

令和 5 年 6 月 6 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03300

研究課題名（和文）ハチ目昆虫の脳ケニヨン細胞サブタイプの多様化と行動進化の相関の解析

研究課題名（英文）Analyses of Kenyon cell type diversification in hymenopteran insect brains and its relationship with behavioral evolution

研究代表者

久保 健雄（Takeo, Kubo）

東京大学・大学院理学系研究科（理学部）・教授

研究者番号：10201469

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,500,000円

研究成果の概要（和文）：研究代表者らはこれまでに、ミツバチの脳高次中枢であるキノコ体を構成するケニヨン細胞サブタイプの種類が、祖先型の形質をもち、単独性/植食性のハバチでは1種類、単独性/寄生性の有錐類では2種類、営巣性の有剣類では3種類と、ハチ目昆虫の行動進化に相関して増加したことを報告し、ハチ目昆虫ではケニヨン細胞サブタイプの種類の増加が行動進化の神経基盤となった可能性を示唆した。本研究課題ではハチ目昆虫におけるケニヨン細胞サブタイプの進化動態を初めて解明すると共に、新規なケニヨン細胞サブタイプが生じる分子基盤として、エクダイソン情報伝達系に働く転写因子群が再動員され、固有な標的遺伝子をもつ可能性を提唱した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ハチ目昆虫ではミツバチなどの営巣性/社会性の種類（有剣類）が良く知られているが、単独性（ハバチなど）や寄生性の種類（有錐類）も存在し、多様な行動様式を示す種類を含む分類群である。加えて、ハチ目昆虫は哺乳類に比べ小さく簡単な構造の脳をもつため、行動進化の基盤となった神経機構の進化を調べる上で有用である。ヒトを含む高等動物の脳では高次脳機能は大脳新皮質の各領域に分配されているが、こうした脳機能局在の生理的意義とその進化の分子神経基盤はほとんど不明である。本研究で得られた知見は、ハチ目のみならず動物一般の高次脳機能の進化の理解にも寄与し得る、学術的に重要な研究成果と考えられる。

研究成果の概要（英文）：We have previously reported that the number of Kenyon cell subtypes that constitute the mushroom bodies, a higher brain center of the honey bees, increased from 1 type in solitary/phytophagous sawflies that have ancestral traits, to 2 types in solitary/parasitic Apocrita species, and to 3 types in nidificating/social Aculeate species, in correlation with the behavioral evolution in hymenopteran insects, suggesting that the increase in the number of Kenyon cell subtypes may have served as a neural basis for behavioral evolution in hymenopteran insects. In this research project, we elucidated for the first time the evolutionary dynamics of the Kenyon cell subtypes that constitute the mushroom bodies of hymenopteran insects and proposed the possibility that transcription factors that function in the ecdysone signaling pathway are remobilized to have unique target genes as the molecular basis for the generation of new Kenyon cell subtypes.

研究分野：生物科学

キーワード：ミツバチ ハバチ ハチ目昆虫 キノコ体 ケニヨン細胞 エクダイソン情報伝達系 進化動態 ゲノム編集

1. 研究開始当初の背景

ハチ目昆虫ではミツバチやアシナガバチ、スズメバチ、アリなどの営巣性/社会性の種類（有剣類）が良く知られているが、単独性（ハバチ亜目、有錐類、有剣類の一部）や寄生性の種類（有錐類）も存在し、多様な行動様式を示す種類を含む分類群である。加えて、ハチ目昆虫は哺乳類に比べ小さく簡単な構造の脳をもつため、行動進化の基盤となった神経機構の進化を調べる上で有用である。研究代表者らは2013年に、ミツバチの脳高次中枢であるキノコ体が、従来考えられてきた「大型」と「小型」に加えて、機能未知遺伝子 *mKast* を選択的に発現する「中間型」の、3種類のクラス I ケニオン細胞サブタイプで構成されることを見出した [1-3]。さらに2017年には、ハチ目昆虫では、ケニオン細胞サブタイプの種類が、祖先型の形質をもち、単独性/植食性のハバチでは1種類、単独性/寄生性の有錐類では2種類、営巣性の有剣類では3種類と、ハチ目昆虫の行動進化に相関して増加したことを報告した [4]。このことは、ハチ目昆虫ではケニオン細胞サブタイプの種類の増加が行動進化の神経基盤となった可能性を示唆している。

2. 研究の目的

本研究課題では、ハチ目昆虫の行動進化の神経基盤を理解するために、「有剣類（ミツバチ）に存在する3種類のケニオン細胞サブタイプはどのような行動や脳機能に関連し、ハチ目昆虫の中でどのように進化してきたか」という学術的「問い」を設定した。そして、この「問い」を解明するため、次の3つの研究項目を設けた。(1) ミツバチキノコ体において、ケニオン細胞サブタイプ選択的に発現する転写因子の標的遺伝子をクロマチン免疫沈降法 (ChIP) -seq 解析により同定し、各サブタイプ固有な転写調節機構を解析する。(2) ハバチの1種類と、有錐類の2種類のキノコ体のケニオン細胞サブタイプが、ミツバチの3種類のサブタイプのどれに対応するかを解明する。(3) 申請者らが世界で初めて確立したミツバチにおけるゲノム編集技術 [5-7] を活用し、*mKast* ホモ欠失変異体働きバチを作出し、行動や脳機能への影響を調べる。

3. 研究の方法

(1) ミツバチ成虫脳における、エクダイソン関連転写因子 Mblk-1 と EcR の標的遺伝子の同定
セイヨウミツバチ (*Apis mellifera* L.) は理学部2号館で飼育しているものを用いた。研究代表者らは以前にミツバチ Mblk-1 リコンビナントタンパク質を用いて抗 Mblk-1 抗体を作成している。今回、同様にして抗 EcR 抗体を得た。ChIP-seq 解析は本専攻、角谷徹仁教授 (Mblk-1 と EcR)、藤泰子助教 (Mblk-1)、大矢恵代特任助教 (EcR) との共同研究として行い、ライブラリー作成とシーケンシングを行っていただいた。Mblk-1 の転写活性化能の解析は、HEK293T 細胞を用いたルシフェラーゼアッセイを用いて行った。Mblk-1 発現細胞の遺伝子発現解析は、データベースから既報のミツバチキノコ体のシングルセル RNA (scRNA) -seq データを取得して再解析することで行った。EcR 発現細胞における遺伝子発現解析は、研究代表者らが実施したミツバチ視葉 (昆虫脳の一次視覚中枢) の scRNA-seq 解析のデータを用いて行った。

(2) ハバチのケニオン細胞とミツバチの3種類のケニオン細胞サブタイプの比較解析

カブラハバチ (*Athalia rosae*) は、共同研究者の畠山正統博士 (農研機構) からご供与いただいたものを当研究室で飼育して用いた。ハバチ脳でケニヨン細胞選択的に発現する遺伝子については、他の脳領域よりキノコ体で強く発現する遺伝子を RNA-seq 解析により同定した。ミツバチ脳で各ケニヨン細胞選択的に発現する遺伝子については、データベースから取得した全脳の scRNA-seq データを再解析し、各サブタイプ選択的に発現する遺伝子を同定した。カブラハバチのケニヨン細胞と、ミツバチの各ケニヨン細胞サブタイプ間で選択的に発現する one-to-one オートログを比較し、遺伝子発現プロファイルの類似度を算出した。カブラハバチの嗅覚-口吻伸展反射連合学習系については、カブラハバチが砂糖水に嗜好性を示さず、触角に繰り返し触れると擬死状態に陥ることから、従来法で連合学習系を確立することは困難であったが、「カブラハバチは生得的にクサギの葉を好む」との畠山博士からのアドバイスに基づき、無条件刺激としては砂糖水の代わりにクサギの葉の抽出液を用い、触角の代わりに口器感覚器官 palp に触れることで、当研究室で確立した。カブラハバチの RNAi は畠山博士からご教示いただき、当研究室で実施した。

(3) ゲノム編集による *mKast* ホモ欠失変異体働きバチの作出と、行動と脳機能への影響の解析
研究代表者らは 2018 年にゲノム編集技術を用いて、*mKast* についてヘテロ欠失変異体女王バチと欠失変異体雄バチを作出している [6]。本研究課題では前報で提案した作出手順に従って、ヘテロ欠失変異体女王バチを欠失変異体雄バチの精子を用いて人工授精することにより、ホモ欠失変異体働きバチを作出した。

4. 研究成果

(1) ミツバチ成虫脳における、エクダイソン関連転写因子 *Mb1k-1* と *EcR* の標的遺伝子の同定
ミツバチ成虫脳では、エクダイソン受容体 (*EcR*) や *Mb1k1-E93* などの変態期の形態形成を司るエクダイソン関連転写因子の遺伝子群がケニヨン細胞サブタイプ選択的に発現することから、これらの転写因子が各ケニヨン細胞サブタイプに固有な転写調節に働くと推定される [2, 3, 8-10]。一方で、シナプス可塑性の分子基盤である Ca^{2+} 情報伝達系に関わる *CaMKII* などの遺伝子が大型ケニヨン細胞選択的に発現することから、大型ケニヨン細胞は記憶・学習に働くことが示唆されている [2, 3, 11, 12]。最近、*Mb1k-1* は働きバチの蛹期から成虫期にかけて恒常的に大型ケニヨン細胞に発現することが分かった [13]。また、*EcR* は採餌飛行により、働きバチ脳で遅延的に誘導されることが分かった [14]。本研究項目では *Mb1k-1* と *EcR* について、ミツバチ成虫キノコ体を用いた ChIP-seq 解析を行い、これらの転写因子の標的遺伝子候補を同定した [15] (Iino *et al.*, submitted)。

その結果、*Mb1k-1* については多数の標的遺伝子候補が見出されたが、その中には *CaMKII* や *pumilio homolog 2* など、他の動物種でシナプス可塑性や学習・記憶に関わる遺伝子の他、*Mb1k-1* 自身も見出された。また、ルシフェラーゼアッセイの結果、*Mb1k-1* は、*Mb1k-1* 自身の発現を自律的に誘導することが示唆された。蛹と成虫のキノコ体では、両者に共通と、両者に固有な標的遺伝子候補が同定された。さらに、*Mb1k-1* ホモログの上流に位置する *Mb1k-1* 結合部位の数は、ハチ目昆虫の進化と相関して増加することが分かった。以上の結果から、*Mb1k-1* はミツバチ成虫脳では蛹とは異なり、シナプス可塑性に関わる遺伝子群を発現誘導することで大型ケニヨン細

胞の記憶・学習機能に関わることが示唆された。また、この新規機能はハチ目昆虫の行動進化に伴い獲得されたことが示唆された (図1) [15]。

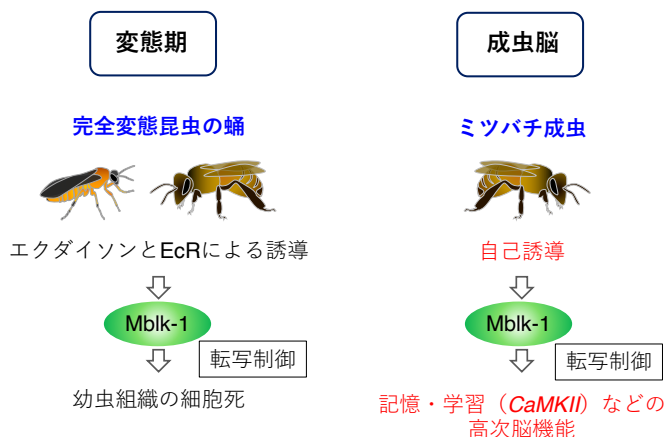


図1 ミツバチの蛹期と成虫期の脳におけるMblk-1の発現誘導と機能のモデル図
引用文献17より改変して引用。

一方、EcRについては、標的遺伝子候補の大部分は、育児バチと採餌バチの脳で共通しており、その中には、既知のエクダイソン情報伝達系遺伝子 (*E75* や *Hr4*, *Kr-h1*, *Myc* など) が含まれることが判明した。RNA-seqの結果、その一部 (*E75* や *E78C*, *Myc* など) の遺伝子は採餌行動により採餌バチ脳で発現上昇し、また代謝プロセスの調節を担う可能性が示唆された。さらに、scRNA-seq解析により、採餌バチ脳の視葉では、EcRとその標的遺伝子候補のほとんどが神経細胞、一部がグリア細胞で発現することが分かった。以上の結果から、EcRはミツバチ成虫脳では蛹とは異なり、採餌行動中の代謝制御に働くことが示唆された (Iino *et al.*, submitted)。

(2) ハバチのケニヨン細胞とミツバチの3種類のケニヨン細胞サブタイプの比較解析

本研究項目では、社会性昆虫であるセイヨウミツバチと、ハチ目昆虫の祖先的形質をもつカブラハバチについて、キノコ体を構成するケニヨン細胞のトランスクリプトームと機能を比較した。その結果、ミツバチの各ケニヨン細胞サブタイプは、ミツバチの各ケニヨン細胞サブタイプとハバチのケニヨン細胞は、一部共通な遺伝子発現プロファイルをもつ一方で、それぞれ独自の遺伝子発現プロファイルをもつことが分かった。次に、両者のケニヨン細胞サブタイプの機能を比較する目的で、ハバチの嗅覚-口吻伸展反射連合学習系を確立し、ミツバチでは各々、短期記憶 (学習) と長期記憶 (記憶の保持) に働く *PLCe* と *CaMKII* について、連合学習における機能を RNAi により調べたところ、カブラハバチでもミツバチ同様に、*PLCe* は短期記憶、*CaMKII* は長期記憶に働くことが分かった。ミツバチでは、*PLCe* はキノコ体全体 (=全てのケニヨン細胞サブタイプ)、*CaMKII* は大型ケニヨン細胞選択的に発現するが、今回、ハバチでは *PLCe* も *CaMKII* もキノコ体全体 (=単一なケニヨン細胞種) で発現することが分かった。以上の結果から、ミツバチの各ケニヨン細胞サブタイプは、祖先型で単一なケニヨン細胞種から「機能分離」と「機能専門化」の過程を経て成立したことが示唆された (図2) [16]。

(3) ゲノム編集による *mKast* ホモ欠失変異体働きバチの作出と、行動と脳機能への影響の解析
本研究項目では以前に提案した作出手順で作出したヘテロ欠失変異体女王バチを、欠失変異体雄バチの精子を用いて人工授精し、ホモ欠失変異体働きバチを作出した。その結果、*mKast* の両

対立遺伝子について、ガイド RNA 標的部位に塩基欠失をもつホモ欠失変異体働きバチが作出されたことが分かった。現在、作出したホモ欠失変異体働きバチについて、行動異常や脳機能への影響を解析中である。

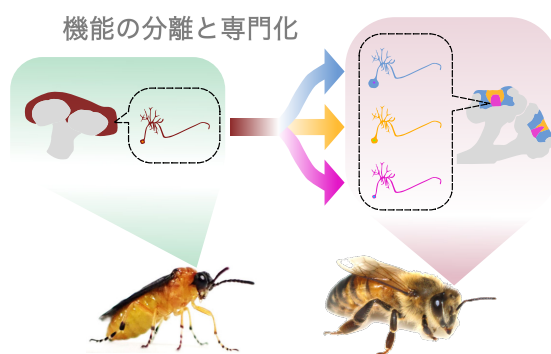


図2 ハチ目昆虫におけるケニヨン細胞の進化動態のモデル図。

引用文献16のプレスリリース資料 (<https://www.s.u-tokyo.ac.jp/ja/press/2023/8416/>) より
改変して引用。

以上、本研究課題ではハチ目昆虫の高次脳（キノコ体）を構成するケニヨン細胞サブタイプの進化動態を初めて解明し、新規なケニヨン細胞サブタイプが生じる分子基盤として、エクダイソン情報伝達系に働く転写因子群が再動員され、固有な標的遺伝子をもつ可能性を初めて提唱した。これらの知見は、ハチ目のみならず動物一般の高次脳機能の進化の理解にも寄与し得る、学術的に重要な研究成果であると考えている。

<引用文献>

1. Kaneko *et al.*, *PLOS ONE* **8**, e71732
2. Kaneko *et al.*, (Review). *Zool. Lett.* **2**:14
3. Suenami *et al.*, (Mini Review) *Front. Psychol.* **9 Sec. Comparative Psychol.** (2018)
4. Oya *et al.*, *Sci. Rep.* **7**, 13785 (2017)
5. Kohno *et al.*, *Zool. Sci.* **33**, 505–512 (2016)
6. Kohno and Kubo *Sci. Rep.* **8**:11877 (2018)
7. Kohno and Kubo (Review) *Insects* **10**, 348 (2019)
8. Takeuchi *et al.*, *Insect Mol. Biol.* **10**, 487–494 (2001)
9. Takeuchi *et al.*, *Zool. Sci.* **24**, 596–603 (2007)
10. Park *et al.*, *J. Biol. Chem.* **278**, 18689–18694 (2003)
11. Kamikouchi *et al.*, *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **242**, 181–186 (1998)
12. Kamikouchi *et al.*, *J. Comp. Neurol.* **417**, 501–510 (2000)
13. Kumagai *et al.*, *Sci. Rep.* **10**: 8735 (2020)
14. Iino *et al.*, *Sci. Rep.* **10**: 7887 (2020)
15. Matsumura *et al.*, *Sci. Rep.* **12**: 21367 (2022)
16. Kuwabara *et al.*, *Sci. Adv.* **9**, eadd4201 (2023)
17. 松村泰宏ら *昆虫と自然* **56**, 31–35 (2021)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4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 4件）

1. 著者名 Kuwabara Takayoshi, Kohno Hiroki, Hatakeyama Masatsugu, Kubo Takeo	4. 巻 9
2. 論文標題 Evolutionary dynamics of mushroom body Kenyon cell types in hymenopteran brains from multifunctional type to functionally specialized types	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 Add4210
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1126/sciadv.add4201	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 Matsumura Yasuhiro, To Taiko Kim, Kunieda Takekazu, Kohno Hiroki, Kakutani Tetsuji, Kubo Takeo	4. 巻 12
2. 論文標題 Mblk-1/E93, an ecdysone related-transcription factor, targets synaptic plasticity-related genes in the honey bee mushroom bodies	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 21367
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-022-23329-z	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 Kumagai Hitomi, Kunieda Takekazu, Nakamura Korefumi, Matsumura Yasuhiro, Namiki Manami, Kohno Hiroki, Kubo Takeo	4. 巻 10
2. 論文標題 Developmental stage-specific distribution and phosphorylation of Mblk-1, a transcription factor involved in ecdysteroid-signaling in the honey bee brain	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 8735
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-020-65327-z	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 Iino Shiori, Shiota Yurika, Nishimura Masakazu, Asada Shinichi, Ono Masato, Kubo Takeo	4. 巻 10
2. 論文標題 Neural activity mapping of bumble bee (<i>Bombus ignitus</i>) brains during foraging flight using immediate early genes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 7887
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-020-64701-1	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 -

〔学会発表〕 計17件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 鎌田周一、河野大輝、久保健雄
2. 発表標題 ミツバチのキノコ体ケニヨン細胞サブタイプの発生様式の解析
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 鎌田周一、河野大輝、久保健雄
2. 発表標題 ミツバチのキノコ体ケニヨン細胞サブタイプの発生様式の解析
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第75回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Hiroki Kohno, Takeo Kubo
2. 発表標題 Identification of the pupal stages at which three Kenyon cell subtypes are generated in the mushroom bodies of the honey bee
3. 学会等名 日本発生生物学会第55回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Hiroki Kohno, Takeo Kubo
2. 発表標題 Functional analyses of mKast by producing knocked out worker honey bees using CRISPR/Cas9
3. 学会等名 IUSSI2022 19th Congress of the International Union for the Study of Social Insects (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Takayoshi Kuwabara, Hiroki Kohno, Masatsugu Hatakeyama, Takeo Kubo
2. 発表標題 Analysis and exploration of Kenyon cells increased with behavioral evolution in hymenopteran insects
3. 学会等名 IUSSI2022 19th Congress of the International Union for the Study of Social Insects (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 桑原高佳、河野大輝、久保健雄
2. 発表標題 ミツバチのダンスコミュニケーションに関わる神経細胞種の探索 ~ミツバチとマルハナバチの脳高次中枢の比較scRNA-seq解析~
3. 学会等名 シングルセルゲノミクス研究会2022
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 桑原高佳、河野大輝、畠山正統、久保健雄
2. 発表標題 ハチ目昆虫のキノコ体におけるケニヨン細胞種の進化ダイナミクス解析
3. 学会等名 日本動物学会第93回早稲田大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 桑原高佳、河野大輝、畠山正統、久保健雄
2. 発表標題 行動を司る脳進化の謎へ切り込む ~シンプルな脳を持つハチ目昆虫の種間比較解析より~
3. 学会等名 第7回ユニーク会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Hiroki Kohno, Takeo Kubo
2. 発表標題 Functional analyses of mKast, which is preferentially expressed in middle-type Kenyon cells in mushroom bodies of the honey bee, by producing knocked-out workers
3. 学会等名 日本比較生理生化学会 第43回札幌オンライン大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yasuhiro Matsumura, Taiko Kim To, Takekazu Kunieda, Tetsuji Kakutani, Takeo Kubo
2. 発表標題 A novel role of Mblk-1 in transcriptional regulation of genes related to neural functions including learning and memory in mushroom bodies of the honey bee brain
3. 学会等名 第 44 回日本神経科学大会/CJK 第一回国際会議(国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 飯野史織、大矢恵代、角谷徹仁、久保健雄
2. 発表標題 ミツバチ働きバチ脳で採餌行動により誘導されるエクダイソン受容体の標的遺伝子の探索
3. 学会等名 日本動物学会92回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Takayoshi Kuwabara, Hiroki Kohno, Masatsugu Hatakeyama, Takeo Kubo
2. 発表標題 Comparative transcriptome analysis of mushroom bodies in a sawfly and honey bee suggests functional differentiation of Kenyon cells during the evolutionary history of hymenopteran insects
3. 学会等名 The 2nd AsiaEvo Conference (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 桑原嵩佳、河野大輝、畠山正統、久保健雄
2. 発表標題 ミツバチと原始的なハチ目昆虫ハバチの脳高次中枢の比較トランスクリプトーム解析
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松村泰宏、藤泰子、熊谷瞳、國枝武和、角谷徹仁、久保健雄
2. 発表標題 Analysis of target genes of a transcription factor Mblk-1 that is preferentially expressed in the large-type Kenyon cells in the honey bee brain
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 桑原嵩佳・河野大輝・畠山正統・久保健雄
2. 発表標題 ミツバチと原始的なハチ目昆虫カブラハバチにおける脳高次中枢キノコ体の遺伝子発現および機能の比較解析
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会2020
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 桑原嵩佳・河野大輝・畠山正統・久保健雄
2. 発表標題 ハチ目昆虫の行動進化の脳基盤～ミツバチと原始的なハチ目昆虫カブラハバチのキノコ体の比較生理学的解析～
3. 学会等名 日本進化学会第22回オンライン大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takayoshi Kuwabara, Hiroki Kohno, Masatsugu Hatakeyama, Takeo Kubo
2. 発表標題 Comparative analysis of the mushroom body Kenyon cell subtypes between a eusocial honeybee and a primitive hymenopteran insect, sawfly
3. 学会等名 日本比較生理生化学会 第42回山形大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>(1) 研究室HP 東京大学大学院理学系研究科生物科学専攻細胞生理化学研究室 http://www.bs.s.u-tokyo.ac.jp/~saibou/</p> <p>(2) Kuwabara et al., Sci. Adv. 9 Add4210 (2023)のプレスリリース： 日本語版（理学系研究科より）：https://www.s.u-tokyo.ac.jp/ja/press/2023/8416/ 英語版（東京大学本部より）：https://www.u-tokyo.ac.jp/focus/en/press/z0508_00289.html</p>
--

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
研究協力者	河野 大輝 (Kohno Hiroki)		研究代表者の研究室の助教
研究協力者	松村 泰宏 (Matsumura Yasuhiro)		研究代表者の研究室の大学院生(当時)
研究協力者	飯野 史織 (Iino Shiori)		研究代表者の研究室の大学院生(当時)

6. 研究組織（つづき）

	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
研究協力者	桑原 崇佳 (Kuwabara Takayoshi)		研究代表者の研究室の大学院生

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