

令和 6 年 5 月 28 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20K06342

研究課題名(和文) ウキクサ植物によるデンプン生産性向上のための有用株選抜と休眠制御技術の開発

研究課題名(英文) Screening of useful duckweed strains and development of dormant state regulation techniques for improving starch productivity in duckweed plants

研究代表者

伊藤 照悟 (Ito, Shogo)

京都大学・理学研究科・助教

研究者番号：60632586

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：キタグニコウキクサでは短日依存的に休眠を誘導し休眠芽を発達させることをこれまでの研究で見出してきた。

本研究では、キタグニコウキクサは、植物ホルモンのサリチル酸やアブシシン酸の添加によって休眠を誘導することがわかった。休眠開始時に、誘導が顕著なLtDOF遺伝子を、Estradiolによる発現誘導系で過剰発現させる形質転換キタグニコウキクサを作出した。LtDOF形質転換体では、休眠非誘導の長日条件であっても、休眠様の表現型が観察された。誘導した転写因子の過剰発現の程度に相関して、成長停止、フロンドの老化が観察された。休眠しないムラサキウキクサではLtDOFの過剰発現効果は観察されなかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ウキクサ植物は増殖速度が非常に速く、非食料のバイオマス植物として注目されています。1年あたり最大で100トン/乾燥重量・ヘクタールという驚異的な生産能力を備えている事がわかっています。通常生育時の植物内にはタンパク質が豊富(乾燥重量あたりタンパク質含量約30%)ですが、休眠誘導時にはタンパク質をデンプン系化合物へと変化させます。この変化が特に顕著なのが休眠芽を発達させるキタグニコウキクサです。本研究はウキクサが日長情報を感知し、休眠を誘導する分子機構を解明することを目的としますが、この知見は、バイオマス生産技術へと繋がり、植物を用いた再生エネルギー資源利用による循環型社会の形成に貢献します。

研究成果の概要(英文)：We have recently found that growing *L. turionifera* 6619 in short-day conditions induced growth cessation and turion formation. Turions have relatively high starch content and lack the aerenchyma (air space). These features allow turions to overwinter on the bottom in the aquatic habitat. In *L. turionifera*, it was also found that a plant hormone salicylic acid as well as abscisic acid could induce a dormant state. Based on the transcriptome analysis during the dormancy induction in *L. turionifera*, we show several differentially expressed genes (DEGs) that would be involved in its regulation. We focused on one of the DE gene encoding DoF DNA binding domain containing transcription factor (LtDOF) and produced *L. turionifera* and *L. japonica* transgenic plants expressing LtDOF by chemical inducible system (XVE system). Transgenic *L.t.* plants showed the phenotypes of growth cessation, premature senescence with estradiol treatment however *L.j.* plants did not show such phenotypes.

研究分野：植物生理学

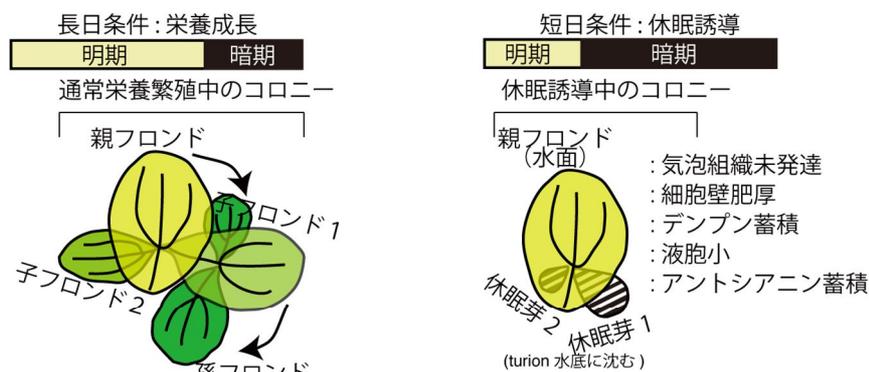
キーワード：光周性 環境応答 概日時計 休眠 ウキクサ バイオマス

## 様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

食料生産と競合しないバイオマス植物の増産は、完全循環型社会の形成の実現に必要な課題である。ウキクサ植物は単子葉植物のサトイモ科に属する水上(または水中)植物であり既存の耕地と競合しない。増殖が非常に速く、水中の栄養除去率(成長と吸収スピード)が非常に高いことから、富栄養化した下排水の植生浄化に30年以上前から使用されている実績がある(Gupta & Prakash, *Toxicol. Environ. Chem.* 2013)。ウキクサのバイオマス利用は水面に浮かぶ個体を直接回収し飼料として利用する方法が主であった。ウキクサ自身は通常生育時には高タンパク質含有(乾燥重量の約40%)で家畜・魚の飼料として利用されている。一方で、生育環境が一時的に悪化すると休眠状態へ移行する種(*Spirodela polyrhiza*、*L. turionifera* など)が存在し、デンプンを体内に蓄積(乾燥重量の約30%)させ水底へ沈む。

申請者は、これまでウキクサ植物を用いて概日時計・光周性花成の分子機構を解析してきた。その過程で、比較的高緯度地方の世界中に分布するキタグニコウキクサ *Lemna turionifera* の *L.t.6619* 株において休眠を短日処理のみによって誘導できることを発見した。そこで日長依存的な休眠誘導経路による休眠芽誘導の分子レベルでの制御機構を解明し、休眠の人工制御によるデンブン系バイオマス増産により低炭素社会発展に貢献するための知見を得ようと考えた。



ウキクサ栄養成長(左)と休眠誘導(右)

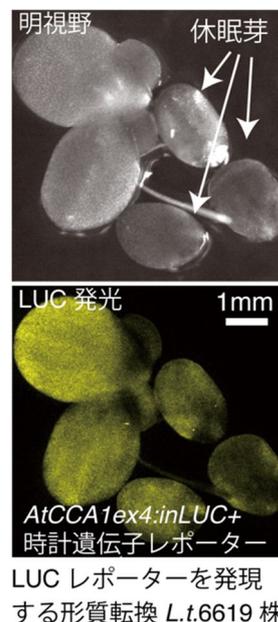
*L.t.6619* 株長日(15h明/9h暗)条件 25°C培養では栄養成長を続ける。親フロンド1枚にメリステムは2箇所存在する。主メリステムに着目すると親フロンド→子フロンド→孫フロンドの順に周期的に螺旋状にフロンドが発達してくる。短日(9h明/15h暗)条件 25°C培養に変化させると親フロンドから休眠芽(子フロンド)が発達してくる。親フロンドから分離した後、水底へ沈む。成熟した親フロンドは休眠せずに主・副メリステムがそれぞれ複数個の休眠芽を産生する。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、ウキクサの増殖と休眠(デンプン合成)の誘導を人為的に制御するための基礎的な知見を得ることである。更に各種ストレス条件で休眠せず、高デンプン含量の休眠芽を日長依存的に誘導できる有用品種を選抜、または分子育種によって作出することを究極の目的とした。ウキクサ植物は熱帯から寒帯まで幅広く分布し、同種でも多様なバリエーションを持つと考えられる。そこで本研究では、短日条件で休眠の誘導される形質転換が可能な *L.t.6619* 株を解析対象の中心に置き、更に世界各地で取得された多様なキタグニコウキクサノ自然変異集団を比較解析に用いることで日長依存的な休眠誘導経路と栄養飢餓・低温などによるストレス性休眠誘導経路の分子レベルでの制御機構の解明を目指した。

### 3. 研究の方法

上記の目的を達成するために、①世界各地の *L.t.* 株の短日休眠誘導性、ストレス休眠誘導性、増殖能、デンプン生産能を指標にした有用株選抜を行う。本研究申請において選抜したい有用株は以下の4種である。  
 有用株 A: 短日条件依存的に休眠誘導を引き起こす株。  
 有用株 B: 短日条件非感受性で生育持続する株。  
 有用株 C: 短日条件非感受性、ストレス条件で休眠誘導を引き起こす株。



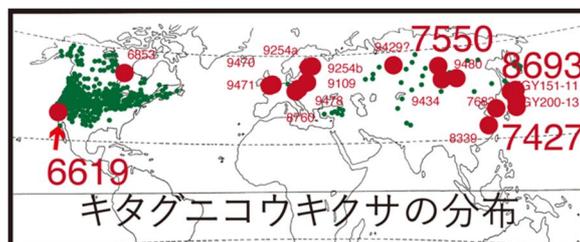
有用株 D：栄養・ストレス状態にかかわらず旺盛に増殖し、短日条件で休眠誘導を効率よく誘導し、デンプン含量の高い株。申請者の研究室では、スイスの The Landolt Duckweed Collection から取り寄せられた 17 の *L.t.* 株が利用可能である。

取得済みの 17 株については通常生育培地、25°C、短日条件(9h 明 15h 暗)において、短日感受性(休眠)の 6 株、短日非感受性(成長持続)の 11 株に分かれることを予備的な実験から確認している。また、通常培地での栄養飢餓(低 N・低 P)、生育温度(低温)に対する休眠芽誘導の応答性について解析を進める。ウキクサ植物の生育速度の比較は、定期的な写真撮影と ImageJ 解析により、フロンド枚数とフロンド面積から容易に定量比較できる半自動化システムが構築されている。最終的には誘導された休眠芽の乾燥重量、デンプン含量を測定し、有用株の選抜を行う。研究室にはコインロッカー型の 8 連人工気象器があり、培養期間は 2~3 週間で迅速に各株の特性解析が可能である。ウキクサは、アンモニア態窒素を旺盛に吸収し、畜産排水系のアルカリ性排水(pH9 程度)でも生育可能である。基本的には無菌培地での解析を行う予定だが、多様な微生物を含む開放系での増殖解析を行い、より自然環境に近い状態で有用株 D を選抜する。

②休眠芽には、デンプン・アントシアニンの蓄積、気泡組織の減少細胞壁肥厚、葉状体の矮小化などの明確な特徴がある。それぞれの特徴を制御している key 遺伝子群と、更に上流の短日条件で休眠を誘導するマスター遺伝子候補を絞り込む。日長の感知は休眠芽を生み出す親フロンドで行われていると考えられ、移動性のシグナル分子の存在も考えられる。

申請者は、先行して有用株 A に含まれる *L.t.*6619 株を長日・短日条件で生育し長日フロンド、短日フロンド(休眠芽を生み出している親のフロンド) 短日休眠芽から RNA を採取し、De novo アセンブルした transcripts をリファレンスに、発現変動遺伝子を絞り込んだ。先行研究に加えて、①で選抜した有用株 A、有用株 B、有用株 C を用いて更に絞り込むことが可能であると考えられる。短日処理、栄養飢餓、ABA 添加、いずれの休眠誘導条件においても共通して発現変動の大きい遺伝子群を休眠芽誘導の key 因子の候補とし、包含関係の解析により短日条件、ストレス条件の休眠マスター制御因子の絞り込みを行う。また、光周期依存的な休眠誘導を示さないウキクサ(*S.p.*)株の ABA 添加による休眠誘導時の遺伝子発現解析結果も利用可能である。デンプン合成関連の誘導因子の ADP グルコースシンターゼ(APLs)は下流の発現マーカーとして利用できることを確認済みである。絞り込んだ遺伝子群のクローニングを進める。

③同定された休眠誘導の key 遺伝子のさらなる絞り込みのために、デンプン合成を指標にした APLs の発現をモニターする LUC レポーターを作成する。パーティクルガンを用いて候補遺伝子とレポーターを一過的に共導入することで機能を推測できる。効果のあった遺伝子に関して、実際に *L.t.*6619 株内で過剰発現あるいは機能欠損させることで、休眠芽誘導やデンプン生産能の変化を引き起こすかどうか確認する。申請者は *L.t.*6619 株を用いて安定形質転換体作出に世界で初めて成功しており、介入・実証実験は申請者のみが可能である。単に構成的プロモーターでの遺伝子導入は重篤な表現型となることが予想されるので温度刺激や薬剤などによる遺伝子発現誘導系を利用して、形質転換 *L.t.* 株を得ることで機能解析を進める。

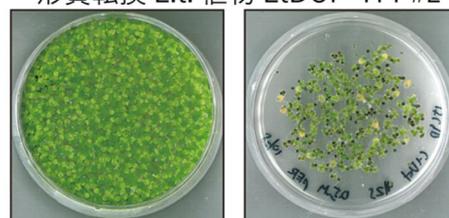


温帯～亜寒帯に広く分布。●は使用可能な自然変異集団の採取地。

#### 4. 研究成果

世界各地から取り寄せられたキタグニコウキクサの 17 株、更に研究期間中に日本国内で新たに取得された 2 株を合わせて本研究に使用した。光周期に依存した休眠誘導とデンプン蓄積の有無、植物ホルモン ABA と SA 処理による休眠誘導の有無について解析し、種内の多様性についての知見を得た。また、RNAseq 解析により、休眠誘導及び休眠芽の発達期に発現が誘導され、発達制御に関わるとされる初期誘導遺伝子の選抜を終えた。これらの遺伝子群の中で、誘導が顕著な 2 遺伝子のクローニングを終え、キタグニコウキクサにおいて、化合物(Estradiol)による発現誘導系を用いて一過的に過剰発現させる形質転換ウキクサ植物体を複数ライン作出することに成功した。また、光周性休眠応答性を示さないムラサキコウキクサを背景種として、着目した因子の過剰発現形質転換植物体の作出も終え解析を行った。それらの株で一過的に遺伝子発現誘導してみると、キタグニコウキクサでは休眠非

形質転換 *L.t.* 植物 LtDOF-YFP#2



長日条件 (15L / 9D)  
溶媒 (EtOH) 0.5 μM β-ER

DEGs 解析で着目した遺伝子の機能解析。β-ER 誘導系の形質転換ウキクサにおいて DOF 転写因子を誘導すると長日条件下でも生育停止、休眠芽発達、老化が観察された。(未発表)

誘導の長日条件下で生育させているにも関わらず、休眠様の表現型が観察された。誘導した転写因子の過剰発現と発現量に相関して、成長停止、フロンドの老化が観察されたが、ムラサキコウキクサ背景にキタグニコウキクサの遺伝子を導入した場合は、生育を停止させることはできなかった。また、世界中から取得したキタグニコウキクサの自然変異集団の中には短日非感受性の個体も存在していることがわかり、遺伝子発現の比較解析、遺伝子多型の解析対象としてデータを蓄積することができた。更に休眠誘導時の遺伝子発現制御機構と概日時計との関連を明らかにするための詳細なRNAseq解析のために lasy-seq 法の導入を試みた。これにより様々な条件下での網羅的な発現解析が安価に可能となった。本研究期間中には先進ゲノム支援により本研究の中心的な研究対象である *L.t.6619* 株の全ゲノム配列の解読、アセンブル、遺伝子のアノテーションも終える事ができ、遺伝子発現解析も加速できた。また、申請時には予定していなかったが、研究材料の 17 株について液体窒素下での超低温ガラス化保存を可能にする手法の確立を終えた。これにより貴重なウキクサ株(形質転換株を含む)の実験室内での継代維持が格段に容易となった。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 5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 Watanabe Emiri, Muranaka Tomoaki, Nakamura Shunji, Isoda Minako, Horikawa Yu, Aiso Tsuyoshi, Ito Shogo, Oyama Tokitaka	4. 巻 -
2. 論文標題 A non-cell-autonomous circadian rhythm of bioluminescence reporter activities in individual duckweed cells	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant Physiology	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） 10.1093/plphys/kiad218	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 Watanabe Emiri, Isoda Minako, Muranaka Tomoaki, Ito Shogo, Oyama Tokitaka	4. 巻 62
2. 論文標題 Detection of Uncoupled Circadian Rhythms in Individual Cells of <i>Lemna minor</i> using a Dual-Color Bioluminescence Monitoring System	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 815 ~ 826
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcab037	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 Sanagi Miho, Aoyama Shoki, Kubo Aki, Lu Yu, Sato Yasutake, Ito Shogo, Abe Mitsutomo, Mitsuda Nobutaka, Ohme-Takagi Masaru, Kiba Takatoshi, Nakagami Hirofumi, Rolland Filip, Yamaguchi Junji, Imaizumi Takato, Sato Takeo	4. 巻 118
2. 論文標題 Low nitrogen conditions accelerate flowering by modulating the phosphorylation state of FLOWERING BHLH 4 in <i>Arabidopsis</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	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） 10.1073/pnas.2022942118	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 Ueno Kenya, Ito Shogo, Oyama Tokitaka	4. 巻 233
2. 論文標題 An endogenous basis for synchronisation characteristics of the circadian rhythm in proliferating <i>Lemna minor</i> plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 2203 ~ 2215
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/nph.17925	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 Isoda Minako, Ito Shogo, Oyama Tokitaka	4. 巻 -
2. 論文標題 Interspecific divergence of circadian properties in duckweed plants	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant, Cell & Environment	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/pce.14297	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 Muranaka Tomoaki, Ito Shogo, Kudoh Hiroshi, Oyama Tokitaka	4. 巻 -
2. 論文標題 Circadian-period variation underlies the local adaptation of photoperiodism in the short-day plant <i>Lemna aequinoctialis</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 bioRxiv	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) 10.1101/2022.03.09.483716	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 -

〔学会発表〕 計25件 (うち招待講演 5件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Tokitaka Oyama, Shogo Ito
2. 発表標題 Long term monitoring of growth and turion development of <i>Lemna turionifera</i> colonies revealed the signal perception region for the photoperiodic dormancy establishment
3. 学会等名 Taiwan-Japan Plant Biology (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 伊藤 照悟, 小山 時隆
2. 発表標題 キタグニコウキクサの長期成長様式解析による、短日依存性休眠誘導の日長認識部位と 休眠芽発達機構の考察
3. 学会等名 第30回日本時間生物学会学術大会_合同大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Shogo Ito, Tokitaka Oyama
2. 発表標題 Development of a cryopreservation protocol for a variety of duckweed meristems by the vitrification-cryo-plate method
3. 学会等名 The 6th International Conference on Duckweed Research and Applications (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 村中 智明、伊藤 照悟、工藤 洋、小山 時隆
2. 発表標題 短日性アオウキクサの花成限界日長が日本で多様化する理由とその分子機構
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 上野 稜平、上野 稜平、伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 植物個体におけるCRISPR/Cas9誘発性の1細胞生物発光レポーター系の構築
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shogo Ito
2. 発表標題 Long-term preservation of duckweed holobiont
3. 学会等名 1st Joint Symposium on Development of the Duckweed Holobiont Resource Values towards Thailand BCG Economy (Be-HoBiD) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 キタグニコウキクサの光周期依存性の休眠誘導と休眠芽形成時に機能する遺伝子群の解析
3. 学会等名 第29回時間生物学会学術大会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡邊 絵美理、村中 智明、中村 駿志、磯田 珠奈子、伊藤 照悟、小山時隆
2. 発表標題 植物における同一細胞内の時計と異なる挙動を示す概日リズムの細胞非自律性
3. 学会等名 第29回時間生物学会学術大会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 村中 智明、伊藤 照悟、工藤 洋、小山 時隆
2. 発表標題 アオウキクサ属における長日植物と短日植物の比較トランスクリプトーム
3. 学会等名 第29回時間生物学会学術大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 上野 稜平、伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 植物個体におけるCRISPR/Cas9誘発性の1細胞生物発光レポーター系の構築
3. 学会等名 第29回時間生物学会学術大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shogo Ito, Tokitaka Oyama
2. 発表標題 Analysis of Genes Expressed during the Flowering and the Dormancy Induction in Duckweeds
3. 学会等名 Plant and animal genome conference PAG30 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 キタグニコウキクサにおける光周期依存性休眠の誘導に關与する遺伝子群の解析
3. 学会等名 第64回植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Shogo Ito, Tokitaka Oyama
2. 発表標題 Photoperiod dependent growth cessation and turion formation in the duckweed Lemna turionifera
3. 学会等名 85th Cold Spring Harbor Laboratory Symposium on Quantitative Biology Biological Time Keeping (国際学会)
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 村中 智明, 伊藤 照悟, 工藤 洋, 小山 時隆
2. 発表標題 局所適応におけるクロノタイプ効果: アオウキクサの開花期多様化からの検証
3. 学会等名 日本進化学会第23回東京大会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 磯田 珠奈子、北山七海、伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 ウキクサ植物 <i>Wolffiella hyalina</i> の低分子化合物による花成制御機構の解析
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 村中 智明、伊藤 照悟、工藤 洋、小山 時隆
2. 発表標題 局所適応におけるクロノタイプ効果：短日性アオウキクサの限界日長多様化からの検証
3. 学会等名 第28回時間生物学会学術大会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 キタグニコウキクサにおける光周期依存性休眠の誘導と休眠芽形成メカニズム
3. 学会等名 第28回時間生物学会学術大会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 村中 智明、工藤 洋、伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 クロノタイプ効果による適応形質の多様化：短日植物における限界日長の局所適応
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 伊藤 照悟、田中 大介、 小山 時隆
2. 発表標題 ガラス化法を用いたウキクサ植物メリステムの超低温保存法の開発
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 上野 稜平、伊藤 照悟、 小山 時隆
2. 発表標題 植物個体におけるCRISPR/Cas9 誘発性の1 細胞生物発光レポーター系の構築
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 RNA-seq transcriptome analysis identifies key regulatory genes in growth cessation and dormancy induced by short-day photoperiod in <i>Lemna turionifera</i>
3. 学会等名 第27回時間生物学会学術大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 渡邊 絵美理、伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 Uncoupled circadian rhythms in individual cells observed in <i>Lemna minor</i>
3. 学会等名 第27回時間生物学会学術大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 磯田 珠奈子、北山七海、伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 Analysis of salicylic acid- and benzoic acid-induced flowering pathway in duckweed plants, <i>Wolffiella hyalina</i>
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 渡邊 絵美理、伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 Analysis on the behavior of uncoupled circadian rhythms detected by a dual-color bioluminescence monitoring system in duckweed plant
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 伊藤 照悟、小山 時隆
2. 発表標題 RNA-seq transcriptome analysis identifies key regulatory genes in growth cessation and dormancy induced by short-day photoperiod in <i>Lemna turionifera</i>
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

京都大学 時間生物学グループ - Ito\_Shogo  
<http://cosmos.bot.kyoto-u.ac.jp/clock/member/shogoito.html>  
 形態統御学分科  
<http://www.biol.sci.kyoto-u.ac.jp/laboratory/292/>

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
研究協力者	小山 時隆  (Oyama Tokitaka)		

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			
タイ	Kasetsart University			