

令和 4 年 5 月 30 日現在

機関番号：12601

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化(B））

研究期間：2018～2021

課題番号：18KK0170

研究課題名（和文）植物の水利用効率：スクリーニングのための可視化技術の開発とその利用

研究課題名（英文）Screening mutant lines showing enhanced water use efficiencies with a newly developed system for its visualization

研究代表者

矢守 航（Yamori, Wataru）

東京大学・大学院農学生命科学研究科（農学部）・准教授

研究者番号：90638363

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,900,000円

研究成果の概要（和文）：灌漑水を節減した条件下で、生産性を維持・向上する節水型農業が求められており、植物の水利用効率の向上に関する研究は必須である。本研究課題では、節水条件において高い生産性を示す植物の創成を目指し、基盤研究を行った。クロロフィル蛍光パラメータと葉温の画像を同時計測するシステムを開発し、水利用効率の形質計測と遺伝子のスクリーニングに適用できることを明らかにした。また、植物の水利用効率の遺伝的改良に向けた基盤研究を行った結果、灌漑水の節減条件下における物質生産能力の強化に有効な因子を複数見出すことができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

灌漑水を節減した条件下で、生産性を維持・向上する節水型農業が求められており、植物の水利用効率の向上に関する研究は必須である。本研究課題では、植物の水利用効率の可視化装置のプロトタイプを開発することができた。これによって、今後、植物の水利用効率の決定機構の解明と同時に、灌漑水の節減条件において高い物質生産能力を有する植物の創出を目指すことが可能となった。投入資源を節減しながら優れた生産性を維持し、かつ環境と調和した農業を目指していくことは、途上国における生産性改善に寄与するとともに、作物栽培の低コスト化や節水農業が推進されているわが国においても重要な方向といえる。

研究成果の概要（英文）：Research on improving the water use efficiency of plants is essential. In this research project, basic research was conducted to create plants that show high productivity under water-saving conditions. By combining chlorophyll fluorescence and thermography, we succeeded to construct a prototype of a visualization device for plant water use efficiency, which can simultaneously evaluate photosynthetic rate and transpiration rate. In addition, basic research for genetic improvement of water use efficiency in plants led to the discovery of several factors effective in enhancing plant productivity under water-saving conditions.

研究分野：植物生理学、作物学、施設園芸学

キーワード：光合成 水利用効率 可視化 クロロフィル蛍光 環境応答 乾燥ストレス

### 1. 研究開始当初の背景

世界人口の増加によって、2050年には現在の1.6倍以上の食料増産が必要になると予測されており、農作物の安定的かつ持続的な生産向上が急務である。また、毎年、世界各地で発生している干ばつは農作物の成長や収量に大きく影響を及ぼしていることもあり、今後は作物生産に利用できる水の確保が困難になる事態が予想され、より少量の灌漑用水を活用した食料供給が急務となる。さらに、温暖化や乾燥化が進行しており、それぞれの環境に適した植物を次々に創出する必要がある。そこで、本申請課題では、灌漑水の節減条件下での作物生産性向上を目指す。これまでに、乾燥ストレスに応答する遺伝子の網羅的な発現解析や、表現型の解析による順遺伝学的なスクリーニングなどによって、植物の乾燥ストレス応答機構が明らかにされてきた。実際に、乾燥ストレス時に働く適合溶質（プロリン、グリシンベタイン等）、シャペロン（LEAタンパク質、ヒートショックタンパク質等）そして、アブシジン酸の合成や活性酸素の除去などに関わる機能遺伝子をシロイヌナズナやイネなどで高発現させることによって、乾燥ストレス耐性の付加に一定の成果を収めた研究もある。しかし、これらの研究は、過酷な乾燥ストレスに対する植物の環境耐性の向上に成功した例を示すものであり、本申請課題が提案する「灌漑水の節減条件下での植物生産性の向上」とは研究目的が異なる。

植物は気孔を通して、光合成に必要な二酸化炭素を吸収し、一方で、蒸散によって根から吸収した水分を放出する。作物が灌漑水の節減条件下で高い生産性を示すためには、植物自身の水分吸収能力や吸水量あたりの光合成能力（つまり、水利用率）を高めることが必要である。しかし、灌漑水の節減環境に対する植物応答機構は不明瞭な点が多く、水利用率の観点から植物の高生産を考えた育種はほとんどなされていないのが現状である。そこで、本申請課題では、灌漑水の節減条件下で植物の物質生産の根幹をなす光合成速度を高く保ち、しかも、高い水利用率を示すような新機能を付与した作物の創成を目指す。

### 2. 研究の目的

本申請課題では、植物の水利用率を可視化する技術を開発し、水利用率の遺伝的改良に向けた基盤研究を行うことによって、それら分子育種に適用するための研究戦略を確立することを目指す。水利用率は、光合成速度（A）と蒸散速度（E）の比率（A/E）として定義される。これまでの水利用率の解析には、植物乾物重量や同位体分別等の破壊的な方法が用いられており、水利用率に関する遺伝子群の網羅的把握のための迅速スクリーニングには適さない。そこで、実験材料であるシロイヌナズナ個体に適用できる、LED光源を用いたクロロフィル蛍光（Omasa et al. 1987, 2009; Omasa & Takayama 2003）と葉温（Omasa et al. 1981a,b; Omasa & Takayama 2003）の同時画像計測システムを開発し、水利用率を可視化することを試みる。将来的には、変異体や化合物を用いた迅速スクリーニング系によって、灌漑水の節減条件下での植物生産性の維持・向上に関与する新規因子を一網打尽に明らかにしたい。

また、植物の水利用率の遺伝的改良に向けた基盤研究を行う。作物が灌漑水の節減条件下で高い生産性を示すためには、植物自身の水分吸収能力や吸水量あたりの光合成能力（つまり、水利用率）を高めることが必要である。我々の先行研究によって、気孔開閉の制御に関与すると報告されているPATROL1 (PROTON ATPase TRANSLOCATION CONTROL 1) 遺伝子をシロイヌナズナにおいて過剰発現すると、水利用率を高く保ったまま、光合成速度と植物成長速度が向上することが明らかになった（Kimura et al. 2020, Journal of Experimental Botany 71, 2339-2350）。そこで、本申請課題では、水利用率向上の具体例として、PATROL1の水利用率に関する機能を解明し、これらの因子が灌漑水の節減条件下における物質生産能力の強化に有効なターゲットとなるかを検証する。これらの研究成果は、物質生産能力の分子基盤の理解の上に成り立つ技術であることから、様々な植物において汎用性の高いものとなることが期待される。

### 3. 研究の方法

植物の水利用率の可視化を目的として、光合成速度の指標であるクロロフィル蛍光パラメータと蒸散速度の指標である葉温の画像を同時計測するシステムを開発し（図1）その特性を検討した。このシステムでは、複数の青色LED光源からの光を光ファイバを用いて集光させ、比較的均一に、計測対象であるシロイヌナズナ個体に照射し、クロロフィル蛍光パラメータを解析するためのシーケンシャルな光照射と画像取得を行うことを可能にした。そして、シロイヌナズナ個体を実験材料として、飽和光の確認と環境光の空間分布を考慮した蛍光パラメータの解析の解析を行った。

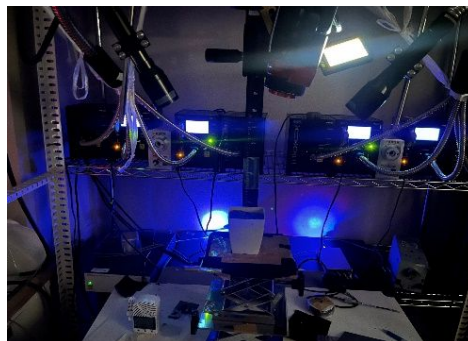


図1 計測システムの外観

#### 4. 研究成果

図2は、実験に用いたシロイヌナズナ個体のクロロフィル蛍光パラメータ画像(PSII)の例である。本実験では、気孔開度の異なる複数の変異体と形質転換体を用いた。具体的には、気孔を閉じにくく開きやすい *ost1* 欠損変異体 (OS) と気孔密度が低い変異体 *stomagen*-RNAi 体 (ST RNAi) として、それらの野生体 Columbia 0 である。葉の陰に隠れた部分を除いて、野生種と変異株の光合成機能(PSII; 光合成の量子収率)は比較的均一であったことがわかる。

一方、同時計測された葉温画像(図3)では、葉位によってバラツキはあるが、概して、気孔開度が小さい変異株 ST RNAi の葉温が高く、気孔開度が大きい変異株 OS の葉温が低かった。また、野生株 Columbia 0 は、その中間であった。このことは、これらの3種の変異株では光合成機能は同程度であるが、蒸散機能に関しては、気孔開度が小さい変異株 ST RNAi が優れており、水利用効率(光合成速度/蒸散速度)が高い株であることがわかる。今後より詳細な解析が必要であるが、シロイヌナズナ個体を対象として、今回開発したクロロフィル蛍光パラメータと葉温の画像を同時計測するシステムは、水利用効率の形質計測と遺伝子のスクリーニングに適用できることを示している。今後、これらの水利用効率の可視化装置を用いて、シロイヌナズナの T-DNA 挿入変異体を用いたスクリーニングから、定常光状態や変動光状態において水利用効率に関する因子を同定することで、水利用効率の遺伝的改良に向けた基盤研究を行い、分子育種に適用するための研究戦略を確立したい。



図2 PSII の計測例

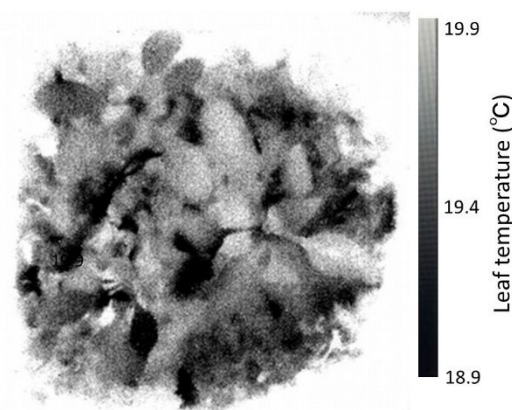


図3 葉温画像の計測例

また、植物の水利用効率の遺伝的改良に向けた基盤研究を行った。作物が灌漑水の節減条件下で高い生産性を示すためには、植物自身の水分吸収能力や吸水量あたりの光合成能力(つまり、水利用効率)を高めることが必要である。水利用効率向上の具体例として、気孔開閉の制御に関与すると報告されている PATROL1 (PROTON ATPase TRANSLLOCATION CONTROL 1) の水利用効率に関する機能を解明し、PATROL1 が灌漑水の節減条件下における物質生産能力の強化に有効なターゲットとなるかを検証した。本研究成果によって、PATROL1 が水利用効率の向上のターゲットになることを世界に先駆けて証明した(Kimura et al., 2020, Journal of Experimental Botany)。また興味深いことに、PATROL1 遺伝子をシロイヌナズナにおいて過剰発現すると、節水条件下における光合成や物質生産能力の強化に繋がることを示唆するデータを得た。さらに、水利用効率向上には、気孔開閉の制御のみならず、気孔密度の最適化も重要な課題である。本研究成果によって、気孔形成因子 STOMAGEN の過剰発現体では、気孔密度が増加し、気孔を介した CO<sub>2</sub> 拡散効率の向上によって、変動光に対する光合成や成長が向上することを示した。しかし、気孔密度が大幅に増加すると水利用効率が低下することから、野外の変動光応答には、最適な気孔密度が存在することも明らかとなった(Sakoda et al., 2020, Frontiers in Plant Science)。

水利用効率に影響を及ぼす要因の一つとして、細胞間隙から葉緑体にかけて CO<sub>2</sub> の通りにくさ(つまり、葉肉抵抗)を挙げることができる。葉肉抵抗は、炭素安定同位体法による評価が最も正確だと考えられるが、世界的に見てもそれらの装置を保有している研究室は少ない。そこで、国際共同研究先の Evans 研究室(オーストラリア国立大)に赴き、高性能レーザー分光装置を用いて、葉肉抵抗を評価した。その結果、葉肉抵抗、光合成速度と蒸散速度の変動する光に対する挙動を世界で初めて捉えることに成功した(Sakoda et al. 2021 Plant Physiology)。また、光合成の生化学的および数理モデルを用いて光合成の制限要因を解析することで、変動光環境における光合成は気孔を通して大気から CO<sub>2</sub> を取り込む過程や、葉緑体における電子伝達の活性に強く制限される可能性を示した。

節水型農業を進めるために植物の光合成能力と水利用効率双方の向上を目指す計画は革新的である。投入資源を節減しながら優れた生産性を維持し、かつ環境と調和した農業を目指していくことは、途上国における生産性改善に寄与するとともに、作物栽培の低コスト化や節水農業が推進されているわが国においても重要な方向といえる。



## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 7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 Chen Ying, Yamori Wataru, Tanaka Ayumi, Tanaka Ryouichi, Ito Hisashi	4. 巻 307
2. 論文標題 Degradation of the photosystem II core complex is independent of chlorophyll degradation mediated by Stay-Green Mg <sup>2+</sup> dechelataase in Arabidopsis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Science	6. 最初と最後の頁 110902 ~ 110902
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.plantsci.2021.110902	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 Monda Keina, Mabuchi Atsushi, Takahashi Sho, Negi Juntaro, Tohmori Ryoma, Terashima Ichiro, Yamori Wataru, Iba Koh	4. 巻 184
2. 論文標題 Increased Cuticle Permeability Caused by a New Allele of ACETYL-COA CARBOXYLASE1 Enhances CO <sub>2</sub> Uptake	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1917 ~ 1926
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.20.00978	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 Basso Leonardo, Yamori Wataru, Szabo Ildiko, Shikanai Toshiharu	4. 巻 184
2. 論文標題 Collaboration between NDH and KEA3 Allows Maximally Efficient Photosynthesis after a Long Dark Adaptation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 2078 ~ 2090
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.20.01069	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 Sakoda Kazuma, Yamori Wataru, Shimada Tomoo, Sugano Shigeo S., Hara-Nishimura Ikuko, Tanaka Yu	4. 巻 11
2. 論文標題 Higher Stomatal Density Improves Photosynthetic Induction and Biomass Production in Arabidopsis Under Fluctuating Light	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1609
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.589603	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 Ohkubo Satoshi, Tanaka Yu, Yamori Wataru, Adachi Shunsuke	4. 巻 11
2. 論文標題 Rice Cultivar Takanari Has Higher Photosynthetic Performance Under Fluctuating Light Than Koshihikari, Especially Under Limited Nitrogen Supply and Elevated CO <sub>2</sub>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1308
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.01308	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 Kang Hui-Xing, Zhu Xin-Guang, Yamori Wataru, Tang Yan-Hong	4. 巻 11
2. 論文標題 Concurrent Increases in Leaf Temperature With Light Accelerate Photosynthetic Induction in Tropical Tree Seedlings	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1216
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.01216	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 Inoue Takayasu, Sunaga Motoo, Ito Mutsuhiro, Yuchen Qu, Matsushima Yoriko, Sakoda Kazuma, Yamori Wataru	4. 巻 12
2. 論文標題 Minimizing VPD Fluctuations Maintains Higher Stomatal Conductance and Photosynthesis, Resulting in Improvement of Plant Growth in Lettuce	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 646144
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2021.646144	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 Kono Masaru, Kawaguchi Hikaru, Mizusawa Naoki, Yamori Wataru, Suzuki Yoshihiro, Terashima Ichiro	4. 巻 61
2. 論文標題 Far-Red Light Accelerates Photosynthesis in the Low-Light Phases of Fluctuating Light	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 192 ~ 202
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz191	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 Shimadzu Shunji, Seo Mitsunori, Terashima Ichiro, Yamori Wataru	4. 巻 10
2. 論文標題 Whole Irradiated Plant Leaves Showed Faster Photosynthetic Induction Than Individually Irradiated Leaves via Improved Stomatal Opening	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1512
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01512	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 Adachi Shunsuke, Tanaka Yu, Miyagi Atsuko, Kashima Makoto, Tezuka Ayumi, Toya Yoshihiro, Kobayashi Shunzo, Ohkubo Satoshi, Shimizu Hiroshi, Kawai-Yamada Maki, Sage Rowan F, Nagano Atsushi J, Yamori Wataru	4. 巻 70
2. 論文標題 High-yielding rice Takanari has superior photosynthetic response to a commercial rice Koshihikari under fluctuating light	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 5287 ~ 5297
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erz304	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 Suzuki Yuji, Wada Shinya, Kondo Eri, Yamori Wataru, Makino Amane	4. 巻 65
2. 論文標題 Effects of co-overproduction of sedoheptulose-1,7-bisphosphatase and Rubisco on photosynthesis in rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 36 ~ 40
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00380768.2018.1530053	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 Tanaka Yu, Adachi Shunsuke, Yamori Wataru	4. 巻 49
2. 論文標題 Natural genetic variation of the photosynthetic induction response to fluctuating light environment	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Opinion in Plant Biology	6. 最初と最後の頁 52 ~ 59
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2019.04.010	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13件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 大久保智司, 矢守航, 田中佑, 齊藤大樹, 安達俊輔
2. 発表標題 変動光条件の光合成速度に対するCO2濃度と施肥窒素量の相互作用
3. 学会等名 日本光合成学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 矢守 航
2. 発表標題 科学的根拠に基づく植物工場における新規照明システムの開発
3. 学会等名 日本生物環境工学会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 門田慧奈, 高橋將, 馬淵敦士, 祢宜淳太郎, 寺島一郎, 矢守航, 射場厚
2. 発表標題 シロイヌナズナAcetyl-CoA Carboxylase 1変異体の新規アレルが引き起こすクチクラ透過性の上昇は、CO2取り込み効率を向上させる
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Florian, A Busch, 富永 淳, 高橋 俊一, 矢守 航, Sara E. Milward, 西村 浩二, 戸田 陽介, 高見 常明, 渡邊 俊介, 木下 俊則, 坂本 亘, 坂本 敦, 島田 裕士
2. 発表標題 BSD2は酸化失活ルビスコを還元再活性化し, 光合成活性を増強する
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 寺島 一郎, 舟山(野口) 幸子, 上園 幸史, 鈴木 祥弘, 矢守 航, 河野 優
2. 発表標題 耐陰性植物クワズイモのクロロフィルタンパク質複合体: PSI光阻害に対する耐性 メカニズム
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Masaru Kono, Wataru Yamori, Ichiro Terashima
2. 発表標題 Roles of far-red light in efficient photosynthesis in fluctuating light.
3. 学会等名 日本植物生理学会(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Leonardo Basso, Wataru Yamori, Toshiharu Shikanai.
2. 発表標題 The regulation of the pmf by the NDH complex and KEA3
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Wataru YAMORI
2. 発表標題 Metabolic and diffusional limitations of photosynthesis under fluctuating light conditions
3. 学会等名 The Ecological Society of Japan(招待講演)
4. 発表年 2020年



1. 発表者名 木村遼希, 寺島一郎, 矢守航
2. 発表標題 気孔応答の最適化は野外光環境における光合成を強化する
3. 学会等名 日本光合成学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木村遼希, 橋本(杉本)美海, 射場厚, 寺島一郎, 矢守航
2. 発表標題 気孔応答強化が生産性に及ぼす影響の解析
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木村遼希, 橋本(杉本)美海, 射場厚, 寺島一郎, 矢守航
2. 発表標題 気孔応答は変動光条件下におけるバイオマス向上のターゲットとなる
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 門田慧奈, 東森峻馬, 高橋將, 祢亘淳太郎, 馬淵敦士, 寺島一郎, 矢守航, 射場厚
2. 発表標題 クチクラ形成異常により表皮透過性が高まったシロイヌナズナ変異体ihc1の光合成特性の解析
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 島津舜治, 瀬尾光範, 寺島一郎, 矢守航
2. 発表標題 気孔を介したsystemic signalingが光合成誘導を促進する
3. 学会等名 日本作物学会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計4件

1. 著者名 矢守 航	4. 発行年 2019年
2. 出版社 北隆館	5. 総ページ数 100
3. 書名 世界における人工光型植物工場R&Dとビジネスの急拡大	

1. 著者名 Tsukagoshi S. & Yamori W.	4. 発行年 2019年
2. 出版社 CRC Press	5. 総ページ数 974
3. 書名 Handbook of Plant & Crop Stress, 4th Edition	

1. 著者名 矢守 航, 河野 優 & 寺島 一郎	4. 発行年 2018年
2. 出版社 生物の科学 遺伝	5. 総ページ数 6
3. 書名 環境制御された実験室とは異なる野外の光環境に対する光合成応答.	

1. 著者名 木村遼希, 寺島一郎 & 矢守 航	4. 発行年 2018年
2. 出版社 光合成研究	5. 総ページ数 10
3. 書名 環境変動に対する気孔と光合成の応答	

〔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	寺島 一郎  (Terashima Ichiro)  (40211388)	東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・教授   (12601)	
研究分担者	大政 謙次  (Omasa Kenji)  (70109908)	高崎健康福祉大学・農学部・教授   (32305)	
研究分担者	杉浦 大輔  (Sugiura Daisuke)  (50713913)	名古屋大学・生命農学研究科・助教   (13901)	

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			
オーストラリア	オーストラリア国立大学			
中国	北京大学			
イタリア	パドヴァ大学			