

令和 5 年 6 月 8 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03785

研究課題名(和文) 硫酸イオンの吸収、地上部への移行と還元を統合的に調節する機構の解明

研究課題名(英文) Mechanisms for integrated regulation of sulfate uptake, transport, and reduction

研究代表者

丸山 明子 (Maruyama-Nakashita, Akiko)

九州大学・農学研究院・准教授

研究者番号：70342855

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：硫黄(S)同化・代謝の調節機構について、SULTR1;2、SULTR2;1、APR3のS不足(-S)応答を担うシス配列を同定するとともに、それぞれに結合する転写因子候補を単離し、機能解析を進めた。SULTR2;1、APR3の-S応答に変化を生じた変異株を単離し、部分的に原因遺伝子を明らかにした。SLIM1の機能発現へのC末端57アミノ酸の必要性を示すとともに、SULTR1;2とSLIM1の情報伝達が異なることを示唆した。また、-S下や暗所におけるグルコシノレート(GSL)分解を担う酵素を同定し、GSLがS貯蔵に果たす役割を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

SLIM1の制御を受けない「硫酸イオン還元」と「地上部への硫酸イオン移行」に焦点をあて、それらの-S応答機構と制御因子の同定を試みた。制御因子の機能同定は道半ばであるが、今後の研究展開に資する候補を複数得ることができた。これらの機能を同定し、既知の制御因子との情報伝達系の中での位置関係を明らかにすることで、S同化系制御の大枠を明らかにできると考えている。-S下で植物の生存を維持する機構として、GSL分解が一次代謝へのS再利用に果たす役割を解明できた。これらの成果は、-S環境でもよく育つ植物やSが十分にある環境でもS同化効率がよく有用含硫化合物を多く含む作物の育成に活用できる。

研究成果の概要(英文)：In this study, we identified cis-regulatory sequences responsible for the Sulfur(S)-deficiency (-S) response of SULTR1;2, SULTR2;1, and APR3, and isolated candidate transcription factors that bind to each of them for further functional analysis. Also, we isolated mutants defect with -S response of SULTR2;1 and APR3 and identified causal gene candidates. In addition, we showed the necessity of the C-terminal 57 amino acids for SLIM1 function and suggested that SULTR1;2 and SLIM1 are different roles in S signaling. We also identified the enzyme responsible for glucosinolate (GSL) catabolism under -S and in the dark and revealed the importance of GSL in S storage and plant growth maintenance under -S.

研究分野：植物栄養学

キーワード：硫酸イオン輸送体 硫黄同化 栄養応答 グルコシノレート 転写因子 遺伝子発現 シロイヌナズナ

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

硫黄(S)は植物の必須多量元素であり、S 栄養条件や S 同化効率は作物の生産性・品質に大きく影響する。植物が合成する含硫化合物には、酸化還元物質、補酵素など、生体反応に必須なもの他、発ガン予防効果で知られるメチオニン由来グルコシノレート(mGSL)など、ヒトにとって有用なものも多く存在する。植物は硫酸イオントランスポーター(SULTR)を介して土壌中の硫酸イオンを体内に吸収し、数段階の還元反応を経てシステインへと同化する。システインはその後、グルタチオン(GSH)やメチオニン、タンパク質合成の基質となる。

S 欠乏(-S)下におかれた植物では SULTR を始めとする S 同化酵素群の遺伝子発現が上昇し、逆に mGSL の生合成が減少する。これは、植物が生存維持のために限られた S 源を有効に獲得・活用する機構である。これまでに、-S 応答を包括的に担う転写制御因子 SLIM1、SLIM1 の制御下で mGSL 生合成を抑制する SDI を見出した。しかし、硫酸イオン吸収や mGSL 生合成と異なり、地上部への硫酸イオン輸送を担う *SULTR2;1* や硫酸還元の律速酵素 *APR* の-S による発現上昇は SLIM1 の制御下になく、同化の中心部分の調節機構が未解明である。SLIM1 と S 同化や GSL 代謝の間で働く酵素や転写調節因子も未同定である。植物が感知する S 栄養の本体は明らかでないが、硫酸イオン吸収の主な担い手である *SULTR1;2* が硫酸イオンの受容体であること、*SULTR1;2* の欠損が高 S への応答を失わせることが示された。

### 2. 研究の目的

本研究では、[1] *SULTR1;2*(受容体)から SLIM1(硫酸イオン吸収、mGSL 生合成の抑制)への情報伝達の有無、[2] -S が *APR*(硫酸還元)や *SULTR2;1*(地上部への移行)の発現上昇をもたらす機構、[3] SLIM1 の下流で硫酸イオン吸収や mGSL 代謝を調節する機構、[4] S を必要とする環境ストレスにおける SLIM1 や S 同化貢献について解析することにより、S 栄養に応じた同化系制御の全体像を解明する。

### 3. 研究の方法

(1) *SULTR1;2* と SLIM1 間の情報伝達の有無を解明するため、それぞれの欠損株(*sultr1;2*, SKO)を育成し、途中で S 条件を変化させた際の -S 応答遺伝子の発現を調べた。硫黄十分(+S)または -S 条件で 10 日間育成した植物を +S、-S 条件に移し、0, 8, 24 時間後に根における -S 応答遺伝子(*BGLU28*)の発現を調べた。

*SULTR1;2* と SLIM1 間の情報伝達をさらに調べるため、SKO を親株としてゲノム編集(CRISPR/Cas9)法により *SULTR1;2* を欠損させた。両者は同じ染色体上の近い位置に存在するため、組換えによる二重欠損株の作製が難しいためである。

(2) SLIM1 の機能ドメインは C 末端側にあると予測される。C 末端側の配列を欠失させた SLIM1 を *slim1* 変異株で発現させ、その相補能を解析した。相補能は、GFP の蓄積、-S 応答遺伝子の発現、硫黄関連代謝物(硫酸イオン、システイン、GSH)の蓄積、を解析することで判断した。見出された機能ドメインの果たす役割を一過的転写活性化実験により明らかにした。

(3) -S 応答領域を含むことを見出している *SULTR1;2*, *APR* の 5' 上流域について、欠失系統を作製し、ルシフェラーゼ(Luc)との融合遺伝子をシロイヌナズナで発現させた。これらの植物を +S、-S 下で育成し、Luc 活性を測定することで、-S 応答シス配列(SURE)を同定した。

(4) *SULTR2;1*, *SULTR1;2*, *APR3* の -S 応答シス配列(SURE\_21, SURE\_12, SURE\_A3)について、4 回繰り返し配列を「おとり」とした酵母ワンハイブリッド(Y1H)スクリーニングを行った。スクリーニングはシロイヌナズナの転写因子ライブラリを用いて行い、それぞれの SURE に結合する数種の転写因子候補を得た。得られた転写因子候補について欠損株を取得した。これらの欠損株を +S、-S 条件で育成し、*SULTR2;1*, *SULTR1;2*, *APR3* の遺伝子発現を調べる事により、各遺伝子の -S 応答を制御する転写因子を絞り込んだ。また、植物体内の含硫代謝物(硫酸イオン、システイン、GSH、GSL、総 S)を定量し、S 同化・代謝への影響を解析した。

(5) *SULTR2;1*, *APR3* の発現を GFP により可視化した形質転換植物を親株として、-S 下で GFP が蓄積しない変異株を探索した。後代でも安定して GFP 蛍光が低下し、かつ内生遺伝子の -S 応答が失われた系統を *SULTR2;1* について 8 種、*APR3* について 20 種を得た。変異株について、+S、-S における成長や含硫代謝物量を解析した。変異形質を示す F<sub>2</sub> 約 100 個体より調製したゲノム DNA 混合物を用いて、ゲノム配列を解析した。

(6) -S 下での GSL 分解機構は不明であったが、GSL 分解の初期反応を担うチオグルコシダーゼと呼ば

れる一群のβ-グルコシダーゼ(BGLU)が知られており、また *BGLU28*, *BGLU30* の遺伝子発現が -S により著しく上昇する事が知られていた。そこで *BGLU28*, *BGLU30* の欠損株、二重欠損株を作製し、+S, -S 条件で育成した際の生育を調べるとともに、GSL 量や含硫代謝物量の測定、-S 応答遺伝子の発現解析を行なった。

- (7) GSL の蓄積量や組成は、植物の部位ごとに異なるが、S 栄養の影響は未知であった。野生型株と *sultr1;2* をパーミキュライト上で種子を形成するまで育成し、各部位における GSL の蓄積を調べた。
- (8) 根からの硫酸イオン吸収に働く *SULTR1;1*, *SULTR1;2* は、それぞれ根毛細胞、非根毛細胞に分かれて発現する。硫酸イオン吸収に果たす根毛の役割やこれらが細胞層を別にして発現する意義を考察するため、根毛の少ない変異株(*cpc*)と多い変異株(*wer*)の+S, -S 下における生育、硫酸イオン吸収活性、含硫代謝物量を調べた。
- (9) -S 下ではリンの量が増加する事が知られている。この仕組みと意義を明らかにするため、+S, -S 下で育成したシロイヌナズナのリン酸量、総リン量、リン酸吸収活性、導管液中のリン酸量を調べた。また、リン酸イオン輸送体(*PHT1;4*, *PHO1*)の欠損株を用いて同様の解析をした。
- (10) 重金属ストレスと-S 応答の関係を明らかにするため、*slim1* を用いて、Cd 処理を施した際の生育、*SULTR1;2* プロモーター-GFP 遺伝子に由来する GFP 蛍光、Cd 量、硫酸イオン、GSH、ファイトケラチン(PC)量を測定した。
- (11) 数段階の濃度で NaCl を与えた際のシロイヌナズナの生育を解析した。生育を促進した条件における元素や含硫代謝物の蓄積量を解析した。

#### 4 . 研究成果

- (1) *sultr1;2*, SKO, 野生型株(WT)を+S 条件で 10 日間育成し、+S, -S 条件に移し、0, 8, 24 時間後の根における *BGLU28* の発現を調べた。SKO では-S による *BGLU28* の発現上昇が完全に失われ、*sultr1;2* でも有意に発現上昇が抑えられた。*sultr1;2* では+S 下でも植物体内部の硫酸イオン量や GSH 量が減少しているため、-S の影響が小さかったと考えられる。-S 条件で育成した植物を-S, +S 条件に移すと、WT, SKO では+S により *BGLU28* の発現が減少した。*sultr1;2* ではこの減少が認められなかった。これらの結果は、*SULTR1;2* が硫酸イオンを受容して *BGLU28* の発現を抑制するのに対して、*SLIM1* にはその働きがない事を示していた。これらの結果を学会にて発表した。
- (2) *SLIM1* を *GAL4* の DNA 結合ドメインに融合させて酵母内で発現させたところ、レポーター遺伝子の発現を誘導した。この発現誘導は C 末端から 105 アミノ酸を欠失させても認められたが、120 アミノ酸の欠失により失われた。C 末端 106~120 アミノ酸に酵母内で *SLIM1* の転写活性化能を担う領域があると考えられる。一方植物では、C 末端から 57 アミノ酸を欠失させた *SLIM1*( C57)で既に *slim1* 相補能が失われ、全長 *SLIM1* による相補で認められる「-S 応答性の遺伝子発現」や「含硫代謝物量の回復」が認められなくなった。C57 では-S 応答遺伝子 *SHM7* の上流域に対する一過的転写活性化能も失われた事から、C 末端から 57 アミノ酸が *SLIM1* の機能発現に重要であることが明らかとなった。これらの結果を原著論文として発表した。
- (3) *SULTR1;2* の 5' 上流域を欠失させることにより、*SURE\_12* を同定した。*SURE\_12* は *WRKY* 結合配列を含む *SURE\_12A* と *SEF4* 結合配列を含む *SURE\_12B* からなり、-S 応答には両方が不可欠であった。-S に応答し、かつ *slim1* で応答が失われる *WRKY* を探索したところ、*WRKY54* が見出された。そこで、*WRKY54* の欠損株(*wrky54*)を取得し、*SULTR1;2* の発現や硫酸イオンの吸収活性、含硫代謝物の蓄積量を調べたところ、-S で育成した *wrky54* では WT と比較してこれらが有意に低下した。*WRKY54* が *SURE12A* に結合し、転写を活性化する事を確認し、論文を作製した。また、*APR2*, *APR3* の 5' 上流域を欠失させ、それぞれの *SURE* を絞り込んだ。
- (4) *SURE\_21*, *SURE\_12*, *SURE\_A3* を用いた Y1H スクリーニングから、それぞれに結合する数種の転写因子を得た。得られた転写因子候補について欠損株を取得し、*SULTR2;1*, *SULTR1;2*, *APR3* の遺伝子発現を調べた。*SURE\_12* については複数の *WRKY* 転写因子が得られ、(3)の結果をサポートする事となった。*SULTR2;1*, *APR3* の-S 応答を制御する転写因子は未同定であるが、それぞれの発現を+S 下で調節する因子が得られた。
- (5) *SULTR2;1*, *APR3* の発現を GFP により可視化した形質転換植物を親株として得られた-S 応答欠損変異株についてゲノムリサーチを行い、原因遺伝子を探索した。*SULTR2;1* の-S 応答欠損変異株については同一遺伝子内に複数の系統で独立した1アミノ酸置換が見出された。
- (6) *BGLU28*, *BGLU30* の欠損株、二重欠損株(*bglu28/30*)の成長を解析し、*bglu28/30* の生重量が-S 下で抑制される事、WT と比較して-S における GSL の蓄積が著しく高い事を見出した。-S 下で育成した *bglu28/30* では含硫一次代謝物(システイン、GSH、タンパク質中 S)が減少し、-S 応答遺伝子の発現が更新された。これらの結果から、GSL が S の貯蔵に働く事、*BGLU28/30* による GSL 分解が-S 下の生育維持に貢献すると結論した。これらの結果を原著論文として発表した。

*BGLU30* の発現が暗所でも誘導される事から、暗所における GSL 分解の意義についても解析した。暗所では GSL が減少する事、*bglu30* ではこの減少が認められなくなる事を見出した。暗所では光合成が抑制されるため、不足する炭素源を GSL から補う可能性を提唱し、原著論文として発表した。

- (7) WT と *sultr1;2* 成熟植物の各部位における GSL と含硫一次代謝物(GSH, システイン, 硫酸イオン)の蓄積を調べた。*sultr1;2* では種子を含むすべての部位で含硫一次代謝物が減少したのに対し、GSL の蓄積は維持される事を見出した。S の貯蔵に果たす GSL の役割を提唱し、原著論文として発表した。
- (8) *cpc* や *wer* では硫酸イオン吸収活性や含硫代謝物量に大きな違いがなく、硫酸イオン吸収に果たす根毛の寄与が少ないこと、根毛量と主根長が負の相関を示す事を見出し、原著論文として発表した。
- (9) -S により増加するリンがリン酸であり、増加は地上部で起こる事を見出した。また、-S により植物のリン酸吸収活性、導管液中のリン酸量が増加する事を見出し、これらに PHT1;4 や PHO1 が寄与する事を見出した。これらの結果を原著論文として発表した。
- (10) Cd 処理による生育低下が *slim1* ではより顕著であり、同時に Cd 処理による硫酸イオン吸収活性や GSH, PC 蓄積の促進が低下した。SULTR1;2 プロモーター-GFP 遺伝子に由来する GFP 蛍光は Cd 処理と-S で相加的に増加した。Cd により失われる細胞質の GSH を補うために SLIM1 による S 同化の促進が寄与すると考察した。
- (11) 低濃度(5 mM)の NaCl によりシロイヌナズナの生育が促進される事を見出した。同条件では C, S をはじめとするいくつかの必須元素量やシステイン量が増加する事から、低濃度の NaCl が光合成を促進し、その結果として S 同化も促進するのではないかと考察した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計19件（うち査読付論文 19件／うち国際共著 7件／うちオープンアクセス 10件）

1. 著者名 Y. Kimura, A. Suyama, R. Tominaga-Wada, T. Wada, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 8
2. 論文標題 Contribution of root hair development to sulfate uptake in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 e106
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/plants8040106	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 T. Nakajima, Y. Kawano, I. Ohtsu, A. Maruyama-Nakashita, A. Allahham, M. Sato, Y. Sawada, M.Y. Hirai, T. Yokoyama, N. Ohkama-Ohtsu*	4. 巻 60
2. 論文標題 Effects of thiosulfate as a sulfur source on plant growth, metabolites accumulation and gene expression in Arabidopsis and rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 1683-1701
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcz082.	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 L. Zhang, R. Kawaguchi, T. Morikawa-Ichinose, A. Allahham, S.-J. Kim, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 61
2. 論文標題 Sulfur deficiency-induced glucosinolate catabolism attributed to two beta-glucosidases, BGLU28 and BGLU30, is required for plant growth maintenance under sulfur deficiency	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 803-813
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcaa006.	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 C. Yamaguchi, S. Khamsalath, Y. Takimoto, A. Suyama, Y. Mori, N. Ohkama-Ohtsu, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 9
2. 論文標題 SLIM1 transcription factor promotes sulfate uptake and distribution to shoot, along with phytochelatin accumulation, under cadmium stress in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 e163
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/plants9020163.	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 該当する

1. 著者名 T. Morikawa-Ichinose, D. Miura, L. Zhang, S.-J. Kim, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 未定
2. 論文標題 Involvement of BGLU30 in glucosinolate catabolism in the Arabidopsis leaf under dark conditions	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 未定
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa035.	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 M. Kusajima, M. Fujita, T. Mori, K. Tsukamoto, T. Ushiwatari, H. Hayashi, A. Maruyama-Nakashita, H. Yamakawa, H. Nakashita*	4. 巻 未定
2. 論文標題 Characterization of plant immunity-activating mechanism by a pyrazole derivative	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biosci. Biotech. Biochem.	6. 最初と最後の頁 未定
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2020.1750341.	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 T. Morikawa-Ichinose, S-J. Kim, A. Allahham, R. Kawaguchi, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 8
2. 論文標題 Glucosinolate Distribution in the Aerial Parts of sel1-10, a Disruption Mutant of the Sulfate Transporter SULTR1;2, in Mature Arabidopsis thaliana Plants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants8040095	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 該当する

1. 著者名 Y. Kimura, T. Ushiwatari, A. Suyama, R. Tominaga-Wada, T. Wada, Y. Mori, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Contribution of root hair development to sulfate uptake in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 印刷中
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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 39
2. 論文標題 Metabolic changes sustain the plant life in low-sulfur environments.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Curr. Opin. Plant Biol.	6. 最初と最後の頁 144-151
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2017.06.015	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 C. Yamaguchi, N. Ohkama-Ohtsu, T. Shinano, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 12
2. 論文標題 Plants prioritize phytochelatin synthesis during cadmium exposure even under reduced sulfate uptake caused by the disruption of SULTR1;2.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Signal Behav.	6. 最初と最後の頁 e1325053
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2017.1325053	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 A. Maruyama-Nakashita*, A. Suyama, H. Takahashi	4. 巻 34
2. 論文標題 5' -non-transcribed flanking region and 5' -untranslated region play distinctive roles in sulfur deficiency induced expression of SULFATE TRANSPORTER 1;2 in Arabidopsis roots.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Biotechnol.	6. 最初と最後の頁 51-55
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.16.1226a	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 A. Allahham, S. Kanno, L. Zhang, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 21
2. 論文標題 Sulfur deficiency increases phosphate accumulation, uptake, and transport in Arabidopsis thaliana.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Int. J. Mol. Sci.	6. 最初と最後の頁 2971
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms21082971	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 A. Maruyama-Nakashita*, Y. Ishibashi, K. Yamamoto, L. Zhang, T. Morikawa-Ichinose, S-J. Kim, N. Hayashi	4. 巻 85
2. 論文標題 Oxygen plasma modulates glucosinolate levels without affecting lipid contents and composition in <i>Brassica napus</i> seeds.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biosci. Biotech. Biochem.	6. 最初と最後の頁 2434-2441
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/bbb/zbab157	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 H. Li, A. Suyama, N. Mitani-Ueno, R. Hell, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 10
2. 論文標題 Low-level NaCl stimulates plant growth by improving carbon and sulfur assimilation in <i>Arabidopsis thaliana</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 2138
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants10102138	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 該当する

1. 著者名 J. Piotrowska, Y. Jodoi, N. Ha Trang, A. Wawrzynska, H. Takahashi, A. Sirko, A. Maruyama-Nakashita*	4. 巻 11
2. 論文標題 The C-terminal region of SLIM1 transcription factor is required for sulfur deficiency response.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 2595
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants11192595	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 該当する

1. 著者名 T. Ito, T. Kitaiwa, K. Nishizono, M. Umahashi, S. Miyaji, S. Agake, K. Kuwahara, T. Yokoyama, S. Fushinobu, A. Maruyama-Nakashita, R. Sugiyama, M. Sato, J. Inaba, MY. Hirai, N. Ohkama-Ohtsu*	4. 巻 111
2. 論文標題 Glutathione degradation activity of $\gamma$ -Glutamyl Peptidase 1 manifests its dual roles in primary and secondary sulfur metabolism in <i>Arabidopsis</i> .	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant J.	6. 最初と最後の頁 1626-1642
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.15912	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 M. Kusajima, M. Fujita, K. Soudthelath, H. Nakamura, K. Yoneyama, T. Nomura, K. Akiyama, A. Maruyama-Nakashita, T. Asami, H. Nakashita*	4. 巻 23
2. 論文標題 Strigolactones modulate salicylic acid-mediated disease resistance in Arabidopsis thaliana.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Int. J. Mol. Sci.	6. 最初と最後の頁 5246
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms23095246	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 丸山明子*	4. 巻 92
2. 論文標題 硫酸イオンの輸送機構	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 日本土壌肥科学雑誌	6. 最初と最後の頁 121-128
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.20710/dojo.92.2_121	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 Y. Nakai*, A. Maruyama-Nakashita	4. 巻 21
2. 論文標題 Biosynthesis of sulfur-containing small biomolecules in plants.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Int. J. Mol. Sci.	6. 最初と最後の頁 3470
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms21103470	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62件 (うち招待講演 12件 / うち国際学会 15件)

1. 発表者名 丸山 明子
2. 発表標題 硫黄栄養と他元素代謝との接点：銅とリンについて
3. 学会等名 植物の栄養研究会 第5回研究交流会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丸山 明子
2. 発表標題 植物の硫黄同化・代謝とその調節機構
3. 学会等名 令和元年度日本農芸化学会西日本支部例会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 牛渡 司、光田 展隆、鹿内 利治、丸山 明子
2. 発表標題 硫酸イオン輸送体SULTR2;1は転写因子SPL7の下流で銅欠乏耐性に寄与する
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Alaa Allahham、丸山 明子
2. 発表標題 Sulfur deficiency induced phosphate uptake, translocation, and accumulation in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 日本土壌肥料学会 2019年度静岡大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 堀田 里奈、藤田 萌香、牛渡 司、井上 真依、草島 美幸、西内 巧、丸山 明子、仲下 英雄
2. 発表標題 ヒートショック処理によるNPR1非依存的な病害抵抗性に機能するOZF2遺伝子の機能解析
3. 学会等名 日本農薬学会第 45 回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 丸山 明子、木村 侑希、牛渡 司、陶山 明子、富永 るみ、和田 拓治
2. 発表標題 Contribution of Root Hair to Sulfate Uptake in Arabidopsis
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 張 柳、川口 諒太、一瀬 智美、Alaa Allahham、金 善州、丸山 明子
2. 発表標題 Two beta-Glucosidases, BGLU28 and BGLU30, are Responsible for Sulfur Deficiency-Induced Glucosinolate Catabolism in Arabidopsis
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 一瀬 智美、金 善州、Alaa Allahham、川口 諒太、藤村 由紀、丸山 明子
2. 発表標題 シロイヌナズナ成熟個体のグルコシノレート蓄積に及ぼす硫酸イオントランスポーターSULTR1;2欠損の影響
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Alaa Allahham、丸山 明子
2. 発表標題 Sulfur deficiency induced phosphate uptake, translocation, and accumulation in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 張 柳、川口 諒太、一瀬 智美、Alaa Allaham、金 善州、丸山 明子
2. 発表標題 Glucosinolate catabolism dependent on two atypical myrosinases is required for sustaining plant growth under sulfur deficiency
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 牛渡 司、光田 展隆、鹿内 利治、丸山 明子
2. 発表標題 硫酸イオン輸送体SULTR2;1は転写因子SPL7の下流で銅欠乏耐性に寄与する
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 川口 諒太、丸山 明子
2. 発表標題 SLIM1によるSDI1の発現促進：硫黄欠乏下におけるグルコシノレート生合成の効率的な抑制機構
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 一瀬智美、山崎勇三、三浦大輔、金善州、丸山明子
2. 発表標題 暗処理が引き起こすグルコシノレート量減少の分子機構
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 牛渡司 光田展隆、鹿内利治、丸山明子
2. 発表標題 転写因子SPL7による硫酸イオン輸送体SULTR2;1の発現促進
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 川口諒太, 丸山明子
2. 発表標題 グルコシノレート生合成の抑制因子SDI1の硫黄欠乏による発現誘導にはSLIM1が関与する
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 L. Zhang, M. Takamune, T. Morikawa-Ichinose, A. Maruyama-Nakashita.
2. 発表標題 Involvement of salicylic acid in low-sulfur responses in Arabidopsis thaliana.
3. 学会等名 JSBBA West 1st Student Forum 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 A. Allahham, A. Maruyama-Nakashita.
2. 発表標題 Involvement of Increased Xylem Transport of Phosphate in the Sulfur Deficiency- Induced Phosphate Accumulation in the Shoots of Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 JSBBA West 1st Student Forum 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 T. Ushiwatari, N. Mitsuda, A. Maruyama-Nakashita.
2. 発表標題 Identification of a Transcription Factor, SPL7, Maintains the Expression of SULTR2;1 in Arabidopsis Roots
3. 学会等名 JSBBA West 1st Student Forum 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 K. Soudthelath, A. Maruyama-Nakashita.
2. 発表標題 Phenotypic characterization of sultr2;1sultr3;5 double knockout in Arabidopsis thaliana.
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山口千仁, 瀧本裕希, SOUDTHEDLATH Khamsalath, 大津直子, 森 裕樹, 丸山明子
2. 発表標題 カドミウム処理に応じた硫黄代謝系の調節機構.
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 丸山明子、木村侑希、陶山明子
2. 発表標題 硫酸イオンの吸収に果たす根毛の役割.
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2018年度神奈川大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tomomi Ichinose, Yuzo Yamazaki, Daisuke Miura, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Regulation of glucosinolate metabolism by the light conditions in Arabidopsis leaf
3. 学会等名 11th International Plant Sulfur Workshop (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 一瀬智美・山崎雄三・三浦大典・金善州・丸山明子
2. 発表標題 光条件に応じたグルコシノレート代謝調節機能
3. 学会等名 日本農芸化学会2019 年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丸山明子, 草島美幸, 高宗万希子, 光田展隆, 木村侑希, 仲下英雄, 高橋秀樹
2. 発表標題 硫酸欠乏下での硫酸イオン吸収の増加に寄与するWRKY転写因子
3. 学会等名 第29回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 一瀬智美、山崎雄三、三浦大典、丸山明子
2. 発表標題 暗処理によるグルコシノレート量減少の分子機構
3. 学会等名 第29回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 A. Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Coordination of sulfur metabolism responding to the availability in the environments.
3. 学会等名 TAIWAN-Japan 2017 Plant Biology Conference ( 国際学会 )
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Khamsalath Soudthelath, Yamaguchi C, Maruyama-Nakashita A
2. 発表標題 Contribution of SULTR2;1 and SULTR3;5 to the Root-to-Shoot Transport of Sulfate.
3. 学会等名 TAIWAN-Japan 2017 Plant Biology Conference ( 国際学会 )
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 C. Yamaguchi, Y. Takimoto, N. Ohkama-Ohtsu, A. Hokura, T. Shinano, T. Nakamura, A. Suyama, A. Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Mechanisms of cadmium-induced increases of sulfate uptake, translocation and thiol synthesis in Arabidopsis thaliana.
3. 学会等名 TAIWAN-Japan 2017 Plant Biology Conference ( 国際学会 )
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tomomi Ichinose, Yuzo Yamazaki, Daisuke Miura, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Spatial distribution of glucosinolates in the inner region of the Arabidopsis leaf
3. 学会等名 TAIWAN-Japan 2017 Plant Biology Conference ( 招待講演 ) ( 国際学会 )
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 丸山明子, 高宗万希子, 斉藤和季, 高橋秀樹
2. 発表標題 硫黄欠乏による硫酸イオン輸送体SULTR1;2の発現上昇に寄与するWRKY転写因子
3. 学会等名 土壤肥料学会2017年度大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Khamsalath Soudthelath, Yamaguchi C, Maruyama-Nakashita A
2. 発表標題 Contribution of SULTR2;1 and SULTR3;5 to the Root-to-Shoot Transport of Sulfate.
3. 学会等名 土壤肥料学会2017年度大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 丸山明子, 峠隆之, 高宗万希子, 高橋秀樹, 斉藤和季
2. 発表標題 硫黄栄養条件に応じて含硫二次代謝物質グルコシノレートの生合成が変化する仕組み
3. 学会等名 土壤肥料学会2017年度九州部会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山口千仁, 瀧本裕希, 保倉明子, 大津直子, 陶山明子, 信濃卓郎, 丸山明子
2. 発表標題 カドミウム処理がシロイヌナズナの硫黄動態に及ぼす影響
3. 学会等名 土壤肥料学会2017年度九州部会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 丸山明子
2. 発表標題 硫黄栄養の獲得に関する進化的考察
3. 学会等名 第三回植物の栄養研究会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 牛渡司、光田 展隆、丸山明子
2. 発表標題 硫酸イオントランスポーターSULTR2;1の遺伝子発現を調節する転写因子の探索
3. 学会等名 第三回植物の栄養研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山口千仁、瀧本裕希、大津直子、保倉明子、信濃卓郎、中村俊貴、陶山明子、丸山明子
2. 発表標題 カドミウム処理したシロイヌナズナにおける 硫酸イオンの吸収と移行の誘導機構
3. 学会等名 第10回トランスポーター研究会九州部会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Alaa Allahham, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Effects of sulfur deficiency on phosphate accumulation in shoot of Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 第14回 日韓合同シンポジウム（国際学会）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Khamsalath Soudthelath, Yamaguchi C, Nakamura T, Maruyama-Nakashita A
2. 発表標題 Contribution of SULTR2;1 and SULTR3;5 to Root-to-Shoot Translocation of Sulfate
3. 学会等名 第14回 日韓合同シンポジウム (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tomomi Ichinose, Yuzo Yamazaki, Daisuke Miura, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Visualization of glucosinolate distribution by mass spectrometry imaging in Arabidopsis
3. 学会等名 第14回 日韓合同シンポジウム (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tomomi Ichinose, Yuzo Yamazaki, Daisuke Miura, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Visualization of glucosinolate distribution by mass spectrometry imaging
3. 学会等名 ASPB (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 丸山明子
2. 発表標題 アブラナ科植物が生産する含硫機能性化合物グルコシノレートの代謝調節機構の解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度大会(京都) (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 H. Li, A. Suyama, N. Mitani-Ueno, R. Hell, A. Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Plant growth stimulation by a low NaCl level accompanied the increased carbon and sulfur assimilation in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 JSBBA West 4th Student Forum
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 K. Soudthelath, C. Yamaguchi, T. Nakamura, T. Morikawa-Ichinose, A. Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Phenotypic characterization of disrupted Arabidopsis plants for sulfate transporters SULTR2;1 and SULTR3;5
3. 学会等名 JSBBA West 4th Student Forum
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山明子
2. 発表標題 植物の栄養環境適応: 硫黄の獲得と分配、リサイクルの仕組み
3. 学会等名 植物・動物・生態 三学会合同福岡例会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山明子
2. 発表標題 硫黄栄養によるグルコシノレート(GSL)代謝の調節
3. 学会等名 第6回 植物の栄養研究会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ryota Kawaguchi, Takuo Enomoto, Sho Nishida, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Connection between Low Sulfur Response and Repression of Glucosinolate Synthesis: Involvement of SLIM1 Transcription Factor in the Induction of SDI1 Expression under Low Sulfur Environment
3. 学会等名 JOINT MEETING FOR PLANT AND HUMAN SULFUR BIOLOGY AND GLUCOSINOLATES (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Liu Zhang, Tomomi Morikawa-Ichinose, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 GLUCOSINOLATES CATABOLISM FACILITATED BY TWO beta-GLUCOSIDASES, BGLU28 AND BGLU30, SUPPORTS PLANT GROWTH UNDER SULFUR DEFICIENCY
3. 学会等名 JOINT MEETING FOR PLANT AND HUMAN SULFUR BIOLOGY AND GLUCOSINOLATES
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 N. Ha Trang, A. Suyama, C. Ohtaki, A. Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Potential application of the downstream region of sulfate transporter SULTR2;1 for recombinant gene expression in plants
3. 学会等名 第3 回日本植物バイオテクノロジー学会(つくば)大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山明子、石橋洋平、山本恭太郎、Zhang Liu、一瀬(森川)智美、林信哉
2. 発表標題 酸素プラズマ処理によるナタネ種子中グルコシノレート含量の低減
3. 学会等名 第3 回日本植物バイオテクノロジー学会(つくば)大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松尾翔大、丸山明子
2. 発表標題 植物の硫黄栄養応答における硫酸イオン輸送体SULTR1;2と転写因子SLIM1のつながり
3. 学会等名 第12回トランスポーター研究会九州部会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 L. Zhang, R. Kawaguchi, T. Morikawa-Ichinose, A. Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 DISRUPTION OF SULFUR DEFICIENCY-INDUCED GLUCOSINOLATES CATABOLISM AFFECTS GLUCOSINILATES DISTRIBUTION IN MATURE PLANTS
3. 学会等名 The 12th International Plant Sulfur Workshop (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 N. Ha Trang, A. Suyama, C. Ohtaki, A. Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Anthocyanin production in Arabidopsis roots using the downstream region of sulfate transporter SULTR2;1
3. 学会等名 The 12th International Plant Sulfur Workshop (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸山明子
2. 発表標題 アブラナ科植物が生産する含硫機能性化合物 グルコシノレートの代謝調節機構の解析
3. 学会等名 令和 4 年度日本農芸化学会西日本支部例会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Zhang Liu, 川口諒太, 一瀬智美, 丸山明子
2. 発表標題 The effect of sulfur deficiency-induced glucosinolates catabolism disturbance on plants
3. 学会等名 日本農芸化学会 2022 年度西日本支部大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸山明子
2. 発表標題 植物の硫酸イオン吸収・同化が 植物の生長と発達および環境ストレス耐性に果たす役割の解明
3. 学会等名 2022 年度(令和4年度)日本土壌肥料学会 九州支部例会(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 K. Soudthelath, T. Nakamura, L. Zhang, T. Morikawa-Ichinose, A. Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Functions of Arabidopsis sulfate transporter SULTR2;1 in sulfur metabolism and plant growth
3. 学会等名 JSBBA West 5th Student Forum
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Akiko Maruyama-Nakashita, Miyuki Kusajima, Nobutaka Mitsuda, Makiko Takamune, Hideo Nakashita, Hideki Takahashi
2. 発表標題 WRKY transcription factors involved in the induction of sulfate uptake activity under sulfur deficiency
3. 学会等名 Redox Week in Sendai 2022(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 真鍋亮太, 丸山明子
2. 発表標題 硫黄欠乏応答性マイクロRNA : miR395が植物の硫黄欠乏耐性に果たす役割
3. 学会等名 植物の栄養研究会第 7 回交流会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Liu Zhang, Ryota Kawaguchi, Tomomi Morikawa-Ichinose, Alaa Allahham, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 Glucosinolate catabolism maintains glucosinolate profiles and transport in sulfur-starved Arabidopsis
3. 学会等名 植物の栄養研究会第 7 回交流会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Justyna Piotrowska, Yuki Jodoi, Nguyen Ha Trang, Anna Wawrzynska, Hideki Takahashi, Agnieszka Sirko, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 硫黄欠乏応答のマスター転写因子 SLIM1 の機能調節ドメイン
3. 学会等名 植物の栄養研究会第 7 回交流会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Justyna Piotrowska, Yuki Jodoi, Nguyen Ha Trang, Anna Wawrzynska, Hideki Takahashi, Agnieszka Sirko, Akiko Maruyama-Nakashita
2. 発表標題 硫黄欠乏応答におけるSLIM1転写因子のC末端領域の必要性
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年



1. 発表者名 丸山 明子, 草島美幸, 高宗万希子, 光田展隆, 木村侑希, 仲下英雄, 高橋秀樹
2. 発表標題 硫黄欠乏下での硫酸イオン吸収の増加に寄与するWRKY転写因子
3. 学会等名 日本農芸化学会 2023 大会(広島)
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 Tamaoki M* and Maruyama-Nakashita A	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 324
3. 書名 Overview of Se uptake, metabolism and tolerance in plants, Plant Ecophysiology, Vol.11, Selenium in Plant (Eds, E.Pilon-Smits, L. Winkel, Z. Lin)	

1. 著者名 Yamaguchi C. and Maruyama-Nakashita A*	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 243
3. 書名 Sulfur Metabolism in Higher Plants - Fundamental. Environmental and Agricultural Aspects (Eds, LJ De Kok, SH Haneklaus, MJ Hawkesford, E. Schnug)	

1. 著者名 Maruyama-Nakashita A* and Naoko Ohkama-Ohtsu	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 421
3. 書名 Glutathione in plant growth, development and stress tolerance (Eds, MA Hossain, MG Mostofa, PD Vivancos, DJ Burritt, M. Fujita, LS Phan Tran)	

〔出願〕 計1件

産業財産権の名称 成長が向上した植物の製造方法	発明者 丸山 明子	権利者 九州大学
産業財産権の種類、番号 特許、特願2018-154225	出願年 2018年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔その他〕

九州大学研究者情報  
<http://hyoka.ofc.kyushu-u.ac.jp/search/details/K003653/research.html>  
九州大学大学院農学研究院植物栄養学研究分野  
<https://q-pnl-am.org/>

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

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