで、網羅的な遺伝子発現解析を行った。また、同定された遺伝子について、qRT-PCRにより遺伝子発現レベルを確認した。

### (3) 重イオンビーム照射による突然変異体の単離と解析

*R. aquatica* の示す葉の形態の表現型可塑性のメカニズムを分子レベルで明らかにするために、重イオンビーム照射による突然変異体の単離と解析を行った。葉断片に重イオンビームを照射して突然変異を誘発し、サイトカニンを含むMS培地で不定芽の再生を誘導した。得られた植物体を様々な環境において葉の形態を比較観察し、表現型可塑性が失われているものや、葉の形態が変化しているものを選抜することで、突然変異体の単離を試みた。

## 4. 研究成果

### (1) *R. aquatica* の葉の形態の表現型可塑性の発生学的基盤の解明

これまでの研究から *R. aquatica* は、生育環境に応答して単葉と複葉を作り分けていることが示唆されていた。そこで、*in situ* ハイブリダイゼーションおよびqRT-PCRにより、複葉の発生に関係していることが知られている *KNOX* 遺伝子や *CUC* 遺伝子の時空間遺伝子発現解析を行った。その結果、生育環境に応答して、これらの遺伝子の発現パターンやレベルが大きく変化しており、単葉と複葉発生のメカニズムが遺伝子発現レベルで切り替わっていることが明らかとなった。

葉形の決定には植物ホルモンが関与していることが知られており、*R. aquatica* の葉形変化には植物ホルモンが関係していることが考えられた。そこで、植物ホルモンの網羅的定量解析を行った。*R. aquatica* は、複葉と単葉を生育環境に応答して作り分けていることがこれまでの研究によりわかっているが、単葉を作る条件ではジベレリンやジャスモン酸の量が上昇していることがわか

った。実際、*R. aquatica*にジベレリンを添加すると葉が単葉になることから、ジベレリンが葉形の制御に重要であることが示唆された。

植物の水没に対する応答にはしばしばエチレンが関与している。後述のトランスクリプトーム解析の結果から、*R. aquatica*の葉形変化にもエチレンが関与していることを示唆する結果を得たため、エチレンの前駆体や作用阻害剤を用いて、陸生条件におけるエチレンと葉形との関連を調べた。その結果、エチレンは*R. aquatica*の葉身展開を抑制することが明らかとなった。

## (2)トランスクリプトーム解析による表現型可塑性に重要な遺伝子の同定と機能解析

表現型可塑性に重要な遺伝子群や遺伝子制御ネットワーク(GRN)を明らかにするために、トランスクリプトーム解析を行った。まず、20 (複葉を発生する)および25 (単葉を発生する)で生育した*R. aquatica*の茎頂からmRNAを単離し、mRNA-seq解析を行ったところ、植物ホルモン関連遺伝子群や、葉の発生に関わる遺伝子群の発現が葉形変化に伴って変動していた。これらの遺伝子の中には、葉の葉身展開に関わることが知られている*GASA14*遺伝子が含まれていたが、この遺伝子はジベレリンの下流ではたらくことが知られている。上述の結果と合わせて、ジベレリンが関与する遺伝子制御ネットワークが表現型可塑性に重要であることが明らかにできたと考えている。さらにデータを詳しく解析すると、葉形変化とともに発現が変動する遺伝子群は、シロイヌナズナで光強度の変化により変動する遺伝子群と共通性が高いことがわかった。実際に*R. aquatica*をさまざまな光強度で生育したところ、光強度の変化によっても表現型可塑性が誘導されることが明らかになった。また、これら温度変化および光強度によって誘導される表現型可塑性は、その下流で同じ遺伝子経路を用いていることが示唆された。これらのトランスクリプトーム解析により、表現型可塑性に関わる遺伝子制御ネットワークや葉形変化を誘導する新たな環境刺激を明らかにすることができた。現在、さらに詳しいトランスクリプトーム解析を行うため、温度および光強度を変化させた条件でmRNA-seq解析を実施してデータ解析を進めている。また、*R. aquatica*には葉形が大きく変化する系統と、あまり変化しない系統があることを見出したので、両者の比較トランスクリプトーム解析により表現型可塑性の発現に重要な遺伝子群や遺伝子制御ネットワークを同定することを試みている。

## (3)重イオンビーム照射による突然変異体の単離と解析

重イオンビームを照射による突然変異体の単離を試みた。まず、照射条件を検討し、*R. aquatica*のリーフディスクに、15もしくは20Gyの照射を行うのが最適であることを見いだした。この条件で、重イオンビームを照射し、リーフディスクから植物体を再生させ、多数の個体を得た。

これらの個体について、様々な温度で生育した個体の形態を観察したが、矮性の個体などが複数みられたものの、葉の形態に異常があるものは残念ながら見いだすことができなかった。

## 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15件)

José Antonio Aguilar-Martinez, Naoyuki Uchida, Brad Townsley, Donnelly Ann West, Andrea Yanez, Nafeesa Lynn, Seisuke Kimura, Neelima Sinha, Transcriptional, post-transcriptional and post-translational regulation of *SHOOT MERISTEMLESS* gene expression in Arabidopsis determines gene function in shoot apex, *Plant Physiology* (2015) **167**: 424-442 (査読あり)  
DOI:10.1104/pp.114.248625

Hokuto Nakayama, Naomi Nakayama, Sumer Seiki, Mikiko Kojima, Hitoshi Sakakibara, Neelima Sinha, Seisuke Kimura, Regulation of the KNOX-GA gene module induces heterophyllic alternation in North American lake cress, *The Plant Cell* (2014) **26**: 4733-4748 (査読あり)  
DOI:10.1105/tpc.114.130229 (Issue cover)

Akiko Nakamasu, Hokuto Nakayama, Naomi Nakayama, Nobuhiko J. Suematsu, Seisuke Kimura, A developmental model for branching morphogenesis of lake cress compound leaf, *PLOS ONE* (2014) **9**: e111615 (査読あり)  
DOI:10.1371/journal.pone.0111615

Anthony Bolger (他41名、23番目), The genome of the stress tolerant wild tomato species *Solanum pennellii*, *Nature Genetics* (2014) **46**: 1034-1028 (査読あり)  
DOI:10.1038/ng.3046

Kaoru O Yoshiyama, Seisuke Kimura, Hisaji Maki, Anne B. Britt, Masaaki Umeda, The role of SOG1, a plant-specific transcriptional regulator, in the DNA damage response, *Plant Signaling & Behavior*(2014)**9**:e28889 (査読あり)  
DOI:10.4161/psb.28889

Hokuto Nakayama, Kenji Fukushima, Tatsuya Fukuda, Jun Yokoyama, Seisuke Kimura, Molecular Phylogeny Determined Using Chloroplast DNA Inferred a New Phylogenetic Relationship of *Rorippa aquatica* (Eaton) EJ Palmer & Steyermark (Brassicaceae) - Lake

Cress, *American Journal of Plant Sciences* (2014) **5**: 48-54 (査読あり)  
DOI:10.4236/ajps.2014.51008

Kaoru O Yoshiyama, Kengo Sakaguchi, Seisuke Kimura, DNA damage response in plants: Conserved and variable response compared to animals, Review in special issue on "Insights from Plant Genomes", *Biology* (2013) **2**: 1338-1356 (査読あり)  
DOI:10.3390/biology2041338

Kaoru O Yoshiyama, Junya Kobayashi, Nobuo Ogita, Minako Ueda, Seisuke Kimura, Hisaji Maki, Masaaki Umeda, ATM-mediated phosphorylation of SOG1 is essential for the DNA damage response in *Arabidopsis*, *EMBO Reports* (2013) **14**: 817-822 (査読あり)  
DOI:10.1038/embor.2013.112

Daniel Koenig\*, José M. Jiménez-Gómez\*, Seisuke Kimura §, Daniel Fulop §, Daniel H. Chitwood, Lauren R. Headland, Ravi Kumar, Michael F. Covington, Upendra Kumar Devisetty, An V. Tat, Takayuki Tohge, Anthony Bolger, Korbinian Schneeberger, Stephan Ossowski, Christa Lanz, Guangyan Xiong, Mallorie Taylor-Teeple, Siobhan M Brady, Markus Pauly, Detlef Weigel, Björn Usadel, Alisdair R. Fernie, Jie Peng, Neelima R. Sinha, and Julin N. Maloof (\* § These authors contributed equally to this work), Comparative transcriptomics reveals patterns of selection in domesticated and wild tomato, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (2013) **110**: E2655-2662 (査読あり)  
DOI:10.1073/pnas.1309606110

Molly Sharlach, Douglas Dahlbeck, Lily Liu, Joshua Chiu, José M. Jiménez-Gómez, Seisuke Kimura, Daniel Koenig, Julin N. Maloof, Neelima Sinha, Gerald V. Minsavage, Jeffrey B. Jones, Robert E. Stall, Brian J. Staskawicz, Fine genetic mapping of *RXopJ4*, a bacterial spot disease resistance locus from *Solanum pennellii* LA716. *Theoretical and Applied Genetics* (2013) **126**: 601-609 (査読あり)  
DOI: 10.1007/s00122-012-2004-6

11 木村 成介, 複葉の発生と進化, *生物の科学 遺伝* (2013) **67**: 50-56 (査読なし)

12 Ravi Kumar, Yasunori Ichihashi, Seisuke Kimura, Daniel H. Chitwood, Lauren R. Headland, Jie Peng, Julin N. Maloof, Neelima R. Sinha, A high-throughput method for Illumina

RNA-seq library preparation  
*Frontiers in Plant Genetics and Genomics* (2012) **3**: 1-10 (査読あり)  
DOI: 10.3389/fpls.2012.00202

13 Amos Alakonya\*, Ravi Kumar\*, Daniel Koenig\*, Seisuke Kimura\*, Brad Townsley\*, Steven Runo, Helena M Garces, Julie Kang, Andrea Yanez, Rakafet David-Schwartz, Jesse Machuka, and Neelima Sinha (\*These authors contributed equally to this work), Interspecific RNAi of *STM* disrupts *Cuscuta pentagona* plant parasitism, *The Plant Cell* (2012) **24**: 3153-3166 (査読あり)  
DOI:10.1105/tpc.112.099994

14 Naomi Nakayama, Richard Smith, Therese Mandel, Sarah Robinson, Seisuke Kimura, Arezki Boudaoud, Cris Kuhlemeier, Mechanical regulation of auxin-mediated growth, *Current Biology* (2012) **22**: 1468-1476 (査読あり)  
DOI: 10.1016/j.cub.2012.06.050

15 Hokuto Nakayama, Naomi Nakayama, Akiko Nakamasu, Neelima Sinha and Seisuke Kimura, Toward elucidating the mechanisms that regulate heterophylly, *Plant Morphology* (2012) **24**: 57-63 (査読あり)  
[https://www.jstage.jst.go.jp/article/plmorphol/24/1/24\\_57/\\_pdf](https://www.jstage.jst.go.jp/article/plmorphol/24/1/24_57/_pdf)

〔学会発表〕(計 28 件)

Developmental and molecular studies on the mechanism of vegetative propagation in *Rorippa aquatica*, Rumi Amano, Hokuto Nakayama, Shizuka Gunji, Ali Ferjani, Seisuke Kimura, 第 56 回日本植物生理学会年会、東京農業大学 (東京都)、2015 年 3 月 16 日～18 日

非均一な成長場におけるチューリングパターンの挙動とそれを元に形成される分岐構造について、中益朗子、末松 J 信彦、木村成介、第 11 回生物数学の理論とその応用、京都大学(京都府)、2014 年 9 月 16 日～19 日

RNA-seq によるトランスクリプトーム解析を用いた *Rorippa aquatica* における異形葉性の分子基盤の解明、中山北斗、市橋泰範、坂本智昭、倉田哲也、木村成介、日本植物学会第 78 回大会、明治大学生田キャンパス(神奈川県)、2014 年 9 月 12 日～14 日

複葉に見られる分岐構造の非対称性形成に

関する理論的なアプローチ、中益朗子、末松信彦、木村成介、日本植物学会第78回大会、明治大学生田キャンパス(神奈川県)、2014年9月12日～14日

葉断面から再生する *Rorippa aquatica* の栄養繁殖機構の解析、天野瑠美、中山北斗、Ali Ferjani、木村成介、日本植物学会第78回大会、明治大学生田キャンパス(神奈川県)、2014年9月12日～14日

環境に応じて葉形を変化させる植物 *Rorippa aquatica* を用いた葉形制御機構の解明、中山北斗、中山尚美、小島美紀子、榊原均、Neelima Sinha、木村成介、植物形態学会第26回大会、明治大学生田キャンパス(神奈川県)、2014年9月11日

Developmental and molecular mechanism of the heterophylly in North American lake cress (*Rorippa aquatica*; Brassicaceae), Hokuto Nakayama, Naomi Nakayama, Mikiko Kojima, Hitoshi Sakakibara, Neelima Sinha, Seisuke Kimura, The 25<sup>th</sup> International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2014), The University of British Columbia, Vancouver, Canada, July 28-August 1, 2014

Behavior of Tuning Pattern on Non-uniform Growing Field, and Asymmetric Branched Patterns Generated by The Anisotropic Growth, Akiko Nakamasu, Nobuhiko J. Suematsu, Seisuke Kimura, The Joint Annual Meeting of the Japanese Society for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology (JSMB SMB 2014), Osaka International Convention Center, Osaka, Japan, July28-August 1, 2014

Theoretical Approach for the Mechanisms Underlying the Heterophylly of Lake Cress (*Rorippa aquatica*), Akiko Nakamasu, Hokuto Nakayama, Nobuhiko J. Suematsu, Seisuke Kimura, 47<sup>th</sup> Annual Meeting of the Japanese Society of Developmental Biologists, WINC AICH (Nagoya, Japan), May 27-30, 2014

(招待講演) 生育環境により葉の形態を変化させる植物ニューベキア (*Rorippa aquatica*) を用い

た表現型可塑性の研究、木村成介、東京理科大学応用生物科学専攻セミナー、東京理科大学野田キャンパス(千葉県)、平成26年5月19日

11 Transcriptome analysis using RNA-seq of *Rorippa aquatica*, an emerging model of heterophylly, Hokuto Nakayama, Tomoaki Sakamoto, Yasunori Ichihashi, Tetsuya Kurata, Seisuke Kimura, 第55回日本植物生理学会年会、富山大学五福キャンパス(富山県)、2014年3月18日～20日

12 Theoretical Approach to Elucidate the Mechanisms Underlying the Heterophylly of Lake Cress, Akiko Nakamasu, Hokuto Nakayama, Nobuhiko J. Suematsu, Seisuke Kimura, CDB Symposium 2014, Regeneration of Organs: Programming and Self-Organization, RIKEN Center for Developmental Biology, Kobe, (Hyogo, Japan) Mar. 10-12, 2014

13 生育環境により葉の形態を変化させる植物ニューベキア (*Rorippa aquatica*) を用いた表現型可塑性の研究、中山北斗、中益朗子、天野瑠美、木村成介、第一回生態進化発生コロキウム、東京大学駒場キャンパス(東京都)、2013年12月27日

14 (招待講演) Developmental and molecular mechanisms of the heterophylly of lake cress, Hokuto Nakayama, Seisuke Kimura, The 31<sup>st</sup> Plant Biotechnology Symposium Program, International Plant Meeting in Kyoto - Messages from young scientist -, Kyoto Sangyo University, (Kyoto, Japan) Dec. 13, 2013

15 葉の形態に表現型可塑性を示すニューベキア (*Neobeckia aquatica*) が多様な葉形を生み出すメカニズムについての理論的な取り組み、中益朗子、中山北斗、末松信彦、木村成介、第36回日本分子生物学会年会、神戸国際会議場(兵庫県)、2013年12月3日～6日

16 分岐形成の時空間パターンの解析から推測される複葉の成長プロファイルについて、中益朗子、木村成介、末松信彦、第20回日本時間生物学会学術大会サテライトシンポジウム「生物

リズム現象の数理フロンティア」、近畿大学東大阪キャンパス(大阪府)、2013年11月11日  
17 異形葉性を示す植物ニューベキア (*Nebeckia aquatica*) を用いた葉形変化制御機構の解析、中山北斗、小嶋美紀子、榊原均、木村成介、日本植物学会第77回大会、北海道大学(北海道)、2013年9月13日～15日  
18 (招待講演)ニューベキアの葉の発生過程における表現型可塑性のモデリング、中益朗子、木村成介、末松 J 信彦、日本植物学会第77回大会シンポジウム「形態形成研究の新たなステップ - 遺伝子ネットワークから多細胞動態へ -」、北海道大学(北海道)、2013年9月13日  
19 環境に応じて葉の形態を変える植物ニューベキアを用いたトランスクリプトーム解析、中山北斗、坂本智昭、倉田哲也、木村成介、NGS 現場の会第3回研究会、神戸国際会議場(兵庫県)、2013年9月4日～5日  
20 オーキシン極性輸送に基づくパターンの成長場における数値解析(Numerical analysis for behavior of auxin transport pattern on growing fields)、中益朗子、木村成介、末松 J 信彦、第46回日本発生生物学会、くにびきメッセ(島根県)、2013年5月28日～31日  
21 (招待講演)生育条件により葉の形態を変化させるアブラナ科植物ニューベキアを用いた表現型可塑性の研究、木村成介、第54回日本植物生理学会年会シンポジウム「シロイヌナズナ野生株と近縁種～研究最前線と未来」、岡山大学津島キャンパス(岡山県)、2013年3月22日  
22 環境に応答して葉形を変化させる植物ニューベキア (*Nebeckia aquatica*) を用いた植物ホルモンの網羅的定量解析、中山北斗、小嶋美紀子、榊原均、木村成介、第54回日本植物生理学会年会、岡山大学津島キャンパス(岡山県)、2013年3月21日～23日  
23 植物の複葉の分岐パターンに見られる非対称性のモデリング(A modeling for asymmetries of branching patterns in plant compound (lobed) leaves)、中益明子、木村成介、第35回日本分子生物学会年会、福岡国際会議場(福岡県)、2012年12月11日～14日

24 Modeling and analysis of branching patterns in compound leaves, Akiko Nakamasu, Nobuhiko J Suematsu, Seisuke Kimura, 2012 International Conference on Modeling, Analysis and Simulation, Nov. 6-9, 2012, Meiji University, Tokyo

25 環境に応じて葉の形態を変える植物ニューベキア (*Nebeckia aquatica*) を用いた異形葉性制御メカニズムの解析、中山北斗、木村成介、日本植物学会第76回大会、兵庫県立大学姫路書写キャンパス(兵庫県)、2012年9月15日～17日

26 外部環境変化に対するニューベキアの葉の表現型可塑性の解析とモデリング、中益明子、末松 J 信彦、木村成介、日本植物学会第76回大会、兵庫県立大学姫路書写キャンパス(兵庫県)、2012年9月15日～17日

27 Reproduction of fractal structures of *Nebeckia* leaves by using the Turing mechanism, Akiko Nakamasu, Nobuhiko J Suematsu, Seisuke Kimura, Gordon Research Conference, Oscillations & Dynamic Instabilities in Chemical Systems, July 15-20, 2012, Colby College, Waterville, ME, USA

28 The relation of a periodic pattern formation to iterative protrusion structures in *Nebeckia* leaves, Akiko Nakamasu, Nobuhiko J Suematsu, Seisuke Kimura, Joint Meeting of the 45<sup>th</sup> Annual Meeting of the Japanese Society of Developmental Biologist & the 64<sup>th</sup> Annual Meeting of the Japan Society for Cell Biology, May 28-31, 2012, Kobe, (Hyogo, Japan)

〔その他〕  
ホームページ等  
<http://www.cc.kyoto-su.ac.jp/~seisuke/index-j.html/HOME.html>

6 . 研究組織  
(1) 研究代表者  
木村 成介 (KIMURA, Seisuke)  
京都産業大学・総合生命科学部・准教授  
研究者番号：4 0 3 3 9 1 2 2