

令和 3 年 6 月 4 日現在

機関番号：17401

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03701

研究課題名(和文) ストレプト植物における葉緑体型ペプチドグリカンの分子機構の解明

研究課題名(英文) Plastid peptidoglycan in streptophyte plants

研究代表者

高野 博嘉 (Takano, Hiroyoshi)

熊本大学・大学院先端科学研究部(理)・教授

研究者番号：70242104

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：葉緑体は藍藻から進化したオルガネラであり、分裂によってのみその数を増やす。基部ストレプト植物は藍藻に由来すると考えられるペプチドグリカン(PG)を葉緑体分裂に用いていることを明らかにしており、本研究ではヒメツリガネゴケをモデル植物として研究を行った。葉緑体PGの化学的基本構造を明らかにするとともに、PG合成酵素MurJや分解酵素MltB、VanYがPG依存的葉緑体分裂機構へ関与することを明らかにした。また、PG依存的葉緑体分裂機構から、被子植物で見られる非依存的葉緑体分裂への進化の糸口を掴むため、裸子植物Mur遺伝子の解析を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

我々の発見した、ストレプト植物における「葉緑体型PG」を研究することが本研究の一番の特色である。我々の研究により、これらの細菌由来のシステムが葉緑体分裂や分化といった植物細胞の基本システムとかがわかることが明らかとなってきた。植物のエネルギー産生オルガネラである葉緑体の分裂機構を研究することは、物質生産にも関わる重要なテーマである。葉緑体分裂は、PGを持たないシロイヌナズナや紅藻シアニディオシゾンで精力的に研究されてきたため、PGを持つコケの葉緑体分裂機構の解析は、基部ストレプト植物における一般性ととも、葉緑体分裂機構の進化に迫ることができる研究である。

研究成果の概要(英文)：The acquisition of chloroplasts was an important event in the evolution of plant cells. Although the plastids of green plants are thought to have lost the ability to produce peptidoglycan (PG) during evolution, we found that the moss *Physcomitrella* (*Physcomitrium patens*) use PG for chloroplast division. In this study, structural characterization of moss PG was analyzed. We identified new homologs of bacterial PG genes such as MurJ and MltB to show their relation to moss chloroplast division. Moreover, we visualized chloroplast PG in the charophyte alga *Klebsormidium nitens*, revealed the presence of peptidoglycan in the intermembrane space of the moss chloroplast envelope, showed diverse origins of enzymes involved in the chloroplast PG synthesis, and analyzed MurE from the gymnosperm *Larix gmelinii*.

研究分野：植物細胞学

キーワード：葉緑体 バイオテクノロジー

1. 研究開始当初の背景

葉緑体は細胞内共生した藍藻から進化したオルガネラであり、分裂によってのみその数を増やすことができる。藻類の小グループである灰色植物の葉緑体(チアネレ)には細菌の細胞壁構成要素ペプチドグリカン (PG) が存在することが知られていたが、他の植物の葉緑体に PG は見いだされず、その消失は灰色植物が分岐した直後に生じたと考えられてきた。しかし、我々はコケ植物蘚類のヒメツリガネゴケを用いて葉緑体分裂の研究を進めている時に、各種の PG 合成阻害剤処理で葉緑体分裂が阻害され、巨大葉緑体が生じることを発見した。続いて我々は、ヒメツリガネゴケゲノムに PG 合成に必要十分と思われる遺伝子セットを見だし、更にその中の各種遺伝子を破壊すると細胞内で巨大葉緑体出現することを明らかとした。細胞内に存在する葉緑体でも細菌と同様に PG が分裂機構と関わるということが明らかとなってきた。

細胞内共生説から考えると、PG は葉緑体包膜間に局在しているはずであるが、電子顕微鏡観察でもコケ植物の葉緑体に PG 様構造は見いだせていない。そこで我々は、PG を可視化できる高感度代謝標識法に注目した。PG には D 型アミノ酸(D-アラニル-D-アラニン; DA-DA)が使われる。この方法では、エチニル基を付加した DA-DA(EDA-DA)を PG に取り込ませたのち、アジド化蛍光物質をクリック反応によりエチニル基に結合させて PG を可視化する。我々は既にヒメツリガネゴケで D-アラニンの重合を行う D-アラニン:D-アラニンリガーゼ(Ddl)遺伝子を見いだしていた。Ddl 破壊ラインを作成し、他の PG 遺伝子破壊ラインと同様に葉緑体分裂阻害が起きること、EDA-DA 添加により巨大葉緑体が分裂を開始することを見いだした。この植物体にクリック反応を行い、葉緑体全体を覆う PG の蛍光顕微鏡下での可視化に初めて成功した。PG 層が実際に存在することが明らかになったことから、その化学的な構造を明らかにしていく必要がある。

細菌の分裂は、PG 系に加え、分裂面に Z リングを形成する FtsZ を含む細胞分裂関連タンパク質からなるディビゾーム(Divisome)複合体によって引き起こされる。葉緑体でも FtsZ は使われており、葉緑体分裂リングやダイナミン等の真核生物特異的因子と組み合わせた複合的分裂システムが存在している。被子植物のシロイヌナズナに PG 阻害剤は効果がなく、ゲノム中に PG 合成系遺伝子セットが残っていないことから、PG は被子植物の葉緑体分裂には関与していないと考えられる。様々な生物に対して PG 合成阻害剤処理を行った結果と、近年の植物ゲノム解析のデータを合わせて考えると、陸上植物とその姉妹群であるシャジクモ藻から構成されるストレプト植物において、その基部から、少なくともシダ植物の一部までは葉緑体 PG 系を使っているらしいことがわかってきた。PG を用いた葉緑体分裂機構の詳細を解析していくとともに、どのような植物種がこの機構を用いているのか、その普遍性を明らかにするとともに、PG を用いない葉緑体分裂機構への進化がどのように起きたのか、今後明らかにしていく必要があるだろう。

2. 研究の目的

本研究課題の研究目標は次の 3 点である。

- (1) PG 可視化を指標とした葉緑体 PG の単離法を開発し、その構造を決定する。また、PG の葉緑体内局在部位を明らかにする。
- (2) 葉緑体型 PG システムの分子機構を明らかにするため、新たな因子を同定し、その機能解析を行う。
- (3) 葉緑体型 PG を持つ植物の普遍性を明らかにするため、ヒメツリガネゴケ以外の植物の葉緑体 PG の可視化を行う。また、PG 合成系遺伝子の進化を調べるため、Mur 遺伝子群の系統解析を行う。更に、裸子植物における Mur 遺伝子の解析を行う。

3. 研究の方法

(1) 「PG 可視化を指標とした葉緑体 PG の単離・構造解析」

葉緑体 PG の可視化には、葉緑体が巨大化しているヒメツリガネゴケ *PpDdl* 遺伝子破壊ラインを EDA-DA を含む培地で 1 週間以上培養し、巨大葉緑体形質が相補された植物体を用いた。植物体を固定、膜透過処理後、クリック反応により EDA に Alexa Fluor 488 azide のアジド基を共有結合させ、共焦点顕微鏡で観察した。単離葉緑体のリゾチーム処理は、300 mM Sorbitol 等張液中で、20 mg/ml リゾチームで 7.5 時間処理を行った。葉緑体 PG の単離は、単離葉緑体に 2% SDS と 0.1% メルカプトエタノールを加えて 20 分煮沸し、約 25 万 g の超遠心後の沈殿物をサンプルとした。液体クロマトグラフィーでの分画とイオントラップ型質量分析法は、細菌 PG の方法を用いた。

(2) 「葉緑体型 PG システムの分子機構の解明」

myc タグをつけた PBP を発現するヒメツリガネゴケ植物体の作成は、発現用プラスミドを *PpPBP* 遺伝子破壊ラインのプロトプラストに PEG 法で導入し、形質が相補されたラインを用いた。葉緑体を単離後、抗 myc 抗体で免疫沈降することで、PBP と複合体を作っていると考えられるタンパク質を単離し、質量分析法によりそれらのタンパク質を同定した。遺伝子破壊ラ

インの作成は、破壊したい遺伝子の 5'側領域と 3'側領域の間に薬剤耐性遺伝子を組み込んだプラスミドを作成し、これをヒメツリガネゴケに導入して作成した。タンパク質の PG 結合能・PG 分解活性は、細菌の酵素に対して行われている方法を用いて行った。

(3) 「葉緑体型 PG を持つ植物の普遍性と進化に関する研究」

クレブソルミディウムの葉緑体 PG 可視化については、DA-DA 合成を阻害する D-サイクロセリンと EDA-DA を同時に添加して培養を行い、その後(1)と同様な方法で蛍光観察を行った。遺伝子系統解析は、PhyML プログラムの ML 法で行った。カラマツ MurE の機能相補解析は、それぞれの植物種で行われている常法の遺伝子導入法を用いて行った。

4. 研究成果

主な材料としてヒメツリガネゴケを用い、葉緑体型ペプチドグリカン(PG)に関する以下の 3 つの研究を推進した。

(1) 「PG 可視化を指標とした葉緑体 PG の単離・構造解析」

(1-a) 我々はコケ植物の葉緑体が PG で覆われていることを示してきた。EDA-DA 添加培地で培養した Δ PpDdl 細胞から単離された葉緑体をリゾチーム処理すると、クリック反応を行っても Alexa 488 の蛍光が観察できなくなることから、ヒメツリガネゴケの葉緑体 PG がリゾチームで加水分解される β -1,4 グリコシド結合した GlcNAc-MurNAc をもつことが考えられた。葉緑体 PG の構造を同定するために、灰色植物の PG 単離法を参考に、葉緑体から PG と思われる沈殿物を単離した。この沈殿物は PG 可視化法で可視化される蛍光を持っており、また、PG を分解するリゾチームによって分解されたことから、これを葉緑体 PG サンプルとした。このサンプルを液体クロマトグラフィーで分画後、イオントラップ型質量分析計を用いて解析を行い、コケ植物の葉緑体 PG が灰色植物の葉緑体 PG と同様の二糖ペンタペプチドの基本構造を持つことを明らかにした。今後は、ペプチド鎖の修飾の有無などを調べ、葉緑体 PG の基本構造を明らかにしたい。

(1-b) PG 代謝標識法は光学顕微鏡を用いるため、ペプチドグリカンの包膜間局在は明らかにできない。また通常の電子顕微鏡では野生型細胞の包膜間にペプチドグリカン様の構造は見出されない。そこで、糖を強く染色するホットオスミウム法により固定して、葉緑体の包膜付近で数千回にわたり 1 ピクセル幅のデンシトメトリーを行ない、データを統計解析したところ、ペプチドグリカンを持つ葉緑体では包膜間の電子密度が増加していた(Sato et al. 2017)。このことは、コケ植物のペプチドグリカンが包膜間にあることを示唆している。

(2) 「葉緑体型 PG システムの分子機構の解明」

(2-a) PBP は Mur タンパク質群によって作られた PG モノマーを既存の PG に結合する最終合成に関わる酵素である。Myc タグを付加した PBP が発現する形質転換ヒメツリガネゴケから葉緑体中の PBP 複合体を免疫沈降法で単離し、質量分析により候補タンパク質の同定を進めた。候補タンパク質の中から見出された糖結合ドメインを持つタンパク質に焦点を当て、ヒメツリガネゴケで単一遺伝子破壊ラインを作成したが、細胞当りの葉緑体数に変化は見られなかった。ゲノム中を探索したところ、この遺伝子はヒメツリガネゴケ中には 5 つホモログが存在していたことから、分子系統樹においてパラログと見られる 2 つの遺伝子を同時に破壊したところ、葉緑体数の減少が見られた。また、この 2 つの遺伝子のタンパク質を大腸菌で発現させ、PG 結合能を調べたところ PG と結合することが示唆された。今後は更に多重遺伝子破壊ラインの作成を進め、この遺伝子群の葉緑体分裂機構における機能を明らかにしていきたい。

(2-b) 細菌の PG 合成系において、細胞質中で作られた PG 前駆体をペリプラズムに輸送する MurJ の相同遺伝子をヒメツリガネゴケのゲノムから見出した。MurJ 遺伝子破壊ラインを作成したところ、他の PG 合成系遺伝子破壊ラインと同様に、葉緑体分裂阻害による巨大葉緑体が出現した (Utsunomiya et al. in press, 図 1)。このことは、PpMurJ がストロマで合成された PG 前駆体を包膜間に輸送していることを示唆している。



図 1 野生型のヒメツリガネゴケ原系体(左)と MurJ 遺伝子破壊ライン(右)。野生型で見られる葉緑体が巨大化し、異常な形態を取っている。

細菌が増殖時に二分裂するためには、最終段階で網目状の高分子である PG を切断する必要がある。細菌の PG 分解酵素の遺伝子配列を元にヒメツリガネゴケゲノムを探索し、PG の糖鎖部を切断する酵素 MltB、PG の再利用系の酵素 NagZ および LdcA をコードすると予測される遺伝子を新しく見いだした。また、ペニシリンなどの β ラクタム系抗生物質を分解するラクタマーゼと予測される遺伝子も見いだした。これらの遺伝子に加え、既に見いだしていた、ペプチド部を切断する酵素 VanY をコードする遺伝子を含めて解析を進めた (Utsunomiya et al. in press)。PpMltB を大腸菌を用いて発現させ、酵素を精製後、ゲル中での PG 分解活性を調べたところ、確かに PpMltB は PG を分解できることが示された。GFP 融合タンパク質を用いた実験は、

PpMitB と PpVanY が葉緑体に局在すること、それ以外の酵素は細胞質に局在することを示唆した。再利用系の酵素が細胞質局在であることは、コケでは葉緑体 PG の再利用は細胞質で進められる可能性を示唆している。これらの遺伝子全てに対し、単一遺伝子破壊ラインの作成を行った。*MitB* および *VanY* 単一遺伝子発現ラインでは、野生型と比べて葉緑体数がそれぞれ 4 割、7 割まで減少していた。一方、他の遺伝子破壊ラインでは、葉緑体数の減少は見られなかった。更に、*MitB/Dac* 二重遺伝子破壊ラインを作成したが、葉緑体数は *MitB* 単一遺伝子発現ラインと変わらず、相加的に減少することはなかった。これらの結果は、PG 分解酵素の破壊ラインでは、PG 合成遺伝子の破壊ラインにみられるような巨大な葉緑体は観察されないことを示している。PG 分解系は、細菌において多重遺伝子で制御されており、コケでも複数の酵素が関与している可能性がある。今後は、更に PG 分解系の多重遺伝破壊ラインの作成が必要かもしれない。

(3) 「葉緑体型 PG を持つ植物の普遍性と進化に関する研究」

(3)-a シャジクモ類は葉緑体分裂が抗生物質感受性であり、またゲノム中に葉緑体 PG 合成系遺伝子が保存されていることから、葉緑体分裂に PG が関わっていることが示唆されてきた。PG 代謝標識法を、基部ストレプト植物のシャジクモ藻のクレブソルミディウムに応用し、葉緑体 PG の可視化を行った。その結果、葉緑体の分裂面付近で PG を観察することができた (Takano et al. 2018)。これは、PG 合成阻害剤の添加時期等も考慮すると、新規の PG 合成部位を明らかにしているものと考えられる。この結果は、葉緑体 PG がコケのみでなく、他の生物にも普遍的に存在していることを示している

(3)-b *Mur* 遺伝子群の遺伝子系統解析を行ったところ、*MurA* と *MraY* のみが藍藻由来として残っており、他の遺伝子はさまざまな由来を持つことが示唆された (Sato and Takano 2017)。*Mur* 遺伝子の置き換え時期が何時なのか、水平伝播と関連するのか等進化的な問題が残っている。

(3)-c ゲノム情報等から裸子植物にも PG 合成系が存在している可能性を見出している。PG のペプチド鎖合成時に 3 番目のアミノ酸を付加する *MurE* は、ヒメツリガネゴケでは PG 合成を介して葉緑体分裂に関与し、遺伝子破壊ライン ($\Delta ppmurE$) は巨大葉緑体を持つ。一方、PG 合成系を持たないシロイヌナズナでは *MurE* (*AtMurE*) は原色素体から葉緑体への分化に関与しており、遺伝子破壊植物 (*atmurE*) は葉緑体ゲノムの遺伝子発現が低下してアルビノになる。カラマツから PG 合成系遺伝子 *MurE* (*LgMurE*) の単離と機能解析を行った (Lin et al. 2017)。その結果、*LgMurE* は *atmurE* を相補できたが、 $\Delta ppmurE$ の形質は相補できなかった。カラマツが葉緑体 PG をその分裂に用いているのか、今後更なる検討が必要である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Utsunomiya, H., Saiki, N., Kadoguchi, H., Fukudome, M., Hashimoto, S., Ueda, M., Takechi, K. and Takano, H.	4. 巻 in press
2. 論文標題 Genes encoding lipid II flippase MurJ and peptidoglycan hydrolases are required for chloroplast division in the moss <i>Physcomitrella patens</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Molecular 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） 10.1007/s11103-020-01081-0	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 高野 博嘉	4. 巻 in press
2. 論文標題 葉緑体「壁」を持つストレプト植物の葉緑体分裂機構 - Invisible wallを求めて -	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Morph.	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） なし	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 Takano Hiroyoshi, Tsunefuka Takashi, Takio Susumu, Ishikawa Hayato, Takechi Katsuaki	4. 巻 83
2. 論文標題 Visualization of Plastid Peptidoglycan in the Charophyte Alga <i>Klebsormidium nitens</i> Using a Metabolic Labeling Method	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 CYTOLOGIA	6. 最初と最後の頁 375 ~ 380
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1508/cytologia.83.375	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 Sato, N., Toyoshima, M., Tajima, N., Takechi, K. and Takano, H.	4. 巻 58
2. 論文標題 Single-Pixel Densitometry Revealed the Presence of Peptidoglycan in the Intermembrane Space of the Moss Chloroplast Envelope in Conventional Electron Micrographs	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1743 ~ 1751
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcx113	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 Lin, X., Li, N., Kudo, H., Zhang, Z., Li, J., Wang, L., Zhang, W., Takechi, K., Takano, H.	4. 巻 58
2. 論文標題 Genes Sufficient for Synthesizing Peptidoglycan are Retained in Gymnosperm Genomes, and MurE from <i>Larix gmelinii</i> can Rescue the Albino Phenotype of <i>Arabidopsis</i> MurE Mutation	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 587 ~ 597
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcx005	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 Sato, N., Takano, H.	4. 巻 130
2. 論文標題 Diverse origins of enzymes involved in the biosynthesis of chloroplast peptidoglycan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 635 ~ 645
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-017-0935-3	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24件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 10件)

1. 発表者名 高野 博嘉
2. 発表標題 Invisible wall を追う 基部ストレプト植物の葉緑体に存在するペプチドグリカン壁
3. 学会等名 日本植物形態学会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takano, H.
2. 発表標題 Moss chloroplast division with peptidoglycan
3. 学会等名 EMBO Workshop "Bacterial cell division: Closing the gap" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kajisa, I, Lin, X., E, Y., Kudo, H., Takio, S., Takechi, K. and Takano, H.
2. 発表標題 Evolution of MurE functions from moss plastid division to angiosperm chloroplast development
3. 学会等名 iMoss2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Fujita, T., Pongthai, P., Do, H. T., Inoue, N., Yoshioka, Y. and Takano, H.
2. 発表標題 Evolutionarily distinct pathways are present to regulate chloroplast proliferation in the moss, <i>Physcomitrella patens</i>
3. 学会等名 iMoss2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 加治佐一朗、林暁飛、鄂一嵐、工藤裕美、滝尾進、武智克彰、高野博嘉
2. 発表標題 変異植物体が巨大葉緑体形質を示すMurEとアルビノ形質を示すMurEの相同性と変異領域
3. 学会等名 日本植物形態学会第31回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 加治佐一朗、林暁飛、鄂一嵐、工藤裕美、池田孝介、滝尾進、武智克彰、高野博嘉
2. 発表標題 葉緑体分裂に関与するMurEと葉緑体分化に関与するMurEの相同性と変異領域
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤田知道、Prapaporn Pongthai、Huong Thi Do、井上夏実、吉岡泰、高野博嘉
2. 発表標題 環境に応じて使い分けられるコケ植物葉緑体の増殖方法
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Do, T.H., Prapaporn, P., Menaka, A., Takano, H., Yoshioka, Y., Teh O.-K., Fujita, T.
2. 発表標題 AP2/ERF transcription factors regulate salt induced chloroplast division in the moss, <i>Physcomitrella patens</i> .
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takano, H., Tadano, S., Ishikawa, H., Takio, S. and Takechi, K.
2. 発表標題 Moss chloroplasts are surrounded by a peptidoglycan wall.
3. 学会等名 Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Hirano, T., Tanidokoro, K., Tadano, S., Ishikawa, H., Takio, S., Takechi, K. and Takano, H.
2. 発表標題 Chloroplasts in <i>Physcomitrella patens</i> are surrounded by a peptidoglycan wall.
3. 学会等名 iMoss2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Takano, H.
2. 発表標題 Moss plastids have peptidoglycan wall, similar to cyanobacteria
3. 学会等名 1st IROAST Symposium “Plant Cell and Developmental Biology: Approaches to Multiscale Biosystems” (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kudo, H., Lin, X., Takio, S., Takechi, K., Takano, H.
2. 発表標題 Cross-species complementation assay of macrochloroplast phenotype in moss murE mutant and of albino phenotype in Arabidopsis ones with larch MurE gene
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kishimoto, K., Kojima, S., Mori, H., Susumu, T., Takechi, K., Takano, H.
2. 発表標題 Structural analysis of moss plastid peptidoglycan using a metabolic labeling method with click chemistry
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017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
研究 分担者	児島 征司	東北大学・学際科学フロンティア研究所・助教	削除：2018年9月4日
	(Seiji Kojima)		
	(20745111)	(11301)	

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			
中国	内蒙古大学			