

平成 31 年 5 月 6 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04835

研究課題名(和文) シダ植物の無配生殖種における網状進化とゲノム構成の進化的動態

研究課題名(英文) Genome constitution and reticulate evolution in apogamous ferns

研究代表者

村上 哲明 (MURAKAMI, Noriaki)

首都大学東京・理学研究科・教授

研究者番号：60192770

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：シダ植物には、無配生殖と呼ばれる胞子を通じた無性生殖(クローン繁殖)を行うものが1割以上存在していることが知られている。無性生殖を続けていると、種内の遺伝的多様性が減少すると考えられる。しかし、無配生殖種内の遺伝的多様性は、有性生殖種と同等あるいはそれ以上である例が多く知られていた。

本研究では、複数の核DNAマーカーを用いて無配生殖種のゲノム構成を調べたところ、2種あるいは3種の有性生殖種のゲノムを合わせ持っているものがほとんどであることが分かった。比較的遠縁の種のゲノムまで取り込んでいる例も見られた。無配生殖種は、時々、遠縁の種とまで交雑して遺伝的多様性を高めていることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

シダ植物の無配生殖種は、有性生殖を二次的にやめた種と考えられてきた。しかし、本研究によって、有性生殖種同士では雑種すら形成しないような遠縁の種とも、無配生殖種は時々交雑して、そのゲノムを取り込んでいることが分かった。生物学者も含めて多くの人が高等生物は、有性生殖以外の方法で繁殖するのが機構的に困難なので、有性生殖を続けていると考えている。しかし、胞子を通じて無性生殖が可能なシダ植物においても、しかも遠縁の種とまで交雑して、その遺伝的多様性を高めていることは、交雑すること(すなわち有性生殖そのもの)が、生物が生存し続けていく上で、いかに重要で必要不可欠なことであることを示している。

研究成果の概要(英文)：Apogamy in ferns is a type of special asexual reproduction, producing spores that have the same genome as their parental sporophyte. Such a reproductive mode is not unusual in ferns. Approximately 10% of all fern species are reported to exhibit apogamous reproduction. Although requiring no sexual reproduction through their life cycle, many apogamous fern species exhibit extensive morphological and genetic variations. It is because apogamous species sometimes hybridize with related sexual species and incorporate their genomes. In fact, when we examine apogamous fern species using several nuclear genetic markers, many apogamous fern species were shown to contain genomes of two or three different sexual species. It is interesting that apogamous species which do not need crossing with other individuals for reproduction actually incorporated genomes of even distantly related species through hybridization. Our finding strongly suggested how sex (crossing) is important for higher organisms.

研究分野：植物系統分類学・進化学

キーワード：遺伝的多様性 無性生殖 無配生殖 オシダ科 オシダ属 ゲノム 交雑 3倍体

1. 研究開始当初の背景

シダ植物には二次的に有性生殖をやめて、無配生殖と呼ばれる無性生殖を行うようになったものシダが 10%以上存在する (Takamiya 1996)。シダ植物における無配生殖 (apogamy) とは、胞子体上に染色体の減数を伴わずに胞子が形成され、その胞子から生じた配偶体が受精を伴わずに次世代の胞子体を形成する無性生殖様式の一型のことである (図 1)。無配生殖を続けていけば種全体としても、せいぜい単純なクローン間変異を示す程度になると予想される。ところが実際の無配生殖種は、近縁な有性生殖種と同程度以上の種内の遺伝的変異を示し、形態形質に基づく種の分類整理ができていないシダ植物群の多くが無配生殖種を含んでいる。無配生殖についての理解を深めることは、進化生物学最大の謎と言われる性の意義を解明することに直結するだけでなく、シダ植物の種レベルの分類を改善するためにも不可欠である。

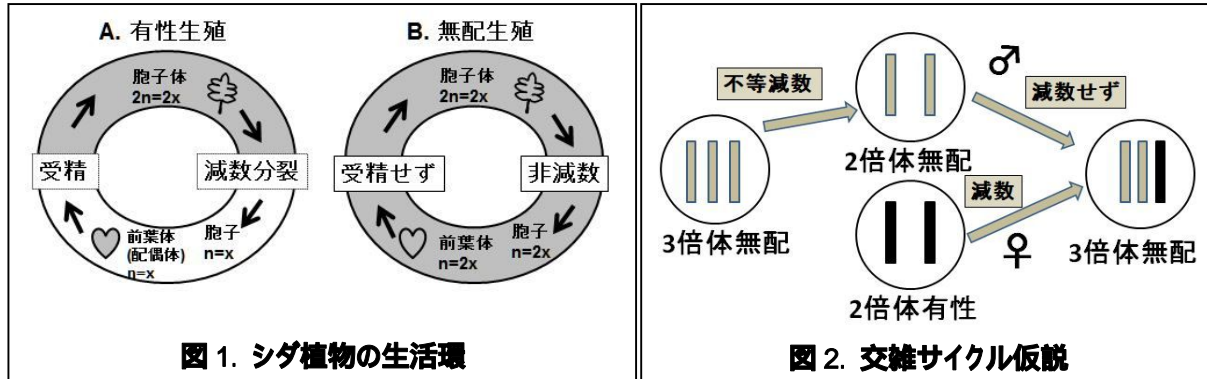


図 1. シダ植物の生活環

図 2. 交雑サイクル仮説

まず我々は、シダ植物の無配生殖種が種内の遺伝的変異を獲得・維持する機構を解明することを目指した。そして、無配生殖種が複数の近縁な有性生殖種と交雑することによって、それらの遺伝的変異を取り込む (強奪する) という仮説の下で研究を行ってきた。我々が研究を始める以前から、無配生殖種の配偶体上にも造精器は形成され、実際に近縁な無配生殖種 (雄親) と有性生殖種 (雌親) の間で交雑が起こりうること、生じた雑種も無配生殖能をもつこと (無配生殖の方が優性の形質) は分かっていた (Walker 1962)。しかし、無配生殖種が雄親としてどの程度、交雑する能力を保持しているかは分かっていたいなかった。

そこで我々は、3 倍体無配生殖種のベニシダ (オシダ科オシダ属) とそれに非常に近縁な 2 倍体有性生殖種のハチジョウベニシダの間で定量的な人工交配実験を行い、無配生殖種の交雑能力を調べてきた。その結果、有性生殖種の交雑能力を 100 とすると、無配生殖種ベニシダが約 30 という高いレベルの交雑能力を保持していることが明らかになった (Yamamoto 2013)。

一方で、非減数の精子を形成する無配生殖種と有性生殖種が交雑すれば、無配生殖種に有性生殖種のもつゲノムが付け加わって、4 倍体、5 倍体と高次倍数化が進むと考えられる。ところが、シダ植物の無配生殖種のほとんどは 3 倍体である。Lin et al. (1992) は、ベニシダ類に近縁なオシダ属のイタチシダ類を材料にして、不等減数分裂によって数%程度と低頻度ではあるが、3 倍体無配生殖型の親個体から 2 倍体無配生殖型の子孫 (胞子、配偶体、胞子体) が生じること、すなわちシダ植物の無配生殖種にも減数して低次倍数化する過程が存在することを明らかにした。さらに、我々もベニシダ類の 3 倍体無配生殖種と 2 倍体有性種の人工交配実験によって、4 倍体雑種のみならず、3 倍体雑種も実際に形成されることを明らかにした。これらを総合すると、シダ植物の無配生殖種はクローン繁殖に加えて、不等減数分裂した直後に有性生殖種との交雑も行っており、3 倍体のままで有性生殖種のゲノムを取り込んでいると考えられる。

このような交雑サイクルが繰り返し起これば、様々な有性生殖種由来のゲノムを合わせもった無配生殖種が生じて、複雑な網状進化が起こることが予想される。そこで我々は、オシダ科においてシングルコピー遺伝子である *PgiC* 遺伝子を核 DNA マーカーとして用いて、連続的な形態変異を示す複数の無配生殖種ならびにその元になったと考えられる 2 倍体の有性生殖種の両方が日本で見られるイタチシダ類を材料にして、そのゲノム構成を解析する研究を行った。その結果、イタチシダ類の無配生殖種 (オオイタチシダ、ヤマイタチシダ) の多くの個体は、この群の 3 つの有性生殖種 (ナンカイイタチシダ、イワイタチシダ、モトイタチシダ) のゲノムが 2 つあるいは 3 つ、組み合わせさったものであることが強く示唆された。さらに驚くべきことに、これまでイタチシダ類の一員とは考えられてこなかったベニシダ類 (ハチジョウベニシダ) や、さらに遠縁であることが *rbcl* 遺伝子の塩基配列情報に基づく分子系統解析 (Ebihara 2011) によって示されていたミサキカグマのゲノムも、イタチシダ類の 3 つの無配生殖種 (オオイタチシダの一部、ヒメイタチシダ、リョウトウイタチシダ) に含まれていることが明らかになった (Hori et al. 2014)。シダ植物の無配生殖種が他種と交雑して生じた雑種は、無配生殖が優性遺伝するために、胞子繁殖能力を維持できる。この性質のため、かなり遠縁の種のゲノムさえも取り込むことが可能となっていることを示唆している。

< 引用文献 >

Takamiya, M. (1996) Index to chromosomes of Japanese Pteridophyta (1910– 1996). Japan Pteridological Society, Tokyo.

Walker, T.G. (1958) Hybridization in some species of *Pteris* L. Evolution 12: 82– 92.

Lin, S.-J., Kato, M., and K. Iwatsuki. (1992) Diploid and triploid offspring of triploid agamosporous fern *Dryopteris pacifica*. J. Plant Res. 105: 443–452.

Ebihara, A. (2011) *RbcL* Phylogeny of Japanese Pteridophyte Flora and Implications on Intrafamilial Systematics. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B, 37: 63-74.

Hori, K., Tono, A., Fujimoto, K., Kato, J., Ebihara, A., Watano, Y. and N. Murakami. (2014) Reticulate evolution in the apogamous *Dryopteris varia* complex (Dryopteridaceae, subg. *Erythrovariae*, sect. *Variae*) and its related sexual species in Japan. J. Plant Res. 127: 661-684.

2. 研究の目的

無配生殖種を多く含むイタチシダ類については、上述したように複雑な網状進化が起きていることが示唆された。しかし、我々がこれまでに詳しく調べたのは、たった一つの核マーカー (*PgiC*) の組成についてのみである。ベニシダ類の人工交配実験でわかったように、無配生殖種が容易に有性生殖種と交雑するのであれば、繰り返し交雑が起きて、例えば3倍体無配生殖種であっても、4種、5種の2倍体有性生殖種に由来するゲノムが一つに無配生殖種の中にキメラ状に混じっていても不思議ではない。つまり、調べる核マーカーによって、その組み合わせが異なっても良いはずである。逆に、複数の核マーカーを用いて、ゲノム領域ごとにゲノム構成がどの程度異なっているかを調べることで、有性生殖種との交雑がどのくらい起きているかを解明できると考えられる。そこで、まずイタチシダ類において、核DNAマーカー数を増やして、そのゲノム構成を詳しく調べ、交雑サイクルがどのように起きているかを解明することが本研究の一つ目の研究目的である。

また、オシダ属にあって、ベニシダ類はイタチシダ類よりもはるかに多くの無配生殖種を含み、その形態変異も大きい。さらに、日本産オシダ属に含まれる代表的な無配生殖種複合体としてはイワヘゴ類がある。これは、イタチ・ベニシダ類と遠縁であることが分子系統学的に分かっている。これらの種群についてもゲノム構成をイタチシダ類同様に複数の核DNAマーカーを使って調べていけば、無配生殖種複合体で起きている網状進化をより広範囲に解明できる可能性がある。そこで、本研究では、イタチシダ類に加えて、ベニシダ類とイワヘゴ類についても、複数の核DNAマーカーを使ってそのゲノム構成を調べ、そこで起きている網状進化を明らかにしたいと考えた。それによって、複数の有性生殖種のゲノムが組み合わさることによる無配生殖種の多様化がオシダ属で一般的に起きていることを検証するのが本研究の2つ目の目的である。同時にこれまで種の分類が混乱してきたオシダ属の無配生殖種について、ゲノム構成の情報を利用して分類学的整理を行うことも本研究の目的である。

シダ植物ほど、無性生殖種が高頻度に進化している高等生物群は他にはなく、無性生殖種におけるゲノム構成の進化的動態を明らかにした研究例はないので、本研究の独自性は高い。

3. 研究の方法

(1) 植物材料の収集

本研究では、オシダ科オシダ属のイタチシダ類、ベニシダ類、イワヘゴ類の3つの無配生殖種複合体を主たる対象として研究を行った。日本国内における分布と形態変異を網羅できるように生株あるいは生葉サンプルの採集を行った。

(2) 細胞学的解析とDNA抽出

新たに採集した植物材料については、倍数性と生殖様式を調べた。生殖様式については、胞子嚢あたりの胞子数を計数することによって推定した(64個、有性生殖型; 32個、無配生殖型)。一方、倍数性の推定については、根端組織を用いた染色体観察、あるいは染色体数を計数して倍数性が明らかになった個体をコントロールにしたフローサイトメトリー法による核あたりのDNA量の定量によって、プロイディ解析を行った。これらの細胞学的情報が明らかになった個体を、そのゲノム構成を調べるサンプルとした。

(3) 核DNAマーカーの開発

まずイタチシダ類については、2倍体有性生殖種のイワイタチシダの若い胞子体からRNAを抽出して、cDNA合成を行い、それを次世代シーケンサーを用いて解析する。次に、シロイヌナズナの遺伝子の塩基配列データベース (<http://www.arabidopsis.org/>)、さらにはシダ植物も含む遺伝子データベース (<https://db.cngb.org/onekp/>) などを用いて、以前、アロザイム解析に用いられていた一次代謝の酵素の遺伝子を中心に、相同性が高く遺伝子重複のない塩基配列を検索した。そして、得られた配列をもとづいてエクソン部にPCR用のプライマーを設計して、イタチシダ類、ベニシダ類、イワヘゴ類の3群の代表的な2倍体有性生殖種で一遺伝子座のみの500~700bp程度の断片が増幅されたものを核DNAマーカーとして用いた。

(4) オシダ属の無配生殖種の核ゲノム構成の解明

イタチシダ類については、*PgiC*の組成パターンを網羅するように選んだ合計100程度の個体から抽出した全DNAのそれぞれについて、開発した5つの核DNAマーカーを用いて解析を行った。具体的には、それぞれの核DNAマーカーをPCR増幅した後に、従来、行われてきたクローニング法ではなく、SSCP法を用いて異なる有性生殖種に由来する増幅断片を分離した。SSCP (Single Strand Conformation Polymorphism) 法とは、塩基配列の異なるDNAの一本鎖が異なる立体構造を形成する性質を利用して、それらをゲル電気泳動で分離する方法のことである。そして、ゲル上で分離されたバンドの一部を切り取って、同じPCR増幅用のプライマーを用い

て再度増幅し、その塩基配列をダイレクト・シーケンシングで決定する。これにより、一つの3倍体無配生殖個体に含まれている最大で3つの核DNAマーカーの500-700bpの塩基配列をそれぞれ決定し、それを2倍体有性生殖種のものと比較することで、それぞれの無配生殖個体について核マーカーの組成を明らかにする。複数の核DNAマーカー部分の組成を、植物サンプルごとにマーカー間で結果を比較することによって、染色体の分離や組換えがイタチシダ類の無配生殖種でどの程度起きているかを明らかにした。

ベニシダ類とイワヘゴ類の無配生殖種についても、イタチシダ類と同様に複数の核DNAマーカーを用いた解析を行い、無配生殖種における網状進化のあり方の解明を試みた。

(5) 無配生殖種のカテゴリ学的整理

本研究で対象とする3群では、いずれも種(species)のカテゴリが混乱していた。無配生殖を行うシダ植物についてはゲノム構成に着目して、異なるゲノム構成のものは別の種に、多少の形態変異はあっても同じゲノム構成のものは一つの種とする方針でカテゴリ学的整理を行った。これにより、無配生殖種のカテゴリ学的混乱の解消をはかった。

4. 研究成果

(1) イタチシダ類

AK1 (アデニル酸キナーゼ) *Esterase* (エステラーゼ) *GapCp* (グリセルアルデヒド-3-リン酸デヒドロゲナーゼ) *G6PD* (グルコース 6 リン酸デヒドロゲナーゼ) *PgiC* の5核遺伝子座における親ごとのアリル構成は、それぞれの無配生殖種のサンプルごとに一致した。したがって、イタチシダ類においては、ゲノム構成はどの核マーカーで見ても同じであり、安定していた。ゲノム構成が安定していたことは、一つの母種に由来した1セット(オシダ属なら41本)の染色体群がそれぞれブロックとなって維持され続けていることを示している。このようにゲノム構成が一定していたので、無配生殖種オオイタチシダ(広義)にみられた3つの型には、それぞれオオイタチシダ *D. hikonenensis*, イワオオイタチシダ *D. subhikonensis* (新種), ベニオオイタチシダ *D. erythrovaria* (新種) の学名をあてた。

(2) ベニシダ類

ベニシダ類では、少なくともキノクニベニシダとトウゴクシダの2つの無配生殖種については、戻し交雑と遺伝的分離が検出できた。キノクニベニシダ(ヌカイタチシダモドキ+ハチジョウベニシダ)では、*PgiC* 遺伝子でヌカイタチシダモドキのアリルしかもたないのに *G6PD* ではハチジョウベニシダのアリルをもつパターンと、*GapCp* と *PgiC* の間で親に由来するアリル数が異なる場合(モドキ: ハチジョウ=1:2 or 2:1)があった。トウゴクシダ(ハチジョウ+タカサゴシダ)でも、*Esterase* におけるタカサゴシダに由来したアリルの喪失が認められた。したがって、ゲノム構成はイタチシダ類のように必ずしも安定していなかった。一方で、ベニシダ類に新たな二倍体有性生殖種(アラゲベニシダ・ヌカイタチシダモドキ)と四倍体無配生殖種(キノクニベニシダ・ベニシダ・トウゴクシダ)を発見した。これらが不等減数分裂し、再度二倍体有性生殖種と交雑した可能性も想定して、図3のような関係が明らかになった。

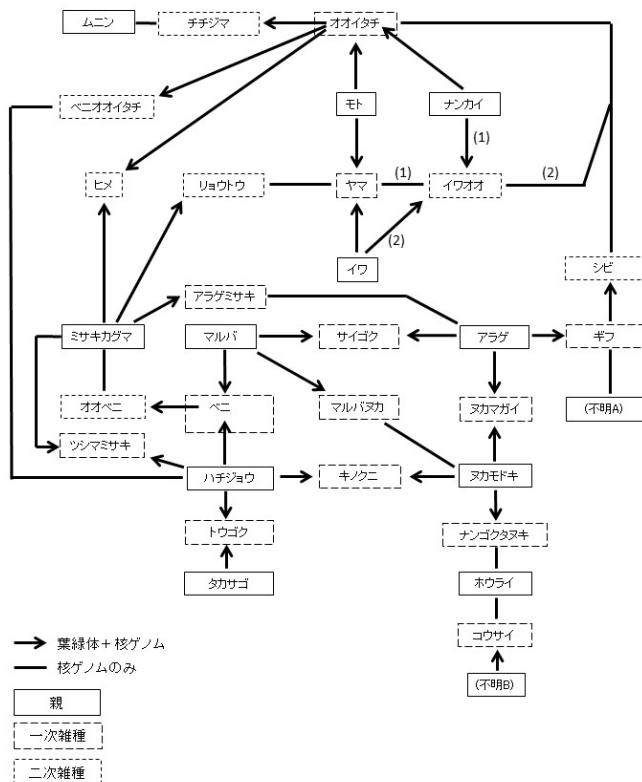


図3. イタチシダ類・ベニシダ類の関係図。一次雑種は同質ゲノムのみをもつ2倍体有性生殖種同士の間交雑起源のもので、二次雑種は片親が異質ゲノムをもつ交雑起源のものである。よって前者は2種類、後者は3種または4種類のゲノムをもつ。すべての雑種起源の種が核ゲノムを両性遺伝で受け継いでいるが(遺伝的分離がある場合を除く)、母性遺伝する葉緑体ゲノムの由来を矢印で示している。一次雑種の点線四角内に矢印が入り、二次雑種へ出ていくパターンは、その矢印の起点にある母種のゲノムだけが二次雑種に浸透したことを示す。たとえばベニオオイタチシダにはオオイタチシダのゲノムが入っている。オオイタチにはモトイタチまたはナンカイの葉緑体ゲノムをもつものがあるが、ベニオオイタチにはナンカイの葉緑体ゲノムをもつものしか見られなかった。

(3) イワヘゴ類

AK1, *Esterase* の独立な 2 つの核遺伝子座を用いた解析で、イワヘゴ類のうち無配生殖種や倍数体の種はすべて雑種起源であることが判明した。うち、オクマワラビはクマワラビとキリシマイワヘゴ(どちらも二倍体有性生殖種)の雑種起源の四倍体有性生殖種、イワヘゴはキリシマイワヘゴとツツイワヘゴ(二倍体無配と三倍体無配生殖型)の雑種起源の三倍体無配生殖種であることが明らかになった。また、二倍体無配生殖種オクジャクシダと二倍体有性生殖種のミヤマクマワラビの雑種については、遺伝的分離が生じていることも分かった。これらの雑種における分布拡大能力が弱いのは、孢子形成時の減数分裂においてゲノム構成が維持できないためであると考えられる。

(4) まとめ

オシダ属における 3 つの無配生殖群におけるゲノム構成を複数の核 DNA マーカーを用いて比較した結果、無配生殖種における孢子形成時の減数分裂においてゲノム構成が維持される場合とそうでない場合があることが分かった。イタチシダ類は、一部を除いてほぼゲノム構成が安定していたのに対して、ベニシダ類やイワヘゴ類では遺伝的分離を起こしている例も見出された。よって、交雑サイクルがゲノム構成に及ぼす影響は、オシダ属内でも系統群によって異なっており、無配生殖種の多様性を理解するには、複数の遺伝子座を解析する必要がある。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 7 件)

- Hori, K. and N. Murakami. 2019. New cytotypes of four Japanese ferns of Athyriaceae and Dryopteridaceae. *Acta Biol. Cracov. Bot.* 61
DOI 10.24425/118061
- Hori, K., X.-L. Zhou, W. Shao, Y.-H. Yan, A. Ebihara, R.-X. Wang, H. Ishikawa, Y. Watano and N. Murakami. 2018. Hybridization of the *Dryopteris erythrosora* complex (Dryopteridaceae, Polypodiidae) in Japan and adjacent areas. *Hikobia* 17: 299-313.
- Hori, K., Okuyama, Y. Watano, Y. and N. Murakami. 2018. Recurrent hybridization without homoeologous chromosome pairing in the *Dryopteris varia* complex (Dryopteridaceae). *Chromosome Bot.* 13: 9-24.
https://www.jstage.jst.go.jp/article/iscb/13/1/13_9/_pdf
- Hori, K., A. Ebihara and N. Murakami. 2018. Revised classification of the species within the *Dryopteris varia* complex (Dryopteridaceae) in Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 69: 77-108. DOI 10.18942/apg.201720
- Hori, K., X. Zhou, W. Shao, Y.-H. Yan, R.-X. Wang and N. Murakami. 2018. New diploid sexual cytotypes of *Dryopteris* sect. *Erythrovariae* (Dryopteridaceae) in Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 69: 127-133. DOI 10.18942/apg.201721
- Hori, K., L.-Y. Kuo, W.-L. Chiou, A. Ebihara and N. Murakami. 2017. Geographical distribution of sexual and apogamous types of *Dryopteris formosana* and *Dryopteris varia* (Dryopteridaceae) in Taiwan. *Acta Phytotax. Geobot.* 68: 23-32. DOI 10.18942/apg.201612.
- Hori, K., Y. Watano and N. Murakami. 2016. Hybrid origin of the apogamous fern species *Dryopteris hondoensis* (Dryopteridaceae). *Acta Phytotax. Geobot.* 67: 133-146. DOI 10.18942/apg.201609

〔学会発表〕(計 5 件)

- 畠康平(熊本大・自然科学)・堀清鷹(高知県立牧野植物園)・芹沢俊介(愛知みどりの会)・村上哲明(首都大・理工)・高宮正之(熊本大・先端科学)「ノコギリシダ属シロヤマシダ類の分類に関する予備的調査～アマミシダがシロヤマシダの母親?～」日本植物分類学会第 18 回大会(東京・八王子)平成 31 年 3 月(2019/3/6/-3/9)
- 堀清鷹(高知県立牧野植物園)・村上哲明(首都大・理工)「オシダ属無配生殖種の網状進化」日本植物分類学会第 17 回大会(金沢)平成 30 年 3 月(2018/3/8/-3/11)
- 堀清鷹(首都大・理工)・周喜采(上海辰山植物園)・邵文(上海辰山植物園)・産岳鴻(上海辰山植物園)・王任翔(広西師範大)・張先春(北京植物研究所)・村上哲明(首都大・理工)「中国に分布するベニシダ類の二倍体有性生殖種」日本植物分類学会第 16 回大会(京都)平成 29 年 3 月(2017/3/10/-3/12)
- 堀清鷹(首都大・理工)・Kuo Li-Yaung(台湾大)・海老原淳(科博・植物)・Chiou Wen-Liang(台湾林業試験所)・村上哲明(首都大・理工)「日本産ベニシダ類の網状進化」日本植物学会第 80 回大会(沖縄)平成 28 年 9 月(2016/9/16-9/19)
- Hori, K. (Tokyo Metro. Univ.), Okuyama, Y. (Natnl. Mus. Nat. Sci, Tokyo), Ebihara, A. (Natnl. Mus. Nat. Sci, Tokyo), Watano, Y. (Chiba Univ.) and Murakami, N. (Tokyo Metro. Univ.). 2016. Reticulate evolution maintaining original genome constitutions in the *Dryopteris varia* complex (Dryopteridaceae, subg. *Erythrovariae*, sect. *Variae*) and its related sexual species in Japan. *East Asian Plant Diversity and Conservation 2016* (Tokyo, Japan) 平成 28 年 8 月(2016/8/23-8/25)

〔その他〕
ホームページ等
<http://www.biol.se.tmu.ac.jp/labo.asp?ID=plasy>

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：綿野 泰行

ローマ字氏名：(WATANO, Yasuyuki)

所属研究機関名：千葉大学

部局名：大学院理学研究院

職名：教授

研究者番号(8桁)：70192820

研究分担者氏名：高宮 正之

ローマ字氏名：(TAKAMIYA, Masayuki)

所属研究機関名：熊本大学

部局名：大学院先端科学研究部(理)

職名：教授

研究者番号(8桁)：70179555

研究分担者氏名：海老原 淳

ローマ字氏名：(EBIHARA, Atsushi)

所属研究機関名：独立行政法人国立科学博物館

部局名：植物研究部

職名：研究主幹

研究者番号(8桁)：20435738

研究分担者氏名：山本 薫

ローマ字氏名：(YAMAMOTO, Kaoru)

所属研究機関名：横須賀市自然・人文博物館

部局名：自然部門

職名：学芸員

研究者番号(8桁)：00766016

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：堀 清鷹(首都大・理工・博士後期課程大学院生； 現・高知県立牧野植物園 研究員)

ローマ字氏名：(HORI, Kiyotaka)

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。