

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 6 月 24 日現在

機関番号：23903

研究種目：基盤研究（B）（海外学術調査）

研究期間：2008～2011

課題番号：20405012

研究課題名（和文）インド亜大陸の衝突と気候変動による淡水魚類の進化と生物地理の解明

研究課題名（英文）Evolution and biogeography of freshwater fishes in relation to the collision of Indian subcontinent and climatic changes

研究代表者

熊澤 慶伯（KUMAZAWA YOSHINORI）

名古屋市立大学・大学院システム自然科学研究科・教授

研究者番号：60221941

研究成果の概要（和文）：東南・南アジアの6カ国の様々な淡水域から、8目27科123種を含む約3900個体の淡水魚類を採集した。いくつかの分類群について分類学的な再検討を行うとともに、ミトコンドリアゲノムや核ゲノムにコードされる数個の遺伝子領域を塩基配列決定し、分子系統解析を行った。タイワンドジョウ類やナマズ類などに関する信頼できる系統関係に基づき、東南・南アジアの古環境変動とこれら淡水魚類の進化の関係を考察した。

研究成果の概要（英文）：We collected freshwater fish specimens from 6 Southeast Asian countries and they cover at least 8 orders, 27 families and 123 species. Taxonomic investigations, as well as molecular phylogenetic analyses of some of these groups were conducted. Based on the reliable phylogenetic framework, we discussed historical biogeography of snakeheads and catfishes in relation to paleoenvironmental changes in these regions.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	4,300,000	1,290,000	5,590,000
2009年度	3,000,000	900,000	3,900,000
2010年度	2,700,000	810,000	3,510,000
2011年度	2,600,000	780,000	3,380,000
年度			
総計	12,600,000	3,780,000	16,380,000

研究分野：系統進化学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：淡水魚類・タイワンドジョウ・インド亜大陸・分子生物地理・古環境変動

1. 研究開始当初の背景

東南アジアから南アジアにかけての熱帯・亜熱帯地域は、その生物多様性の高さと地質学的・気候学的の特異性ゆえに、生物地

理研究にとって極めて興味深いフィールドである。現在のインド亜大陸全体とインドシナ半島の一部などは、中生代のゴンドワナ超大陸が起源であり、プレート運動によってユ

ーラシア大陸に運ばれたことが分かっている。また、インド亜大陸の衝突に起因する山脈隆起やモンスーン気候の成立は、南アジアで湿潤地帯と乾燥地帯の二極化を促し、熱帯・亜熱帯性の生物群の多様化をもたらした。淡水魚類は基本的に淡水陸域を超えて分散することが難しいため、これらの歴史的要因がどのように生物進化に関わったのかを探るのに有用な題材であると考えられる。

東南・南アジアの第一性淡水魚類(塩水耐性のある汽水魚や通し回遊魚などを除いた淡水魚類)は、コイ目、ナマズ目、スズキ目、アロワナ目などに属する様々なグループから構成されている。これらの中には複数の河川や国家に渡って広く分布するグループも含まれ、それらを広く扱った分類学的・系統進化学的研究は取組みが遅れている。申請者らは、10年近く前から淡水魚類の進化と古環境変動(特に大陸移動)との関係に着目し、近年急速に発展しつつある分子系統解析や集団解析の手法を用いて研究を進めてきた。これまでアロワナ類、タイワンドジョウ類などで本研究の先駆けとなるような成果を上げてきており、フィールド研究・分類研究の実績と併せ、東南・南アジアに広く分布する淡水魚類の歴史生物地理を本格的に研究するための準備を整えている。

2. 研究の目的

本研究では、東南・南アジアに分布するいくつかの淡水魚類群をフィールドワークにより採集し、その起源と多様化の過程を、最新の形態的・分子的手法を用いて解明する。具体的には、以下のポイントに合致する分類群に特に注目して研究を行う。1) 東南・南アジアに分布する一方で、アフリカ大陸にも姉妹群を持つ分類群(図1 A)について、東南・南アジアのグループの進化的起源を解明する。2) 東南アジアと南アジアの両地域に連続的に広く分布する種や種群(図1 B)において、種(種群)内の集団構造の形成過程を古環境変動との関係において解明する。3) 東南アジアと南アジアの両方に不連続的に分布する種や種群(図1 C)において、分類学的再検討を行うとともに、その特徴的な分布を生んだ古環境・生態的要因を解明する。

3. 研究の方法

東南・南アジアの代表的な河川の流域を中心に、フィールド調査と標本採集を行った。標本の採集は、網や釣竿等の漁具によるほか、現地の漁師や市場からの購入によっても行った。この際、人為分布によるサンプルを採集しないように、現地調査を入念に行った。採集した標本の鱭サンプルの一部をDNA研究用に TNESU8 buffer 中に取り分け、一部

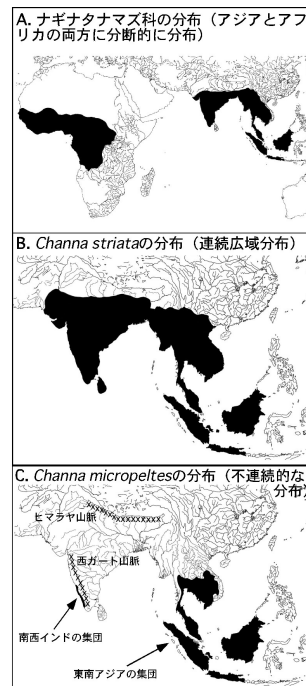


図1 本研究で注目する淡水魚の地理分布の3パターンの代表例

の個体を形態解析用にホルマリン固定した。標本の種同定は、現地で簡易的に行った後、研究室における入念な形態観察や他の標本との比較検討に基づいて行った。証拠標本は、研究協力者 Dr. Musikasinthorn (カセサート大) の研究室で当面の間保管されている。

分類学的な再検討は、採集した標本を各地の博物館等に保管される既存の標本(タイプ標本を含む)と比較して行った。様々な計量データを統計処理し、形態形質に分離が見られるかどうかを調べた。分子データの取得は、ミトコンドリアDNAにコードされるND2遺伝子領域を基準とし、場合によっては16S rRNA 遺伝子領域や核ゲノムコードのrag1 遺伝子領域についても配列データを取得した。一部のグループに関してはミトコンドリアゲノム全塩基配列を取得した。塩基配列の決定は、共通プライマーによるPCR増幅産物を直接シーケンスし、アSEMBLすることで行った。得られたDNAデータをデータベースから取得したデータと併せて整理し、ベイズ法などを用いて分子系統解析を行った。

4. 研究成果

(1) 標本収集

本科研費の期間中に、ミャンマー・カンボジア・インド・タイ・ベトナム・インドネシアの主要淡水域において計9回の海外調査を行い(表1)、8目27科123種を含む約3900個体の淡水魚類を採集した(表2)。タイワンドジョウ科やコイ科などから多数の種の標本を採集したほか、*Channa gachua* などの広域分布種を様々な産地から採集した。2008年以前の調査による採集標本

表1 本研究で実施した海外調査の概要

時期	調査地域	採集魚
1 2008年8-9月	ミャンマー中央部・北部 (バゴ、ミッチーナ、マンダレー、インレ湖)	15科43種500個体
2 2008年10月	カンボジア西部	4科10種200個体
3 2009年2-3月	ミャンマー西南部・北部 (ラカイン州、ミッチーナ、インダウジー湖)	16科38種600個体
4 2009年4-5月	インド北東部、オリッサ州	12科21種400個体
5 2009年5月	タイ南部 (ラノー県)	12科29種500個体
6 2010年4-5月	ミャンマー北部・中央部 (プータオ・レー)	16科29種500個体
7 2011年3月	ベトナム北部 (ハノイ、ハイズオン、マイデュック)	11科25種500個体
8 2011年10月	スマトラ島 (パレンバン、ジャンビ、レンガット、テビンティンギ、クリンチ山)	9科28種300個体
9 2012年3月	ミャンマー南部 (メエイ、ダーウエ)	11科21種400個体

表2 本研究で採集した淡水魚類の主な分類群

スズキ目

- タイワンドジョウ科 *Channa asiatica*, *C. bankanensis*,
C. burmanica, *C. cyanospilos*, *C. gachua*,
C. harcourtbutleri, *C. lucius*, *C. maculata*, *C. marulius*,
C. micropeltes, *C. melasoma*, *C. nox*, *C. panaw*,
C. pleurophthalmus, *C. pulchra*, *C. punctata*, *C. striata*
オスフロネムス科 *Colisa labiosa*, *Macropodus opercularis*,
Osphronemus goramy, *Parasphaerichthys ocellatus*,
Trichopodus pectoralis, *Trichopodus trichopterus*,
Trichopsis vittatus
ナンダス科 *Pristolepis fasciatus*, *P. grootii*
キノボリウオ科 *Anabas testudineus*
バジス科 *Badis pyema*, *B. ruber*, *B. siamensis*
タカサゴイシモチ科 *Parambassis apogonoides*, *P. lala*,
P. ranga, *P. siamensis*, *P. wolfii*
ハゼ科 *Gobiopertus chuno*, *Rhinogobius* spp.,
Sicyopterus fasciatus, *Tridentiger barbatus*
ドンコ科 *Odontobutis* spp.

コイ目

- コイ科 *Acheilognathus macropterus*, *Amblypharyngodon chulabhornae*, *Balantiocheilus melanopterus*, *Bangana ariza*, *Barilius bernatziki*, *B. ornatus*, *Carassioides acuminatus*, *Carassius auratus*, *C. inornatus*, *Cultrichthys erythropterus*, *Cyclocheilichthys apogon*, *Cyprinus capio intha*, *Danio albolineatus*, *D. auropurpura*, *D. kerri*, *Devario browni*, *D. regina*, *D. xyrops*, *Esomus altus*, *E. caudicellatus*, *E. danricus*, *E. metallicus*, *Garra flavatra*, *Hampala macrolepidota*, *Labeo* spp., *Leptobarbus hoevenii*, *Macrochirichthys macrochirus*, *Metzia formosae*, *M. lineata*, *Microdevario kubotai*, *Microrasbora rubescens*, *Neolissochilus* sp., *Osteochilus kerinciensis*, *O. salsburyi*, *Puntius binduchitra*, *P. conchonus*, *P. lateristriga*, *P. rhombeus*, *P. semifasciatus*, *Rasbora borapetensis*, *R. paviana*, *R. rubrodorsalis*, *R. steineri*, *Sawbwa resplendens*, *Semiplotus manipurensis*, *S. modestus*, *Thynnichthys polylepis*, *Thynnichthys thynnoides*, *Tor tor*
ドジョウ科 *Cobitis* sp., *Lepidocephalichthys berdmorei*, *Pangio* sp.
タニノボリ科 *Acanthocobitis* spp., *Balitora* spp., *Homaloptera* spp., *Schistura* spp., *Yunnanilis brevis*
アポロカイラス科 *Aplocheilus panchax*
サイロリンカス科 *Psilorhynchus* sp.

ナマズ目

- ヘテロプネーテス科 *Heteropneustes fossilis*, *H. kemratensis*
ヒレナマズ科 *Clarias batrachus*, *C. fuscus*, *C. nieuhoftii*
ナマズ科 *Ompok* sp., *Silurus asotus*
シノル科 *Glyptothorax* sp., *Pseudecheneis* sp.

アカザ科 *Amblyceps* spp.

ギギ科 *Pseudobagrus intermedius*

フグ目 フグ科 *Tetraodon cutcutia*, *Xenopterus naritus*

ダツ目

ダツ科 *Xenentodon cancila*, *X. cancilloides*

メダカ科 *Oryzias curvinotus*, *O. dancena*

タウナギ目

タウナギ科 *Monopterus albus*

トグウナギ科 *Macrogathus caudicellatus*, *Mastacembelus armatus*, *M. erythrotaenia*

カウドウリア科 *Chaudhuria* sp.

トグウオ目 インドストムス科 *Indostomus paradoxus*

アロワナ目 ナギナタナマズ科 *Notopterus notopterus*

や、本科研費以外の研究費による採集標本も含めて、形態学的及び分子的研究を行った。

(2) ナギナタナマズ類の生物地理

我々は、まずカワスズメ科などを用いて魚類の分子進化速度を注意深く較正し (Azuma et al. 2008; 熊澤 2009)、それを様々な淡水魚類の分岐年代の推定に応用した。ナギナタナマズ科は東南・南アジアと西アフリカに分断的に分布する (図1A)。ミトコンドリアゲノム全塩基配列を用いた分子系統解析の結果、両地域のクレード間の分岐年代は、後期ジュラ紀—前期白亜紀と推定された (Inoue et al. 2009)。ナギナタナマズ科は Gondwana 大陸起源であり、一部の系統がインド亜大陸などに乗って北半球に移動した可能性が示唆された。

(3) タイワンドジョウ類の系統解析

現生のタイワンドジョウ科は、アフリカ原産の *Parachanna* 属3種とアジア原産の *Channa* 属26種からなるが、研究協力者の Dr. Musikasinthorn による形態学的研究によって、*Channa* 属に多数の未記載種の存在が示唆されている。我々は、各地から採集された標本の分子系統解析 (図2) によって、*Channa* 属が未記載種も含め約40種を包含することを明らかにした。また、*Channa* 属内に、東アジア産の4種からなるクレードや北東インド/ミャンマー産の多数の山岳性小型種からなるクレードを発見した。後者のクレード内の種分化は適応放散と呼ぶべき規模のものであり、インド亜大陸のユーラシアへの衝突に起因するヒマラヤ山系の隆起によって生息環境が多様化したことへの適応と考えられた。

東南・南アジアに広域分布 (図1B) する *C. gachua* や *C. marulius* について、様々な産地の個体を分析した結果、これらの種が

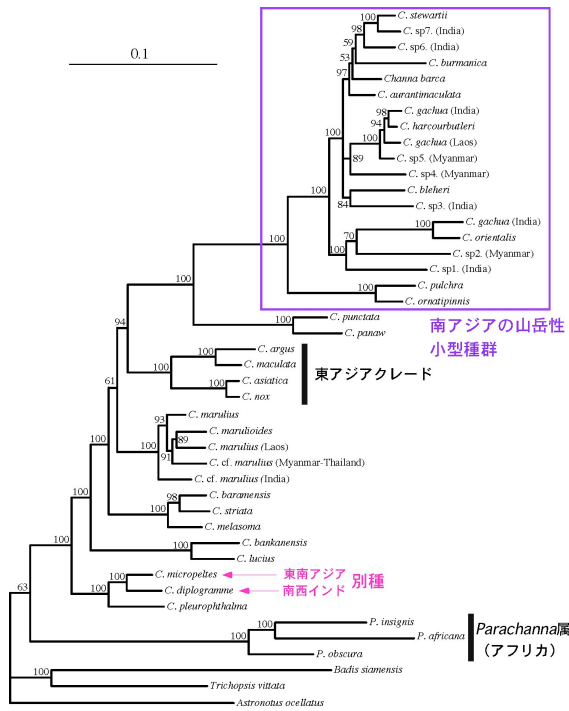


図2 mtDNAの2遺伝子座を用いたタイワンドジョウ科の分子系統解析の一例

いくつかの種に分割される可能性を示す結果を得た(図2及び未記載データ)。しかし、実際に何種に分割されるかについては、まだ標本採集の密度が十分でなく、今後の研究課題として残された。一方、東南アジアと南西インドに断片的に分布する *C. micropeltes* (図1C) については、詳細な形態学的分析と分子系統解析(図2)の結果に基づき、南西インド集団を別種の *C. diplogramme* とすべきとの結論を得た。南西インド集団は西ガーツ山脈によって長く隔離され、断片的種分化を起こしたものと考えられる。

(4) ヘテロプネーテス類の系統地理

ヘテロプネーテス属のナマズ類は、東南・南アジアの淡水域に広く分布するが、南西インド・ケララ州から最近記載された *H. longipectoralis* を除けば、*H. fossilis* 単

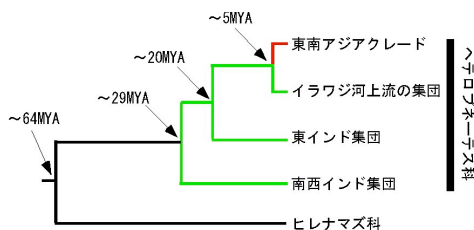


図3 ヘテロプネーテス属ナマズ類の分子系統地理
赤色と緑色は、それぞれ *H. kemratensis* と *H. fossilis* の形態的特徴を持つ集団の分布を示す(祖先集団の形態的特徴は最節約推定に基づく)

一種からなると考えられてきた。研究協力者の Mr. Ratmuangkhwang らは、形態形質の詳細な分析から、東南アジアの8地点から採集された個体が、*H. fossilis* とは明確に異なる形態形質を持つことを示し、これらの個体群を *H. kemratensis* という別種と考えた(図3の赤色)。

さらに Mr. Ratmuangkhwang らは、ヘテロプネーテス属の分子系統解析によって、南西インド集団、東インド集団、東南アジア集団が、それぞれ別種に匹敵するような遺伝的距離を持つことを示した(図3)。後2者はミャンマーのイラワジ川を境界として分布しているが、イラワジ川上流の個体群は形態的にインド集団に似るものの、遺伝的には東南アジア集団に含まれることが分かった。図3の系統関係は、ミトコンドリア遺伝子のみならず核遺伝子によっても支持されることから、交雑などの影響で誤って導かれたものではないと考えられる。分岐年代推定の結果(図3)を総合すると、インドを起源とするヘテロプネーテス属が、ごく最近になってイラワジ川水系から東南アジアに分布を拡大したと推定される。また、前一中期中新世のインドビルマ山地の隆起に伴う河川争奪(古サンポー川とイラワジ川の分離)が、東インド集団と東南アジア集団の断片的種分化を引き起こしたと考えられる。

科研費の期間終了後も、採集した標本の形態的・分子的分析を引き続き精力的に進め、成果を学術論文や学会講演などで発信していきたいと考えている。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計30件)

① Otsuka H and Iwata A (2012) Seasonal occurrences of larval, juvenile and young fishes in the floodplain of a Mekong tributary, Lao P.D.R. Natural History Bulletin of Siam Society 57: 3-18、査読有

② Okamoto M, Nielsen JG and Motomura H (2011) First record of the cusk-eel, *Neobythites australiensis* Nielsen (Ophidiiformes: Ophidiidae), from the Northern Hemisphere. Biogeography 13: 69-71、査読有

③ Nakatani M, Miya M, Mabuchi K, Saitoh K and Nishida M (2011) Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeen origin and Mesozoic radiation. BMC Evolutionary Biology 11: 177、査読有
DOI: 10.1186/1471-2148-11-177

- ④Saitoh K, Sado T, Doosey MH, Bart HL, Inoue JG, Nishida M, Mayden RL and Miya M (2011) Evidence from mitochondrial genomics supports the lower Mesozoic of South Asia as the time and place of basal divergence of cypriniform fishes (Actinopterygii: Ostariophysi). *Zoological Journal of the Linnean Society* 161: 633-662、査読有
DOI: 10.1111/j.1096-3642.2010.00651.x
- ⑤Takagi AP, Ishikawa S, Nao T, Srun SL, Hort S, Thammavong K, Saphakdy B, Phomsouvanhm A, Nishida M and Kurokura H (2010) Genetic differentiation and distribution routes of the bronze featherback *Notopterus notopterus* (Osteoglossiformes: Notopteridae) in Indochina. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 575-582、査読有
DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01514.x
- ⑥Takagi AP, Ishikawa S, Nao T, Srun SL, Hort S, Thammavong K, Saphakdy B, Phomsouvanhm A, Nishida M and Kurokura H (2010) Population structure of the climbing perch, *Anabas testudineus*, in the lower Mekong River basin. *Fisheries Management and Ecology* 18: 145-153、査読有
DOI: 10.1111/j.1365-2400.2010.01763.x
- ⑦Inoue JG, Kumazawa Y, Miya M and Nishida M (2009) The historical biogeography of the freshwater knifefishes using mitogenomic approaches: A Mesozoic origin of the Asian notopterids (Actinopterygii: Osteoglossomorpha). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 486-499、査読有
DOI: 10.1016/j.ympev.2009.01.020
- ⑧Lim PKA, Motomura H and Gambang AC (2009) *Polydactylus luparensis*, a new species of threadfin (Perciformes: Polynemidae) from the Batang Lupar River, Sarawak, Borneo. *Zootaxa* 2405: 63-68、査読有
- ⑨Azuma Y, Kumazawa Y, Miya M, Mabuchi K and Nishida M (2008) Mitogenomic evaluation of the historical biogeography of cichlids toward reliable dating of teleostean divergences. *BMC Evolutionary Biology* 8: 215、査読有
DOI: 10.1186/1471-2148-8-215

[学会発表] (計35件)

- ①岩田明久. 生物多様性と地域の文化—水産資源の持続的利用と希少種の保全—. 愛媛県生物多様性普及推進フォーラム, 2012年3月4日、愛媛大学 (松山市)
- ②山野上祐介、宮正樹、松浦啓一、酒井治己、

西田睦. ミトコンドリアゲノム全長塩基配列にもとづくフグ目魚類の系統解析: 姉妹群探索から淡水種の起源推定まで. 日本魚類学会第44回大会, 2011年10月1日、弘前大学 (弘前市)

③井上潤、宮正樹、西田睦. ミトコンドリアゲノム全長配列に基づく魚類の分岐年代推定. 日本魚類学会第44回大会, 2011年10月1日、弘前大学 (弘前市)

④ 渋川浩一、Musikasinthorn Prachya、Grudpan Chaiwut、Praxaysombath Bounthob、So Nam、Tran Dinh Dac、打木研三. メコン・チャオプラヤ河流域における魚類分布実態調査と標本コレクション構築. 日本魚類学会第44回大会, 2011年9月30日、弘前大学 (弘前市)

⑤プラチャー・ムシカシントーン. 南・東南アジア産淡水性フグ科魚類 *Tetraodon cutcutia* の分類学的再検討. 日本魚類学会第43回大会, 2010年9月25日、三重県文化会館 (津市)

⑥佐土哲也、齊藤憲治、西田睦、宮正樹. ミトコンドリアゲノム全長配列に基づくタニノボリ科タニノボリ亜科の分子系統解析. 日本魚類学会第43回大会, 2010年9月24日、三重県文化会館 (津市)

⑦Ratmuangkhwang S, Musikasinthorn P and Kumazawa Y. A phylogenetic analysis of the air sac catfishes of the *Heteropneustes fossilis* species complex (Heteropneustidae: Siluriformes). The International Symposium on Biodiversity Sciences 2010 "Genome, Evolution and Environment", 2010年8月2日、ルブラ王山ホテル (名古屋市)

⑧ Musikasinthorn P. Species diversity, systematics and biogeography of snakeheads (Actinopterygii: Channidae): an example of fascinating biodiversity of southern Asia. The International Symposium on Biodiversity Sciences 2010 "Genome, Evolution and Environment", 2010年8月1日、ルブラ王山ホテル (名古屋市)

⑨Takagi AP, Ishikawa S, Nishida M and Kurokura H. Genetic differentiation and distribution pathways of the bronze featherback *Notopterus notopterus* and climbing perch *Anabas testudineus* in Southeast Asia. The International Symposium on Biodiversity Sciences 2010 "Genome, Evolution and Environment", 2010年8月1日、ルブラ王山ホテル (名古屋市)

⑩ Ekajit S and Musikasinthorn P. A taxonomic revision of the Asian freshwater needlefish genus *Xenentodon* Regan, 1911 (Beloniformes: Belonidae). The International Symposium on Biodiversity

Sciences 2010 "Genome, Evolution and Environment", 2010年8月1日、ルブラ王山ホテル(名古屋市)

⑪Ratmuangkhwang S and Musikasinthorn P. 熱帯アジア産ナマズ目魚類 *Heteropneustes fossilis* の分類学的再検討. 日本魚類学会第42回大会、2009年10月11日、東京海洋大学(東京都)

⑫プラチャー・ムシカシントン. バンコクとその周辺地域(チャオプラヤー川下流域)の魚類相. 日本魚類学会第41回大会、2008年9月22日、愛媛大学(松山市)

[図書](計15件)

① Iwata A (2011) Systematics of Odontobutidae, in the biology of gobies. Science Publishers, British Channel Island, USA, and CRC Press, New York, USA (総ページ数685)

② Matsunuma M, Motomura H, Matsuura K, Shazili NAM and Ambak MA (2011) Fishes of Terengganu – east coast of Malay Peninsula, Malaysia. National Museum of Nature and Science, Tokyo, Universiti Malaysia Terengganu, Terengganu, and Kagoshima University Museum, Kagoshima

③熊澤慶伯、第2版 古生物学事典、日本古生物学会編、朝倉書店、2010、pp. 211, 338, 444-445, 476-477 (総ページ数584)

④熊澤慶伯、第1版 生物の事典、石原勝敏・末光隆志編、朝倉書店、2010、pp. 43-45, 47-49 (総ページ数560)

⑤向井貴彦、種間交雑をとまなう系統地理。淡水魚類地理の自然史-多様性と分化をめぐる、渡辺勝敏・高橋洋編、北海道大学出版会、2010、pp. 137-152

⑥熊澤慶伯、分子データを用いた魚類の分岐年代の推定。海洋生命系のダイナミクス-第1巻、海洋の生命史-生命は海でどう進化したか、東海大学出版会、2009、pp. 122-138

⑦石川智土、ウナギ属魚類の集団構造と種分化。海洋生命系のダイナミクス-第1巻、海洋の生命史-生命は海でどう進化したか、東海大学出版会、2009、pp. 322-340

⑧宮正樹、西田睦。魚類の大系統：ミトコンドリアゲノミクスによるアプローチ。海洋生命系のダイナミクス-第1巻、海洋の生命史-生命は海でどう進化したか、東海大学出版会、2009、pp. 82-101

⑨高木映。魚類の多様性と保全：ナギナタナマズの研究から見えてきたこと。人と魚の自然誌：母なるメコン河に生きる、秋道智彌・黒倉寿編、世界思想社、2008、pp. 185-200

[その他]

ホームページ等

<http://www.nsc.nagoya-cu.ac.jp/~kuma/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

熊澤 慶伯 (KUMAZAWA YOSHINORI)
名古屋市立大学・大学院システム自然科学
研究科・教授
研究者番号：60221941

(2) 研究分担者

本村 浩之 (MOTOMURA HIROYUKI)
鹿児島大学・総合研究博物館・教授
研究者番号：90433086

岩田 明久 (IWATA AKIHISA)

京都大学・大学院アジア・アフリカ地域
研究研究科・教授
研究者番号：20303878

(3) 連携研究者

黒倉 寿 (KUROKURA HISASHI)
東京大学・大学院農学生命科学
研究科・教授
研究者番号：50134507

石川 智士 (ISHIKAWA SATOSHI)

東海大学・海洋学部・准教授
研究者番号：40433908

向井 貴彦 (MUKAI TAKAHIKO)

岐阜大学・地域科学部・准教授
研究者番号：80377697

宮 正樹 (MIYA MASAKI)

千葉県立中央博物館・動物
研究科・上席研究員
研究者番号：30250137

(4) 研究協力者

ムシカシントン プラチャー
(MUSIKASINTHORN PRACHYA)
カセサート大学・水産学部・助教授

ラートムアンクワン サハト

(RATMUANGKHWANG SAHAT)
カセサート大学・アンダマン沿岸研究開発
ステーション・研究員

渋川 浩一 (SHIBUKAWA KOUICHI)

長尾自然環境財団・研究員