

令和 5 年 6 月 26 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H04010

研究課題名(和文)種多様性はどうか？：生態ゲノミクスによる捕食者・被食者系の進化群集生態学

研究課題名(英文)How species diversity is determined?: eco-genomics for the evolutionary community ecology of a predator-prey system

研究代表者

曾田 貞滋 (Sota, Teiji)

京都大学・理学研究科・教授

研究者番号：00192625

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 33,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では日本列島における地表性捕食者オオオサムシ亜属の種多様化と、餌となるフトミミズ科の系統進化、種多様性、種多様化の鍵となる形質の進化過程について研究した。オオオサムシ亜属の種多様化には機械的生殖隔離をもたらす交尾器形態と体サイズの多様化が主に関係している。これらの形質の進化過程について、それぞれの形質に関係するゲノム領域の解析・遺伝子発現比較から研究した。日本のフトミミズ科はアズマフトミミズ属が優勢し多数の種が記載されている。本研究ではミトゲノムによる分子系統解析によって、日本列島におけるアズマフトミミズ属の系統進化と種多様化の実態を解明し、オオオサムシ亜属の種多様化との関係を考察した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

体サイズ、交尾器形態は、とくに体内受精を行う動物において機械的生殖隔離をもたらす、種分化・近縁種の共存を促進する種多様化の鍵形質である。本研究はそれらの鍵形質の進化機構にゲノム・遺伝子発現解析から迫った点で学術的意義がある。また、土壌の分解者として主要な役割を果たしているフトミミズ科の種多様性については、形態形質からの種の区別や系統推定が困難であったため解明が遅れていたが、本研究でその系統進化と多様性の全体像が明らかになった。足元の豊かな土壌を支えるフトミミズ類の多様性やその由来については社会的にも関心を持たれることであり、土壌生態系の保全にも役立つ知見を提供するものである。

研究成果の概要(英文)：We studied the species diversification processes of terrestrial predator in the genus Carabus subgenus Ohomopterus and their prey, megascolecid earthworms, in the Japanese Archipelago. In Ohomopterus beetles, we studied the evolutionary processes and mechanisms of the key characters for mechanical reproductive isolation, body size and genital morphology, using genomic and transcriptome analyses. For megascolecid earthworms, we studied the phylogenetic relationships, phylogeography and character evolution of the genus Amyntas, which is the most diversified group in Japan, using mitogenomic data.

研究分野：進化生態学

キーワード：種多様性 捕食者被食者関係 生殖隔離機構 体サイズ 交尾器形態 ゲノム 形態進化 遺伝的基盤

1. 研究開始当初の背景

「なぜ、どのようにして現在の種多様性が実現されたのか」という問いは進化学の根幹的問題である。地域的な種の多様性は種分化と近縁種の同所的共存によって増加する。種多様化の根本はゲノムの進化にある。ゲノム進化による種多様化は、種分化と近縁種共存の鍵となる形質の変異性と新規突然変異に依存する。ゲノム進化と群集の種多様性の関係を解明することは、現代の進化群集生態学の主要な課題である。研究代表者は日本列島のオオオサムシ亜属を対象として、種の多様化の鍵形質である体サイズと交尾器形態の機能・遺伝的基盤・進化に関する研究を行ってきた。オオオサムシ亜属は、体サイズ・交尾器形態が異なる 17 種を含む。これらの種は異所的に分化したが、種分化後の分散と同所的共存により地域的な種数が増加したと考えられる (Sota, 2022)。同所的に 2~5 種が生息するが、同所的種間には体長差がある。種間の体長差は種間交尾の回避に効果的であり、種の共存を促進するが、体長が類似した 2 種は、不適応な交雑が起こるため共存できない。体長の進化は基本的に種間相互作用とは独立に起こるが、体長の異なる種の詰め込みにより同所的共存が成立すると考えられる。一方、オオオサムシ亜属の雌雄間で「錠と鍵」の関係にある交尾器形態は、生殖隔離に関わるため、種分化の鍵形質である。しかし種特異的な交尾器形態は種間交尾の回避に決定的ではなく、同所的共存にはあまり貢献していない。このように、2つの生殖隔離形質のうち、体サイズの方がより重要な群集種構成の鍵形質となっている。研究代表者 本亜属の 1 種における集団間体サイズ変異の遺伝的基盤について、ゲノム解読と QTL 解析を基にした解析を行った。その結果、体長変異に関連するゲノム領域が 2 つ存在し、そのうち細胞増殖・翅サイズに影響を及ぼす遺伝子などを含むゲノム領域が主要な体長制御領域であると推定された (Komurai et al. 2017)。

オオオサムシ亜属の幼虫はフトミズ科のみを餌とする。幼虫は越冬休眠性を持たないため、年平均気温が低い場所では幼虫発育期間が制限され、体長は小さい方へ選択される。フトミズ科は形態による系統分類が難しく、また多くの未記載種が存在すると考えられ、種多様性の実態はよく分かっていない (Blakemore 2003, 2012; 石塚・皆越 2014)。申請者が九州で行った調査では、DNA 種判別 (DNA-based species delimitation) により 1 地点から 3~9 種、全体で約 170 の DNA 系統種が検出された (Okuzaki and Sota, 2018)。ミミズの成体サイズは系統間で変異に富み、ミミズ群集の平均体重がその場所のオサムシの体長と相関していた。フトミズ科はオサムシ幼虫の数十~数百倍の体重があり、大きなオサムシ幼虫ほど捕食成功率が高いため、幼虫サイズはミミズサイズによる選択を受ける。幼虫サイズは成虫体長に依存するため、結果的にミミズが大きい場所ではより大きい成虫体長が選択されると考えられる (Okuzaki et al. 2015)。このように、餌であるミミズの体サイズは、気候条件とともに捕食者サイズの影響を受けている。腐植食者であるフトミズ科群集の平均体サイズは、年平均気温とともに増加する傾向があり (Okuzaki and Sota, 2018)、オサムシの場合同様、気候条件が大型ミミズの進化を制約している可能性がある。また同所的種間では体サイズが異なり、体サイズがニッチ分割や生殖隔離を介して多種共存に関わる鍵形質である可能性がある。

本研究では、日本列島において放散したオオオサムシ亜属群集と、その餌動物フトミズ科のミミズ群集を対象として、捕食者とそれが依存する被食者の種多様性決定過程を明らかにするために、種多様性を決める鍵形質の進化のゲノム基盤と生態的な種多様性決定機構を解明する。2つの系統群が種分化と相互作用を繰り返しながら群集を形成していく過程を、両方の系統群を相互に関連づけながら同時に解析し、包括的にとらえることが本研究のめざすところである。

2. 研究の目的

本研究では、日本列島において放散したオオオサムシ亜属群集と、その餌動物フトミズ科のミミズ群集を対象として、捕食者とそれが依存する被食者の種多様性決定過程を明らかにするために、種多様性を決める鍵形質の進化のゲノム基盤と生態的な種多様性決定機構を解明することを目的とした。オオオサムシ亜属については、その種多様性や系統関係はすでに解明されているため、機械的生殖隔離に関係し種多様化の鍵形質である体サイズと交尾器形態について、形質進化の遺伝的基盤を、全ゲノム配列、遺伝子発現の比較解析から明らかにすることを目的とした。一方、オオオサムシ亜属が餌としているフトミズ科については、アズマフトミズ属の種がその大部分を占めるが、形態形質からはアズマフトミズ属の種の系統関係・多様性が十分解明されていない。そこで、日本列島各地から収集したサンプルについてミトゲノムを主とした分子系統解析を行い、日本列島の同属の系統的由来、種多様化過程、形質進化過程について解析す

ることを目的とした。また、日本列島におけるアズマフトミミズ属を中心としたミミズ群集の種多様性の地理的勾配とその要因を解明することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) オオオサムシ亜属体サイズ変異の遺伝的基盤：九州産ヒメオサムシ 5 集団の体サイズ変異について全ゲノムリシーケンスデータを用い、デモグラフィー推定と、集団間のゲノム配列変異（とくに体サイズの QTL 領域）を解析した。リシーケンスデータの解析は、新たにアセンブルした佐賀県加部島産ヒメオサムシのドラフトゲノムを用いた。

(2) オオオサムシ亜属交尾器形態種間差の遺伝的基盤：交尾器形態差が大きいイワキ・アオオサムシ種群の西の 3 種（イワキ、マヤサン、ドウキョウ）のグループと東の 4 種（アオ、シズオカ、カケガワ、ミカワ）のグループについて、終齢幼虫・蛹の交尾器発生部分の mRNA を抽出して RNAseq を行い、遺伝子発現解析を行なった。種間・性間の遺伝子発現プロファイルの比較から交尾器サイズの進化と性間の共進化に関わる遺伝子群と発現プロファイルを特定した。また交尾器の巨大化に関係する雌雄で同調した遺伝子発現について明らかにした。RNAseq データの解析には参照ゲノムとして、西の 3 種についてはドウキョウオサムシのドラフトゲノム（Fujisawa et al., 2019）、東の 4 種については新たにアセンブルしたシズオカオサムシのドラフトゲノムを用いた。

(3) 日本産フトミミズ科の系統解析：日本各地で収集したフトミミズ科アズマフトミミズ属のサンプルを DNA バーコードで分類し、代表サンプル約 200 個体についてショットガンシーケンスを行い、全ミトゲノム・核 28S-18SrRNA 領域の配列をアセンブルした。これにデータベースから取得した東アジアの大陸産のデータを加えて分子系統解析を行い、日本産アズマフトミミズ属の起源、分岐年代、主要形態形質（腸盲嚢、受精嚢孔）の進化傾向を明らかにした。

(4) 日本におけるミミズ群集の種多様性の緯度勾配：北海道から九州までの草地、森林でミミズ類の採集を行い、COI, ITS, 28SrRNA による DNA バーコード解析で種分類を行った。得られた群集組成データから α , β , γ 多様性を算出し、種多様性の緯度勾配を検出するとともに、緯度勾配と環境要因（気候条件、生息場所連続性）の効果を検証した。

4. 研究成果

(1) 九州産ヒメオサムシにおける体サイズ変異の遺伝的基盤

体サイズの異なるヒメオサムシの九州北部 5 地域集団（壱岐、加部島、石高山、油山、背振山）について、1 産地雄 4 個体の全ゲノムリシーケンスデータを取得した。ゲノム配列の一部を用いて最尤法系統解析を行い、地域集団の分岐関係を調べたところ、壱岐・加部島の島嶼集団が九州本土の 3 集団と姉妹群となっており、また壱岐・加部島・石高山の大型個体集団が単系統で、背振山・油山の小型個体集団（九州本土）と分かれる形になった。さらに Contig 1 の約 2Mb に含まれる SNP を用いてデモグラフィー推定を行った。100 万年前から 10 万年前にかけて有効集団サイズ N_e が増加し、その後 1 万年前にかけて減少、完新世では増加が見られた。 N_e は大型個体集団の加部島、壱岐、石高山（島と九州本土）より小型個体集団の背振山、油山（九州本土）の方が大きい傾向があった。Komurai et al. (2017) の解析で発見された体サイズ QTL が存在する scaffold について、selective sweep の痕跡が存在するかについて検討したが検出することができなかった。

(2) オオオサムシ亜属交尾器形態種間差の遺伝的基盤

イワキオサ、マヤサンオサ、ドウキョウオサの 3 種間で、交尾器形成時の遺伝子発現を種間・性間・ステージ間（前蛹前期・後期、蛹前期・後期）で比較したところ、検出された全発現変動遺伝子（differentially expressed genes, DEG）における性間変異は相対的に小さく、雌雄間で協調的な遺伝子発現が起こっていると推定された。それぞれの性で、交尾器形態の種間差に関わると推定される DEG の共発現遺伝子ネットワークとハブ遺伝子を抽出したところ、それらのネットワークは雌雄共通のものを含んでいたが、性間で協調的なものと非協調的なものを含んでいた。とくに交尾器の巨大化に関係したネットワーク（イワキオサ・マヤサンオサ対ドウキョウオサの DEG）では、性間で協調的な遺伝子発現が見られた。雌雄で協調的な遺伝子発現によって、雌雄間でのマッチングを維持しながら巨大な交尾器の共進化が起こったと推定された。

交尾器サイズが異なる 4 種間（ミカワオサ、アオオサ、カケガワオサ、シズオカオサ）で遺伝子発現比較を行ったところ、蛹前期・後期の種間の DEG は雄で 1536、1306 個、雌で 546 個、1959 個得られた。これらのうち、交尾器サイズと関連した発現変動を示す遺伝子のクラスターが雌で 1 個（FPL1）、雄で 2 個（MPL4, MPL8）見出され、いずれも蛹後期のものであった。FPL1

と MPL8 の遺伝子は交尾器長と対応した発現変動を示したが、MPL8 の遺伝子は交尾器長が短い種間でのみ発現プロファイルが類似していた。また、雌の FPL1 と雄の MPL4 は多数の遺伝子を共有していたが、FPL1 と MPL8 には遺伝子の共有はなかった。雌の膈盲嚢の長さは FPL1 の遺伝子発現変動で制御されているが、雄の交尾片の長さは MPL8 の共通の遺伝子発現変動だけでなく MPL4 の種特異的な発現変動によっても制御されている可能性が示唆された。これらの結果は、雌雄交尾器サイズの相関した進化は、必ずしも雌雄で共通した遺伝子発現変動によりもたらされているとは限らないことを示唆している。

(3) 日本産フトミミズ科の系統解析

日本各地で収集したフトミミズ科アズマフトミミズ属のサンプルを DNA バーコードで分類し、代表サンプル 197 個体についてショットガンシーケンスを行い、全ミトゲノムの配列をアセンブルした。これにデータベースから取得した東アジアの大陸産のフトミミズ科外群およびアズマフトミミズ属の 24 種のデータを加えて、合計 221 個体で分子系統解析を行った。い、日本産アズマフトミミズ属の起源、分岐年代、主要形態形質（腸盲嚢、受精嚢孔）の進化傾向を明らかにした。日本産 194 個体については核 28S-18SrRNA 領域の配列も取得したが、データベースの 24 種についてはその領域のデータは利用できなかった。ミトゲノムのデータ 核 28S-18SrRNA 領域のデータ、両方を合わせたデータについて系統解析を行ったが、大きな違いは見られなかったため、221 種についてデータが揃っているミトゲノムの系統解析に基づいて結果を述べる。

日本の在来種のアズマフトミミズ属は 3 つの分岐群 (J1, J2, J3) に含まれていた。J1 は 3 つのサブ分岐群に分かれ、そのうち J1 は琉球列島のリュウキュウミミズ *Amyntas riukiensis*, ミドリフトミミズ *A. glaucus* からなり、J1b と J1c は九州・四国・本州・北海道のサンプルで構成されていた。J1b にはノラクラミミズ *A. megascolidioides* やイイズカミミズ *A. iizukai*, J1c にはシーボルトミミズ *A. sieboldi* やメガネミミズ *A. acincta* が含まれる。J2 は B2a-c と近縁であったが、B2a-c は中国産 6 種および広域分布するキクチミミズ *Amyntas schmardae* を含む。J2 の中で、最初に分岐した J2a は、中国の 1 種、琉球列島のヤンバルオフトミミズ *Amyntas yambaruensis*, 広域分布 2 種からなる。J2b は琉球列島の *Amyntas kunigamiensis* と琉球列島以外の日本列島に分布するヒナミミズ *Amyntas micronarius* からなる。J2c は本州・九州・北海道のサンプルで構成されていた。J3 は B3a-b と姉妹関係にあったが、後者は中国産 2 種と、広域分布するシバミミズ *Amyntas minimus* とクソミミズ *A. hupeiensis* を含む。J3 は琉球列島以外の日本列島に分布し、一部韓国にも分布する。J3 にはフキソクミミズ *Amyntas tokioensis*, ハタケミミズ *A. agrestis*, ヒトツモンミミズ *A. hilgendorfi*, ミタマミミズ *A. soulensis*, フトスジミミズ *A. vittatus*, フツウミミズ *A. communissima* といったふうに見られる種を含む。

(4) 日本におけるミミズ群集の種多様性

日本のミミズ群集の種多様性の緯度勾配について、北海道から九州までの 131 地点から採集された 4075 個体のデータを分析した。ミミズの種は COI, ITS, 28SrRNA による DNA バーコード解析で分類した。種多様性には緯度勾配が認められ、他の生物群でもみられるように、高緯度より低緯度の方が種多様性が高い傾向があった。さらに積雪が少ないところほど α 多様性が高く、地域の気温・降水量・環境の不連続性の増加とともに β 多様性が増加することが分かった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計11件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 1件 / うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Nomura S, Fujisawa T, Sota T	4. 巻 38
2. 論文標題 Role of sex-concordant gene expression in the coevolution of exaggerated male and female genitalia in a beetle group	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 3593-3605
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/molbev/msab122	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 Araki, Y, Sota T	4. 巻 30
2. 論文標題 Population genetic structure underlying the geographic variation in beetle structural color with multiple transition zones	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	6. 最初と最後の頁 670-684
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mec.15758	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 Sota T, Takami Y, Ikeda H, Liang HB, Karagyan G, Sholtz C, Hori M	4. 巻 167
2. 論文標題 Global dispersal and diversification in ground beetles of the subfamily Carabinae	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107355
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympev.2021.107355	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 曾田貞滋	4. 巻 56(2)
2. 論文標題 オオオサムシ亜属における雌雄交尾器の共進化がもたらす種多様化	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 5-9
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 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 Yamamoto, N. and Sota, T.	4. 巻 287
2. 論文標題 Evolutionary fine-tuning of background-matching camouflage among geographical populations in the sandy beach tiger beetle	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B	6. 最初と最後の頁 20202315
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2020.2315	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 Araki, Y. and Sota, T.	4. 巻 30
2. 論文標題 Population genetic structure underlying the geographic variation in beetle structural colour with multiple transition zones	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	6. 最初と最後の頁 670-684
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mec.15758	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 Nomura, S., Fujisawa, T. and Sota, T.	4. 巻 27
2. 論文標題 Gene expression during genital morphogenesis in the ground beetle <i>Carabus maiyasanus</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Insect Science	6. 最初と最後の頁 975-986
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1744-7917.12712	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 Nomura, S., Fujisawa, T. and Sota, T.	4. 巻 -
2. 論文標題 Gene expression during genital morphogenesis in the ground beetle <i>Carabus maiyasanus</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Insect Science	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) 10.1111/1744-7917.12712	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 Nomura, S., Sota, T.	4. 巻 22
2. 論文標題 Evolutionary changes in gene expression profiles associated with the coevolution of male and female genital parts among closely related ground beetle species.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 BMC Genomics	6. 最初と最後の頁 637
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12864-022-08865-2	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 Araki, Y., Sota, T.	4. 巻 13
2. 論文標題 Whole-genome resequencing reveals recent divergence of geographic populations of the dung beetle <i>Phelotrupes auratus</i> with color variation.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 e9765
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.9765	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 Sato, C., Nendai, N., Nagata, N., Okuzaki, Y., Ikeda, H., Miyamiya, Y., Sota, T.	4. 巻 182
2. 論文標題 Origin and diversification of pheretimoid megascolecid earthworms in the Japanese Archipelago as revealed by mitogenomic phylogenetics.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107735
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympev.2023.107735	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3件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 野村翔太、曾田貞滋
2. 発表標題 オオオサムシ亜属近縁4種間の交尾器サイズ進化に関わる独立・平行した遺伝子発現変化
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 奥崎穰、念代周子、長太伸章、池田紘士、曾田貞滋
2. 発表標題 北海道におけるクロオサムシの分布制限要因：寒冷な気候と毒をもつミミズ
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 念代周子、佐藤千佳、曾田貞滋、奥崎穰、長太伸章、南谷幸雄、宮野純、池田紘士
2. 発表標題 日本のミミズの種多様性に緯度勾配を生じさせる要因は何か？
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Sota T	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Springer Nature Singapore Pte Ltd.	5. 総ページ数 199
3. 書名 Evolutionary Biology of Carabus Ground Beetles: How Species Richness Increases	

〔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	池田 紘士 (Ikeda Hiroshi) (00508880)	弘前大学・農学生命科学部・准教授 (11101)	

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	藤澤 知親 (Fujisawa Tomochika)		
研究協力者	野村 翔太 (Nomura Shota)		
研究協力者	奥崎 穰 (Okuzaki Yutaka)		
研究協力者	長太 伸章 (Nagata Nobuaki)		
研究協力者	南谷 幸雄 (Minamiya Yukio)		
研究協力者	佐藤 千佳 (Sato Chika)		
研究協力者	念代 周子 (Nendai Noriko)		

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