

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2008～2010

課題番号：20405031

研究課題名(和文)

熱帯大規模人工林における木材劣化生物の多様性評価と持続的管理の提案

研究課題名(英文)

Evaluation of diversity of wood-deteriorating organisms in tropical plantation forests in search for sustainable management

研究代表者

吉村 剛 (YOSHIMURA TSUYOSHI)

京都大学・生存圏研究所・教授

研究者番号：40230809

研究成果の概要(和文)：東南アジア熱帯雨林地域と熱帯乾燥林地域のアカシア植林地におけるシロアリ相と木材腐朽菌類(多孔菌類)相について定量的調査を行い、生物多様性を考慮した持続的植林地管理方法について考察を行った。得られた結果は、大規模植林地における生物多様性維持のためには長伐期化だけでは不十分であり、保護林(二次林)の配置をより積極的に行う必要があること、そして、アカシア植林による乾燥化が生物多様性においても重要な意味を有していることを明確に示している。

研究成果の概要(英文)：Diversity of wood-deteriorating organisms, termites and wood-decaying fungi, in tropical Acacia plantation forests was surveyed in comparison with natural forests towards sustainable management. The results clearly indicate that well-organized arrangement of conservation areas in plantation forests is indispensable to maintain biodiversity of wood-deteriorating organisms, which promote natural recycling of biomasses, and that Acacia plantation enhances the dryness of the forest, resulting in the drastic faunal and floral changes.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	5,100,000	1,530,000	6,630,000
2009年度	4,600,000	1,380,000	5,980,000
2010年度	3,200,000	960,000	4,160,000
総計	12,900,000	3,870,000	16,770,000

研究代表者の専門分野：木質劣化生物学

科研費の分科・細目：木質科学

キーワード：熱帯人工林、シロアリ、菌類、生物多様性、持続的管理

1. 研究開始当初の背景

シロアリはその現存量の多さから熱帯の森林を代表する昆虫である。熱帯に生息するシロアリはその食性から3つのグループに分類することができる。すなわち、①木材食シロアリ、②キノコ栽培シロアリ、および③土壌食シロアリである。前2者が森林の生態系における腐食連鎖に直接関与するのに対して、後者は土壌環境の改変に関わるエコシ

テムエンジニアとしての大きな役割を有している。すなわち、これら3グループは熱帯の物質循環において異なった役割を有しており、環境の攪乱に対しても異なった反応を示すと推定される。したがって、ある地域に生息するシロアリ相を標準的な方法で調査し、グループ分けすることによって環境の攪乱レベルを比較することが可能になると考えられるのである。

これまでに行われた熱帯域におけるシロアリ相の定量的調査の結果、伐採・山火事等による攪乱からの回復度合いとシロアリ多様性との間に明確な相関が認められるという報告がなされてきている。したがって、熱帯における一斉植林と生物多様性に関する空間的・時間的考察にシロアリ相の調査が有用であることは間違いない。熱帯人工林の適切なデザインを考える上で、重要な研究テーマである。

一方、熱帯における植林木がシロアリによる被害を受けやすいことも良く知られている。例えば、本研究の調査対象種の一つであり、世界的に多く植林されているアカシア・マンギウムは耐蟻性は低く、立木および木材の状態によって激しい被害を受ける。例えば、ペナン市マレーシア理科大学キャンパス内の植栽木のうち 87.5% がシロアリによる被害を受けており、植林地においても最大 23% という *Coptotermes curvignathus* による被害率が報告されている。また、シロアリ被害は心材腐朽と共存していることも多く、立木も木材も穿孔性昆虫による被害が多い。上述した、種の多様性評価による持続的維持・管理の提言とともに、木材としての持続的利用を図るためには、耐蟻性・耐虫性の改善は不可欠の課題であり、その前提として、本研究による加害昆虫種の正確な調査による把握は不可欠な研究テーマである。

本研究が対象としているアカシア類が様々な自然環境において生育できる一つの理由は、窒素固定菌である *Bradyrhizobium* 属菌と共生しているからである。また、菌根菌との共生に関する報告もある。一方、アカシア・マンギウムは *Phellinus* 属などにより激しい心材腐朽を受けることが知られており、また *Ganoderma* 属による赤色根腐れ病は最大 30% の枯損被害が報告されている。さらに、木材そのものも低い耐朽性しか示さない。興味深い事に、アカシア・オウリカリフォルミスおよびアカシア・オウリカリフォルミスとアカシア・マンギウムのハイブリッドには心材腐朽は発生しないと言われている。アカシア・マンギウム林とハイブリッド林における菌類の詳細な調査を行い、両種の腐朽機構を分子レベルで解明することによって、共生力あるいは耐朽性を向上させた形質転換樹木の作出に関する基礎知見を供給できる。

2. 研究の目的

本研究の目的は、天然林から人工林へと急激にシフトしつつある熱帯東南アジア地域の木質資源の持続的維持・管理について、熱帯の自然循環系で重要な役割を有するシロアリや菌類などの木材劣化生物の多様性調

査をベースに新しい提案を行うことにある。

具体的な内容は以下の通りである。

①熱帯大規模人工林における種々のランドスケープ、すなわち荒廃地、種々の年齢の人工林および天然林（保全二次林）におけるシロアリ類の多様性

②同じく種々のランドスケープにおける樹木関連病害菌類の多様性

③主要劣化生物（シロアリ、菌類）に対する植林木材の抵抗性評価

得られたデータをもとに、造林地・保全林・生物的回廊（コリドー）などの空間的配置や伐採サイクルと病害虫リスクとの関係、そして植林木の生物劣化抵抗性について総合的な解析を行い、生物学的に見てより適切な大規模植林地の維持・管理方法について提言を行う。

将来にわたる人類の生存を維持し続けるためには、バイオマス資源依存型社会への転換が不可避であり、再生可能なバイオマスの一つとして、人工林資源の重要性は今後増してくることが予想される。生物学的健全度をスポイルしない形での熱帯大規模人工林の持続的経営は、人類の生存圏を将来の世代に引き継ぐために不可欠なものであり、本研究は地球全体の将来に大きく関わるものであると確信している。

3. 研究の方法

(1)調査地およびサイト

①マレーシア

サバ州・コタキナバル郊外の越井木材工業（株）とサバ州政府との合弁植林会社 KM Hybrid Plantation 社（以下 KM 社と略）植林地および近郊天然林（保護林）：2 年生・3 年生・4 年生・6 年生アカシア・ハイブリッド植林地、18 年・20 年・30 年アカシア放置林、天然林、植林前草原

②ベトナム

ホーチミン市郊外カッティエン国立公園（ドンナイ省）およびベトナム南部林業試験場アカシア植林地（ピンフック省）：4 年生・9 年生アカシア・ハイブリッド植林地、天然林

③タイ

タイ王立林野局サカエラート野外試験地（ナコーン・ラチャシマ省）アカシア植林地および天然林：2 年生アカシア・ハイブリッド植林地、2 年生アカシア・マンギウム植林地、5 年生アカシア・ハイブリッド植林地、天然林

(2)調査方法（ベルトトランセクト法）

①シロアリ相

2 m x 100 m の調査区画を設定し、それを 1 m x 5 m の小区画 40 に分割した。この小区画について、1 人が 30 分で、シロアリ塚、高さ 2m までの樹上巣、蟻道、朽ち木、倒木、

朽ち木や倒木下の土壌、枯れ枝について、そこに存在するシロアリをすべて採集した。なお、同一種であると判断された場合は、小区画内の重複採集は行わなかった。

② 腐朽菌類相

シロアリの場合とは異なり、2つの方法で調査を行った。まず、定量的な評価については、シロアリ相の調査で設定した100mのラインに直交する形で幅4m、長さ60mのベルトトランセクトを3本引き、この区画内に存在する木材腐朽菌類の子実体（いわゆるキノコ）をすべて採集した。

次に、その地域全体の種構成を評価する目的から、シロアリ用ベルトトランセクトと木材腐朽菌類用ベルトトランセクトをすべて含む60m x 100mの区画内でランダムな子実体の採集を行った。

③ 種の同定と結果の解析

採集物をとりまとめ、シロアリの場合は液浸標本、多孔菌類の場合は乾燥標本とし、持ち出し許可を得た上で日本に持ち帰った。種同定の後、各区画における種数を算出し、区画全体のデータを取りまとめた。本法はシロアリ相や菌類相の標準的調査方法として確立されているものである。

(3)研究体制

シロアリ相調査については、竹松をリーダーとし、吉村、大村、築瀬が主として担当した。菌類相調査については、土居をリーダーとし、本田と服部が主として担当した。なお、東南アジア地域の菌類に関する海外調査経験が豊富な山下 聡氏にも研究協力者として加わっていただいた。

海外共同研究者であるインドネシア科学院生物材料研究・開発ユニット Sulaeman Yusuf 博士とマレーシア理科大学生物学部 Chow-Yang Lee 教授は、木材の生物劣化に関する両国におけるリーダー的存在の研究者であり、研究代表者及び分担者との研究交流も長く、意思の疎通及び共同調査の実施には全く支障はなかった。

研究分担者、連携研究者および海外共同研究者以外で、本研究の遂行にご協力いただいた方々および機関を以下に記す。

- ・ 京都大学：池田あみず氏、菱沼卓也氏
- ・ 山口大学：神原広平博士、三巻和晃氏、小矢野久美氏
- ・ ベトナム南部林業試験場（当時）：川口聖真氏
- ・ インドネシア・Tanjungpura 大学森林学部：Yulianti Indrayani 博士
- ・ マレーシア・サバ州政府
- ・ マレーシア・サバ州森林局
- ・ マレーシア・KM Hybrid Plantation SDN. BHD.
- ・ マレーシア・Bornion Timber SDN.BHD.

- ・ ベトナム・カッティエン国立公園 (Cat Tien National Park)
- ・ ベトナム・南部林業試験場 (Forest Science Sub-Institute of South Vietnam)
- ・ タイ王立林野局 (Royal Forest Department)

4. 研究成果

(1)シロアリ相

①マレーシア

2007年～2008年にかけて、サバ州ケニンガウ近郊のKM社において、2年生・3年生、4年生・6年生アカシアハイブリッド林および20年生・30年生アカシア放置林を用い100mベルトトランセクト法で種多様性の定量的調査を行った。採集されたシロアリは、種レベルまで同定し、遭遇率を計算した。その結果、13種が採集された。8種がwood-feeder、2種がfungus-feeder、3種がsoil-feederであった。図1に結果の一部を示すが、種多様性や遭遇頻度は、植林年数とは相関が見られなかった。また、過去に得られた天然林でのデータと比較したところ、植林地における種多様性は極めて低かった。天然林との種多様性の違いの要因としては、soil-feederの種数が植林地では原生林に比べ低いことが挙げられた。

次に、2009年には、3年生・6年生アカシア・ハイブリッド林、18年生アカシア放置林および近郊の天然林において同様の調査を実施した。結果は前年とほぼ同様であり、天然林から約30種のシロアリが採集されたのに対して、アカシア植林地と放置林では10種未満と、著しく低い多様性を示していた。

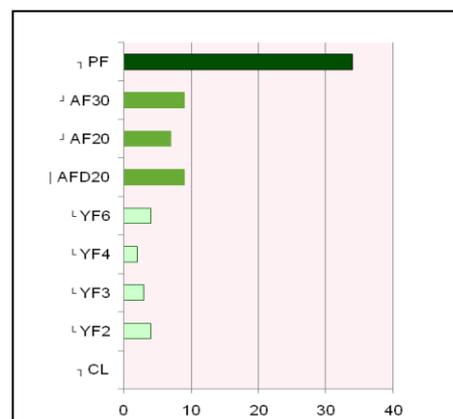


図1 サバ州、マレーシアにおけるシロアリ相調査結果 (PF：天然林、AF・AFD：放置林、YF：植林地、CL：植林前草原。数字は林年数。横軸は種数を示す)

②ベトナム

2009年に、ホーチミン市郊外カッティエン国立公園およびベトナム南部林業試験場

アカシア植林地において、4年生・9年生アカシア・ハイブリッド植林地、天然林における調査を実施した。興味深いことに、マレーシアの場合とは大きく異なり、植林地と天然林において種組成に大きな違いは認められなかった。両者ともキノコシロアリ亜科の割合が大きいのが特徴であった。

③タイ

サカエラート王立林野局野外試験地（ナコーン・ラチャシマ省）の天然林、アカシア・ハイブリッド&マンギウム2年生林、ハイブリッド5年生林及びアカシア25年生放置林において調査を行った。天然林では17-19種、アカシア2年生林では3-4種、アカシア5年生林では13種が採集された。種構成の特徴は、天然林とアカシア林で共通種が多く採集されることと、キノコシロアリ亜科が大きな割合を占めることであった。この結果は、同じ乾燥林に属するベトナムの結果と類似しており、上述した様にマレーシアの熱帯雨林の結果とは大きく異なった。その要因として、湿潤なマレーシアの自然林に比べてもともと乾燥林であるタイの自然林では、攪乱による乾燥が進んだアカシア林でも同じ種が生息可能であるためと考えられた。

(2)菌類相

①マレーシア

2008年に、3年生・6年生アカシア・ハイブリッド植林地および30年生アカシア放置林において種多様性の定量的評価および種構成を子実体採集により実施した。その結果、3年生林から6種、6年生林から10種、30年生林から17種が採集された。共通種をみると、3年生林と6年生林が2種、30年生林が4種共通し、6年生林と30年生林では1種であった。Sorensen類似度は3年生林と30年生林の間で最も高い値を示した。*Coliopsis*種は3年生林と30年生林で、*Trametes*種は3年生林で優占であった。6年生林では特に優占種は出現しなかった。種構成では3年生林および30年生林は類似性が高く、6年生林は他のプロットと異なったことから、今回の結果には、林齢の違いだけでなく調査地の違いが反映している可能性がある。また、植林後30年程度経過しても種数に変化がないことが示唆された。

次に、2009年には、3年生・6年生アカシア・ハイブリッド林、18年生アカシア放置林および近郊の天然林において同様の調査を実施した。合計35種（160個）の多孔菌類が採集されたが、この4プロット間での種数に差は認められなかった。

NMDSによる多孔菌類群集の座標付けを行ったところ天然林とアカシア林との間で種構成が大きく異なることが明らかとなった。

②ベトナム

2009年に、4年生・9年生アカシア・ハイブリッド植林地および天然林における調査を実施した。その結果、21種202個の子実体が採集された。興味深いことに、天然林1林分よりも9年生アカシア林において、種多様性が高かった。NMDSによる座標付けを行ったところ、天然林とアカシア林との間で種構成は異なることが明らかとなったが、その程度はマレーシアの場合よりも小さかった。このことは、植林による乾燥化の影響が雨林地域であるマレーシアでより顕著に現れていることを示しているように思われる。

③タイ

2010年に、天然林、アカシア・ハイブリッド&マンギウム2年生林、ハイブリッド5年生林およびアカシア25年生放置林において調査を行った。アカシア2年生・5年生林には枯枝や倒木を含む枯死木がほとんど認められなかった。これらの林では総計で23種の多孔菌類が採集され、マレーシアおよびベトナムの場合と同様に *Microporus xanthopus* が自然林で優占的に認められた。また、アカシア植林地では *Flavodon flava* や *Hexagonia cf. tenuis* が優占していた。アカシア林と自然林で比較した結果、いずれの保護林でも種数はアカシア5年生林より有意に大きく、多様性も大きかった。種構成も前年までの調査結果同様、アカシア林とは異なっていることが明らかとなった。

(3)生物多様性評価に基礎を置いた持続的管理の提案

本研究の結果から以下の2点が明らかになった。

①一度伐採されてしまった森林は、20~30年経過して外見的には森林としての様相を呈していたとしても、シロアおよび菌類の種多様性や機能的多様性は天然林には遠くおよばない。

②アカシア植林による乾燥化が生物多様性においても重要な意味を有している。

前者の事実は、伐採サイクルの長期化、すなわちパルプ・製紙用としてのアカシア植林から製材用としてのアカシア植林に転換したとしても、バイオマスの循環を支えるシロアリ相および木材腐朽菌類相の回復は望めないということを明確に示している。つまり、大規模植林地においては、最初の段階から植林地と保護林の配置についてきちんとしたデザインを行っておく必要があるということである。

後者については、これまでも指摘されていることであるが、例えば泥炭地などの湿潤地域へのアカシアの植林とその結果として乾燥化が、地域の生物多様性に対して大きな影響を有していることを如実に示している。植林に使用する樹種の選択について、“この土地に育つか?”、だけでなく、“この土地に植

えることで将来的に地域環境にどのような影響があるか? ”、について最大限の配慮を行わなければならない。

(4) 今後の予定

本研究では3年間にわたって3ヶ国において調査を実施した。しかしながら、上で指摘した生物多様性の回復と長伐期化の関係については追跡調査を行う必要がある。具体的には、3年毎を目途とし、マレーシア・サバ州のKM社アカシア・ハイブリッド植林地において継続的な調査を行う予定である。

また、より普遍的な考察を行うためにも、今回の3調査地とは異なる環境条件にある場所、例えば泥炭地や亜熱帯地域についても引き続き調査の可能性を探りたいと考えている。現在、多くの日本企業がアジア各地で植林事業を行っており、これらの企業との協働を是非実現したい。

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 13 件)

- ① Michael Lenz, Chow-Yang Lee, Michael J. Lagey, Tsuyoshi Yoshimura and Kunio Tsunoda: The potential and limits of termites (Isoptera) as decomposers of waste paper products, *Journal of Economic Entomology*, 査読有, 104, 232-242, 2011
- ② 大村和香子、桃原郁夫、木口 実、吉村剛、竹松葉子、源濟英樹、野村 崇、金田利之、三枝道生、前田恵史、谷川 充: 異なる劣化環境下における日本産および外国産樹種の耐蟻性能、*木材学会誌*、査読有、57、26-33、2011
- ③ R. Kaneko, K. Ohkubo, A. Nakagawa-Izumi, and S. Doi: Composition of intake sugars and emission of gases from paper sludges by *Coptotermes formosanus* Shiraki, *Environmental Technology*, 査読有, DOI 10.1080/09593330903453269, 2011
- ④ 金子令治、中川明子、土居修一: イエシロアリからの水素生成量に及ぼすパルプ中のリグニンの影響、*木材学会誌*、査読有、56、72-80、2010
- ⑤ A. Toyoumi, S. Horisawa, T. Yoshimura, S. Doi and Y. Imamura: The effect of different foundation systems on the fungal flora in the crawl space of a new wooden Japanese house, *Building and Environment*, 査読有, 45, 1054-1060, 2010
- ⑥ 吉村 剛: シロアリの生態とその防除方

法に関する研究、*環動昆*、21(4)、259-265、査読有、2010

- ⑦ Tsuyoshi Yoshimura: Evaluation of biodiversity of termites and wood-decaying fungi in tropical plantation forests, *Sustainable Humanosphere*, 査読無, No.6, 9, 2010
- ⑧ 吉村 剛: 熱帯人工林におけるシロアリおよび木材腐朽菌類の多様性調査、*しろあり*、査読無、No.154、13-20、2010
- ⑨ H. Hauserud, I. Bjorvandsvegarden, G.-P. Satre, H. Kunudsen, O. Stenstrup, O. Schmidt, S. Doi and N. Hogberg: The invasive populations of the dry rot fungus *Serpula lacrymans* show divergent population genetic structures, *Molecular Ecology*, 査読有, 19, 706-715, 2010
- ⑩ Kambara, K. and Takematsu, Y.: Field habitat selection of two coexistence species of *Reticulitermes*, *R. speratus* and *R. kanmoensis* (Isoptera: Rhinotermitidae), *Sociobiology*, 査読有, 54, 66-75, 2009
- ⑪ Kambara, K., Takematsu, Y., Azuma, M. and Kobayashi, J.: cDNA cloning of aquaporin gene expressed in the digestive tracts of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae), *Applied Entomology and Zoology*, 査読有, 44, 315-322, 2009
- ⑫ Horisawa, Y. and S. Doi: Qualitative and quantitative PCR methods using species-specific primer for detection and identification of wood-decaying fungi, *Journal of Wood Science*, 査読有, 55, 133-138, 2009
- ⑬ Takematsu, Y., Yoshimura, T., Yusuf, S., Ohmura, W., Yanase Y. and Yoshida, Y.: Temporal change in the species richness of termites on Acacia hybrid plantation, *Proceedings of the Sixth Conference of the Pacific-Rim Termite Research Group*, 査読無, 31-34, 2009

[学会発表] (計 13 件)

- ① 中川明子、土居修一: 分析的熱分解法による木材残存薬剤濃度の検出法の開発、第61回日本木材学会大会、2011年3月18日、京都
- ② 田坂太一、齊藤宏昭、土居修一、榎本敬太: 非定常条件下における木材腐朽菌の菌糸定着時間に関する検討、第61回日本木材学会大会、2011年3月18日、京都
- ③ 山下 聡、吉村 剛、本田与一、服部武文、土居修一、服部 力: 東南アジア地域にお

- けるアカシア植林が多孔菌類群集に及ぼす影響、第122回日本森林学会大会、2011年3月16日、静岡
- ④ 竹松葉子、築瀬佳之、大村和香子、土居修一、Sulaeman Yusuf、Chow-Yang Lee、吉村 剛：東南アジア熱帯 Acacia 植林地におけるシロアリ相、第22回日本環境動物昆虫学会大会、2010年11月24日、彦根
- ⑤ S.Nishizawa、A.Nakagawa-Izumi、T.Horisawa、T.Yoshimura and S. Doi: Feeding deterrence of *Reticulitermes speratus* on wood decayed by a brown rot fungus *Fibroporia radiculosa*, The 2nd Internal Symposium of Indonesian Wood Research Society, 13 November 2010, Bali, Indonesia
- ⑥ 堀沢 栄、花田健介、土居修一：DNA 融解温度による木材腐朽菌種の識別、第60回日本木材学会大会、2010年3月18日、宮崎
- ⑦ 金子令治、中川明子、大井 洋、土居修二：シロアリからの水素生成量に及ぼすペーパーラッジ中の無機物・リグニン含量の影響、第60回日本木材学会大会、2010年3月18日、宮崎
- ⑧ 西澤翔太、福永安枝子、中川明子、土居修一、吉村 剛、堀沢 栄：ヤマトシロアリの摂食行動に対する木材腐朽菌の影響—*Fibroporia radiculosa*による摂食抑制効果—、第60回日本木材学会大会、2010年3月18日、宮崎
- ⑨ 山下 聡、服部 力、吉村 剛：東南アジア熱帯における林業活動が多孔菌類の多様性に及ぼす影響、第57回日本生態学会大会、2010年3月18日、東京
- ⑩ 竹松葉子、三巻和晃、山口貴史：熱帯雨林におけるコウグンシロアリの空間的棲み分け、第57回日本生態学会大会、2010年3月17日、東京
- ⑪ 山下 聡、吉村 剛、佐藤 大樹、服部 力：人為活動が多孔菌類群集に及ぼす影響—温帯、亜熱帯、熱帯間での比較—、第120回日本森林学会大会、2009年3月27日、京都
- ⑫ Takematsu, Y.、Yoshimura, T.、Yusuf, S.、Ohmura, W.、Yanase Y. and Yoshida, Y.: Temporal change in the species richness of termites on Acacia hybrid plantation, The Sixth Conference of the Pacific-Rim Termite Research Group, March 2 2009, Kyoto

[図書] (計2件)

- ① 吉村 剛 (積木久明・田中一裕・後藤三千代編)：アメリカカンザイシロアリ、“昆虫の低温耐性 —その仕組みと調べ方

- ”、岡山大学出版会、343、2010
- ② Motoko S. Fujita、Tsuyoshi Yoshimura、Mihammad Iqbal、Satrio Wijamukti、Dwi Mulyawati、Wilson Novarino、Yuli Lestari、Bambang Supriadi、Rosyid Ghunawan and Dewi M. Prawiradilaga: Inventory of birds in Acacia plantation in Pt. Musi Hutan Persada, Indonesia, Kyoto Working Papers on Area Studies No.110 (G-COE Series 108), Center for Southeast Asian Studies, Kyoto University, 2010

[その他]

本科学研究費に関する現在のホームページアドレスは以下の通りである。

<http://web.cc.yamaguchi-u.ac.jp/~kambara/>

6. 研究組織

(1)研究代表者

吉村 剛 (YOSHIMURA TSUYOSHI)
京都大学・生存圏研究所・教授
研究者番号：40230809

(2)研究分担者

土居修一 (DOI SHUICHI)
筑波大学・生命環境科学研究科・教授
研究者番号：20279508

竹松葉子 (TAKEMATSU YOKO)
山口大学・農学部・准教授
研究者番号：30335773

本田与一 (HONDA YOICHI)
京都大学・生存圏研究所・准教授
研究者番号：70252517

大村和香子 (OHMURA WAKAKO)
(独) 森林総合研究所・木材改質研究領域・主任研究員
研究者番号：00343806

服部武文 (HATTORI TAKEFUMI)
京都大学・生存圏研究所・助教
研究者番号：60212148

築瀬佳之 (YANASE YOSHIYUKI)
京都大学・農学研究科・助教
研究者番号：00303868

(3)研究協力者

山下 聡 (YAMSHITA SATOSHI)
日本学術振興会特別研究員