

令和 4 年 5 月 17 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H01185

研究課題名(和文) 生体組織の成長を理解するための新規力学モデルの発展と応用

研究課題名(英文) Development and application of continuum models for morphogenesis

研究代表者

石原 秀至 (Ishihara, Shuji)

東京大学・大学院総合文化研究科・准教授

研究者番号：10401217

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 9,800,000円

研究成果の概要(和文)：(1) 生体組織の連続体モデルの開発をおこなった。このモデルは、細胞形態変化、細胞再配置、細胞分裂・細胞死などが複雑に絡み合う組織の変形を記述できる。さらに、フェーズフィールド法によって、組織全体の形態や二種細胞系を扱えるようにモデルを拡張した。(2) 細胞輪郭が可視化された動画データから細胞や組織の変形をテンソル量で計測する手法を改良し、連続体モデルで提案した関係式の検証を行った。(3) 細胞集団のパターン形成過程を調べた。分子量保存による粗大化、曲面が引き起こすパターン伝播機構について、パターン形成について一般に言える新規な現象を発見した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

分子・細胞の振る舞いから現れる多細胞パターンや多細胞組織の物性を理解することは、個体発生や再生、創傷治癒、免疫応答の統合的理解に重要である。細胞の再配置や分裂など、組織の変形は複雑な過程であり、数理的な記述が確立してはいない。本研究では、細胞の形態自由度を取り入れた連続体モデルによって、細胞分裂による組織成長や二種細胞混合系のモデルを構築した。同時に、動画データから細胞や組織の変形を解析する手法を確立し、理論モデルとの整合性を確認した。さらに、曲面が引き起こすパターン伝播機構の発見など、新規で基本的な知見を得た。これらは今後、多細胞組織の力学モデリング、データ解析に広く活用されると期待される。

研究成果の概要(英文)：(1) We developed a continuum model for a biological tissue by extending previous our work. The model is formulated by integrating the complicated process of tissue deformation, such as cell shape change, cell intercalation, cell division and death. In particular, forces accompanying cell division and death, generation of force dipole and relaxation of elastic energy due to the change in the reference state, are resolved. The model also includes phase field for describing whole tissue shape and cell mixing. (2) We developed a technique of image analysis for estimating deformation tensors that characterize the tissue deformation in experimental data. The obtained tensors are confirmed to obey the theoretically driven relationship. (3) We also investigated pattern formation processes in biological systems, such as coarsening of mass-conserved reaction diffusion systems, a new mechanism of pattern propagation arising on curved surfaces.

研究分野：生物物理

キーワード：組織力学 個体発生 連続体力学 パターン形成

1. 研究開始当初の背景

(1) 多細胞生物の個体発生において、遺伝子やシグナリングと共に、組織の成長変形を駆動する機械的な力が重要な役割を果たす。近年、個体発生のみならず、力学的観点から細胞集団の振る舞いを解析する研究が多数行われており、組織力学 (Tissue Mechanics) と呼ばれる分野が形成されている。当該分野では、細胞が分子シグナルを受け取り、自ら力を出して、組織変形が駆動される仕組みなどについて、数理モデリングを含んだ研究が盛んに行われている。一方で、細胞スケールと組織スケールの力学・変形の関係には不明な点が多く残されていた。

(2) 組織の変形は細胞レベルで見ると、細胞変形、細胞再配置、細胞分裂、細胞死に分割される。これらの異なる種類の細胞レベルの過程が複雑に絡み合った現象を統一的に取り扱う数理的な記述方法が求められていた。共同研究を行なっているフランスのグループが、テクスチャーテンソルと呼ばれるテンソル量を用いることで、組織の変形を細胞変形、細胞再配置、細胞分裂、細胞死に起因する変形に分解して計測する手法を開発した (Guirao et al. eLife 2015)。一方で我々は、細胞形態が可視化された画像データから細胞の圧力と細胞接着面の張力、細胞集団の応力を推定する力のベイズ推定法を構築していた (Ishihara and Sugimura, J. Theor. Biol. 2012, Ishihara et al. Eur. Phys. J. E 2013)。これらの力学計測手法を発展させ統合することで、組織の力学的性質をより定量的に扱えることが期待された。

(3) 細胞の変形、再配置、分裂などの細胞レベルの過程は、組織の応力分布を変化させる一方で、組織応力場からの制御を受ける。したがって、細胞と組織のスケールの変形・力の間にはフィードバックが働いており、このような階層間の関係を踏まえた理論モデルを構築できれば、生体組織成長の理解が飛躍的に進展すると期待される。既存研究では、Cell Vertex Model (CVM) などの個々の細胞が陽に表現されるモデルは多く用いられてきたが、このような離散モデルは組織のマクロスコピックな変形を解析的に取り扱うのに適してはいない。バイオメカニクス分野で使われてきた弾性体理論等の連続体モデルは細胞という内部構造を無視しており、細胞動態が中心的な役割を果たす組織成長過程を扱うには粗すぎる。我々は、離散モデルと連続体モデルの両者の強みを合わせ持つ理論モデルとして、細胞形態をテンソル量として表す内部自由度を持った新規連続体力学モデルを構築していた (Ishihara et al. Phys. Rev. E 2017)。

2. 研究の目的

(1) 本研究の目的の一つは、上の項で述べた組織力学のための連続体力学モデルを発展、応用することである。組織の変形は、細胞レベルで見ると細胞の変形、再配置、分裂、死が絡み合った複雑な過程であり、細胞形態を表すテンソル量をモデルに組み込むことによって、これらの過程を統一的に取り扱うことができる。本研究では、これまで取り扱いが不十分であった以下の効果を取り入れることでモデルを拡張する。(a) 細胞のシグナルや細胞極性の効果、(b) 細胞分裂、細胞死の力学的効果、(c) 組織全体形態、二種細胞系。

(2) 培養細胞集団やショウジョウバエ上皮の動画データから、細胞集団の応力および変形を計測する。得られたデータを用いて、連続体力学モデルを実験的に検証する。ただし、細胞集団の力学や変形の計測は、近年急速に発展したこともあり、スタンダードな手法が確立されているわけではなく、それぞれの手法が様々な仮定を含んでいる場合が多い。すなわち、既存手法にも改良の余地がある状況といえる。本研究では必要に応じて、細胞集団内応力計測手法およびテクスチャーテンソル法の改良、開発を行う。

(3) その他にも、組織力学や細胞集団に関する数理的に興味深い問題を取り扱う。例えば、組織の表面を想定した曲がった曲面が細胞や細胞集団にどのような効果を及ぼすのかが近年注目されているが、未だどのような効果がありうるかについてわかっていないことも多い。これについて、パターン形成の数理という立場から、曲面がその上のパターンに及ぼす効果を調べる。

3. 研究の方法

(1) 生体組織の連続体力学モデル

我々が以前に報告していた連続体力学モデルを拡張することで (Ishihara et al. Phys. Rev. E 2017)、生体組織、細胞集団の力学を統一的に取り扱えるモデルを構築する。本モデルは、どのような系でも成り立つ力の釣り合い関係を別にすると、組織の特性をキネマティックな関係式とキネティックな関係式で与えている。キネティックな関係式に関しては、CVM と同じ弾性ポテンシャルを想定し、熱力学形式を介して応力を構成することで、細胞レベルと組織レベルの振る舞いを結びつける。

(a) 分子活性や生化学シグナルはスカラー場として、細胞極性はベクトル場として、上皮で主要な力の発生源となるコーティカルアクトミオシン (方向性を持ったアクティブな応力を出す) はテンソル場として、数理モデルに組み込む。これらの物理量がどのようなキネマティクスに従うかを同定し、熱力学的形式や生物学的知見を踏まえてダイナミクスを与える。また、培養細胞系に

見られる細胞の集団的な振動運動について、極性場を取り入れたモデル化を行う。

(b) 数理モデルに細胞分裂および細胞死の効果を取り込む。細胞の増減をテンソル形式として与えるキネマティックな関係式を考察し、細胞分裂と細胞死のキネティックな関係式を熱力学形式を踏まえて導出する。

(c) 多細胞組織全体の変形を扱う。特に、細胞分裂に伴い組織全体の大きさと形状がどのように変化するのかを理解するためには、組織全体を扱うモデルの拡張が必須である。そのために、変形を表す手法の一つであるフェーズフィールド (PF) を導入する。また、二種細胞を混合した系に対応するようにモデルを拡張し、細胞の細胞選別過程について、細胞の硬さや能動性の効果について調べる。

(2) 実験データに基づく数理モデルの検証

細胞集団の変形や力学量の実験データを取得し、提案した数理モデルの検証を行う。

(a) ショウジョウバエ蛹期の翅上皮の動画データから、Guirao et al. eLife 2015 で報告されたテクスチャーテンソル法を用いて、組織の変形および細胞分裂などの細胞レベルの過程を計測する。得られたデータをもとに、我々が提案するモデルのキネマティックな関係式を検証する。加えて、Ishihara and Sugimura (J. Theor. Biol. 2012) の力のベイズ推定法を用いて応力場を定量し、変形量と比較する。

(b) 哺乳類培養細胞集団では、細胞が基質を引張る力 (牽引力 traction force) を測定できる。さらに、細胞集団を弾性体としてみなして、牽引力から細胞集団内応力を見積もる Monolayer stress microscopy 法が提案されていた (Tambe et al. Nat. Mat. 2011)。本研究では、「細胞を弾性体」と仮定することなく応力を推定する新規手法を開発し、細胞集団の力学的性質を評価する。

(c) 画像データから上皮組織の力学モデルを構築し、パラメータを推定する手法の開発に取り組み。さらに、複数の候補モデルを比較し、統計学的手法に基づいてモデル選択を行う。

4. 研究成果

(1) 新規連続体モデルの拡張と解析

(a) 分子活性や生化学シグナル、細胞極性、コーティカルアクトミオシンについて、これらの物理量がどのようなキネマティクスに従うかを同定し、熱力学的形式と矛盾のないように数理モデルに組み込んだ。

正方形領域で培養されたヒト表皮角化細胞株 HaCaT 細胞の集団が示す、特徴的な集団振動運動 (Nier et al. Biophys. J. 2018) についてモデル化を行った。細胞極性を想定し、極性場と細胞形態場、速度場からなる数理モデルを構築した。下の項で述べるデータ解析結果から得られたパラメータ値に近い領域で、実験で見られる振動が観察された (図 1)。モデルからは、細胞形態と、形態に依存した応力、細胞極性が応力場を検知してその向きにそろおうとするというフィードバックが、振動を生み出すことが示唆されている。さらに、振動が起こるためには、細胞の柔らかさ (細胞面積が圧縮性を持つこと) が必要であることを見出した。MDCK 培養細胞では振動は見られないが、これもデータ解析から得られるパラメータ値をモデルに入れた結果と整合的であった。

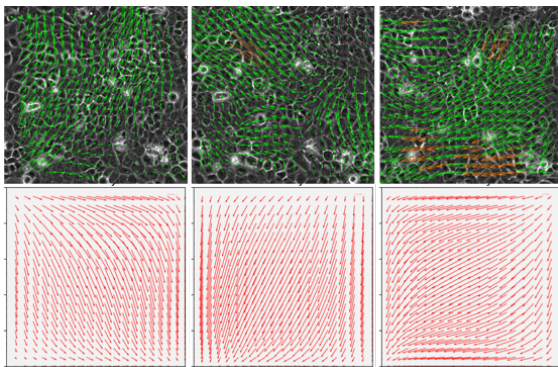


図 1 上: HaCaT 細胞の速度場の回転 (Nier et al. Biophys. J. 2018 で報告されたデータ解析結果を示す。図の左から右へ時間発展)。下: 数理モデルで現れる速度場。実データと同様に、速度場の回転が見られる。

(b) 細胞の増減は生体組織に独特の能動的な過程の一つであり、非生物物質を取り扱う一般的な連続体モデルには現れないことから、その定式化は自明ではない。例えば、細胞分裂はフォースダイポールとして周囲に力を加えると同時に、弾性の参照状態を変えることで弾性エネルギーを緩和させるという一見相反する効果を起こしうる。本研究では、細胞分裂が起こす変形を能動力と見做し、熱力学的形式と矛盾しない形で細胞分裂の効果を連続体方程式に取り入れた。細胞死も同様に取り扱える。

(c) 細胞分裂は組織の成長を促し、その形状を変える。本研究では、組織全体のサイズと形状変化を取り扱うために PF 法を取り入れた定式化を行った。近年、細胞や細胞集団のダイナミックな形態変化を扱うために PF を用いた数理モデルが多く提案されているが、理論的にはやや混乱

があり、研究グループ毎に細部の異なる定式化がされていた。実際、形態変動に伴う境界条件の取り扱いに注意を要し、これを解決する形で定式化を行った。拡張したモデルでは、細胞分裂が引き起こす細胞再配置などの込み入った過程も力学的に無矛盾に取り扱える。成長する組織の数値計算を行い、細胞分裂が一樣に起こる条件下では組織は円形に広がるが、組織の境界のみで細胞が分裂するという異所的な成長を取り込んだ条件では、組織成長に伴って組織内応力の不整合性が生じて座屈が起こり、細胞成長境界が不安定化することを見出した (図 2)。他に、二種細胞が混合している状態から分子する状態への変化 (細胞選別) を取り扱うための定式化に取り組んだ。この場合も各相の形態変化を伴うため、定式化自体は PF 法と類似している。

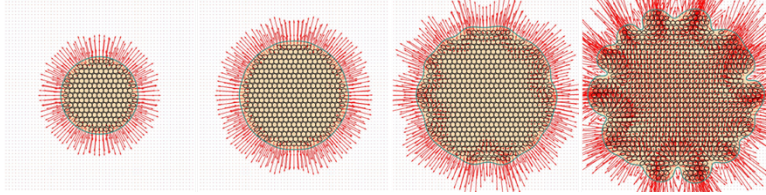


図 2 組織成長の PF 法による数値計算。細胞分裂が組織境界でのみ起こるとすると、成長に伴って形態不安定性が起こる。

(d) 他にも、関連する数理モデルとして、以下を調べた。(i) 保存量のある反応拡散系は粗大化を示すことが知られていたが、2次元、3次元の数値計算を行い、非平衡相分離でも表面張力が系の理解に有効であることを示した (Tateno and Ishihara, Phys. Rev. Res. 2021)。(ii) 組織は複雑化形状を行い、その表面は2次元曲面をなす。平面では静止した Turing パターンが、曲面上では伝播ダイナミクスを示すことを見出した (Nishide and Ishihara, Phys. Rev. Lett. in press)。

(2) 実験データ解析手法の開発とモデル検証

(a) ショウジョウバエ蛹の翅上皮において、Guirao et al. eLife 2015 のテクスチャーテンソル法の定式化に従って、組織の変形および細胞分裂などの細胞レベルの過程を計測した。得られたデータに基づいて、数理モデルの評価、検証を実施した。特に、キネマティックな関係式はパラメータを含まない純粋に幾何的な関係式であることから、高精度で成り立つことが期待される。

Guirao et al.の定式化ではまず、細胞形態を M というテクスチャーテンソル量で定量し、その時系列変化から種々の変形 (全体の変形、各細胞の形態変化、再配置、分裂、死) を計算する。ただし、変形の分解について任意性のある箇所があり、また、 M の規格化についても不自然な点があった。そこで、本研究では、これらの点を見直し、定式化を改良した。その上で、モデルで仮定されたキネマティックな関係式を検証した結果、期待された通り、高精度で成り立つことが確認できた (図 3)。さらに、力のベイズ推定法を用いて応力テンソルを推定し、細胞形態と偏差応力に強い相関があることを確認した。現在、キネマティックな関係式の妥当性を検証中である。

野生型の翅と翅の形態が丸くなる *dachsous (ds)* RNAi の翅をそれぞれ 3 サンプルずつ解析し、改良したテクスチャーテンソル法によって、再現性よく形態変化を取り出せることを確認した。この結果は、我々の手法が見ただけではわからない形態変化を捉えることができ、実験データ解析に有用であることを示唆する。

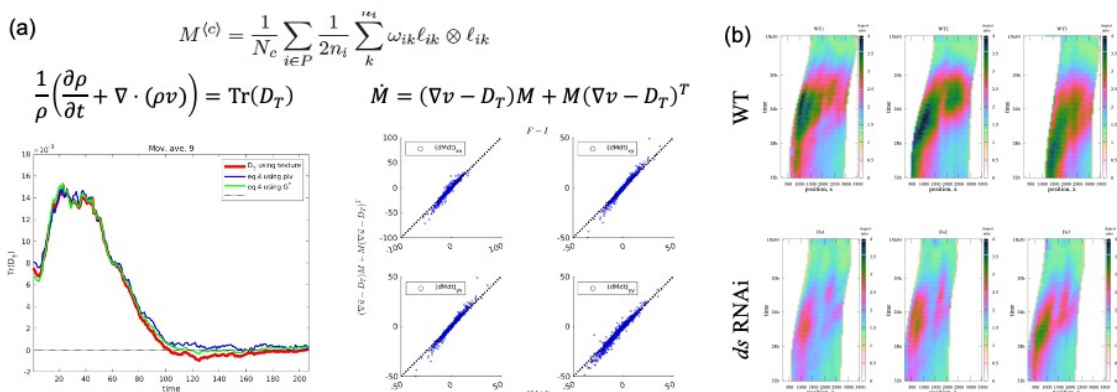


図 3 細胞形態テンソル M の再定義と、それを用いた数理モデルの検証。(a) テンソル M の規格化の定義等を変えることで、キネマティックな関係式 (細胞数に関する連続の方程式など) が成り立つことを検証した。(b) コントロールと *ds* RNAi の翅の発生過程における細胞形態変形度の時空間マップ。各サンプルについて、細胞形態のアスペクト比をカラースケールで示す。

(b) 培養細胞集団において細胞の基質への牽引力から細胞集団内応力を見積もる既存手法では細胞は弾性体と仮定されている (Tambe et al. Nat. Mat. 2011)。我々は、力の釣り合いに、正規化 (Nier et al. Biophys. J 2016) や Kalman Filter (Nier et al. Biophys. J. 2018) を用いて、細胞内に働く応力を見積もる手法を開発し、既存手法より高精度な測定が可能であることを確認した (図 4)。さらに、細胞集団内応力が細胞形態と高い相関を持つこと、一方で、細胞牽引力方向が細胞応力

方向とほとんど無相関なことを見出した (Nier et al. Biophys. J. 2018)。この実験解析の結果は、これまでほとんどの場合同一視されてきた細胞極性と細胞形態を区別する必要があることを意味する。特に、細胞の出す応力として理論的によく用いられてきた関係式、 $\sigma_{act} = -\zeta Q$ (Q は細胞形態に関連するネマティックオーダーテンソル) について、二種の細胞で、独立な 2 成分に関して比例係数 ζ が一致するというものをもって、初めて確認し、また ζ の測定も行なった。なお、上述の数理モデル (図 1) は、これらの測定結果を踏まえてモデルを構築した。

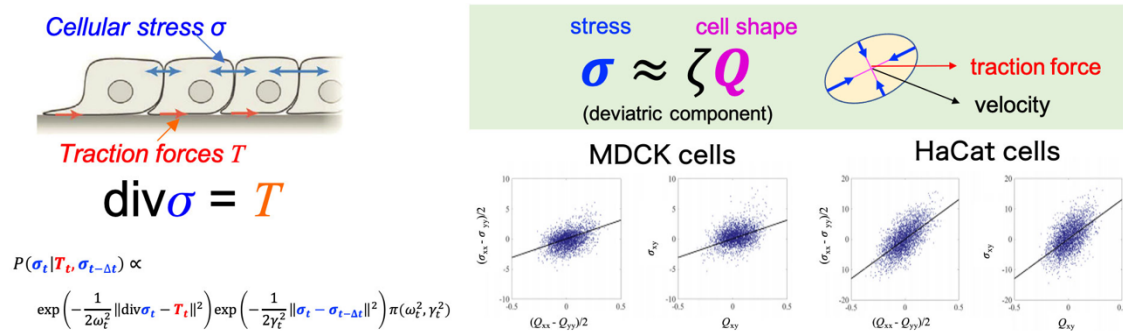


図 4 細胞応力と基質牽引力の釣り合いの式に、時間連続性の仮定を入れてカルマンフィルターによって細胞応力 σ を見積もる。応力が細胞形態と比例関係にあることを確認し、比例係数も見積もった。

(c) Cell Vertex Model は組織力学分野で最もよく用いられる離散モデルの一つである。先行研究では、分子の機能など定性的な情報から力学モデルを構築し、数値計算と実験データを要約統計量を用いて間接的に比較することで力学モデルのパラメータ(力学パラメータ)を推定していた。このアプローチではパラメータ決定に大量の数値計算を必要とするので、2 パラメータの決定に多大な計算資源を用いていた (Kursawe et al. J. Theor. Biol. 2018)。以上の技術的な問題を解決するために、本研究では、定量的な情報に基づいて力学モデルを構築し、力学パラメータを画像データから直接抽出する手法の確立を目指した。

開発手法では、力のベイズ推定法で得られた細胞のカー形相関に基づいて候補モデルを構築し、モデル式を力の釣り合い方程式に代入し、パラメータをデータから直接推定する。さらに、赤池情報量基準 (AIC) を用いて、複数の候補モデルから最も適したモデルを選択する。この手法は、既存の研究と比べ速く正確で、また多くのパラメータ (~6 個) を取り扱える。開発手法をショウジョウバエの上皮組織に適用し、発生過程や遺伝学操作による力学パラメータの変化を検出するとともに、異なる張力パラメータが直交し、固有の機能を担っていることを示した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 M. Tateno and S. Ishihara	4. 巻 3
2. 論文標題 Interfacial-curvature-driven coarsening in mass-conserved reaction-diffusion systems	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Physical Review Research	6. 最初と最後の頁 23198
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1103/PhysRevResearch.3.023198	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 石原秀至	4. 巻 60
2. 論文標題 組織変形の定量化手法と多階層連続体モデル	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 生物物理	6. 最初と最後の頁 37-43
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2142/biophys.60.037	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 V. Nier, G. Peyret, J. d' Alessandro, S. Ishihara, B. Ladoux, and P. Marcq	4. 巻 115
2. 論文標題 Kalman inversion stress microscopy	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biophysical Journal	6. 最初と最後の頁 1808-1816
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.bpj.2018.09.01	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

〔学会発表〕 計21件（うち招待講演 11件/うち国際学会 8件）

1. 発表者名 Kaoru Sugimura
2. 発表標題 Mechanical control of epithelial morphogenesis.
3. 学会等名 Mathematical Mechanobiology（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 杉村 薫
2. 発表標題 多細胞組織力学のモデリングとパラメータ推定
3. 学会等名 2021年日本バイオインフォマティクス学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 杉村 薫
2. 発表標題 上皮組織力学モデルとイメージングデータの統合解析
3. 学会等名 第94回日本生化学大会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石原 秀至
2. 発表標題 曲率に駆動される進行波パターン
3. 学会等名 京都大学理学部物理学科談話会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kaoru Sugimura, Keisuke Ikawa, Goshi Ogita, Shuji Ishihara
2. 発表標題 Dissecting molecular and physical mechanisms underlying cell rearrangement
3. 学会等名 The 51st NIPS International Symposium, Frontiers in Epithelial Cell Biolog (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 杉村 薫
2. 発表標題 多細胞パターン形成の力学 定量、分子、理論の融合
3. 学会等名 京大薬学研究セミナー「未踏薬学領域を切り開く創発科学とは」(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 杉村 薫
2. 発表標題 多細胞上皮集団の力学計測とモデリング
3. 学会等名 第四回 AMED-CREST/PRIME メカノバイオロジー 分科会(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Aozora Matsuda, Toshinori Namba, Shuji Ishihara
2. 発表標題 Kalman smoother traction force microscopy for robust force inference
3. 学会等名 第59回日本生物物理学会年会(国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Goshi Ogita, Takefumi Kondo, Keisuke Ikawa, Tadashi Uemura, Shuji Ishihara, Kaoru Sugimura
2. 発表標題 Image-based parameter estimation for epithelial mechanics.
3. 学会等名 第59回日本生物物理学会年会(国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Goshi Ogita, Takefumi Kondo, Keisuke Ikawa, Tadashi Uemura, Shuji Ishihara, Kaoru Sugimura
2. 発表標題 Image-based statistical inference of mechanical parameters governing epithelial morphogenesis.
3. 学会等名 The 51st NIPS International Symposium, Frontiers in Epithelial Cell Biology 国際、ポスター（国際学会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 荻田豪士, 近藤武史, 井川敬介, 上村匡, 石原秀至, 杉村薫
2. 発表標題 上皮組織の画像から細胞の力学パラメータを推定する
3. 学会等名 メカノバイオ討論会2021 国内、ポスター
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Goshi Ogita, Takefumi Kondo, Keisuke Ikawa, Tadashi Uemura, Shuji Ishihara, Kaoru Sugimura
2. 発表標題 Image-based model construction and parameter estimation for epithelial mechanics.
3. 学会等名 RIKEN BDR Symposium 2022 EMERGENCE in Biological Systems: Challenges to Bridging (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 西出亮介、石原秀至
2. 発表標題 曲率によって駆動されるパターンダイナミクスの弱非線形解析II
3. 学会等名 日本物理学会第77回年次大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 斉藤稔, 石原秀至
2. 発表標題 変形可能なアクティブ粒子集団におけるジャミング現象
3. 学会等名 日本物理学会第77回年次大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 嶋村壮太, 斉藤稔, 石原秀至
2. 発表標題 接着力を取り入れたアクティブブラウン粒子モデルにおける半凝集相
3. 学会等名 日本物理学会第77回年会 国内、口頭発表
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 S. Ishihara, P. Marcq, K. Sugimura
2. 発表標題 A continuum model for epithelial tissue deformation.
3. 学会等名 Jamming in Biological Systems. (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 S. Ishihara, P. Marcq, K. Sugimura
2. 発表標題 From cell to tissue: a continuum model for epithelial tissue deformation
3. 学会等名 UBI-MBI joint symposium (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石原秀至
2. 発表標題 Characterizing and modeling mechanics of cell population
3. 学会等名 ソフトバイオ研究会2018 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石原秀至
2. 発表標題 上皮組織変形のための連続体モデル：細胞から組織へ
3. 学会等名 第41回分子生物学会シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 杉村薫 石原秀至
2. 発表標題 数理と実験で解き明かす生体組織の成長メカニズム
3. 学会等名 iTHEMS 数理創造プログラム特別講演員 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 難波利典 石原秀至
2. 発表標題 多繊毛細胞の繊毛配向・配列秩序形成における細胞骨格極性の役割
3. 学会等名 第74回物理学会年次大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 杉村薫	4. 発行年 2021年
2. 出版社 高分子 70: 417, 2021 8月号	5. 総ページ数 3
3. 書名 力を計測して生き物の形づくりを解き明かす	

1. 著者名 杉村薫 石原秀至	4. 発行年 2018年
2. 出版社 化学同人	5. 総ページ数 17ページ
3. 書名 定量生物学 第七章「組織の力・応力の定量生物学」	

〔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	杉村 薫 (SUGIMURA KAORU) (50466033)	東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・准教授 (12601)	

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