

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4月5日現在

機関番号：14101

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21380094

研究課題名（和文）ブナ科樹木萎凋病菌の病原性に関する要因に関する研究

研究課題名（英文）Factors affecting pathogenicity of Japanese oak wilt pathogens

研究代表者

伊藤 進一郎（ITO SHIN-ICHIRO）

三重大学・大学院生物資源学研究科・教授

研究者番号：90092139

研究成果の概要（和文）：本研究では、ブナ科樹木の萎凋病の病原菌、*Raffaelea quercivora* の病原性に関する要因と病原菌の起源を調べて、本被害の発生機構の解明を目的とした。海外に本被害が拡大する可能性があるため、アジア地域における *Raffaelea* 属菌の分布も調べた。その結果、①病原菌の酵素活性が病原性に関する、②ブナ科樹種間の感受性の差異には、静的、動的防御機構が複雑に関与する、③海外のブナ科樹木に、本病に感受性の高い樹種が存在する、④アジア地域に *Raffaelea* 属菌、カシノナガキクイムシあるいはナガキクイムシ科の昆虫が分布することが明らかとなった。

研究成果の概要（英文）：The aim of this study was to clarify occurrence mechanisms of Japanese oak wilt disease exploring both factors affecting the pathogenicity of a pathogen, *Raffaelea quercivora* and the origin of the pathogen. Since the disease can be outbreak in abroad, we inventoried members of the genus *Raffaelea* in Asian countries. As the results, following issues were found; 1. Enzymatic activity of the pathogen was associated with pathogenicity, 2. Complex defense mechanisms of host trees species via both static and dynamic responses might be affecting differences of susceptibility among the fagaceae species, 3. Some foreign fagaceae species might be higher in their susceptibility against this disease, and 4. Members of *Raffaelea* species, *Platypus quercivorous*, and Platypodidae insects were distributed in Asian countries.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	7,600,000	2,280,000	9,880,000
2010年度	2,700,000	810,000	3,510,000
2011年度	3,200,000	960,000	4,160,000
年度			
年度			
総計	13,500,000	4,050,000	17,550,000

研究分野：樹木病理学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：ブナ科樹木の萎凋病, *Raffaelea quercivora*, 感受性, コナラ, ミズナラ

1. 研究開始当初の背景

1980年以降、ブナ科樹木萎凋病による萎凋・枯死被害が急速に増加し、被害は現在までに1府23県で発生し、日本海側から太平洋側に被害が拡大している。韓国でも同様の被害が発生し、数年で全国的な被害となった。こ

の被害は、マイカンギアと呼ばれる（菌嚢）器官に菌類を保有する養菌性のナガキクイムシ科の昆虫カシノナガキクイムシが関与する、世界でも例のない森林被害である。病原菌の属する *Raffaelea* 属菌類は、日本で新種 *R. quercivora* が記載報告（2002年）されるま

で、腐生性の菌類として 10 数種が報告されていたが、本属菌による萎凋・枯死被害の報告は、世界で初めてであり、今後海外での同様の被害発生が危惧される。

研究代表者らは、この被害は、養菌性キクイムシ（カシノナガキクイムシ *Platypus quercivorus*）が病原菌 *Raffaelea quercivora*（新種）を伝播して発生する被害であることを病理学的に解明した。また、日本各地から採集した病原菌は、形態的にわずかに差異はあるものの、遺伝的な変異は小さいこと、また接種試験によりブナ科樹木の樹種間で病原菌に対する感受性の差異が大きいことを明らかにした。

上記研究によって、枯死被害の病原菌が発見、決定され、枯死メカニズムが明らかになったものの、枯死被害の発生メカニズムを解明するためには、まだ病理学的、疫学的、生物学的に多くの未解明の問題が残された。

2. 研究の目的

本研究では、病原菌の病原性に関与する要因、病原菌の起源を明らかにするなど、病原菌の病原性から本被害の発生メカニズムを解明することを目的とする。また、海外に被害が拡大する可能性があるため、海外の樹種を含めて比較、検討を以下の項目において行った。

(1) *Raffaelea quercivora* の酵素活性が病原性に及ぼす影響

(2) *Raffaelea quercivora* に対する外国産コナラ属樹種の感受性

(3) 感受性に関与する要因

①道管配列と感受性

②ブナ科樹種の感受性と抽出成分の活性との関係

③コナラ木部の閉塞物質の成分

(4) タイ北部で検出された *Raffaelea* 属菌の分離・同定

3. 研究の方法

(1) *Raffaelea quercivora* の酵素活性が病原性に及ぼす影響

日本国内から得られた *R. quercivora* 5 菌株を用いて、培地試験、苗木への多点接種試験を行った。培地試験は、*R. quercivora* の生産するタンナーゼの酵素活性量を測るため、タンニン酸を添加した Czapek Dox's 寒天培地を用い、1 菌株につき 4 シャーレ使用した。培地上に *R. quercivora* を移植し、20 日後にデジタルカメラで菌叢を撮影し、画像解析により培地に形成された変色面積を測定した。多点接種試験は、2011 年 7 月 21 日に三重大学圃場で行った。ミズナラ苗木を 1 菌株につき接種木 12 本、対照木 8 本を供試した。苗木の幹直径 8 mm の部位と、そこから上下に 5 mm 離れた部位に直径 1.4 mm、深さ 3.5 mm の穴を 4 つ、計 12 点開け、各穴に *R. quercivora*

を蔓延させた爪楊枝を埋め込んだ。対照木は、滅菌した爪楊枝を接種源とした。接種部をパラフィルムとガムテープで巻き、接種後 1 か月間観察し、枯死した苗木は回収し菌株ごとに枯死率を算出した。

(2) *Raffaelea quercivora* に対する外国産コナラ属樹種の感受性

三重大学圃場内において 2009 年 6 月に多点接種試験、同年 8 月に 1 点接種試験を行った。両試験とも、日本産のアラカシ、外国産の *Quercus palustris*, *Q. robur*, *Q. rubra* の苗木を用い、多点接種試験では各樹種 *R. quercivora* 接種木 13 個体、対照木 8 個体、無処理木 3 個体、1 点接種試験では接種木 5 個体、対照木 3 個体を供試した。多点接種試験では、苗木の幹直径 1 cm の部位とそこから軸方向に 7 mm の部位に、1 列に 3 か所ずつ直径 1.6 mm、深さ 3 mm の穴を 9 か所あけた。それらの穴に *R. quercivora* を蔓延させた爪楊枝の先端を埋め込み、パラフィルムとガムテープで巻いた。対照木には、滅菌した爪楊枝を用いて接種を行った。1 点接種試験では、苗木の幹直径 1 cm の部位にあけた直径 1.4 mm、深さ 3 mm の穴に同様に接種を行った。多点接種試験では、枯死した苗木は枯死直後に、生残した苗木は接種 1 か月後に採取し、1 点接種試験では接種 14 日後にすべての苗木を採取し、1% 酸性フクシン水溶液に 12 時間以上浸漬した。その後、通水状況を観察するとともに、再分離試験を行った。さらに、1 点接種試験においては、プラニメーターを用いて、接種部横断面における変色域の割合を算出した。

(3) 感受性に関与する要因

①道管配列と感受性

供試樹種は、外国産コナラ属のピンオーク、イギリスナラ、アカガシワ、コルクガシ、さらに比較として日本産コナラ属で本菌に対する感受性が高いとされるミズナラ、低いとされるアラカシを用いた。各樹種接種木 5 本、対照木 3 本を用いた。接種源は、*R. quercivora* 菌株菌叢に滅菌した爪楊枝の先端 3 mm 部分を静置し、13 日間培養した爪楊枝先端部を用いた。対照の接種源は、滅菌した爪楊枝の先端部を用いた。接種は、2009 年 8 月 5 日に行った。樹幹 1 cm の箇所接種孔をあけて、そこに接種源を詰め、パラフィルムとガムテープを巻いた。接種 2 週間後に全ての苗木を根系ごと採取し、根系を水洗後、1% 酸性フクシン水溶液に根系を 12 時間以上浸漬した。接種点で横断し、横断面をデジタルカメラで撮影した。画像は画像編集ソフト Photoshop 7.0 に取り込んで、接種孔を除いた材部分と変色域の画像を作成し、画像解析プログラム Scion Image を用いて両面積を算出した。算出した面積から、変色域の割合を(変色域/接種

孔を除いた材部分)×100(%)で算出した。

② ブナ科樹種の感受性と抽出成分の活性との関係

コナラ、アラカシ、スダジイ、マテバシイ、ブナの5樹種を供試した。これらの樹種は *R. quercivora* に対する感受性が異なり、コナラがやや感受性、アラカシとスダジイがやや抵抗性、マテバシイとブナが抵抗性である。これらの5樹種の成木から枝の健全辺材部のみを供試して、それぞれ30℃の80%メタノールおよび40℃温水によって成分を抽出した。材片をそれぞれ10倍量の溶媒中で24時間振盪し、その後、メタノール抽出液はロータリーエバポレーターにより、温水抽出液は凍結乾燥により濃縮した。得られた抽出物をそれぞれ材内濃度の1倍および2倍になるよう添加した1/2 PDA 平板培地上に *R. quercivora* NA9810-1 菌株の菌叢ディスクを静置し、20℃・暗条件下における菌糸伸長を経時的に計測・比較した。それぞれの樹種、抽出法、濃度について5枚のシャーレを供試し、対照には1/2 PDA 培地を用いた。菌糸伸長量の計測は直行する四方向について行った。

③ コナラ木部の閉塞物質の成分

抽出の検討：コナラ自然被害木を使用した。反応障壁の部位から切片を作成し、エタノールにより脱水したものを各種溶媒に浸した。切片中の閉塞物質を抽出する溶媒として次のものを試みた。ジオキササン:H₂O=96:4, DMSO, 熱 DMSO (60℃), CHCl₃:MeOH=2:1, THF:H₂O=9:1, DMSO:H₂O=7:3, DMSO:MeOH=7:3, DMSO:NMI=2:1 (以上全て v/v), DMSO/LiCl (6% w/w)。

IR-SNOM：コナラ乾燥試料の変色部位周縁部を切り取り、小ブロック試料片を柀目面でマイクロトーム処理した。マイクロトーム処理断面を、光学顕微鏡で斜方落射と同軸落射で観察した。同部位を走査型電子顕微鏡 (SEM) により観察し、試料断面に見える閉塞物質のフラットな部位を探した。

顕微鏡観察の後、フラットな部位を IR-SNOM によって探し、そのポイントに対して IR-SNOM による測定を行い、近接場 IR スペクトルを得た。また、閉塞物質周囲の細胞壁由来の散乱光の影響を受けないスペクトルを得るために、IR-SNOM のプローブ先端に付着した閉塞物質の測定も試みた。

スペクトルの比較用の試料として、市販のセルロース(CF11)、キシラン(カバ由来)、ペクチン、タンニン酸、カバ由来の MWL を用いた。セルロース、キシラン、MWL は CH₂Cl₂:EtOH=2:1 溶液(v/v)に1%溶かす、もしくは分散させたものをアルミミラー表面に噴霧した。また2.5%のペクチン水溶液、タンニン酸溶液、カテキン溶液(溶媒は CH₂Cl₂:EtOH

=2:1 (v/v))も同様の処理をした。その後タンニン酸、カテキン以外(これらは室温)は40℃で真空乾燥させたものを IR-SNOM 測定に供した。

(4) タイ北部で検出された *Raffaelea* 属菌の分離・同定

タイ北部の3林分にて調査を2009年の3, 9, 12月, 2011年の4, 9, 11月に行った。菌の分離は、キクイムシ類が穿入したブナ科樹木32本, そこから発生したナガキクイムシ科の成虫122頭, キクイムシ科成虫45頭, 幼虫31頭が分離源である。得られた菌叢形態の特徴から *Raffaelea* 属菌に類似と判断された148菌株を, 28S-RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) 解析で大別した。制限酵素は *Hae*III, *Hinf*I の2種類である。各タイプから任意に1菌株選抜した。選抜した菌株は, シークエンス解析, BLAST 検索を行い, 最類似配列が *Raffaelea* 属菌であった菌株は, さらに単孢子分離を行った。単孢子由来菌株の菌糸体からゲノム DNA を抽出し, 18S, 28S rDNA 領域の塩基配列を決定した。これらに塩基配列データベースから得た *Raffaelea* 属や, その他の子囊菌類の配列データを加え最大節約法にもついで系統樹を作成し, 分子系統学的位置づけを行った。

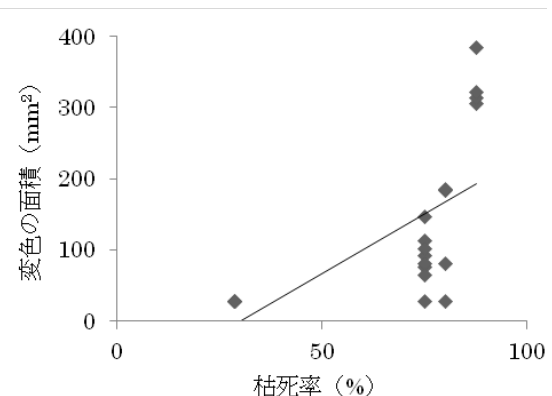


図 1. タンニン酸添加培地上で形成された変色面積とミズナラ苗木の枯死率との関係 (r=0.742, n=20, p<0.001)

4. 研究成果

(1) *Raffaelea quercivora* の酵素活性が病原性に及ぼす影響

培地試験では、変色面積は RA1759, RA1760, RA1748, Y2-4DW-2 の順で大きかった。Y1-3T-3 では変色は形成されなかった。このことから、酵素活性量は菌株間で異なることが示唆された。多点接種試験では、枯死率は RA1759, RA1760, RA1748, Y2-4DW-2, Y1-3T-3 の順で高かったことから、菌株間で病原性に差異があると考えられた。さらに、変色面積と枯死率の間には有意な正の相関が認められた (Spearman の相関係数の検定,

p<0.001, 図 1). したがって, *R. quercivora* のミズナラ苗木に対する病原性は, 本菌の生産する酵素活性量が関与していると考えられた.

(2) *Raffaelea quercivora* に対する外国産コナラ属樹種の感受性

全樹種で接種木の変色域の割合は, 対照木よりも高い傾向にあった(図 2). このことから, 外国産コナラ属 4 種においても接種によって本菌が定着し, 変色域が増加したと考えられた. 菌を接種したミズナラの変色域の割合は, 過去の研究同様にアラカシのものより高かったことから, 本研究においても変色域の割合は本菌に対する樹種間の感受性の差異を反映したと考えられる. 接種木の割合を樹種間で比較すると, アカガシワ, コルクガシは, ミズナラのものより高い割合を示した. ピンオーク接種木の変色域の割合は, アラカシのものより低かった. 以上のことから, 外国産コナラ属の本菌に対する感受性は, アカガシワ, コルクガシ, イギリスナラ, ピンオークの順に高いと考えられた.

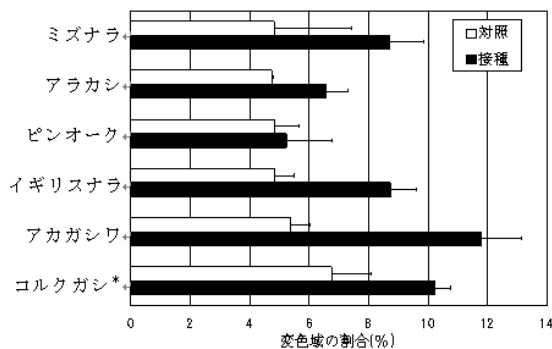


図 2. コナラ属の日本産 2 種, 外国産 4 種の変色域の割合

※バーは, 平均値 (接種 n=5, 対照 n=3) +SE を示す. ただし, コルクガシの接種木は n=4

(3) 感受性に関与する要因

①道管配列と感受性

ミズナラと *Q. coccinea* 接種木の非通水域の割合は, その他の接種木, 対照木に比べて, 有意に高く (Bonferroni 検定, p<0.05), 供試した外国産環孔材樹種の接種木間でその割合に有意差があった. このことから, 環孔材樹種間においても *R. quercivora* に対する感受性に差異があると示唆された. また, 接種木における菌糸の伸展距離は樹種間で有意に異なり (Kruskal-Wallis 検定, p<0.05), 非通水域との間に有意な正の相関が認められた (Pearson の相関係数の検定, p<0.05, 図 3).

このことから, 非通水域の形成程度には材内における *R. quercivora* 菌糸の伸展程度が密接に関与すると示唆された. さらに, 滅菌材片における菌糸の伸展距離は樹種間で有意に

異なっていたが (Bonferroni 検定, p<0.05, 図 4), その違いは接種木における菌糸の伸展距離, 非通水域の割合の差異と一致しなかった. 以上のことから, 樹種間の道管配列の違いは, 材内における菌糸の伸展や非通水域の形成の差異に及ぼす影響, さらに感受性の差異に及ぼす影響も小さいと考えられた.

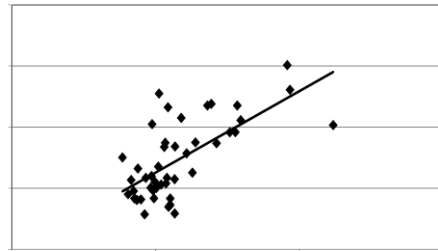


図 3. コナラ属 5 樹種の接種木における非通水域の割合と接線方向への菌糸の伸展距離 (r=0.671, n=45, p<0.05)

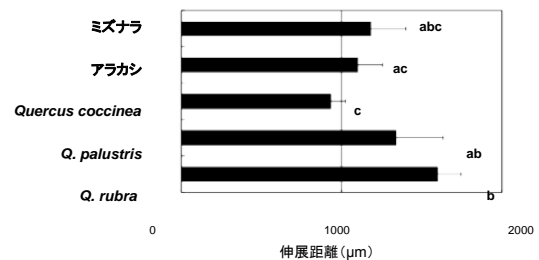


図 4. コナラ属樹種の滅菌材片における接線方向

各値は平均値 (n=5) +SD を示す. *Q. rubra* のみ n=3 である. 異なるアルファベット間に有意差がある (p<0.05)

②ブナ科樹種の感受性と抽出成分の活性との関係

線形近似した菌糸の伸長速度を図 5 に示した. メタノール抽出物を 1 倍濃度で添加した培地上では, アラカシを除く 4 樹種で対照より菌糸伸長速度が高かった (p<0.05). 温水抽出物 1 倍濃度では, 同様にアラカシを除く 4 樹種で対照より有意に高く, アラカシでは対照より低かった (p<0.05).

メタノール抽出物 2 倍濃度では, コナラで対照より伸長速度が高かった (p<0.05). スダジイとブナでは対照より高く, アラカシとマテバシイでは対照より低い傾向にあったものの, 有意差は認められなかった. 温水抽出物 2 倍濃度では, ブナで対照より高く, 他の 4 樹種では対照より低かった (以上, Dunnett の多重比較, p<0.05).

コナラとブナを除くアラカシ, スダジイ, マテバシイの 3 樹種のメタノール抽出物と, 全樹種の温水抽出物で, 濃度が 2 倍になると

1 倍濃度よりも伸長速度が有意に低下した (Tukey の多重比較, $p < 0.05$). 2 倍濃度での伸長速度の低下は, メタノール抽出物より温水抽出物において顕著な傾向があり, 樹種別にみるとアラカシ, スダジイ, マテバシイで大きく, 特にアラカシで顕著であった.

以上より, ブナを除く 4 樹種の木部は *R. quercivora* に対する何らかの伸長阻害物質を含むものと考えられる. とりわけ, アラカシ, スダジイ, マテバシイの 3 樹種は比較的強い活性を有する可能性が推測される. しかしながら, アラカシを除いては現実の材内濃度では *R. quercivora* の菌糸伸長に対し促進的に作用するものと判断される. アラカシについては感受性の低さに木部の化学的な静的防御機構が関与しているものと考えられる. 一方で, 強度の抵抗性とされるマテバシイとブナでは, 静的阻害成分に依らない抵抗性機構の存在が示唆される.

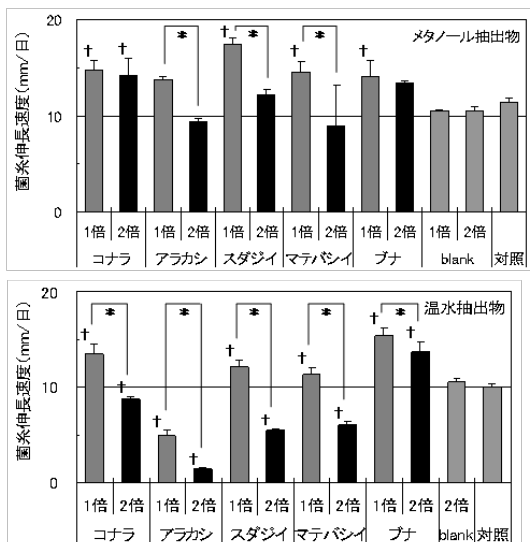


図 5. ブナ科 5 樹種の健全辺材抽出物を添加した培地上における *Raffaelea quercivora* 菌糸の伸長速度

上: 80%メタノール抽出物, 下: 40°C温水抽出物. 1 倍, 2 倍は材内濃度に比した培地中濃度. 誤差バーは標準偏差. †印: 対照との間に有意差が認められた区. *印: 1 倍と 2 倍濃度との間に有意差が認められた樹種

③コナラ木部の閉塞物質の成分

抽出の試み: 切片中の閉塞物質は, 今回用いたどの溶媒に 10 日間浸しても取り出せなかった.

IR-SNOM: 光学顕微鏡観察において, 斜方落射で褐色に観察される閉塞物質が同軸落射観察で白色に見えた部位は, SEM 観察では切断面が滑らかであった (図 6). 閉塞物質のフラットな部位に着目して IR-SNOM 測定を行うと, 良好な近接場 IR スペクトル(A)を得

ることができた.

閉塞物質(A)と細胞壁(C)の近接場 IR スペクトルは共通した吸収ピークを多数持っていたことから, 閉塞物質を測定する際に, 周囲にある細胞壁からの散乱光が検出器に入っている可能性が考えられた. そこで, IR-SNOM の測定用プローブに付着した閉塞物質を測定したところ(B), 細胞壁に付着した状態で直接測定したスペクトル(A)とは異なっていた. 特に, C-H 結合振動由来の吸収ピーク ($3000-2900\text{cm}^{-1}$) が殆ど確認できないほど小さくなった. こうして, 周囲の細胞壁の散乱光の影響を取り除いたより純粋な閉塞物質由来の近接場 IR スペクトルを得ることができた.

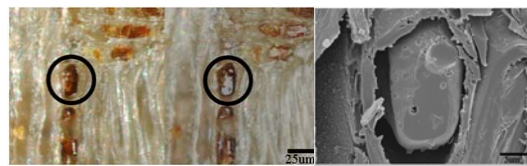


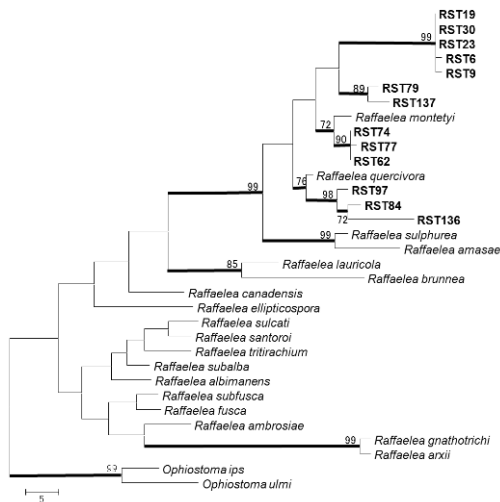
図 6. 光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡 (SEM) で観察された閉塞物質
左: 斜方落射, 中: 同軸落射, 右: SEM (左・中図の黒丸中)

以上より, B が閉塞物質のスペクトルを与えていると考え, B と種々の関連物質のスペクトルとを比較した. その結果, 閉塞物質で見られたエステル由来と考えられる吸収ピーク (1750cm^{-1}) はペクチン(D)やタンニン酸(I)で見られた. さらに, C-H 結合振動由来の吸収ピークが非常に弱いスペクトルは, カテキン(H)とタンニン酸(I)のスペクトルから得られた. 反応障壁での抽出成分量は健全部のそれと比べて殆ど増加しないことから, 閉塞物質は不溶性の抽出成分, 例えば分子量の大きな縮合型タンニンを含んでいるのではないかと考えられる.

(4) タイ北部で検出された *Raffaelea* 属菌の分離・同定

28S-RFLP 解析の結果, 28 タイプに大別された. そのうち 17 タイプの塩基配列は *Raffaelea* 属菌と最も類似であった. 17RFLP タイプのうち, 8 タイプで塩基配列の解析に成功し, 18S と 28S 領域の系統解析において, いずれも供試菌株は *Raffaelea* 属菌に位置した (図 7). 28S 領域では, 供試菌株はブートストラップ値 99% で *R. quercivora*, *R. montetyi*, *R. sulphurea* などと共に単系統群を形成し, RST6 と RST19 は 99% のブートストラップ値であった. 以上のことから, タイで採取された菌株は *Raffaelea* 属であると考えられる.

図 7. タイ北部に由来する *Raffaelea* 様菌株の



28S rDNA 領域の分子系統解析

最大節約法による 121 個中の一つの系統樹。ブートストラップは 1000 回繰り返した。75% 以上の枝を太く示した。バーは塩基あたりの置換数を示す

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 17 件)

- ① Seo MY, Matsuda Y, Nakashima C, Ito S, Taxonomic re-evaluation of *Raffaelea quercivora* isolates collected from mass mortality of oak trees in Japan. *Mycoscience* (掲載決定) 査読有
- ② Yamagishi T, Yokoyama T, Yamada T Matsumoto Y, Structure of cell wall components in the sapwood of *Quercus serrata* Thunb. attacked by *Platypus quercivorus*, *Phytochemistry* (掲載決定) 査読有
- ③ Umebayashi T, Fukuda K, Haishi T, Sotooka R, Zuhair S, Otsuki K (2011) The developmental process of xylem embolisms in pine wilt disease monitored by multipoint imaging using compact magnetic resonance imaging. *Plant Physiology* 156:943-951, 査読有
- ④ Torii M, Matsuda Y, Murata M, Ito S (2011) Spatial distribution of *Raffaelea quercivora* hyphae in transverse sections of seedlings of two Japanese oak species. *Forest Pathology* 41:293-298, 査読有
- ⑤ 村田政穂・山田利博・松田陽介・伊藤進一郎 (2011) *Raffaelea quercivora* を接種したブナ科樹木 4 種の菌糸分布と防御反応の比較. 東京大学農学部演習林報告 125:11-21, 査読有

[学会発表] (計 43 件)

- ① 鳥居正人・松田陽介・伊藤進一郎 (2012) 樹木の道管配列が *Raffaelea quercivora*

に対するコナラ属樹種の感受性に与える影響. 第 123 回日本森林学会大会. 宇都宮大学, 2012/3/26

- ② 梅林利弘・山田利博・福原一成・遠藤良太・米道 学・里見重成・福田健二 (2011) マツ材線虫病抵抗性クロマツ苗主軸における通水阻害. 第 122 回日本森林学会大会, 静岡大学, 2011/03/25
- ③ Taniguchi T, Matsuda Y, Torii M, Buranapanichpan S, Ito S (2011) *Raffaelea*-like fungi obtained from Fagaceae trees in northern Thailand. Asian mycological congress 2011, Incheon University, Korea, 2011/8/7
- ④ Yamada T, Murata M, Torii M, Matsuda Y, Ito S (2011) An overview of Japanese oak wilt epidemic. Asian mycological congress 2011, Incheon University, Korea, 2011/8/7

[図書] (計 1 件)

- ① 山田利博 (2010) 日本樹木医学会, 傷害に対する防御反応. 樹木医必携 基礎編 pp.184-193

[産業財産権]

- 出願状況 (計 0 件)
- 取得状況 (計 0 件)

[その他]

<http://www.bio.mie-u.ac.jp/junkan/bussuitsu/lab2/oak.htm>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

伊藤 進一郎 (ITO SHIN-ICHIRO)
三重大学・大学院生物資源学研究所・教授
研究者番号：90092139

(2) 研究分担者

山田 利博 (YAMADA TOSHIHIRO)
東京大学・(連合) 農学研究科 (研究院)・教授
研究者番号：30332571

福田 健二 (FUKUDA KENJI)
東京大学・新領域創成科学研究科・教授
研究者番号：303208954

松田 陽介 (MATSUDA YOSUKE)
三重大学・大学院生物資源学研究所・准教授
研究者番号：30324552

(3) 連携研究者

なし