

令和 6 年 6 月 12 日現在

機関番号：24701

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2017～2023

課題番号：17K07081

研究課題名（和文）視床網様核の構造を基盤とする注意の制御機構の解明

研究課題名（英文）Neural mechanism of attention based on the structure of the thalamic reticular nucleus

研究代表者

木村 晃久（Kimura, Akihisa）

和歌山県立医科大学・医学部・准教授

研究者番号：20225022

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,000,000円

研究成果の概要（和文）：視床網様核は、視床核に抑制投射し視床の感覚情報処理を修飾、注意や知覚を制御すると考えられる。当該研究では、単一細胞の活動を調べ、これまで特定種の感覚情報処理にその機能が特化すると考えられていた1次感覚視床核で、異種感覚が干渉することを示した。これに関連して、視床網様核での聴覚情報処理の空間、時間構造を調べ、感覚入力がどのように視床網様核で干渉するか明らかにし、異種感覚入力が視床網様核を介して1次感覚視床核で干渉する神経機構の存在を示唆した。更に、大脳皮質前頭前野の活性化が視床網様核細胞の感覚反応に影響することを示し、高次脳機能が視床網様核を介して視床の感覚情報処理を制御する可能性を示唆した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

研究結果は、1) 視床核と大脳皮質領域から興奮性入力を受け、視床の感覚情報処理を抑制制御する視床網様核が、視床における異種感覚の情報統合に深く関与すること、2) 高次脳機能（大脳皮質前頭前野）が視床網様核を介して視床の感覚情報処理を制御し得ることを示す。これらは、外部（環境）からの様々な感覚情報と脳内の高次脳機能出力（意図など）が視床網様核で接合し、視床、及び、視床と大脳皮質が構成するループ回路における感覚情報処理に作用、注意や知覚を制御する神経機構が存在することを示唆する。この制御機構は、意識の神経基盤を構成し、その機能不全が、精神神経疾患において認める注意や知覚の障害に深く関与すると考える。

研究成果の概要（英文）：Thalamic reticular nucleus, which modulates thalamic sensory processing through its inhibitory projections to thalamic nuclei, is considered to regulate attention and perception. In the present study, examination of single cell activities revealed cross-modal sensory interactions in the first-order sensory thalamic nuclei that are considered to subserve uni-modal sensory processing. Along with this finding, examination of spatio-temporal structures of auditory processing in the thalamic reticular nucleus clarified how sensory inputs interact in the thalamic reticular nucleus and suggested the existence of neural organization that implements cross-modal sensory interactions in the first-order sensory thalamic nuclei through the thalamic reticular nucleus. Further, it was indicated that activation of the prefrontal cortex affects sensory responses of thalamic reticular nucleus cells. Higher brain functions could regulate thalamic sensory processing through the thalamic reticular nucleus.

研究分野：神経科学

キーワード：視床網様核 聴覚 視覚 体性感覚 感覚統合 視床核 大脳皮質前頭前野 注意

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

視床網様核(Thalamic reticular nucleus、TRN)は GABA (抑制) 細胞で構成され、視床核と大脳皮質領域から興奮性入力を受け、視床核に抑制投射し、視床核細胞の活動、及び、視床と大脳皮質間の連絡性を修飾して、注意や知覚を構成する感覚情報処理を制御する。研究開始時点までの研究で (European Journal of Neuroscience 39 (2014) 1405-1418、Brain Research 1661 (2017) 49-66) 特定種(ラット)の感覚情報処理にその機能が特化するとされた視床網様核の視覚、聴覚、体性感覚の各セクターにおいて、異種感覚情報が相互に干渉することを明らかにした(1)。異種感覚情報が干渉する視床網様核細胞は、特定種(ラット)の感覚情報処理にその機能が特化するとされる1次の感覚視床核(聴覚:内側膝状体腹側核、視覚:外側膝状体背側核、体性感覚:腹側後外側核)に投射し、これらの視床核も、複数種の感覚入力を受ける高次の視床核とともに、異種感覚情報の統合に関与することが示唆された。視床核、視床網様核を含む視床における異種感覚干渉、統合は、特定の感覚種での、あるいは、感覚種を超えて注意や知覚を制御する神経基盤となり得ると考えられた(2)。また、視床網様核は、感覚情報に加え、大脳皮質前頭前野(Prefrontal cortex、PFC)から高次脳機能の出力を感覚視床核に中継し、感覚視床核とともに、注意や知覚を制御する神経機構を構成する可能性がある。この可能性において、報酬の事象に関連した細胞活動を示す高次の感覚視床核と、この視床核に投射する視床網様核が、特異的に高次脳機能の影響を感覚情報処理に付加することを想定した(3)。

(1)について、視床網様核における異なる感覚入力の相互干渉のメカニズム、(2)について、1次の感覚視床核における異種感覚情報の統合の有無、その様態、(3)について、大脳皮質前頭前野の視床網様核細胞の活動に対する影響の有無、その様態を明らかにしたいと考えた。

2. 研究の目的

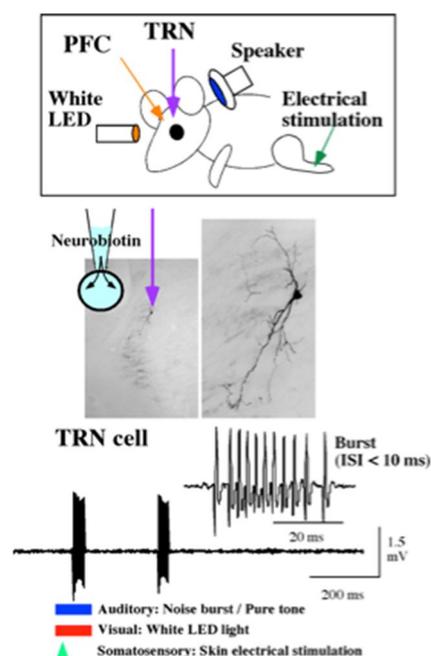
(1) 視床網様核における異なる感覚入力の相互干渉のメカニズムを、単一の視床網様核細胞の活動が、異なる感覚入力でどのように変化するか調べ明らかにする。

(2) 1次の感覚視床核で、異種感覚入力(聴覚視床核-内側膝状体腹側核の細胞に対する体性感覚刺激、視覚視床核-外側膝状体背側核の細胞に対する聴覚刺激、体性感覚-腹側後外側核の細胞に対する聴覚あるいは視覚刺激)が単一の視床核細胞の感覚反応どのように影響するか明らかにする。

(3) 大脳皮質前頭前野(内側部)の活性化が、単一の視床網様核の自発活動及び感覚(聴覚あるいは視覚)反応にどのように影響するか、1次と高次の感覚視床核に投射する視床網様核細胞を区別して明らかにする。

3. 研究の方法

実験は、麻酔したラットで行う。感覚刺激として、聴覚刺激には白色雑音、純音を、視覚刺激には白色 LED 光を、体性感覚刺激には後脚の皮膚の電気刺激を適用する。麻酔の導入後、脳定位装置に動物の頭部を固定し、神経細胞の活動を記録する電極(ガラス電極) 神経組織を刺激する電極(ガラスで絶縁したタングステン電極)を脳内に挿入する外科的処置を行う。細胞近傍記録-染色法で、ガラス電極により単一の視床網様核(研究(1)と(3))あるいは視床核(研究(2))細胞の自発活動および感覚反応(ユニット)を記録し、記録後、ガラス電極内の Neurobiotin を電気泳動により細胞に注入する(右図)。実験終了時、麻酔薬の過量投与による安楽死を誘導して、経心臓的に脳を環流固定し、脳を摘出、脳組織片を作製、ABC (avidin biotin complex) 法により記録した細胞を可視化する。細胞活動は、実験中、モニターし、記録データをコンピュータに保存、オフラインで解析する。可視化した細胞の位置、形態、軸索投射を調べ、細胞活動(強度、感覚反応潜時、バースト活動の特性)と解剖学的事象の関係性を解析する。



(1) 視床網様核における異なる感覚入力の相互干渉のメカニズムについての研究

2種類の異なる感覚刺激を使い異種感覚の干渉を細胞内記録で調べる実験(当初の予定)に代わり、聴覚内で周波数が相違する2つの音の時間差刺激による感覚入力の干渉を細胞近傍記録

-染色技術で調べる実験を施行し、視床網様核の聴覚セクターのトノトピーと、周波数の異なる音入力に干渉する空間-時間構造を解析する。解析結果を一般化して考察し、異種感覚を含む異なる感覚入力が干渉するメカニズムを推定する。

基準音圧 (108 dB) から 0 - 80 dB 減衰した白色雑音と純音 (2 - 36 kHz) の聴覚刺激に対する単一細胞の反応を解析し、特定の減衰音で最も強い反応を誘発する周波数と細胞の位置を調べ、音強度に関連したトノトピーの構成を明らかにする。異なる 2 音 (白色雑音を含む) の時間差 (0 - 800 ms) 刺激に対する単一細胞の反応を解析し、音 (周波数) の違い、時間差、記録細胞の位置に依存して 2 つの異なる入力が干渉する機能構造を明らかにする。

(2) 1 次感覚視床核における異種感覚入力の干渉についての研究

1 聴覚の 1 次 (内側膝状体腹側核-MGV) と高次視床核 (内側膝状体背側-MGD、内側-MGM、膝上核-SG) で白色雑音が誘発する単一細胞の聴覚反応に対する先行して与えた体性感覚刺激 (後脚の皮膚電気刺激) の影響、その影響と音刺激の強度、聴覚-体性感覚刺激の時間差、記録細胞の位置、形態との関連性を解析する。

2 視覚の 1 次視床核 (外側膝状体背側核-DLG) で LED 白色光が誘発する単一細胞の視覚反応に対する先行して与えた聴覚刺激 (白色雑音) の影響、その影響と視覚-聴覚刺激の時間差、細胞の位置、形態 (X、Y、W、介在細胞に分類) との関連性を解析する。

3 体性感覚の 1 次視床核 (腹側後外核-VPL) で後脚の皮膚電気刺激が誘発する単一細胞の体性感覚反応に対する聴覚 (白色雑音と純音) あるいは、視覚刺激 (LED 光) の影響、その影響と音刺激の強度、周波数、光刺激の強度、先行して与えた聴覚あるいは光刺激と体性感覚刺激の時間差、細胞の位置、形態の関連性を解析する。

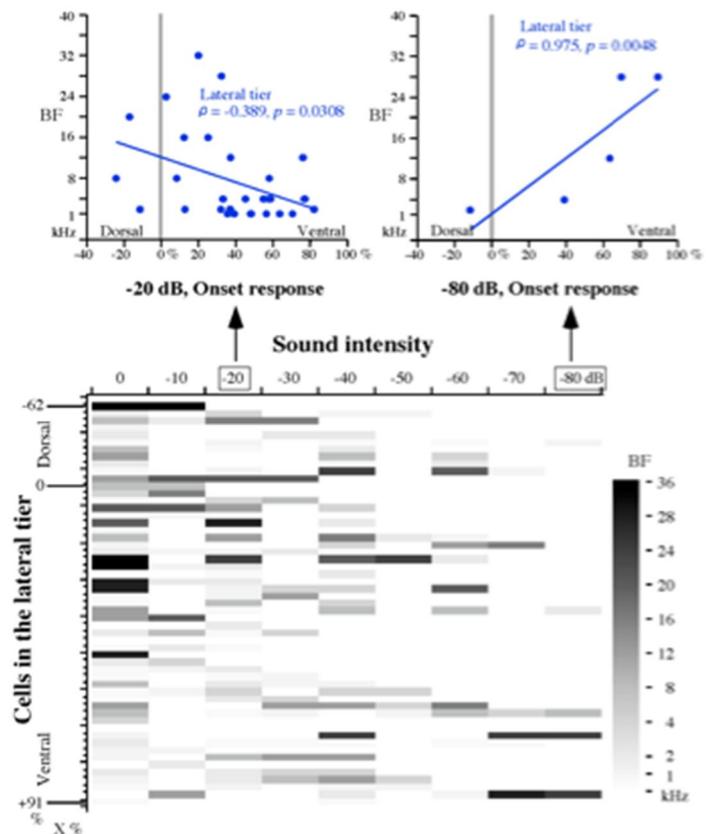
(3) 大脳皮質前頭前野(PFC)の活性化に伴う視床網様核細胞の活動の変化についての研究

大脳皮質前頭前野 (内側部) に刺激電極を挿入し、微小電気刺激 (100 μ A、200 μ s のパルス、5 ms 間隔の 3 パルス) で活性化。単一の視床網様核細胞の聴覚あるいは視覚反応に対する先行して行った大脳皮質前頭前野の活性化の影響、その影響と感覚刺激-大脳皮質活性化の時間差、細胞の位置との関連性を解析する

4. 研究成果

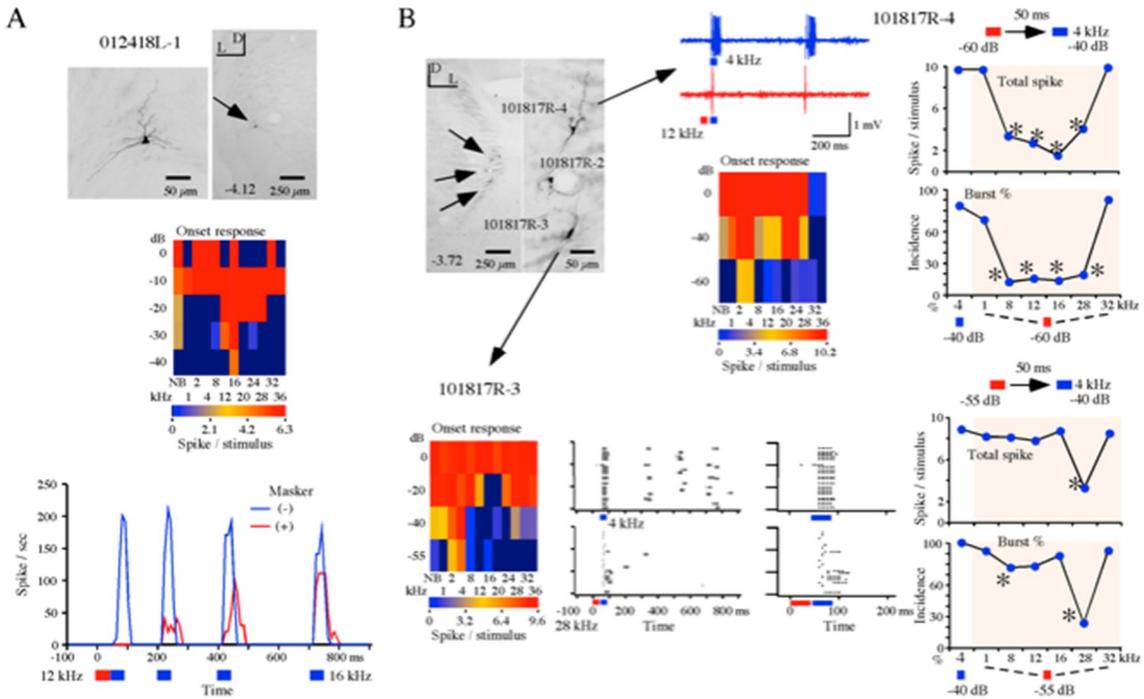
研究 (1)

視床網様核の聴覚セクターには、音の強度に依存して出現する複数のトノトピーが存在することを明らかにした。トノトピーは、視床網様核の外側部に認め、最小から最大音にかけて最適周波数の分布 (トノトピーの方向) が上下軸で反転し (右図)、最小音と最大音でのトノトピーは、それぞれ、大脳皮質 1 次と 2 次聴覚野から視床網様核への投射に認めるトポグラフィーに対応した。大脳皮質 1 次、2 次聴覚野の視床網様核を介する視床の聴覚情報処理の修飾が環境音の大きさに依存して作動し注意、知覚を制御する神経機構の存在が示唆された。更に、空間軸上のトノトピーに加え、異なる周波数の音入力が時間軸上で干渉するトノトピーに類する構造が存在することを明らかにした。2 つの音の時間差刺激で、細胞活動を誘発しない閾値下刺激の先行音は、後続音が誘発する細胞活動 (バースト) を 600 ms までの時間差まで抑制 (一部、促進) し、後続音の誘発する反応を修飾する先行音の周波数は、限定、あるいは、全周波数に及んだ (下図)。聴覚システムで認めた異なる音周波数の干渉、Intra-modal effects と、異種感覚の閾値下の干渉、Cross-modal effects には、抑制が多く、類似することから、同種、異種感覚の閾値下の興奮性入力に伴う、過分極状態で発生する視床網様核細胞のバースト活動、そ



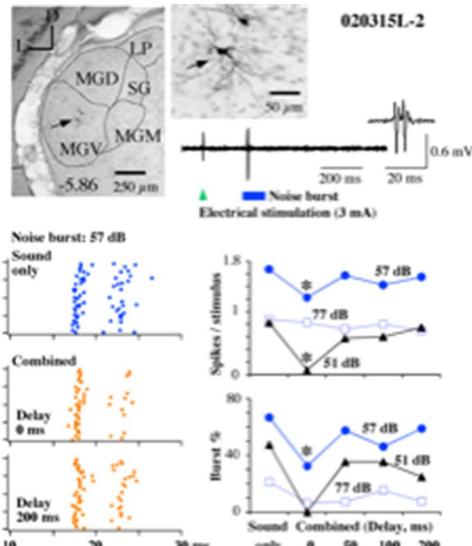
れ、後続音の誘発する反応を修飾する先行音の周波数は、限定、あるいは、全周波数に及んだ (下図)。聴覚システムで認めた異なる音周波数の干渉、Intra-modal effects と、異種感覚の閾値下の干渉、Cross-modal effects には、抑制が多く、類似することから、同種、異種感覚の閾値下の興奮性入力に伴う、過分極状態で発生する視床網様核細胞のバースト活動、そ

して、細胞活動（感覚反応）の抑制が、同種、異種感覚で認める異なる入力との相互作用のメカニズムであることが示唆された。研究結果は、Neuroscience 475 (2021) 10-51 にまとめた。

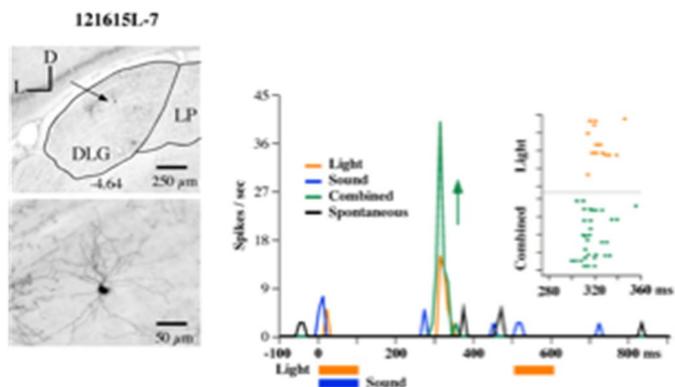


研究 (2)

1 聴覚の1次視床核である内側膝状体腹側核(MGV)の細胞では、音の強度と体性感覚刺激の先行時間に依存して、聴覚反応の強度、バースト活動の発生頻度が減弱(一部、増強)した(右図)。体性感覚刺激は細胞活動を誘発せず、閾値下の体性感覚入力が、特定種(聴覚)情報処理にその機能が特化するとされていた聴覚1次視床核に強い影響を与えることを示し、視床における感覚情報処理の初期段階で異種感覚統合が行われていることを示唆した。体性感覚の影響を受ける細胞は、視床核の尾部に分布し、比較的大きな細胞体を有することから、異種感覚統合に関与する特殊な細胞集団が内側膝状体腹側核に存在することが示唆された。更に、強いバースト活動を示す高次の聴覚視床核細胞の聴覚反応が閾値下の体性感覚入力に劇的に減弱、増強する現象を認めた。扁桃核、大脳基底核に音情報を仲介する高次の聴覚視床核に、体性感覚の影響を強く付加し、情動、運動機能を修飾する神経機構の存在が示唆された。研究結果は、Neuroscience 372 (2018) 161-180 にまとめた。

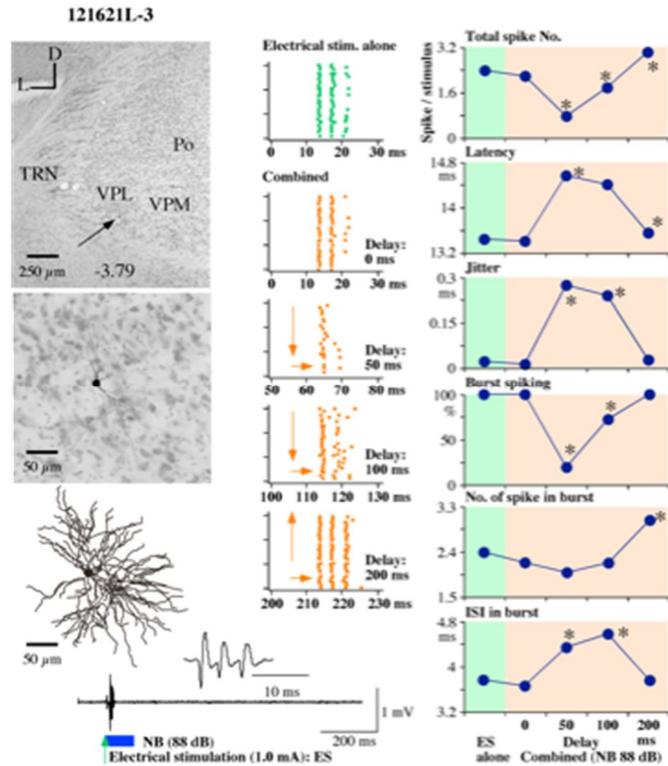


2 視覚の1次視床核である外側膝状体背側核(DLG)の細胞では、細胞活動を誘発しない音刺激で視覚反応の強度、反応を構成するバースト活動の頻度、反応時間、反応時間のバラツキが変化した。音刺激に伴う視覚反応の抑制、促進に加え、新たな細胞活動の誘導を認めた(右図)。変化は、細胞の形態に基づいて分類したX、Y、W細胞と介在細胞の全てにあり、変化を示す細胞は背外核全体に分布した。視覚情報処理にその機能が特化するとされる1



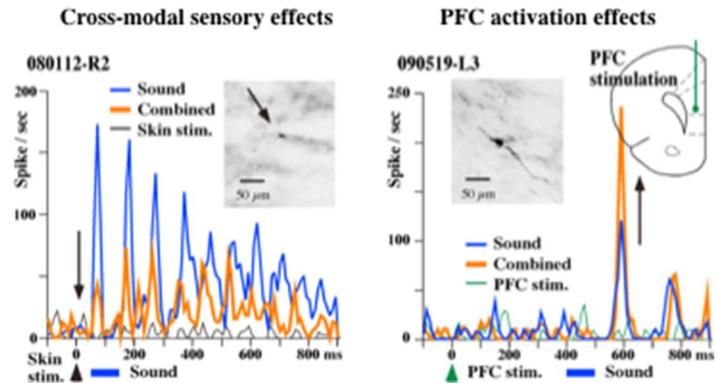
次の視覚視床核の細胞活動を閾値下の聴覚情報が影響する神経機構の存在が示唆された。解剖学的知見から、視床網様核が聴覚の影響を仲介する可能性が示唆される。研究結果は、Journal of Comparative Neurology 528 (2020) 1917-1941 にまとめた。

3 体性感覚の1次視床核である腹側後外側核の細胞では、音あるいは光刺激で後脚の皮膚電気刺激が誘発する体性感覚反応を抑制、あるいは、増強し、反応潜時やバースト活動が変化した。変化の有無、強さは、音、光刺激の先行時間、音の周波数、大きさに依存した(右図)。変化は、細胞体が大きく、視床網様核からの投射の終末領域の形状に似る樹状突起の広がりを持ち、視床核の尾部(聴覚の影響)あるいは腹外側部(視覚の影響)に分布する細胞で認めた。音刺激にのみ反応する1例の細胞を除き、音、光刺激で細胞活動は誘発されず、閾値下で聴覚、視覚が、体性感覚情報処理にその機能が特化されるとされる1次の体性感覚視床核の細胞活動に影響する神経機構の存在が示唆された。研究結果は論文にまとめ、現在、国際専門誌に投稿中である。



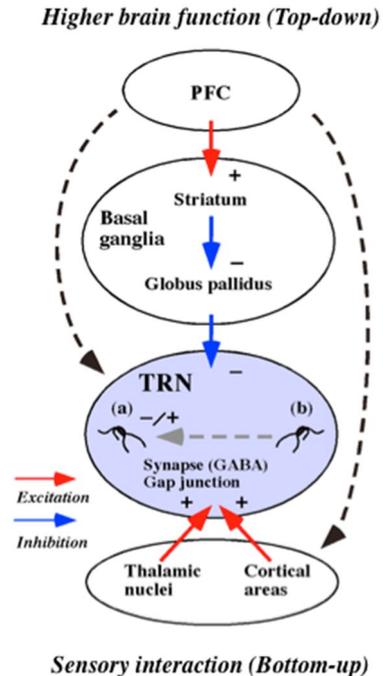
研究(3)

微小電気刺激による大脳皮質前頭前野内側部の活性化は、聴覚あるいは視覚刺激に反応する視床網様核細胞に細胞活動を誘発しないが、94%の細胞で、感覚反応の強度、潜時、バースト活動の変化を誘導した。変化を認めた視床網様核細胞は、1次、あるいは、高次の聴覚、視覚の視床核に投射した。視床網様核細胞での異種感覚入力



の相互作用に比べ、大脳皮質前頭前野の活性化の作用には、比較的、感覚反応の増強を多く認め(右上図)、Bottom-upの種々の感覚情報とTop-downの高次脳機能の出力が、視床網様核で協調あるいは競合、視床網様核を介して視床および視床-大脳皮質のループ回路の感覚情報処理を修飾、注意や知覚を制御する神経機構の存在が示唆された(右下図)。大脳皮質前頭前野の活性化の作用は、1次、あるいは、高次視床核に投射する細胞に認め、当初想定した高次脳機能が視床網様核を介し高次視床核へ特異的な影響を及ぼす可能性は否定された。研究結果は、European Journal of Neuroscience 58 (2023) 2469-2503 にまとめた。

以上の研究結果は、特定の感覚種の情報処理にその機能が特化すると考えられていた聴覚、視覚、体性感覚の1次視床核の感覚情報処理が、いずれも、他の感覚の影響を受けることを示す。当該研究を含むこれまでの研究から、視床網様核で異種(あるいは、同種)感覚入力相互に干渉し、感覚種にかかわらず統合された(あるいは、競合する)感覚が、視床核に抑制投射する視床網様核を介して、視床核の細胞活動(感覚情報処理)に影響することが示唆される。更に、視床網様核は、大脳皮質前頭前野から高次脳機能の出力を受け、脳内活動を外部(環境)からの感覚情報と接合し、1次、高次の感覚視床核とともに、注意と知覚を制御する神経機構を構成すると考える。



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 4件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Kimura Akihisa	4. 巻 58
2. 論文標題 Alterations of sensory cell activity in the thalamic reticular nucleus by prefrontal cortex activation in anesthetized rats	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 European Journal of Neuroscience	6. 最初と最後の頁 2469-2503
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/ejn.16051	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 木村晃久	4. 巻 53
2. 論文標題 視床網様核の聴覚セクターの構造と機能	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 日本音響学会聴覚研究会資料	6. 最初と最後の頁 151-156
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 木村晃久	4. 巻 475
2. 論文標題 Sound intensity-dependent multiple tonotopic organizations and complex sub-threshold alterations of auditory response across sound frequencies in the thalamic reticular nucleus	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Neuroscience	6. 最初と最後の頁 10-51
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.neuroscience.2021.08.027	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 Kimura Akihisa	4. 巻 528
2. 論文標題 Cross modal modulation of cell activity by sound in first order visual thalamic nucleus	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	6. 最初と最後の頁 1917-1941
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/cne.24865	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 木村晃久、井辺弘樹	4. 巻 49
2. 論文標題 大脳皮質前頭前野の活性化による視床網様核細胞の音反応の変化	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本音響学会聴覚研究会資料	6. 最初と最後の頁 137-142
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 木村晃久、井辺弘樹	4. 巻 48
2. 論文標題 2音時間差刺激による視床網様核細胞の音反応の変化	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 日本音響学会聴覚研究会資料	6. 最初と最後の頁 261-266
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 Kimura Akihisa, Imbe Hiroki	4. 巻 372
2. 論文標題 Robust Subthreshold Cross-modal Modulation of Auditory Response by Cutaneous Electrical Stimulation in First- and Higher-order Auditory Thalamic Nuclei	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Neuroscience	6. 最初と最後の頁 161 ~ 180
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.neuroscience.2017.12.051	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 木村晃久、井辺弘樹	4. 巻 47
2. 論文標題 音刺激による1次視床核細胞の視覚反応の変化	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 日本音響学会聴覚研究会資料	6. 最初と最後の頁 213-218
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 -

〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 木村晃久
2. 発表標題 視床網様核を介する感覚入力の干渉と高次脳機能出力による感覚情報処理の制御
3. 学会等名 2023年度生理学研究所研究会 多次元脳形態研究会（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 木村晃久
2. 発表標題 一次視床核における異種感覚間の干渉
3. 学会等名 第46回日本神経科学大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 木村晃久
2. 発表標題 視床網様核の聴覚セクターの構造と機能
3. 学会等名 日本音響学会聴覚研究会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 木村晃久
2. 発表標題 大脳皮質前頭前野の活性化による視床網様核感覚細胞の活動の多様な変化
3. 学会等名 第100回日本生理学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 体性感覚一次視床核の聴覚と視覚刺激に対する感受性
3. 学会等名 第45回日本神経科学大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 聴覚視床網様核のトノトピーと時間構造
3. 学会等名 第44回日本神経科学大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 視床網様核での大脳皮質前頭前野の活性化による感覚反応の変化
3. 学会等名 第43回日本神経科学大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 大脳皮質前頭前野の活性化による視床網様核細胞の音反応の変化
3. 学会等名 日本音響学会聴覚研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 視床網様核における異なる周波数の音入力への干渉
3. 学会等名 第42回日本神経科学大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 2音時間差刺激による視床網様核細胞の音反応の変化
3. 学会等名 日本音響学会聴覚研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 2音時間差刺激による視床網様核細胞の音反応の変化
3. 学会等名 第111回日本生理学会近畿生理学談話会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 視床網様核における異種感覚の干渉：異種感覚間の注意と知覚の相互修飾に関与し得る神経基盤
3. 学会等名 第95回日本生理学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 音刺激による1次視床核細胞の視覚反応の変化
3. 学会等名 日本音響学会聴覚研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 音は視覚の一次視床核の細胞活動を修飾する
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 木村晃久、井辺弘樹
2. 発表標題 外側膝状体(1次視床核)の視覚反応は音刺激で変化する
3. 学会等名 第110回日本生理学会近畿生理学談話会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 木村晃久 編集：富田昌夫 竹中弘行 玉垣 勉	4. 発行年 2018年
2. 出版社 三輪書店	5. 総ページ数 428
3. 書名 臨床動作分析 PT・OTの実践に役立つ理論と技術	

〔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
---------	---------