

令和 5 年 6 月 6 日現在

機関番号：34315

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2022

課題番号：20K15813

研究課題名(和文) 基部陸上植物の配偶子器形成を支える分子ネットワークの解析

研究課題名(英文) Analysis of molecular network of gametangium development in the basal land plants

研究代表者

古谷 朋之 (Furuya, Tomoyuki)

立命館大学・生命科学部・助教

研究者番号：10827356

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：植物は進化の過程で有性生殖システムをダイナミックに変遷させてきた。近年、モデルコケ植物ゼニゴケにおいて生殖成長に関わる研究が著しく進んでいるが、有性生殖に必須の装置である造卵器や造精器といった配偶子器(嚢)の特に初期発生過程は解析が困難で、その分子メカニズムの解明が待たれている。本研究では配偶子器を誘導できる転写因子MpBZR3に着目し、トランスクリプトーム解析、分子遺伝学解析、発現パターン解析を進め、MpBZR3が配偶子器発生において重要なはたらきをしていることを見出した。さらに、MpBZR3 オースログの解析からコケ植物ではその機能が保存されていることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

コケ植物の有性生殖に必須の装置である造卵器や造精器といった配偶子器(嚢)の特に初期発生過程は解析が困難で、その分子メカニズムの解明が待たれている。本研究では、転写因子を分子スイッチとして扱うことで人為的に誘導して解析をすることで、配偶子器の発生過程の遺伝子発現を捉えることができた。さらにその転写因子の機能の解析を進めたことで、配偶子器発生の初期過程における分子メカニズムの一端を明らかにすることができた。これらの結果は今後、さらなる制御因子の特定や初期発生プログラムの分子レベルでの理解につながることで予想される。

研究成果の概要(英文)：During land plant evolution, the sexual reproductive system has been dynamically changed. Recently, studies on the reproductive processes of the model bryophytes *Marchantia polymorpha* are well progressed. However, it remains unclear the early processes of gametangium development. In this study, I focused on a transcription factor MpBZR3, which could induce gametangium development. Our approaches including transcriptomic analysis and molecular genetics revealed that MpBZR3 has an important function in the gametangium developmental processes. Moreover, it is suggested that MpBZR3 ortholog in other bryophytes has a conserved function.

研究分野：植物発生学

キーワード：ゼニゴケ 有性生殖 発生 形態形成 分子進化

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

有性生殖は幅広い生物種に見られる生殖様式であり、その過程で遺伝子セットの組み換えが生じることで集団の遺伝的多様性の獲得を推進する。植物においても有性生殖は重要なイベントであり、進化の過程でダイナミックに変遷させていった。有性生殖の分子的背景には多数の共通した制御因子が存在しており、それらを転用することでネットワークを書き換え、新規システムを生み出してきたと考えられている。したがって、「植物の配偶子形成の分子ネットワークはどのように変遷していったのか？」という問いは、植物有性生殖システムの進化に迫る重要な課題である。植物は進化の過程で有性生殖システムをダイナミックに変遷させてきた。近年、陸上植物の基部に位置するタイ類ゼニゴケにおいて生殖成長に関わる研究が著しく進んでいるが、有性生殖に必須の装置である造卵器や造精器といった配偶子器(嚢)の特に初期発生過程は解析が困難で、その分子メカニズムの解明が待たれていた。先行研究から、配偶子器形成を誘導できる新規転写因子 MpBZR3 を見出し、配偶子器の初期発生過程を明らかにするための強力なツールとなり得ると考えた。本研究で用いた MpBZR3 過剰発現体の様に配偶子器形成のみを誘導する変異体はこれまでに報告されておらず、複雑な生殖器官形成の過程を分解し、特にこれまであまりわかっていない配偶子器初期形成過程を詳細に解析するための新たなアプローチとして有効であると考えている。加えて、生殖成長への相転換は植物において多様な形質であると考えられるが、配偶子器の形成はコケ植物やシダ植物において普遍的な形質であり、陸上植物の形態進化を理解する上でも興味深い。したがって、本研究の成果は植物の配偶子器形成にとどまらず有性生殖研究に新たな知見を与え、これらの分野の発展に大きく貢献することが期待できると考えた。

2. 研究の目的

ゼニゴケを用いた植物特異的転写因子 BES1/BZR1 ファミリーの解析から配偶子器形成を誘導することができる転写因子 MpBZR3 を見出した。雄株の MpBZR3 過剰発現体では植物体全体から造精器様構造が形成され、実際に、初期配偶子器マーカー遺伝子や造精器マーカー遺伝子の発現が確認できる。また雌株でも造卵器としては不完全であるが配偶子器様構造の形成が起こり、初期配偶子器マーカー遺伝子やいくつかの造卵器特異的遺伝子の発現を検出できる。このことは MpBZR3 が分子スイッチとして機能することで配偶子器を形成する遺伝子発現ネットワークの起点となることを示唆している。したがって、本研究では MpBZR3 を中心とした解析により配偶子器形成を誘導する分子メカニズムの解明を目的に研究を進めた。そのために、MpBZR3 とその下流因子の解析を中心としたアプローチにより、配偶子器形成の分子メカニズムの特に形成初期過程を明らかにする。さらに MpBZR3 オースログの機能保存性を評価することで、配偶子器形成プロセスの進化について新たな知見を得る。

3. 研究の方法

I. MpBZR3 により制御される遺伝子発現ネットワークの解析

これまでに、エストロジオール誘導型 MpBZR3 過剰発現体を用いた RT-qPCR 解析から、MpBZR3 が配偶子器形成関連遺伝子群を発現誘導できることを見出してきた。そこで、mRNA-seq により発現変動遺伝子を網羅的に解析し、MpBZR3 の下流遺伝子発現ネットワークの解析を行なった。本実験系では MpBZR3 誘導系を用いることで通常困難である発生初期の配偶子器が解析可能であり、造精器と造卵器の形成過程の相違と初期配偶子器形成過程としての共通性に着目し解析を進めた。さらに、配偶子器を誘導しない他のゼニゴケ BZR ホモログ(MpBZR2 や MpBZR1)と比較し、配偶子器誘導に重要な MpBZR3 特異的な下流ターゲット遺伝子の探索を進めた。

II. MpBZR3 の遺伝子発現および分子機能の解析

配偶子器形成での役割を明らかにするため、CRISPR を用いて Mpbzr3 機能欠損変異体を作成し、表現型を詳細に観察した。さらに、詳細な MpBZR3 の発現パターンを調べるための蛍光タンパク質等を使ったレポーター株を作成し観察した。また MpBZR3 は一般的な BZR/BES 転写因子と同様に転写抑制モチーフとして知られる EAR モチーフを有している。MpBZR3 における EAR モチーフの機能を評価するためにモチーフに変異を入れた MpBZR3 を用いてゼニゴケでの過剰発現を試みた。

III. MpBZR3 オースログの進化的保存性の解析

MpBZR3 は典型的な被子植物の BZR ホモログとは別のクレードに分類される。MpBZR3 オースログは他にコケ植物、シダ植物、一部の被子植物(イネ、トマトなど)で見られるが、植物の進化に伴ってそのタンパク質の長さが著しく短くなる。コケ植物と同様の配偶子器はシダ植物以降では見られない形質であり、MpBZR3 オースログの分子構造の変化は機能の喪失を意味するという仮説が考えられる。そこで、各植物種の MpBZR3 オースログの分子機能の保存性をゼニゴケにおける過剰発現システムを用いて評価した。

4. 研究成果

I. MpBZR3 により制御される遺伝子発現ネットワークの解析

MpBZR3 の下流遺伝子ネットワークを解析するため、詳細な RNA-seq 解析を進めた。さらに、配偶子器を誘導しない MpBZR2 や MpBZR1 の過剰発現体との比較解析も行い MpBZR3 過剰発現体で特異的な発現変動遺伝子群を絞り込むことに成功した。これらの解析から過剰発現時の形態的な表現型だけでなく遺伝子発現レベルでも各ゼニゴケ BZR 転写因子の分子機能が異なることがわかった。また、後述の Mpbzr3 機能欠損変異体を用いた RNA-seq 解析も進めることができた。これらを複合的に解析することで配偶子器の発生過程における遺伝子発現変化を捉えることに成功した。また造精器と造卵器の発生、特に初期過程の類似性、相違性にもアプローチすることができている。個別の遺伝子に関してはさらなる解析が必要であるが、これらの蓄積したデータセットから造精器、造卵器発生に関わる多くの候補因子が特定されることが期待できる。

II. MpBZR3 の遺伝子発現および分子機能の解析

MpBZR3 の機能欠損変異体の作出を行ない、雄株だけでなく雌株の取得に成功した。またそれらの変異体の有性生殖器官を詳細に観察し、特に雄株において造精器の発生に異常が見られることを見出した。一方、雌株においては念性が低下しており造卵器が機能していないことが示唆された。さらには RNA-seq 解析を実施し、野生型と比較して、造精器および造卵器関連遺伝子群の遺伝子発現が Mpbzr3 変異体において低下する傾向が見られた。さらに、MpBZR3 の遺伝子発現を解析するためレポーター株を作成した。GUS レポーター株、蛍光タンパク質レポーター株のどちらにおいても雄株では造精器の特に初期過程でシグナルが検出された、一方で造卵器ではむしろ比較的後期過程で検出された。このことは機能欠損変異体の表現型が見られる時空間と同様であり、MpBZR3 の配偶子器発生制御における働きの解像度を高めるとともに、雌雄の違いという新たな知見の発見にもつながった。これらの結果はこれまでの MpBZR3 過剰発現体を用いてきた解析と合わせて MpBZR3 の配偶子器発生における重要性を示唆している。さらに、EAR モチーフの機能を評価するためにモチーフに変異を入れた MpBZR3 を用いてゼニゴケでの過剰発現を行なったところ MpBZR3 過剰発現で見られるような造精器様構造の誘導が生じなくなった。このことは MpBZR3 による配偶子器誘導には EAR モチーフを介した制御が必要であることを示唆している。EAR モチーフは一般的にエピジェネティック制御を介した下流遺伝子の発現制御に重要であるため、MpBZR3 によるエピジェネティック制御と配偶子器発生の関係性を明らかにするさらなる解析が待たれる。

III. MpBZR3 オーソログの進化的保存性の解析

MpBZR3 の進化的側面を研究するために、ヒメツリガネゴケ、オウシュウトウヒ、イネ、トマトからオーソログ遺伝子のクローニングし、ゼニゴケ Mpbzr3 機能欠損変異体背景で過剰発現した。ゼニゴケ MpBZR3 過剰発現において造精器様構造の誘導が見られるのと同様に、ヒメツリガネゴケにおけるオーソログのゼニゴケ過剰発現体では造精器様構造が観察された。一方で、他のオーソログの過剰発現では誘導は生じなかった。このことから MpBZR3 オーソログの解析からコケ植物ではその機能が保存されていることが示唆された。したがって、MpBZR3 オーソログの分子進化に迫ることで、植物の有性生殖システムの変遷の理解を深めることができるかもしれない。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Shinkawa Haruka, Kajikawa Masataka, Furuya Tomoyuki, Nishihama Ryuichi, Tsukaya Hirokazu, Kohchi Takayuki, Fukuzawa Hideya	4. 巻 63
2. 論文標題 Protein Kinase MpYAK1 Is Involved in Meristematic Cell Proliferation, Reproductive Phase Change and Nutrient Signaling in the Liverwort <i>Marchantia polymorpha</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1063 ~ 1077
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac076	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 Shimadzu Shunji, Furuya Tomoyuki, Ozawa Yasuko, Fukuda Hiroo, Kondo Yuki	4. 巻 3
2. 論文標題 Spatio-temporal imaging of cell fate dynamics in single plant cells using luminescence microscope	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Quantitative Plant Biology	6. 最初と最後の頁 e15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1017/qpb.2022.12	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 Shimadzu Shunji, Furuya Tomoyuki, Kondo Yuki	4. 巻 64
2. 論文標題 Molecular Mechanisms Underlying the Establishment and Maintenance of Vascular Stem Cells in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 274 ~ 283
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac161	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 Furuya Tomoyuki, Saito Masato, Uchimura Haruka, Satake Akiko, Nosaki Shohei, Miyakawa Takuya, Shimadzu Shunji, Yamori Wataru, Tanokura Masaru, Fukuda Hiroo, Kondo Yuki	4. 巻 33
2. 論文標題 Gene co-expression network analysis identifies BEH3 as a stabilizer of secondary vascular development in <i>Arabidopsis</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 2618 ~ 2636
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koab151	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 Furuya Tomoyuki, Shinkawa Haruka, Kajikawa Masataka, Nishihama Ryuichi, Kohchi Takayuki, Fukuzawa Hideya, Tsukaya Hirokazu	4. 巻 134
2. 論文標題 A plant-specific DYRK kinase DYRKP coordinates cell morphology in Marchantia polymorpha	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 1265 ~ 1277
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-021-01345-w	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 Furuya Tomoyuki, Nishihama Ryuichi, Ishizaki Kimitsune, Kohchi Takayuki, Fukuda Hiroo, Kondo Yuki	4. 巻 39
2. 論文標題 A glycogen synthase kinase 3-like kinase MpGSK regulates cell differentiation in Marchantia polymorpha	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 65 ~ 72
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.21.1219a	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 Tamaki Takayuki, Oya Satoyo, Naito Makiko, Ozawa Yasuko, Furuya Tomoyuki, Saito Masato, Sato Mayuko, Wakazaki Mayumi, Toyooka Kiminori, Fukuda Hiroo, Helariutta Yk?, Kondo Yuki	4. 巻 3
2. 論文標題 VISUAL-CC system uncovers the role of GSK3 as an orchestrator of vascular cell type ratio in plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 184
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-020-0907-3	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 Takechi Katsuaki, Nagase Hiroaki, Furuya Tomoyuki, Hattori Koro, Sato Yoshikatsu, Miyajima Kensuke, Higuchi Tomofumi, Matsuda Ryuya, Takio Susumu, Tsukaya Hirokazu, Takano Hiroyoshi	4. 巻 105
2. 論文標題 Two atypical ANGUSTIFOLIA without a plant specific C terminus regulate gametophore and sporophyte shapes in the moss Physcomitrium (Physcomitrella) patens	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1390 ~ 1399
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.15121	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20件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 鳴瀧 葵, 島津 舜治, 古谷 朋之, 深城 英弘, 石崎 公庸, 近藤 侑貴
2. 発表標題 糖シグナルによる維管束幹細胞制御機構の解析
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 島津 舜治, Alif Meem Nurani, 森 秀世, 山田 一貴, 柴田 恭美, 古谷 朋之, 伊藤(大橋) 恭子, 石崎 公庸, 深城 英弘, 朝比奈 雅志, 稲垣 宗一, 角谷 徹仁, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 維管束幹細胞の分裂と分化を制御するサイトカインの機能と動態
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 古谷 朋之, 三枝 菜摘, 山岡 尚平, 島津 舜治, 山本 千愛, 石崎 公庸, 西浜 竜一, 河内 孝之, 福田 裕穂, 笠原 賢洋, 荒木 崇, 近藤 侑貴
2. 発表標題 ゼニゴケ配偶子器の発生におけるMpBZR3の役割
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 新川 はるか, 梶川 昌孝, 古谷 朋之, 西浜 竜一, 塚谷 裕一, 河内 孝之, 福澤 秀哉
2. 発表標題 ゼニゴケのタンパク質リン酸化酵素MpYAK1は栄養生殖, 生殖器誘導および窒素欠乏応答の制御に関与する
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 鳴瀧 葵, 島津 舜治, 古谷 朋之, 深城 英弘, 石崎 公庸, 近藤 侑貴
2. 発表標題 糖シグナルによる維管束幹細胞制御機構の解析
3. 学会等名 2022年度(第11回)近畿植物学会講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 島津 舜治, Nurani Alif Meem, 森 秀世, 山田 一貴, 柴田 恭美, 古谷 朋之, 伊藤(大橋) 恭子, 石崎 公庸, 深城 英弘, 朝比奈 雅志, 稲垣 宗一, 角谷 徹仁, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 維管束幹細胞の分裂と分化を制御する一過的サイトカイン応答
3. 学会等名 2022年度(第11回)近畿植物学会講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 古谷 朋之, 三枝 菜摘, 山岡 尚平, 山本 千愛, 島津 舜治, 南野 尚紀, 西浜 竜一, 石崎 公庸, 上田 貴志, 深城 英弘, 河内 孝之, 笠原 賢洋, 福田 裕穂, 荒木 崇, 近藤 侑貴
2. 発表標題 MpBZR3はゼニゴケの配偶子器発生を制御する
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 岩田 健太郎, 後藤 千恵子, 福村 日向丸, 清水 隆之, 丸山 海成, 古谷 朋之, 近藤 侑貴, 笠原 博幸, 増田 建, 石崎 公庸, 深城 英弘
2. 発表標題 植物の器官発生におけるシトクロムb5様ヘム結合タンパク質RLFの機能解析
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 古谷 朋之, 山岡 尚平, 石崎 公庸, 西浜 竜一, 荒木 崇, 河内 孝之, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 非典型BZR転写因子によるゼニゴケ配偶子器の発生制御
3. 学会等名 日本植物形態学会第33回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鳥津 舜治, Nurani Alif Meem, 山田 一貴, 柴田 恭美, 古谷 朋之, 伊藤(大橋) 恭子, 石崎 公庸, 深城 英弘, 朝比奈 雅志, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 位置情報による維管束幹細胞の運命制御
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 古谷 朋之, 山岡 尚平, 石崎 公庸, 西浜 竜一, 荒木 崇, 河内 孝之, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 ゼニゴケ配偶子器の発生を制御する非典型BZR転写因子
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 古谷 朋之, 山岡 尚平, 石崎 公庸, 西浜 竜一, 荒木 崇, 河内 孝之, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 ゼニゴケの配偶子器発生を制御する非典型BZR 転写因子の解析
3. 学会等名 近畿植物学会第10回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鳥津 舜治,ヌラニ・アリフ・ミーム,山田 一貴,柴田 恭美,古谷 朋之,伊藤(大橋) 恭子,石崎 公庸,深城 英弘,朝比奈 雅志,福田 裕穂,近藤 侑貴
2. 発表標題 維管束幹細胞の運命制御におけるサイトカイニンの機能解析
3. 学会等名 近畿植物学会第10回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tomoyuki Furuya
2. 発表標題 Robust control of the cambium maintenance during vascular development
3. 学会等名 International Webinar Series "From Cellular Dynamics to Morphology II"
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鳥津 舜治, Nurani Alif Me, 山田 一貴, 柴田 恭美, 古谷 朋之, 伊藤(大橋) 恭子, 石崎 公庸, 深城 英弘, 朝比奈 雅志, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 維管束幹細胞の運命制御におけるサイトカイニンの機能解析
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 古谷 朋之, 近藤 侑貴
2. 発表標題 Competitive action among BES/BZR transcription factors enables the robust control of vascular stem cells
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 古谷 朋之, 山岡 尚平, 石崎 公庸, 西浜 竜一, 荒木 崇, 河内 孝之, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 ゼニゴケの配偶子器発生制御におけるMpBZR3の機能解析
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 古谷 朋之, 齊藤 真人, 内村 悠, 佐竹 暁子, 野崎 翔平, 宮川 拓也, 島津 舜治, 矢守 航, 田之倉 優, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 BES/BZR転写因子の競争的關係性は維管束幹細胞制御の堅牢性に貢献する
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 古谷 朋之, 山岡 尚平, 石崎 公庸, 西浜 竜一, 荒木 崇, 河内 孝之, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 ゼニゴケにおける植物特異的BZR転写因子ファミリーの役割
3. 学会等名 2020年度(第9回)近畿植物学会講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 古谷 朋之, 山岡 尚平, 石崎 公庸, 西浜 竜一, 荒木 崇, 河内 孝之, 福田 裕穂, 近藤 侑貴
2. 発表標題 The roles of plant specific BZR transcription factors in <i>Marchantia polymorpha</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〕

-

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