

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 2 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H04006

研究課題名(和文) 環形動物シリスにおける無性生殖様式「ストロナイゼーション」の分子発生基盤の解明

研究課題名(英文) Molecular developmental basis of the asexual reproductive mode "stolonization" in syllid annelids

研究代表者

三浦 徹 (Miura, Toru)

東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・教授

研究者番号：00332594

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,600,000円

研究成果の概要(和文)：環形動物のシリスコに属する仲間では、個体の尾部に生殖腺が発達し、その前端に頭部ができ本体から分離して遊泳して繁殖を行う「ストロナイゼーション」という特殊な繁殖様式を示す。身体の途中で新たな頭部ができるなど、通常の動物種ではあり得ない発生様式を示すことが知られるが、その発生機構については全く研究されていなかった。本研究課題では、日本近海に生息するミドリシリスを対象として、採集および飼育系を確立した上で、ストロナイゼーションの過程を詳細に観察し、様々な手法で詳細な観察を行うとともに、遺伝子発現解析により、異所的な頭部形成を促す発生制御機構の一端を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

多細胞動物の発生学は研究の歴史が深い、その大部分はモデル実験動物における胚発生の研究に終始しており、野外に生息する非モデル生物の、特に後胚発生の様式については、ほとんど解明されていないと言っても過言ではない。そのような生物の中には、現在の発生学の常識からは逸脱したものも多数存在しており、その中のひとつが、シリスの仲間のストロナイゼーションという繁殖様式だろう。後胚発生の過程で、身体の途中にもうひとつの頭部が形成されるという特異な発生過程の根底には、これまでに知られる発生過程とは異なる何かが存在するはずである。本研究課題の遂行によって、その一端が明らかとなり、生物学に新たな地平をもたらした。

研究成果の概要(英文)：In species belonging to the family Syllidae in the phylum Annelida, mature individuals develop gonad in the posterior part of their body, where an ectopic head was newly formed. Then, the posterior body part filled with gonad detaches from the original body to swim and spawn eggs or sperms for sexual reproduction. This unique process of reproduction is called "stolonization", but the underlying developmental mechanism has yet to be elucidated. Therefore, in this research project, focusing on a Japanese green syllid *Megasyllis nipponica*, the rearing system was firstly established in the laboratory. Then, the detailed process of stolonization was investigated by using multiple analytical approaches, for example, by scanning electron microscopy and confocal microscope. Based on the observation results, gene expression analyses were also carried out, revealing that some of the patterning genes are recruited for the formation of an ectopic heads.

研究分野：進化発生学

キーワード：ストロナイゼーション 無性生殖 生活史 頭部形成 性決定 環形動物 シリス 放精放卵

1. 研究開始当初の背景

生物は変動する環境に対して適切に応答することによって生活を営んでいる。「表現型可塑性 phenotypic plasticity」とは、環境に応答して発生過程を改変させることで環境に適した表現型を発現するしぐみを指し、全ての生物に備わる適応的な性質である。一部の分類群では特に際立った可塑性を環境条件に応じて切り替えることが知られており、生活史の中で(たとえば季節的な条件に応答して)発生・繁殖のサイクルを切り替える仕組みがよく知られている。どの個体も環境変化に応じて繁殖モードに切り替わることは、同種の個体間が同調して繁殖を行うことで交配を成功させることができる仕組みとすることもできる。

表現型可塑性の中でも、表現型を不連続に切り替える現象は「表現型多型 polyphenism」と呼ばれ、とくに昆虫類での報告が多い。昆虫類は幼若ホルモンを介した脱皮変態のしぐみを適用することで環境依存的にダイナミックに表現型を変化させることに成功した分類群である。しかし、動物界を見渡すと、脱皮を行わない動物門も多数存在しており、その中には表現型可塑性を示すものもいると考えられる。その一方で、例えば海洋環境でも特に沿岸部では環境変動が激しいため、沿岸部に棲息する生物は適応的な可塑性を發揮しているはずである。脱皮変態の機構、具体的には幼若ホルモンによる制御機構を用いずに、表現型を可塑的に切り替える機構には未知のものがあるはずである。

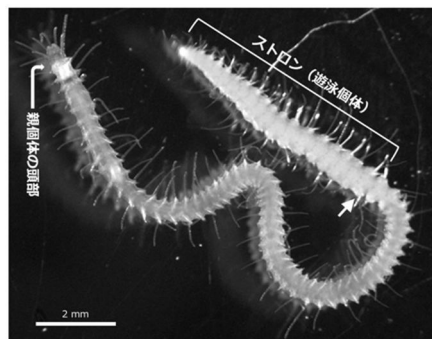


図1. ミドリシリス *Megasyllis nipponica*. 尾部のストロンが発達している個体。頭部が発達し眼点(矢印)も生じているのがわかる。この部分が親個体から離れ遊泳して繁殖を行う。

2. 研究の目的

本研究課題では、環形動物・多毛綱・シリスコに属し、日本近海に広く分布し採集も容易なミドリシリス *Megasyllis nipponica* をモデル種として扱う(図1)。本種を含むシリスコのグループは極めて特異な繁殖様式を示す(図2)。卵から発生した個体は成長して成熟個体となり尾部に生殖腺を発達させ、身体の途中で新たに頭部や遊泳肢が形成され、生殖腺で満たされた尾部が遊泳繁殖個体として親個体から乖離し、放精・産卵を行う。この遊泳個体はストロンと呼ばれており、親個体(ストックと呼ぶ)とクローンである。どのような環境要因が引き金となり、いかにして尾部がストロンへと発生していくのかなど、そのメカニズムは全くの未解明であった。

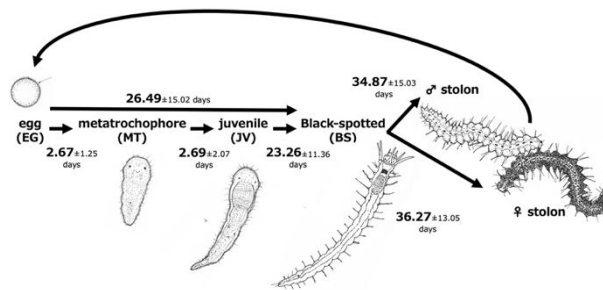


図2. ミドリシリスのライフサイクル。世代時間は2ヶ月ほどで、研究室で継代飼育が可能。

本研究課題では、ミドリシリスを用いて、まずは飼育・誘導系を構築すること、そしてこの系を用いて発生学的な研究を推し進めることで、ストロナイゼーションの生理発生・分子発生機構に迫る。特に親個体とストロンは体制や行動が大きく異なるため、ストロン形成時の Hox 遺伝子群の発現、体節の頭部化に伴う神経系の変化、眼点の形成に着目する。さらに生殖腺の発達とストロン形態の誘導の関連や、尾部の再生機構との関わりなどについても可能な限り解析を行う。

3. 研究の方法

まず、飼育誘導系の確立に力点を置き、安定してミドリシリスを維持するシステムを確立する。これが上手く行けば交配して次世代の卵を得ることが可能となる。また、ストロンの形成過程に関する組織形態学的な知見もほぼ皆無であるため、ストロン形成の際にどのような組織改編や部位の発生が起こるのかについて、組織切片を作成するとともに蛍光マーカーで染色をして共焦点顕微鏡下で観察を行うことで、ストロン分化に関する生物学的知見を蓄積する。更にゲノムサイズを推定して将来的なゲノム解析などに備える。これらの結果からいかなる生理機構・分子機構が働いているのかを予測し、以下の実験に役立てる。

また、精力的に分子発生学のツールを駆使して発生学的解析も行う。研究開始時点ではシリスコにおける遺伝情報は皆無であるため、まずはストロン形成期の遺伝子発現動態に関してトランスクリプトーム解析を行うことで、網羅的に発現変動する遺伝子レパートリーを把握する。更に興味深い遺伝子に関しては、個別にリアルタイム定量 PCR を行うことで詳細な発現動態を把握する。また Hox 遺伝子などのパターン形成遺伝子に関しては、in situ ハイブリダイゼーションあるいは免疫染色により発現局在を明らかにす



図3. ミドリシリスの採集と飼育方法。

る。これらを総合して、ツールキット遺伝子・パターン形成因子の発現部位の特定と、ストロンの個体化・体節の頭部化に関する分子機構を探っていく。

分子発生学的解析と並行して他種シリスの採集および飼育も試み、ミドリシリスとは異なる体制や繁殖様式の種についても観察および解析を試みる。特に、身体が分岐するよう種などは、カイメンなどと共生するものが多いため、沿岸部での探索にも力を入れる。これらの比較により繁殖様式の進化についても理解を深める。

4. 研究成果

(1) ミドリシリスの飼育系の構築

まず、ミドリシリスの生息状況を日本近海の各地で調査をし、北海道の忍路湾と、神奈川県相模湾に生息する集団を対象に飼育系を確立することに成功した(図3, Miura et al. 2019)。継代飼育を試みることで、生活史における各ステージに要する時間もとなり、約2ヶ月ほどで1世代が回るということも明らかにされた。

(2) ストロナイゼーションの発生過程

さらにこの飼育方法を基盤として、ストロン形成の初期からストロンの分離に至るまで形成段階を追って形態的特徴を詳細に観察した。その結果、ストロン形成が、腸のくびれ、生殖腺の発達、ストロンの眼点の形成、ストロン触角の形成、遊泳剛毛の伸長といった過程をたどることが明らかとなった(Nakamura et al., in prep.)。

(3) トランスクリプトームに基づく遺伝子カタログの作成

また、分子発生学的な解析のため、ミドリシリスの生活史の各ステージから抽出したRNAをもとにトランスクリプトーム解析を行い、発現している遺伝子のデータベースを構築した(Hayashi et al., 2022)。これにより発生に重要だと考えられる遺伝子のホモログがミドリシリスにおいても容易に検索することが可能となった。

(4) 発生制御因子の発現解析

続いて、ストロン形成への関与が予測される遺伝子の発現動態をリアルタイムPCR法によって解析することで、Hoxアイデンティティはそのままに、初期発生時には体の前端側のみで発現する *six3*, *otx*, *pax6* といった頭部形成遺伝子が体の途中に異所的に発現することによって、ストロンの頭部が形成されることが示唆された(図4, Nakamura et al., in prep.)。

(5) ストロン脳形成過程

また、神経マーカーに対する免疫染色法を用いて、本体の脳とストロン頭部神経の形態を比較した結果、ストロン頭部神経は本体の脳と同様の配置をとるものの、本体と比較してより単純な構造をしており、繁殖に特化した構造と機能を持つことが示唆された。発生過程においては、ストロンの頭部神経は、ストロンの最前体節に存在する環状末梢神経が肥大することで形成されることが示唆された。以上の結果から、初期発生での頭部形成遺伝子の異所的発現によってストロン頭部神経が規定され、その下流で既存の末梢神経が改変することで「ストロン脳」が形成されるというモデルが提示された。

(6) 佐渡島におけるキングギドラシリスの発見

日本近海で行われている沿岸生物調査から得られる情報により、佐渡島近海において身体が分岐するシリスが生息するという情報を得たため、スペインおよびドイツの研究者らと国際調査チームを組織して、佐渡島における潜水調査を行った。その結果、海中の岸壁に生息するカイメン中に分岐するタイプのシリスが共生していることが明らかになり、キングギドラシリス *Ramisyllis kingghidorai* という新種として記載した(図5, Aguado et al., 2022)。本種の発見により、本邦においても分岐シリスの生態調査や発生研究が可能となったため、ミドリシリスで明らかにした知見を比較することで、何故このような特異な体制を持つ種が進化するのかについても解析する基盤が整った。

本研究課題では、シリスのストロナイゼーションの発生機構を、分子発生学的アプローチから明らかにし、一つの科において多様な体づくりを見せるシリス科の進化発生学的理解だけでなく、分化や再分化といった動物における後胚発生の一般的な理解にも重要な示唆を与えることが期待される。

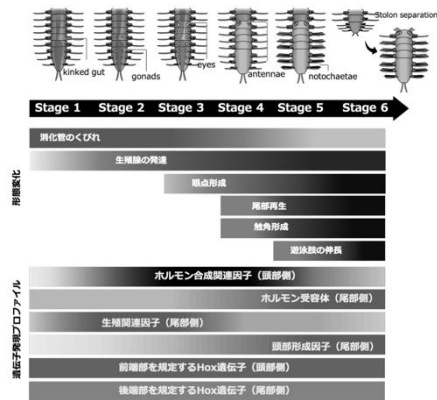


図4. ミドリシリスのストロナイゼーションにおける形態変化の過程と遺伝子発現プロファイル。



図5. 佐渡島において発見され新種として記載されたキングギドラシリス *Ramisyllis kingghidorai*。身体が無数に分岐する特異な体制を持つ。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 14件 / うち国際共著 1件 / うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Jimi Naoto, Fujimoto Shinta, Fujiwara Yoshihiro, Oguchi Kohei, Miura Toru	4. 巻 10
2. 論文標題 Four new species of Ctenodrilus, Raphidrilus, and Raricirrus (Cirratuliformia, Annelida) in Japanese waters, with notes on their phylogenetic position	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PeerJ	6. 最初と最後の頁 e13044 ~ e13044
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7717/peerj.13044	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 Miura Toru, Oguchi Kohei, Yamaguchi Haruka, Nakamura Mayuko, Sato Daisuke, Kobayashi Kenta, Kutsukake Nobuyuki, Miura Kyoko, Hayashi Yoshinobu, Hojo Masaru, Maekawa Kiyoto, Shigenobu Shuji, Kano Takeshi, Ishiguro Akio	4. 巻 27
2. 論文標題 Understanding of superorganisms: collective behavior, differentiation and social organization	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Artificial Life and Robotics	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10015-022-00754-x	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 Aguado M. Teresa, Ponz-Segrelles Guillermo, Glasby Christopher J., Ribeiro Ranyele P., Nakamura Mayuko, Oguchi Kohei, Omori Akihito, Kohtsuka Hisanori, Fischer Christian, Ise Yuji, Jimi Naoto, Miura Toru	4. 巻 22
2. 論文標題 Ramisyllis kingghidorahi n. sp., a new branching annelid from Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Organisms Diversity & Evolution	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13127-021-00538-4	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 Inui Naoto, Oguchi Kohei, Shinji Junpei, Okanishi Masanori, Shimomura Michitaka, Miura Toru	4. 巻 38
2. 論文標題 Parasitism-Induced Intersexuality in a Sexually Dimorphic Varunid Crab, Ptychognathus ishii (Decapoda: Varunidae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 416-426
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs210049	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 Oguchi Kohei, Maekawa Kiyoto, Miura Toru	4. 巻 9
2. 論文標題 Regulatory Mechanisms Underlying the Differentiation of Neotenic Reproductives in Termites: Partial Release From Arrested Development	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 635552
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2021.635552	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 Jimi N, Minokawa T, Miura T, Kajihara H	4. 巻 251
2. 論文標題 Meiobenthic polychaete <i>Dinophilus</i> sp. cf. <i>gyrociliatus</i> (Annelida: Dinophilidae) from Japan with SEM observation and DNA barcodes.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Species Diversity	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) 10.12782/specdiv.25.213	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 Miura T, Maekawa K	4. 巻 22
2. 論文標題 The making of the defensive caste: Physiology, development and evolution of the soldier differentiation in termites.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Evolution & Development	6. 最初と最後の頁 e12335
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ede.12335	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 Oguchi K, Sugime Y, Shimoji H, Hayashi Y, Miura T	4. 巻 10
2. 論文標題 Male neotenic reproductives accelerate additional differentiation of female reproductives by lowering JH titer in termites.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 9435
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-66403-0	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 Matsunami M, Miura T, Kishida O, Michimae H, Nishimura K	4. 巻 37
2. 論文標題 Expression of genes involved in offensive and defensive phenotype induction in the pituitary gland of the Hokkaido salamander (<i>Hynobius retardatus</i>).	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 563-574
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs190140	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 Kimbara R, Nakamura M, Oguchi K, Kohtsuka H, Miura T	4. 巻 17
2. 論文標題 Pattern of sucker development in cuttlefishes.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Zoology	6. 最初と最後の頁 24
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12983-020-00371-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 Miura T, Oguchi K, Nakamura M, Jimi N, Miura S, Hayashi Y, Koshikawa S, Aguado MT	4. 巻 36
2. 論文標題 Life cycle of the Japanese green syllid, <i>Megasyllis nipponica</i> (Annelida: Syllidae): Field collection and establishment of rearing system.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 372-379
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs190058	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 Oguchi K, Miura T	4. 巻 36
2. 論文標題 Unique morphogenesis in the damp-wood termite: abscission of the stylus during female reproductive caste differentiation.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 380-386
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs190056	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 Miura T	4. 巻 61
2. 論文標題 Juvenile hormone as a physiological regulator mediating phenotypic plasticity in pancrustaceans.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Dev Growth Diff	6. 最初と最後の頁 85-96
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/dgd.12572	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 Sugime Y, Oguchi K, Gotoh H, Hayashi Y, Matsunami M, Shigenobu S, Koshikawa S, Miura T	4. 巻 146
2. 論文標題 Termite soldier mandibles are elongated by dachshund under hormonal and Hox gene controls.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev171942
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.171942	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 Miura T, Oguchi K, Nakamura M, Jimi N, Miura S, Hayashi Y, Koshikawa S, Aguado MT	4. 巻 36
2. 論文標題 Life cycle of the Japanese green syllid, Megasyllis nipponica (Annelida: Syllidae): Field collection and establishment of rearing system.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zool Sci	6. 最初と最後の頁 372-379
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs190058	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 Nii R, Oguchi K, Shinji J, Koshikawa S, Miura T	4. 巻 10
2. 論文標題 Reduction of a nymphal instar in a dampwood termite: heterochronic shift in the caste differentiation pathways.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 EvoDevo	6. 最初と最後の頁 10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s13227-019-0123-8	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 Hayashi Yoshinobu, Oguchi Kohei, Nakamura Mayuko, Koshikawa Shigeyuki, Miura Toru	4. 巻 97
2. 論文標題 Construction of a massive genetic resource by transcriptome sequencing and genetic characterization of <i>Megasyllis nipponica</i> (Annelida: Syllidae)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Genes & Genetic Systems	6. 最初と最後の頁 153 ~ 166
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1266/ggs.21-00137	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14件 (うち招待講演 6件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 佐藤大介, 中村真悠子, 三浦徹
2. 発表標題 環形動物ミドリシリスの有性生殖に伴う第2の尾の形成過程
3. 学会等名 日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 大友洋平, 進士淳平, 幸塚久典, 三浦徹
2. 発表標題 トゲワレカラ (軟甲綱端脚目) の後胚発生における性的二型の発現過程
3. 学会等名 第74回日本動物学会関東支部大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 金原僚亮, 幸塚久典, 三浦徹
2. 発表標題 イカ類における吸盤形成関連遺伝子の探索
3. 学会等名 第四回イカタコ研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Toru Miura
2. 発表標題 Understanding of superorganisms: collective behavior, differentiation and social organization
3. 学会等名 DARS/SWARM 2021 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三浦徹
2. 発表標題 様々な動物系統における表現型可塑性と生活史の進化
3. 学会等名 生物情報若手の会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 三浦徹
2. 発表標題 研究分野の壁を越えて：社会生物学から生態発生学、そして進化動物学へ
3. 学会等名 第44回日本比較内分泌学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三浦徹
2. 発表標題 ミサキムチョウズムシの繁殖様式と生殖腺の発達
3. 学会等名 日本動物学会 第90回大阪大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三浦徹
2. 発表標題 動物生活史におけるボディプランの変更－「個性性」を超えて－
3. 学会等名 日本動物学会 第90回大阪大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三浦徹
2. 発表標題 動物進化におけるメジャートランジション
3. 学会等名 日本動物学会 第90回大阪大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三浦徹
2. 発表標題 東大三崎臨海実験所における進化研究の試み
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三浦徹
2. 発表標題 発生拘束からの逸脱による大規模進化への鍵
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中村真悠子、小口晃平、三浦徹
2. 発表標題 ミドリシリスにおけるストロン形成の組織形態学的観察
3. 学会等名 日本動物学会第89回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中村真悠子・小口晃平・三浦徹
2. 発表標題 ミドリシリスにおけるストロン形成過程：組織形態学的観察に基づくステージング
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第71回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miura, T.
2. 発表標題 The making of the strongest: Developmental underpinnings of soldier differentiation in termites.
3. 学会等名 International Union for the Study of Social Insects (IUSSI2018) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

東京大学大学院理学系研究科・附属臨海実験所HP
<https://www.mmbs.s.u-tokyo.ac.jp/wp/>
 Miura Lab (三浦研究室HP)
<https://sites.google.com/view/miura-lab/>

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	越川 滋行 (Koshikawa Shigeyuki) (30714498)	北海道大学・地球環境科学研究院・教授 (10101)	
研究 分 担 者	林 良信 (Hayashi Yoshinobu) (70626803)	慶應義塾大学・法学部(日吉)・専任講師 (32612)	

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			
ドイツ	Georg-August-Universität Gettingen			
スペイン	Universidad Autonoma de Madrid			