

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 30 日現在

機関番号：11101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2011～2015

課題番号：23570104

研究課題名(和文)水生ガガンボ類の幼生期解明と環境指標生物としての利用

研究課題名(英文) Investigations on immature stages of aquatic crane flies for use as indicator species

研究代表者

中村 剛之 (Nakamura, Takeyuki)

弘前大学・白神自然環境研究所・准教授

研究者番号：00526486

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：水生ガガンボ類の幼虫と蛹は河川や湿地など水辺環境の調査で頻りに確認されるものの、種の同定ができないために調査研究が進んでいなかった。本研究では、野外で採集した幼虫を飼育し、成虫を得ることによって種の同定を行い、日本産ガガンボ類の代表的な種の幼生期の形態的特徴と生息環境を調査した。その結果、42種のガガンボ類の幼虫と蛹の形態を明らかにすることができた。中には、これまで海外での研究結果から推測されていた姿とは大きく異なる特徴を持つ種もあることが判明した。このように、代表的な種の幼生期形態が明らかになることで、今後の生態学データの蓄積がなされることが期待される。

研究成果の概要(英文)： Though it is recognized that the aquatic crane flies are important as indicator species, they rarely become the subject of ecological investigations or assessment. It is because the immature stages of most of the Japanese crane flies have never been described before at the level capable to identify species. In this study, larvae of crane flies collected in fields were reared to obtain imagoes for strict identification of the species, and the morphology and the biology of immature stages of these captives are described in detail.

As a result, I could unveil immature stages of 42 species of Japanese crane flies.

研究分野：昆虫分類学

キーワード：水生昆虫 生物多様性 幼虫 蛹 双翅目

1. 研究開始当初の背景

双翅目ガガンボ類は未記載、未記録種をふくめ2000種以上が生息するものと考えられている。ほとんどの種が陰湿な環境を好み、多くのガガンボの幼虫は水田や河川、池沼、湿地にくらす水生昆虫である。中には体長が60mmを超える大型種もあり、大きなバイオマスを占めている。湿地・水田・河川などに生息する魚類や鳥類にとって重要な餌資源となっており、水域環境の物質循環に大きな役割を持っていると考えられる。また、さまざまな種が多様な水質環境に適応していることから、環境指標性が高いと考えられる。

しかし、日本国内で行われたガガンボ類の幼生期を扱った分類学や生態学的な研究は皆無に等しい。身近なガガンボですら幼虫の姿やくらしが未解明のものがほとんどであり、幼虫や蛹の段階での種の同定は現状ではほぼ不可能である。こうした状況から、ガガンボ類の幼生期の情報が国内で生態学的研究に用いられることはほとんどなかった。これまで日本でガガンボ類の幼虫の同定を試みる場合、海外の研究結果からせいぜい属レベルの同定を推し量るしか方法がない。底生動物のアセスメントなどでは、ガガンボ類は同定ができないという理由で調査対象とならないか、特徴的な属だけが記述される場合が多かった。また、海外の文献情報を日本国内のガガンボの幼虫を無理に当てはめるような同定を試みた結果、誤同定などの混乱も生じていた。

私が分担執筆を行った『日本産水生昆虫(2005/東海大学出版会)』の中でも日本産ガガンボ類の幼生期については海外の研究を要約して示すことしかできなかった。しかし、本書の執筆以来、私の元に同定依頼が急増し、ガガンボ類の幼虫に対する研究者の関心の高さを知ることとなった。代表的な種だけでも確実な同定が可能となれば、水生ガガンボ類の幼虫を研究対象に含めた生態学的研究が発展するものと期待された。

2. 研究の目的

本研究の目的は、これまで種の同定が困難であるために、生態学的な重要性が認識されながらも、調査研究の対象となりにくかったガガンボ類の幼虫を、各種研究の土俵にあげるための基礎的な情報を提供することにある。

同じ双翅目昆虫で種数が多く、その多くが幼虫時代を水の中で過ごすユスリカ科では、日本に産する各属の幼虫の形態がこれまでに明らかにされている。環境指標性に関する研究も数多くあり、そのためにユスリカは底生動物の中でも重要な調査対象の一つとなっている。ガガンボ類はこのユスリカに比べると一般に体サイズが格段に大きく、種の特徴がつかみやすいと考えられる。水生ガガンボ類の主な種の幼虫や蛹の特徴が明確に示され、種の同定や生息環境に関する情報が蓄積されれば、ガガンボ類がユスリカと同様に環境調査などにおいて重要な指標となるに違いない。

本研究は日本国内の水辺環境に生息する水生ガガンボ類の幼虫を形態的な特徴を詳細に記録した上で飼育し、成虫を得ることで明確な種同定を行い、身近な種の幼虫や蛹で種、種群、属の同定を可能にすることを目指した。

3. 研究の方法

(1) 採集調査および研究材料の収集

野外調査: 調査は主に青森県西津軽郡西目屋村を中心とした白神山地、および以下に示す地域で実施し、水生ガガンボ類の幼虫の採集を行った。採集は一般的な見採りや落ち葉などをバットで受けその中から見つけ出す方法、川底の石を起こして土の中から水中に舞い上がった幼虫を網でとらえる方法などを用いた。

青森県 西目屋村岩木川水系(岩木川、大沢川、大川)、弘前市(大和沢川、稲刈沢、久渡寺山周辺)、大鰐町三ツ目内沢、鱒ヶ沢町赤石川水系(赤石川、佐内沢)、深浦町(追良瀬川、入良川、津梅川)。岩手県 釜石市甲子川とその支流。新潟県 妙高市笹ヶ峰。栃木県 日光市大谷川水系(大谷川、田母沢川)、宇都宮市(鶴田沼、鬼怒川水系、中央公園)。群馬県 尾瀬ヶ原。山梨県 甲州市日川。三重県 松阪市櫛田川。鳥取県 氷ノ山周辺。愛媛県 皿ヶ峰周辺。徳島県 吉野川水系。福岡県 福岡市(野河内溪谷、立花山周辺)。

(2) 研究機関、個人からの標本資料の提供

以下の博物館、個人から本研究のための標本資料の提供を受けた。

滋賀県立琵琶湖博物館(学芸員 榎永一宏)
栃木県立博物館(学芸員 栗原隆)
和歌山県立自然博物館(学芸員 松野茂富)
伊藤敏仁氏(千葉県八日市場市)
小西和彦博士(愛媛大学ミュージアム)

渡辺秀昭氏（栃木県栃木市）

加藤大智氏（福岡県福岡市）

(3) 飼育

採集された幼虫を実体顕微鏡下で形態的特徴によってソーティングし、種毎に採集地の土や川底の砂、落ち葉、デトリタスなどを入れた20cmL×15cmW×5cmHのプラスチック容器中で飼育した。飼育時の水温は生息環境に合わせて、室温または低温インキュベータを用い10-20 に調整した。

餌として水中の落ち葉、デトリタス、藻類などを摂食するものに対しては、採集地の状況と似たものを弘前市内の河川から集め、週に一度程度の頻度で与えた。オビヒメガガンボ科など捕食性の種に対してはミミズ類のぶつ切りにしたものとユスリカの幼虫、他のガガンボの幼虫等を与えた。

(4) 分類同定

幼虫は70%エタノールで固定し標本とした。頭部などの詳細な観察のためには、対象部分を切除し、10%水酸化ナトリウム水溶液で処理をして不要な筋肉などを除去した。観察は実体顕微鏡（オリンパス SZX16）、デジタル顕微鏡（ライカ DMS1000）を用いた。

(5) 標本の保管

羽化した成虫は蛹の脱皮殻とともに70%のエタノール中に保存。フィールド調査でえられた成虫は乾燥標本とした。博物館からの借用標本をのぞき、本研究で用いた水生ガガンボ類の標本は全て弘前大学白神自然環境研究所で保管している。

4. 研究成果

本研究を通して、6科42種のガガンボ類の幼生期形態が明らかとなった（未記載種も含まれるため種名の特定に至っていないものも含まれる）。すでに部分的には発表をすませているが、このことにより出現頻度の高い種について詳細な形態記載が行える状態となった。研究結果には、単に知られていなかった種の形態的特徴が判明したというに留まらず、これまで海外の研究結果をもとに属を特徴づけると考えられていた形態的特徴が日本に産する種には当てはまらないこと、これまで知られていない特徴を持った種がいることが判明するなどした。以下に本研究で明らかになった水生ガガンボ類のうち、代表的なものについて解説する。

(1) コシボソガガンボ科 Ptychopteridae

国内に2属分布する比較的小さな分類群で、知られている限り、幼虫は全て湿地や浅く流れの緩やかな小川の砂泥中にすむ水生昆虫である。本科の幼虫では頭蓋は完全なカプセル型で、後縁部の節片が折り返されるように強く縁取られる。腹部の第1～第3節には腹側の後縁近くに腹脚を持ち、その先端に小さな鉤爪を具える。腹部末端には望遠鏡のように伸び縮みすることのできる呼吸管を持ち、呼吸管の基部（肛門付近）に1対の肛門葉を持つ。蛹は細長く、胸部に1対ある呼吸管のうちのいずれか一方が著しく細く、長く伸長し、しばしば蛹の体長を越える。

この科ではコシボソガガンボ属 *Ptychoptera* 3種、ヒメコシボソガガンボ属 *Bittacomorphella* 2種の幼生期を確認することができた。コシボソガガンボ属はこれまで文献上で知られていた特徴で分類することができたが種間の明確な違いを見つけないことはできなかった。また、これまで、ヒメコシボソガガンボ属の蛹では呼吸角の左側だけが発達するとされ、本属の重要な特徴の一つとされていたが（Alexander, 1981）、日本産の2種はいずれもこの記述には合わず、右側の呼吸角が伸長する。左側の呼吸角が伸長する特徴は北米の *Bittacomorphella jonesi* 固有の特徴であると思われる。

(2) ガガンボ科 Tipulidae

アシワガガンボ属 Genus *Tipulodina*

本属の幼虫はファイトテルマータを利用する。幼虫の形態は Young (1999) が *Tipulodina nettingi* Young, 1999 について詳細に記述している。本研究ではジェーンアシワガガンボ *Tipulodina joana* (Alexander, 1919) の幼虫と蛹を多数観察することができ、本属のガガンボに共通の特徴、種間の違いを明らかにすることができた。ジェーンアシワガガンボは本属で幼生期の形態が詳細に示された2番目の種となる。Young (1999) で示された *T. nettingi* の幼生期と比較すると、両種は幼虫の下咽頭と下口節の歯の数がそれぞれ5と9で同じであり、腹部背面の刺毛の配列もよく似ている、大きく丸い後方気門、呼吸盤周辺の突起が長い毛に縁取られ、大きさがほぼ同じであること、肛門葉の数が4本であること等も両種で共通し、これらが属の特徴であると考えられる。一方で、呼吸盤の

模様には種の特徴が現れている。さらに、*T. nettingi* では触角や脚の鞘がジェーンアシワガガンボに比べて明らかに長く、これらも種の特徴が出る部位であると考えられる。

ミカドガガンボ属 Genus *Holorusia*

東洋区を中心にアフリカ、オセアニア区、北米に 100 種以上が分布し、日本に分布するミカドガガンボ *Holorusia mikado* (Westwood, 1876) は国内最大の双翅目昆虫として知られている。本属の幼虫はこれまで北米に分布する *Holorusia hespera* Arnaud et Byers, 1990 についてのみ報告されていた (Alexander, 1920; Young, 2004)。この種では後部気門が大きく、6 本の呼吸盤周辺の突起は長い毛に縁取られていること、肛門葉は 6 本であることが記述されている。ミカドガガンボの終令幼虫は体長 60–68mm、体幅 10–11mm の堂々たる体躯で、胸部気門や気門周辺の突起については *H. hespera* に関する記述とよく合うものの、肛門葉は通常の 6 本に加えて中央腹面にもう 1 本あり、全部で 7 本であった。ガガンボ科の肛門葉は 6 本のものが多く、その他、報告されているものは 0, 4, 8 本といずれも偶数のものである。7 本という数は極めて特異である。青森県、栃木県、和歌山県、鳥取県の標本を調査したが、いずれの産地でも 7 本の肛門葉を持っていることが確認された。

マエキガガンボ属 Genus *Indotipula*

東洋区を中心に約 60 種が知られ、幼虫は湿地など砂泥底に見られる昆虫である。本属の幼生期については Young and Chu (2010) によって台湾産の *Indotipula demarcata* (Brunetti, 1911) の形態が詳細に報告されている。日本国内からは 6 種の *Indotipula* が知られているが、これまで幼生期の形態が知られている種はいなかった。本研究ではマエキガガンボ *Indotipula yamata* (Alexander, 1914) と未記載種 *Indotipula* sp. の 2 種を確認することができた。マエキガガンボの終令幼虫は体長 26.3–27.0mm。腹部第 2 節～第 7 節は前後 2 つの亜節に分かれ、腹面には後方の亜節に 1 対の毛の束、背面には後方の亜節に横帯状に毛の密な部分がある。第 8 節背面は後半に顕著に長く密な黒い毛が生えている。第 9 節には気門盤の背面と側面の突起の間に密な黒い毛が生えている。一方、本属の未記載種 *Indotipula* sp. は終令幼虫の体長

が 24mm 前後。見た目は前種に似るが、腹部第 7 節の前縁から $\frac{3}{4}$ の背面に密に毛が生える領域が 3 つ、腹部第 7 節と第 8 節の側面に顕著な突起を持つ。

ガガンボ属 Genus *Tipula*

ガガンボ科では最も大きな属で世界から 2,400 種以上、日本国内からは 16 亜属約 110 種が確認されている。形態、生態のことなる多様なグループが内包されており、単系統性を支持する特徴に欠ける。水生昆虫として知られる亜属としては *Acutipula* 亜属、*Arctotipula* 亜属、*Emodotipula* 亜属、*Nippotipula* 亜属、*Yamatotipula* 亜属などが知られている。

Nippotipula 亜属の幼虫の形態については北米産の *Tipula abdominalis* (Say, 1823)、日本のマダラガガンボ *Tipula (Nippotipula) coquilletti* Enderlein, 1912 について知られている。マダラガガンボは国内ではミカドガガンボについて大きな種で、終令幼虫は体長 45–57mm、全身黒みを帯びた褐色。腹部第 2～第 7 節はそれぞれ横断状の皺によって 4 つの亜節に分けられ、第 1 と第 3 亜節は単純、第 2 亜節は他の亜節に比べてわずかに長く、背腹に弱く張り出す。さらに第 4 亜節は背腹側に大きく張り出すため、幼虫の体は全体が蛇腹のような外観を呈する。一番幅の広い第 4 亜節には背面に 4 対、腹面に 2 対の剛毛(しばしば 1 カ所から 2 本の剛毛が生えるので剛毛束というべきかもしれない)が生える。後方気門は小さく、黒褐色、間隔はその直径の 4 倍ほど離れている。気門盤は極めて特徴的な形状をしており、気門周辺の突起は微毛に覆われ、長い毛による縁取りはない。背中側の突起は小さく、基部から先端近くまで後面の中央に黒褐色の帯状紋をもち、側面の突起はやや大きく、基部から半分ほどの位置まで後面中央に黒褐色の帯状紋を持つ。腹側の突起は大変大きく発達し、基部外側にもう 1 つのやや小さな突起を伴い、さらに、先端で小さく 2 分岐する。肛門葉は 6 本。

Yamatotipula 亜属ではヒメキリウジガガンボ *Tipula (Yamatotipula) latemarginata* Alexander, 1921、マダガガンボ *Tipula (Yamatotipula) nova* Walker, 1848、キリウジガガンボ *Tipula (Yamatotipula) aino* Alexander, 1912 の 3 種の幼生期形態を確認することができた。この亜属は北半球に広く分布し

120 種以上が記録されるが、ここで示す 3 種は成虫の雄交尾器などに共通する特徴を多く持ち、互いに近縁な関係にあるものと考えられる。体表面の毛の配列は 3 種に共通しており腹部第 4 節では、背面では後半の側縁近くに細かな微毛の束が 2 つあり、前方の束の前に総状の毛 1 本、後方の毛の束の中に比較的太い剛毛を 1 本、この剛毛の内側に 3 本の剛毛が 1 列に列んでいる。腹面では微毛の束は 1 つで、その内側に 3 本の毛、外側に総状の毛を 1 本具える。いずれも幼虫は河川、湿地の砂泥そこにすむ水生昆虫である。ヒメキリウジガガンボの終齢幼虫は体長 20.0–21.5mm。胸部、腹部に目立った突起などはないが、背面の中央に不連続な暗褐色の縦帯、および筋肉の付着点の周辺が黒ずむまだら模様を持つ。腹部第 2～第 7 節は中央付近の皺で前後に分断される。気門は円形に近く褐色で間隔は気門の直径の約 1.5 倍。周辺の突起は短く、明るい色で短い黄色の毛で周囲を縁取られる。気門の腹側に 1 対の小褐色斑を有する。蛹は体長 20.4mm。呼吸角は短く 1.6mm ほどで、先端はわずかに広がる。マドガガンボの終齢幼虫は体長 26–29mm。体表面はくすんだ暗い表面に色の薄い褐色斑を散布し、後方気門の下に小さな 3 対の褐色斑を持つ。キリウジガガンボは稲の害虫として知られる。水田や苗床の泥の中に幼虫がすみ、稲の根などを食べている。終齢幼虫は体長 26mm。体は全体淡い褐色で目立った模様はない。Yamatotipula 亜属の 3 種は体表面、気門盤の模様、肛門葉の長さ、口器の形態で区別することができる。生態的にもある程度違いがあり、マドガガンボは沢の流れのある部分の石の下から幼虫が見いだされ、ヒメキリウジガガンボは浅く流れのほとんどない砂泥底、キリウジガガンボは水田や湿地など流れのない泥状の場所を好む。

Emodotipula 亜属ではヨーロッパの *Tipula (Emodotipula) saginata* Bergroth, 1891 について幼生期の報告があるが (Theowald, 1957)。これまで日本を含む東アジアの種については報告がなかった。日本産の *Tipula (Emodotipula) holoteles* Alexander, 1924 を調査したところ、本種の終令幼虫は体長 26.0–30.5mm。体色は暗褐色で淡い褐色の斑点がある。側面の膜はより暗い暗色で、側面の暗色帯を作る。気門は大

きく、やや楕円形、左右の気門の間隔は 1 つの気門の直径より長い。気門盤周辺の 6 本の突起はやや長く (腹側の突起はさらに長い)、長く黄色い毛で縁取られる。各突起の気門盤側は広く硬化し、背面と腹面の突起の硬化部はそれぞれ独立しているが側面突起の硬化部は気門の側面から連続している。肛門葉は 6 本、腹面の 1 対が小さい。Theowald (1957) にある *Tipula (Emodotipula) saginata* (ヨーロッパ) のについての記述と比較すると、気門周辺突起の相対的長さ、気門の間隔、体表の刺毛配列などによって区別できるようである。

(3) 本研究を進める中で、当初想定していなかった次のような成果が得られた。

キタノコヒゲガガンボ (*Prionocera subserricornis*) の日本本土からの発見

Prionocera 属は北半球の亜寒帯～寒帯に広く分布するガガンボ科の一群である。幼虫は水生昆虫として知られており、日本国内でも幼虫の記録が幾つかあるが、これまで国内での成虫による明らかな確認記録は国後島からの報告があるのみであった (Savchenko, 1983)。そのため、本土での幼虫による記録は疑問視されていたが、本研究を実施する上で、提供された水生ガガンボ類の成虫の標本資料を調査したところ、北海道札幌市内に本種が分布していることが初めて確認された。

双翅目の中でも極めて稀な雄だけ飛翔能力を欠く *Hexatoma* sp. (未記載種) の発見

昆虫ではさまざまな分類群で翅の退化が見られるが、雌雄ともに翅が退化するか、雌のみで翅の退化が見られるのが普通である。雄は移動しながら交尾相手の雌を探索する必要があるため、雌の飛翔能力を保ちながら、雄だけ翅が退化するという例は極めて稀である。双翅目においてはクロバネキノコバエ科などで極少数の例が知られているが、ガガンボ類ではこれまで全く知られていなかった。本研究の過程でヒメガガンボ科の水生のグループである *Hexatoma* 属に雄だけが短翅型となり、飛翔能力を欠く未記載種がいることが判明した。双翅目昆虫の翅の退化現象を研究する上で貴重な例と考えられる。

このように、身近な水生ガガンボ類の幼生期形態が明らかになったことによって、今後、生態学的な情報の蓄積がなされることに期待したい。

引用文献

- Alexander CP, The crane-flies of New York part II, Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. St. 38, 1920, 695-1133
- Alexander CP, 22 Ptychopteridae, in McAlpine JF et al. (ed) Manual of Nearctic Diptera Vol. 1, 1981, Agriculture Canada, 325-328
- 中村剛之、ガガンボ科、川合・谷田(編) 日本産水生昆虫、2005、東海大学出版会、671-716
- Savchenko EN, Fauna SSSR, Insecta Diptera 2, 1983, Nauka, Leningrad, 1-585
- Theowald B, 1957, Die Entwicklungsstadien der Tipuliden (Diptera, Nematocera) Insbesondere der West-Palaearktischen Arten, Tijds. Ent, 1957, 195-308
- Young CW, New species and immature instars of crane flies of subgenus *Tipulodina* Enderlein from Sulawesi (Insecta: Diptera: Tipulidae: Tipula), Annals of the Carnegie Museum, 68, 1999, 81-90.
- Young CW, Insecta: Diptera, Tipulidae, In: Yule CM and Sen YH (eds), Freshwater Invertebrates of the Malaysian Region. 2004, Academy of Sciences Malaysia, Kuala Lumpur, 774-784
- Young CW and Chu CL Larva, pupa, and biology of the crane fly *Indotipula demarcata* (Brunetti) from Taiwan (Insecta: Diptera: Tipulidae), Annals of Carnegie Museum, 78, 2010, 319-324

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 5 件)

- Nakamura T, Ohshima Y, Immature stage of *Tipulodina joana* (Alexander, 1919) (Diptera, Tipulidae), *Makunagi / Acta Dipterologica*, 査読有, 24, 2012, 13-20
- Nakamura T, A description of a new species of *Ptychoptera* Meigen, 1803 from the Shirakami Mountains, Honshu, Japan and some notes on distributions of Japanese species (Diptera. Ptychopteridae), *SHIRAKAMI-SANCHI*, 査読なし, 1, 2012,

15-18

- 中村剛之, 尾瀬ヶ原のアカシボ発生地からえられたガガンボ類, 低温科学, 査読なし, 70, 2012, 99-102
- Nakamura T, Immature stages of *Tipula (Emdotipula) holoteles* Alexander, 1924 (Diptera, Tipulidae), *SHIRAKAMI-SANCHI*, 査読なし, 3, 2014, 33-37
- Nakamura T, Baek H and Kato D, First Record of the Genus *Prionocera* Loew, 1844 from the Mainland of Japan (Diptera, Tipulidae), *Makunagi / Acta Dipterologica*, 査読有, 2016, 11-16

〔学会発表〕(計 7 件)

- 中村剛之, 日本産アシワガガンボ属 (Genus *Tipulodina*) (双翅目, ガガンボ科) の分類と幼生期形態, 日本昆虫学会, 2011年9月19日, 信州大学(松本市)
- 中村剛之, 日本産マエキガガンボ属 (Genus *Indotipula*) (双翅目, ガガンボ科) の分類学的研究, 日本昆虫学会, 2012年9月17日, 玉川大学(町田市)
- 中村剛之, 日本産ミカドガガンボ属の分類学的研究, 日本昆虫学会, 2013年9月14日, 北海道大学(札幌市)
- Nakamura, Shinogi and Saigusa, Discovery of a male only flightless crane fly in Japan (Limoniidae), 8th International Congress of Dipterology, 2014年8月, ポツダム市(ドイツ)
- 中村剛之, ミカドガガンボの幼生期形態について, 日本昆虫学会東北支部大会, 2014年7月26日, 弘前大学(青森県西目屋村)
- 中村剛之, 日本産ヒメコシボソガガンボ属 *Bittacomorphella* 2種の幼生期形態 (双翅目, コシボソガガンボ科), 日本昆虫学会, 2015年9月17日, 九州大学(福岡市)
- 中村剛之, 日本産キリウジガガンボ亜属 *Tipula (Yamatotipula)* 3種の幼生期形態の比較 (双翅目, ガガンボ科), 日本昆虫学会, 2016年3月28日, 大阪府立大学(堺市)

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中村 剛之 (NAKAMURA, Takeyuki)
弘前大学・白神自然環境研究所・准教授
研究者番号: 00526486

(2) 研究分担者

()
研究者番号:

(3) 連携研究者

()
研究者番号: