

令和 5 年 6 月 15 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2022

課題番号：17K07530

研究課題名(和文) 基部被子植物アンボレラの花と生殖器官の発生学的研究

研究課題名(英文) A developmental study of flowers and reproductive structures of the basal angiosperm *Amborella*

研究代表者

戸部 博 (Tobe, Hiroshi)

京都大学・理学研究科・名誉教授

研究者番号：60089604

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：アンボレラは、被子植物進化の最基部に位置し、他の全ての被子植物の姉妹群である。その系統的位置に照らして、花の雌雄性や発生を調べた。その結果、アンボレラの花はもともと両性花であったこと、雌雄性により失われる繁殖効率を両媒や開花期間を長くすることで補っていると考えられた。また、雌性配偶体の構造を再研究した。その結果、9細胞10核であることを確認した。造卵器は1卵細胞と4個の助細胞の5細胞からなっていた。この構造は、裸子植物の基部植物であるソテツやイチヨウの造卵器を同じであり、これにより、裸子植物とつながるミッシング・リンクを捉ええた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

研究課題にあるアンボレラは他の全ての被子植物の姉妹群であり、その種がもつ特徴は被子植物全体の原始形質である可能性がある。この研究によって、花の構造については種に固有の派生形質であること、雌性配偶体は裸子植物と共通する造卵器をもっていることを発見した。後者は、これまで見つかっていない裸子植物とのミッシング・リンクの発見であり、種子植物の進化の理解に向けて重要な貢献ができた。

研究成果の概要(英文)： *Amborella trichopoda* Bail., a sister group to all other angiosperms, was investigated with respect to the significance of its dioecy and the development of a unique cup-shaped structure of staminal flowers. Results showed that *A. trichopoda* originally had bisexual flowers, and that a centripetal differentiation of stamens prolongs a period of anthesis, compensating a loss of reproductive efficiency due to dioecy. The cup-shaped receptacle of staminate flowers is likely to protect developing stamens. A reinvestigation of female gametophyte structure revealed that it comprises 10 nuclei in nine cells. Its archegonium consists of one egg cell and four synergids as in cycads and Ginkgo of gymnosperms.

研究分野：植物系統分類学

キーワード：アンボレラ 基部被子植物 進化 花 雌性配偶体 造卵器 雌雄異株

1. 研究開始当初の背景

20世紀の終わりは植物分類学にとって大きな節目のときであった。米国ミズーリ州セントルイスで開催された第16回国際植物会議において、また同年に発表された複数の論文によって、ニューカレドニア固有種 *Amborella trichopoda* Baill. (以下アンボレラと呼ぶ) が、残り全ての被子植物の姉妹群であると発表された(図1)(Graham and Olmstead 1999, 2000, Mathews and Donoghue 1999, Qiu et al. 1999, 2000, Soltis et al. 1999, 2000)。その後、その真偽について多数の研究が行われたが、より多くの遺伝子を解析した最近の研究によって、アンボレラが残り全ての被子植物の姉妹群であることが確かめられている(Simmons 2017, Poncet et al. 2019)。

現在、新しい植物分類システム(APGIV 2016)では、アンボレラはアンボレラ科(アンボレラ目)の唯一の種である。上述したようなこの種の進化的位置が明らかになると、アンボレラには被子植物の原始形質(祖先形質)が残されている可能性がある」と期待された。

1999年以降、アンボレラの形態や遺伝子やゲノムなどに着目した論文が、2000年以降だけでも100編を下らない。花の形態や構造についてもよく研究されている(Endress and Igersheim 2000, Endress 2001, Posluszny and Tomlinson 2003, Buzgo et al. 2004, Anger et al. 2017)。アンボレラは雌雄異株で、雄花も雌花も花は小さく直径4~6mm程度で目立たない(図2)。雄花は、子房周位の傾向を示し、すなわち中央が凹んだ花托をもち、雄しべは無数、最大19本をもちている。また、雌花は、僅かに凹んだ花托の縁に、1~2本の仮雄しべ、基部で僅かに合着する6~8枚の花被片をもち、4~5枚の心皮をもちている。

アンボレラが被子植物の最基部に位置することから、雌雄異株であることや、小さな雌雄の花の特徴が、果たして被子植物の原始形質なのか、あるいは固有派生形質なのか、それを理解することが被子植物の進化にとって最も重要な課題となった。この研究課題に取り組むにあたって、幾つかの予備的観察結果があった。1つは、雄株の雄花に稀に雌しべが見つかる、つまり両性花が見つかること。もう1つは、雄花では、発生初期に花托頂部がカップ状に変化し、その後に発生する雄しべが、外側の雄しべでは内側の雄しべに比べ花粉の発生段階が大きく進んでいるという事実であった。

また、アンボレラの雌性配偶体の構造について、私が多くの被子植物に知られる7細胞8核(造卵器は3細胞)であること(発表したこと)がある(Tobe et al. 2000)。しかしそれから間もなくアンボレラの雌性配偶体は8細胞9核(造卵器は4細胞)であると発表された(Friedman 2006)。この場合、造卵器は1卵細胞と3助細胞から成っているという。しかも、その発生過程は、珠孔側に3つの核が配置し、そのうち1つの核が1個の卵核と1個の助細胞の核に分裂したという。それに対して、私自身の再研究によって、実は造卵器は1卵細胞と4個の助細胞ではないかと考えられるデータを得ている。これが正しいならば、造卵器が1卵細胞と4つの腹溝細胞からなるソテツやイチョウ(ともに裸子植物のなかで基部に位置する)と一致することになる。これまで裸子植物と被子植物をつなぐ形質が無かったが、これによって両者をつなぐミッシング・リンクが得られることになる。

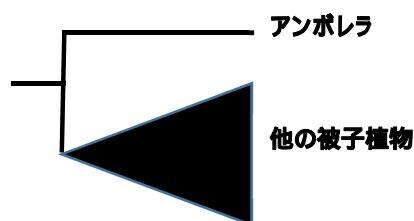


図1 被子植物の系統樹。



図2 アンボレラ。A 開花期の雌の木。B 雄花。C 雌花

2. 研究の目的

本研究の目的は以下の3つである。

- (1) アンボレラの雌雄異株は原始形質か派生形質が明らかにする。
- (2) 花、特に雄花では、発生初期に花托頂部がカップ状に変化し、内外の雄しべ間で花粉の発生段階が大きく異なる。こうした花の構造や発生が原始形質か派生形質か検討する。
- (3) 雌性配偶体の核数と細胞数を明らかにし、裸子植物とのミッシング・リンクを追跡する。

3. 研究の方法

それぞれの研究目的に応じて、以下の方法により研究を行った。

- (1) 京都大学理学研究科附属植物園と東京大学理学系研究科附属植物園で栽培中のアンボレラの雄株における両性花の出現を確認する。併せて、関連する文献のレビューを行い、雌雄株や両全性の株の頻度を踏まえ、アンボレラの雌雄異株が原始形質かどうか、進化上の意味を検討する。
- (2) 雄花の発生を樹脂(テクノビット 3010)切片により追跡する。それにより、花托がカップ状に変化する時期、内外の雄しべ間で花粉の発生段階がどれくらいずれるかという明らかにする。また、そのことによって1花あたりの開花時間を伸ばしていることを確認するため、1つの花の開花時間(日数)を調べる。各花にタグをつけて毎日同花を写真撮影する他、動画撮影により開花期間を確かめる。
- (3) 雌性配偶体の発生と構造を知るために、雌花を採集、固定し、それらを樹脂に包埋したのち、雌しべの連続切片をつくる。雌性配偶体、特に造卵器の連続切片の顕微鏡観察を行い、核数、細胞数を確かめる。

4. 研究成果

(1) アンボレラの進化と雌雄異株

通常雄花には8~19本の雄しべが見られるのみで雌しべ(心皮)は痕跡すら無い。しかし、京都大学理学研究科附属植物園内の温室には20年間ほど栽培を続けてきた雄株のごく一部の雄花では、中央に1~4個の雌しべが見られることがあった。その雌しべは通常の雌しべに比べ、小型で発生発育不全のものがほとんどであった。同様のことが、東京大学理学系附属植物園においても観察された(図3)。一方、野生でも栽培した雌株でも、雌花には必ず1~3本の雄しべが観察された。しかし、これらの雄しべには正常な花粉はつくられないことが確かめた。従って、雌花の雄しべは、外見は雄しべであるが雄しべとして機能しない仮雄しべである。

一方、Anger et al. (2017) は、2014年と2015年にニューカレドニアで生育地と生育地外で栽培した各300株(雄株と雌株はそれぞれ150株以上)の雄株と雌株の頻度を比較している。その結果、生育域外では雄株:雌株=0.98:1であったのに対して、生息地では雄株:雌株=1.42:1であった。つまり、野生では雌株は3割が失われていることを示している。更に、それらの株における完全雄性株、完全雌性株、雄性両性異株、雌性両性異株の頻度を調べている。それによれば、生育域外栽培株でも、生育域の野生株でも、一部の雄株において、雄花のほかに両性花がつくられている。生育域外栽培株では、1年目は155雄株中33株において、2年目は150雄株中11株において、生育域では95雄株中2株において、それぞれ両性花が観察されている。両性花をつけた株と言ってもさまざまで、数個の雄花に1心皮だけ生じたものから50%の花が両性花(最大6心皮をつける)を生じるものまでである。また2年間継続して同じ株を観察すると、3株では性転換が見られ、1株では雄から雌へ、2株で雌から雄への転換が起こっていた。同様の性転換はBuzgo et al. (2004)でも報告されている。これらの事実から、アンボレラの雌雄性は不安定で変わり易いことが分かる。

被子植物全体をみたとき、アンボレラの自生地ニューカレドニアでは雌雄異株の種の割合が非常に高い。世界全体では雌雄異株の種はば5~6%に過ぎない(Renner 2014)が、ニューカレドニアに限れば21%に達する(Schlessman et al. 2014)。しかもニューカレドニアの雌雄異株640種のうち固有種が567種で、実に89%に及ぶ。その中にアンボレラも含まれている。Schlessman et al. (2014)は、それらの雌雄異株の種は、ニューカレドニアにおいて両全性から雌雄異株になったのではなく、入植者(colonists)として到達したときにはすでに雌雄異株であり、それから派生したと考えている。雌雄異株は、必然的に外交



図3 雄株に稀に見られる開花中のアンボレラの両性花を上から見た写真。中央に4個の雌しべ(心皮)がある。

配（他家生殖）を必要とし、それにより遺伝的多様性が得られるという利点がある。その反面、半数（以上？）の個体（つまり雄株）は種子をつくらないため種子の生産力を落とすという欠点もある。

最近、被子植物の雌雄異株は生態的特徴とも深い相関性があることが明らかにされている。Vary et al. (2011) が、雌雄異株の種の頻度が高いマダガスカル熱帯沿岸林において、両全性の 1,030 種、雌雄異株の 276 種、雌雄同株の 137 種、合計 1,443 種について、それぞれの生態的特徴を調べている。その結果、雌雄異株の種は、特に両全性の種と比較したとき、小型の花、木本性、液果と強い相関性が示すことが明らかになった。その他にも、被子植物では雌雄異株の種のうち約 31.6% が風媒で、それ以外の種では 5.5-6.4% が風媒であるのと対照的である (Renner 2014)。アンボレラでは両媒（風媒と虫媒）である (Thien et al. 2003)。小型の花は形態的な雌雄差が目立たず、ジェネラリストによって雄花も雌花もどちらも訪花されやすい。虫媒の場合、小さなアンボレラの花に対して、長さで 1 ミリから 7 センチまで、大きさの異なるさまざまな昆虫がジェネラリストとして訪花し、送粉することが確かめられており、報酬は花粉である。その際、アンボレラの雌花は匂いも出さず報酬（花粉）をもたない。Thien et al. (2003) は、雌花がもっている 1~3 本の仮雄しべは雄花の雄しべ（報酬源）の擬態として働き、送粉者を誘引しているのではないかと考えている。また Réjou-Méchain and Cheptou (2015) によれば、若い遷移段階にある熱帯林では雌雄異株の種が高い頻度で見られる。

以上のことから、雌雄異株として知られてきたアンボレラの花は、雄花も雌花も小型でほぼ同じ直径 4~5 ミリの大きさをもち、稀に雄の個体に両性花が現れ（雄性両性異株）、雄から雌へ、あるいはその逆へと性転換も起こるなど、不安定な性発現が見られる。これらのことは、祖先が両性花をもっていたことを示している。現在のアンボレラは雌雄異株によって種子生産力を落とし、さらに野生では雄個体に比べ雌個体を 30% 以上失っているものの、送粉は両媒（風媒と虫媒）であるなど、繁殖手段を強化しているように見える。

また、ニューカレドニアにおけるアンボレラの生育適地は氷河期最盛期に一度大きく縮小している。現在は種内遺伝的多様性を保ちながら拡大している (Poncet et al. 2013, Tournebize et al. 2017)。一般に雌雄異株の種が若い遷移段階の熱帯林に多いこと、アンボレラの虫媒がジェネラリストによること、化石が見つからないこと、雌花に虫食いをつくるユスリカの古い化石記録が中新世に留まる (Thien et al. 2003) などのことから、種としてのアンボレラの歴史は浅いのではないかと考えられた (戸部 2021)。

(2) アンボレラの花に見られる雄しべの求心的分化とその意味

花、特に雄花では、発生初期に円錐状の花托頂部がカップ状に変化し、内外の雄しべ間で花粉の発生段階が大きく異なる。こうした花の構造や発生が原始形質か検討するために、花の発生を観察した。その結果、雄花では、まだ個々の雄しべの原基が未分化のときには、茎頂はドーム型をしている。しかし、最初の雄しべの原基が発生し始める前後に花托が凹み始める。この傾向はその後も続き、開花少し前の雄花では、雄花の高さのおよそ下半分がコップ部分に達する (図 4)。

この研究によって、雄しべが求心(頂)的分化を示すことが初めて明らかにされた。外側、すなわち初期に発生した雄しべでは若い花粉ができているのに対して、中央、すなわち遅れて発生した雄しべではまだ花粉母細胞のまま未だ減数分裂前である。ただし、雌花では発生とともに花托がコップ状に変化する傾向は雄花ほど顕著ではない。

雄花に見られる雄しべの求心的分化は、開花した花における葯の裂開にも時間差を生じる。事実、雄花が開花すると、外側の雄しべでは裂開した葯から花粉が放出しているのに対して、内側の雄しべでは葯が未だ裂開していないため、花粉も放出されていない (図 5)。

雄花の頂部がカップ状に変化し、内外の雄しべ間で花粉の発生段階が大きく異なるのは、それによって長い送粉期間を確保するためではないかと考えて、各花の開花期間を調べた。すなわち、8~19 本の雄しべのうち、外側の雄しべが花粉を飛ばし始めてから、内側の雄しべが花粉を飛ばし終えるまでの期間を開花期間として、撮影した写真を基に集計した。その結果、2019 年 12 月 12~29 日に観察した 38 花の開花期間は平均 5.2 日、2020 年 1 月 6~19 日に観察した 30 花の開花期間は平均 7.0 日であり、両者を合わせた平均開花期間は 5.4 日となった。また、雌花の開花期間を推定するのは難しい

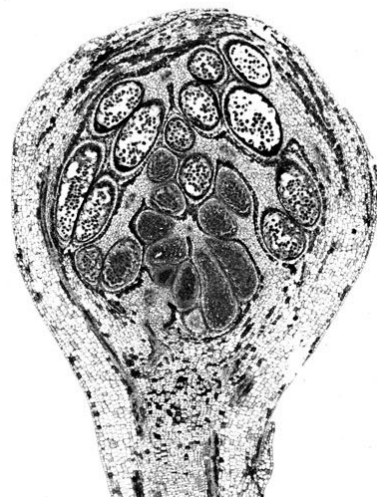


図 4 開花前のアンボレラの雄花の縦断切片

が、30 花について柱頭が開いてから表面が褐色に変化するまでの期間を開花期間として調べた結果 15.5 日となった。

アンボレラは雌雄異株としての結実力の不利を、雄花と雌花の開花期間を延ばすことで、繁殖力を確保していると考えられた。また、雌しべ（心皮）の数が 4 ~ 5 個と少ない雌花に比べて、雄しべが 8 ~ 19 本と多い雄花ではカップ状の花托への変化が顕著であった。しかも、外側の雄しべの発生が早く、内側の雄しべの発生が遅いことから、カップ状の構造は開花までの長い期間発生する雄しべを保護する構造と考えられる。この特徴は、被子植物の原始形質というよりも、むしろアンボレラの固有派生形質と考えられた。

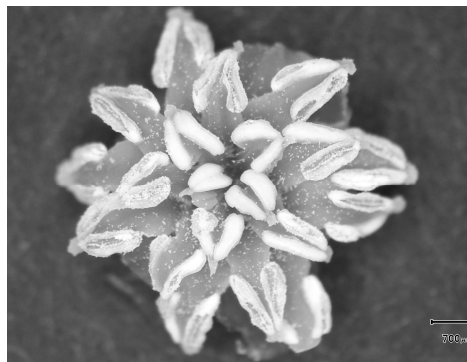


図5 開花中のアンボレラの雄花。外側の雄しべでは葯が裂開しているが、内側の雄しべでは葯は未だ裂開していない。

(3) アンボレラの雌性配偶体

開花前の雌花には、各花当たり 4 ~ 5 (6) 個の雌しべ（心皮）がつくられ、各雌しべには 1 個の胚珠がつくられる。その中に形成される雌性配偶体の構造を調べるために、合計 50 花から採取した 86 の雌しべについて、樹脂による連続切片を作成し観察した。

その結果、雌性配偶体が 9 細胞 10 核、すなわち、その造卵器が 4 助細胞をもつことを確認できた。この結果は、2006 年に W.E. Friedman が発表したアンボレラの雌性配偶体が 8 細胞 9 核から成り、そのうち助細胞は 3 細胞であるという観察結果を否定することになった。もともと、Friedman の観察結果には、多くの被子植物に見られる 7 細胞 8 核の雌性配偶体において従来知られてきていた造卵器のでき方と矛盾する点があった。すなわち、Friedman によれば、一旦 8 核の雌性配偶体ができのち、造卵器（珠孔）側の 1 核が更に分裂して 1 助細胞の核と 1 卵核になるというものであった。その結果、他の 2 つの助細胞の核とともに、併せて 3 つの助細胞になるという。しかし、他の被子植物では助細胞の核と卵核が同じ核から由来することはなく、卵核は極核と姉妹核である。両者はのちにそれぞれ精核と受精することから合理的な核の発生様式である。私の観察では、助細胞は 4 つあり、もとは 2 つの（助）細胞の核がそれぞれ分裂して合計 4 核になったと考えられるものであった。

このようにアンボレラに見られる造卵器（1 卵細胞 + 4 助細胞）は、他の被子植物には記録がなく、固有の特徴である。その一方、裸子植物の基部植物であるイチョウやソテツに見られる造卵器（1 卵細胞 + 4 腹溝細胞）と構造的に一致している。被子植物は絶滅した裸子植物から派生してきたという考えが一般的である。両者をつなぐ形質としてグネツム類にみられる茎頂や道管などが考えられてきたが、それらは全て平行進化である。しかし、アンボレラの雌性配偶体、すなわち造卵器は裸子植物と被子植物をつなぐミッシング・リンクであると言える。

引用文献の主なもの

- Anger, N., B. Fogliani, C. P. Scutt and G. Gâteblé. 2017. Dioecy in *Amborella trichopoda*: evidence for genetically based sex determination and its consequences for inferences of the breeding system in early angiosperms. *Ann. Bot.* 119: 591–597.
- Friedman, W.E. 2006. Embryological evidence for developmental lability during early Angiosperm evolution. *Nature* 441: 337–340.
- Poncet, V., P. Birnbaum, V. Burtet-Sarramegna, A. de Kochko, B. Fogliani, G. Gâteblé, S. Isnard, T. Jaffré, D. Job, F. Munoz, J. Munzinger, C. P. Scutt, R. Tournebize, S. Trueba and Y. Pilloin. 2019. *Amborella* — bearing witness to the past. *Ann. Plant Rev.* 2: 1–41.
- Renner, S. S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *Amer. J. Bot.* 101: 1588–1596.
- Schlessman, M. A., L. B. Vary, J. Munzinger and P. P. Lowry II. 2014. Incidence, correlates, and origins of dioecy in the island flora of New Caledonia. *Int. J. Plant Sci.* 175: 271–286.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10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 Oginuma K, Tobe H.	4. 巻 86
2. 論文標題 Karyomorphology and Chromosome Evolution in Nyssaceae (Cornales)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cytologia	6. 最初と最後の頁 29-34
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1508/cytologia.86.29	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 Iwashina T, Tobe H, Nakane T, Mizuno T, Jaffre; T	4. 巻 17
2. 論文標題 Flavonoids and Phenolic Compounds From the Parasitic Gymnosperm Parasitaxus usta Endemic to New Caledonia	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Natural Product Communications	6. 最初と最後の頁 1-6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1177/1934578X211069706	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 戸部 博	4. 巻 69
2. 論文標題 アンボレラの花と雌雄性と進化	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 植物地理分類研究	6. 最初と最後の頁 39-50
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/chiribunrui.0691-09	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 Oginuma K, Lum SYK, Tobe H	4. 巻 85
2. 論文標題 Karyomorphology and its evolution in Dipterocarpaceae (Malvales).	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cytologia	6. 最初と最後の頁 141-149
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1508/cytologia.85.141	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 Oginuma K, Tobe H	4. 巻 85
2. 論文標題 Karyomorphology and chromosome evolution in Nyssaceae (Cornales).	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cytologia	6. 最初と最後の頁 29-34
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1508/cytologia.86.29	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 戸部 博	4. 巻 67
2. 論文標題 被子植物分類群の花と生殖器官の特徴と進化の研究	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 植物分類・地理	6. 最初と最後の頁 89-115
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/chiribunrui.0672-01	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 Noda H, J Yamashita, S Fuse, R Pooma, M Poopath, H Tobe, MN Tamura	4. 巻 71
2. 論文標題 A large-scale phylogenetic analysis of Dioscorea (Dioscoreaceae), with reference to character evolution and infrageneric classification	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxnomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 103-128
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.201923	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 Noda H, J Yamashita, S Fuse, R Pooma, M Poopath, H Tobe, MN Tamura	4. 巻 71
2. 論文標題 A Revised Infrageneric Classification for Old World Species of the Genus Dioscorea (Dioscoreaceae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxnomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 103-128
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.202003	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 Oginuma K, SYK Lum, H Tobe	4. 巻 85
2. 論文標題 Karyomorphology and its evolution in Dipterocarpaceae (Malvales)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cytologia	6. 最初と最後の頁 1-9
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 Hiroshi Tobe, Yu-Ling Huang, Tomoki Kadokawa, Minoru N. Tamura	4. 巻 131
2. 論文標題 Floral structure and development in Nartheciaceae (Dioscoreales), with special reference to ovary position and septal nectaries	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 411-428
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-018-1026-9	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

〔学会発表〕 計1件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 戸部 博
2. 発表標題 現生被子植物の最基部にあるアンボレラという植物
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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