

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 10 日現在

機関番号：15101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26440218

研究課題名(和文) ザトウムシにおける染色体数の爆発的地理的分化と環状重複・二重侵入をともなう種分化

研究課題名(英文) Explosive geographic diversification of chromosome number in harvestmen and speciation accompanied by circular overlap and double invasion

研究代表者

鶴崎 展巨 (Tsurusaki, Nobuo)

鳥取大学・地域学部・教授

研究者番号：00183872

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：種分化の観点から注目される数種について、詳細な核型分析と分子系統解析をおこなうと、とくにアカサビザトウムシ種群やナミザトウムシ種群では、これまでの分類には大幅な見直しが必要であることがわかった。九州南部に生息するオオクロザトウムシとアカサビザトウムシで予想されていた二重侵入による種分化の仮説は否定された。いっぽう、伊豆・箱根のこれまでヒコナミザトウムシと考えられてきた集団はオオナミザトウムシに類縁が近いことがわかり、北関東のオオナミ集団が房総半島周りで環状重複を起こした可能性が浮上した。

研究成果の概要(英文)：Extensive chromosome surveys and molecular phylogenetic analyses recently made on several opilionid species (or species-groups) have revealed that extensive revisions are needed for systematics of those species. Results of molecular phylogeny obtained denied a hypothesis that *Gagrellula grandis* and *G. ferruginea* in the Kyushu Island have been differentiated through double invasions via Island Yakushima. A race of *Nelima* from the Izu-Hakone areas that has been thought as a derivative of *Nelima nigricoxa* in western Japan showed close relationship to *Nelima genufusca* in eastern Honshu. This indicates the Izu-Hakone race may have been differentiated through a circular overlap from *Nelima genufusca* populations in the northern Kanto through the Boso Peninsula.

研究分野：動物分類学

キーワード：種分化 地理的分化 染色体 環状重複 倍数体 ザトウムシ類

1. 研究開始当初の背景

核型変異が種分化に果たす役割については長年さまざまな議論があるが、染色体の変異が種分化に直結することを明示した研究例は乏しい (Coyne & Orr 2004)。しかし、染色体数の変異が連続し、両端で数の差が拡大すると、両端が分布域を重ねたときには生殖隔離を成立させることは考え得る。

これに該当すると思われる事例が、近年アカサビザトウムシ *Gagrellula ferruginea* (クモガタ綱ザトウムシ目) で複数見つかった。一つは香川県讃岐山地で、ここでは西からのびた $2n = 12$ の系統と、東から西に向かって $2n = 16$ 18 20 と急激に数を増大させてきた系統が出会い、 $2n = 12$ と 20 の同所的集団が見ついている。また長野県北アルプス山麓沿いでは色斑の異なる北陸型 ($n = 12$) と、関東型 ($2n = 16$) が同所的となる。両者の色斑はその南に分布する近畿型と東海型を仲介してその変異は連続的である。また、同所的集団では染色体数は最小で 4 本しか異ならないが、両者はその南方の木曾谷周辺を一周して $2n = 12, 10, 12, 14$ と一度染色体数を減少させてから連続しているようで、核型は大きく異なる。

本研究ではこれらの環境重複がみられる地域を中心にアカサビザトウムシの染色体分化と交雑帯の位置のいっそうの特定をはかり、どのような過程で種分化が達成されているかを明らかにすることを目的としている。また、本種と同様に染色体数変異が激しく、類似の現象が見つかる可能性も期待できるサトウナミザトウムシ *Nelima satoi* など他種についても並行して調査を行なう。

2. 研究の目的

ザトウムシ目 (クモガタ綱) には核型に著しい地理的分化を示す種が多い。本研究では染色体数の分化にからんで環状重複 (circular overlap) 現象が複数地域で確認されているアカサビザトウムシならびに同様に染色体数分化が激しいサトウナミザトウムシに焦点をあて、それらの染色体数分化と外部形態分化や生殖隔離発達との関連を追及する。環状重複は、地理的に段階的に分化した同一種の一連の集団の分布域が両端で接触したときに、別種としてふるまう状況をさす (そのような種は輪状種 ring species とよばれる) が、既知の実例はきわめて少ない。とくに染色体数の分化が関わる環状重複の例は未知で、染色体数分化の種分化への直接的関わりを例証する事例として研究意義が高い。

3. 研究の方法

アカサビザトウムシについては環状重複がみられる 2 地域 (四国と長野県西部) と近畿

地方南部など染色体調査が不十分な地域を中心に核型調査をおこなう。交雑帯付近ではとくに十分な個体数の採集を目指す。調査期は本種の成体が出現する 7-9 月である。色斑変異と DNA レベルでの遺伝的分化を確認するために、80%エタノールおよび 99%エタノール保存標本は常に残し、核型分析と同時に並行でそれらについても解析をおこなう。旅費あたりの成果を最大化させるため、アカサビザトウムシ採集時に同時にみつかる他種についても同様の解析を並行しておこない、交雑帯の位置や、環状重複につながる変異パターンが生じていないか検討する。

4. 研究成果

成果は複数種で多岐にわたるが、主要なものについて概要を述べる。

(1) 九州のアカサビザトウムシ種群 (二重侵入による種分化仮説の検討)

アカサビザトウムシ種群は、本州・四国・九州に広域に分布するアカサビザトウムシ *Gagrellula ferruginea* (以下、アカサビ)、アカサビよりも体サイズが一回り小さく四国でアカサビと同所的となるクロザトウムシ *G. sp.* (未記載、以下、クロ)、それに九州南部に生息し、アカサビよりも一回り大きいオオクロザトウムシ *G. grandis* の 3 種で構成される。九州南部ではオオクロはアカサビと同所的に生息する。したがって、これら 3 種は相互の生殖隔離の存在がはっきりしているいわゆる Good species である (図 1)。

九州には、全域にアカサビ、中部以南にオオクロが生息するほか、四国のクロと同種と考えられる集団が大分県佐伯市尺間山でも見ついている。また、最近、長崎県井樋ノ尾岳でもクロに似た体色の黒ずみの目立つ集団が確認された。いっぽう、屋久島の集団はその小型のサイズから従来アカサビと考えられてきたが、色斑は九州本土のアカサビ集団とはかなり異なり、九州南部に生息するオオクロに類似す

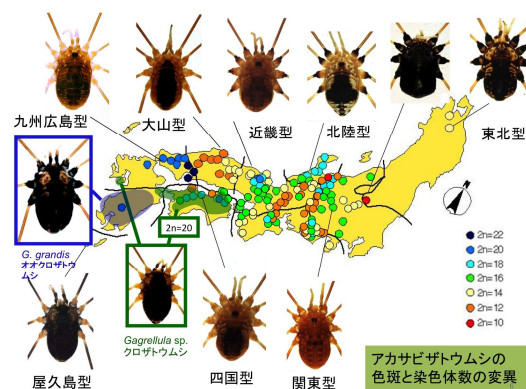


図 1. アカサビザトウムシ種群 3 種の色斑と染色体数の地理的分化 (調査前の知見)

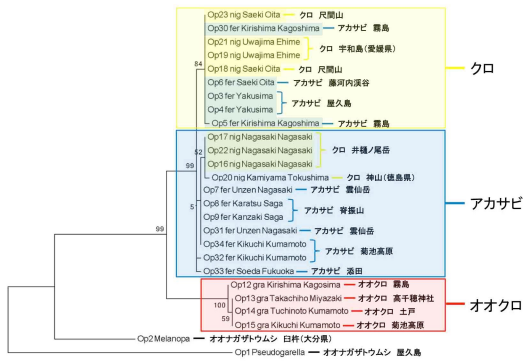


図 2. アカサビ種群の九州各地と近接地域の集団の核遺伝子 rDNA の ITS 領域の塩基配列情報に基づく系統樹：最尤法。

る。このことから、九州のアカサビとオオクロは、屋久島を経由する二重侵入によって種分化したものである可能性が以前から指摘されていた。屋久島の集団が異なる地史的年代に九州本土に 2 回侵入したときに、先に侵入して九州本土で分化した集団と、あとから侵入した集団との間に体サイズの分化と生殖隔離が生じたのではないかというシナリオである。

これを検討するために、九州本土のいくつかの集団のアカサビとオオクロ、大分県佐伯市尺間山のクロ、屋久島のアカサビ集団について、核型と分子系統解析をおこなった。結果は以下のものであった：

アカサビザトウムシ： 今回の調査した九州では集団間で染色体数の分化は見られず、九州全域で $2n = 20$ で安定していることがわかった。核型分析の結果、九州北部の地点で類似した核型を示す集団（基山，七曲峠，権現山，井原山，脊振山，鬼ノ鼻山，今岳，高岳，鏡山，雲仙岳，菊池高原，掛幕城入口）が見られたが、一部で異なる核型を示す集団（藤河内渓谷，屋久島尾之間）もあり、核型が地理的に変異していることがわかった（あとで述べるように、系統解析の結果これらの核型の異なる集団は「アカサビ」ではなく、「クロ」と単系統群となることがわかった）。

オオクロザトウムシ： 今回の調査では染色体数の地理的変異は見られず、調査した 3 地点（菊池高原，土戸，高千穂神社）で $2n = 20$ で核型でも異ならなかった。

クロザトウムシ： 九州本土の集団で本種と同定していた 2 集団のうち、長崎県の井樋ノ尾岳の集団はクロではなく九州北部のアカサビに属することが DNA の系統樹ならびに核型から判明した。大分県尺間山の染色体数は $2n = 20$ で四国のそれと差異はなかった。

九州南部に生息するオオクロとの近縁性が疑われていた屋久島のアカサビの集団は、オオクロとははっきりと異なっており、九州南部の「アカサビ」や大分県や四国のクロと

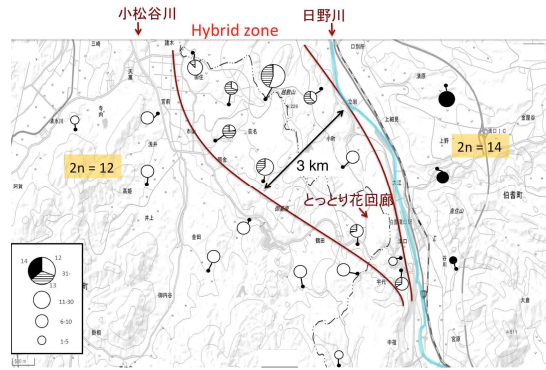


図 3. 鳥取県西部の日野川左岸のアカサビザトウムシの染色体交雑帯。左岸側に幅 3 km で染色体数について $2n = 12/13/14$ で多型となる交雑帯が見られる。

近縁であることが分子系統解析の結果（図 2）からわかった。これにより、オオクロザトウムシとアカサビザトウムシが屋久島を介した二重侵入により種分化したという仮説は否定された。九州南部の「アカサビ」や大分県や四国のクロは体のサイズがやや小型であることで共通している。九州南部のこれまで「アカサビ」と同定してきたサンプルについては再検討が必要である。

(2) アカサビザトウムシの特異な交雑帯

アカサビザトウムシ *Gagrellula ferruginea* (大山型) (カワザトウムシ科) の染色体数は中国地方では鳥取県西部の日野川と岡山県旭川を結ぶラインを境界として、西から東に $2n = 12$ から 14 へと変化する。今回、日野川付近で詳細な調査をおこない、日野川右岸側の集団はすべて $2n = 14$ だが、左岸側の小松谷川と日野川に挟まれた幅約 3 km の地域には $2n = 12/13/14$ で多型を示す交雑帯があることを確認した。交雑帯内の 1 集団で調査した 132 雄の内訳個体数は、 $2n = 12/13/14$ の順に、73, 58, 1 で、Hardy-Weinberg 検定をおこなったところ、ヘテロ接合核型 ($2n = 13$) の割合は期待値よりも有意に高く、逆に両ホモ接合 ($2n = 12, 14$) の個体の頻度は期待値よりも低かった。核型の地理的分布パターンと核型分析により、染色体数の変化は $2n = 14 \rightarrow 12$ に進行し、 $2n = 12$ 核型は $2n = 14$ 核型の小型の 2 対の非同源染色体のタンデム融合で派生したと推測された。染色体交雑帯ではヘテロ接合核型個体の減数分裂で不可避の染色体不分離のため、観察頻度が期待値よりも低くなるのが通例で、今回の結果は非常に珍しい。染色体数が異なる集団はふつう狭い染色体交雑帯を介して段階的に相互移行する。本種でもそのように変異するのがふつうであるが、北陸・中部地方の琵琶湖と日本アルプスに挟まれた地域では本種は広域で染色体数多型を維持したまま連続的に $2n = 10$ から 14 まで移行する。今回確認

されたヘテロ接合核型における適応度の上昇は、その現象の説明となるかもしれない。

(3) 単為生殖のヒラスベザトウムシとタマヒゲザトウムシの分子系統

ユミヒゲザトウムシ種群 *Leiobunum curuvipalpe*-group のうち、ヒラスベザトウムシ亜群に属するヒラスベザトウムシ *L. munubriatum* (以下ヒラスベ) とタマヒゲザトウムシ *L. globosum* (以下タマヒゲ) はともに雌に産雌単為生殖能があり、分布域の南側では雄も出現するが、寒冷地側では性が著しく雌に偏り、多くの集団では完全に雄を欠いている(地理的単為生殖)。

ヒラスベは雌雄ともに2倍体で $2n = 24$ の集団のほか、雌雄ともに4倍体の集団 ($2n = 48$) をもつが、タマヒゲは雌雄ともに4倍体 ($2n = 48$) である。したがって、タマヒゲは、まずヒラスベの2倍体集団から4倍体集団が分化し、さらにその4倍体集団から種分化した可能性が考えられる。いっぽう、倍数化は複数回起きる可能性があるため、4倍体集団どうしが単系統群にならない可能性も同様にありうる。いずれのシナリオが正しいか、分子系統解析をおこなった。

その結果(図4)、タマヒゲの集団は単系統群となり、またそれはヒラスベの4倍体集団と単系統群を形成し、ヒラスベは側系統群となった。このことから、タマヒゲはヒラスベの4倍体集団に由来することが判明した(Burns, Tsurusaki, & Hedin 投稿中)。単為生殖系統で種分化が起きる例はほとんど報告がなく、注目される。両種とも単為生殖が併存性(facultative)で雄と交尾した場合には両性生殖で子孫をつくるタイプの産雌単為生殖であることが、これを可能としたものと考えられる。現在、母親とそれが産下した卵から発生した胚のDNAを比較し、単為生殖のメカニズムを調べているところである。

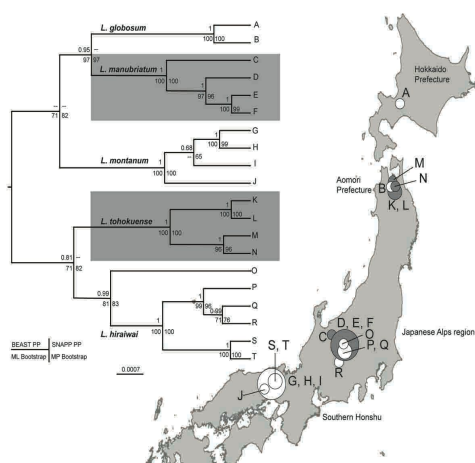


図4. 産雌単為生殖のタマヒゲザトウムシ *Leiobunum globosum* とヒラスベザトウムシ *L. munubriatum* と近縁の両性生殖種の ddRAD 分子系統。ベイズ法。

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 17 件)

以下は主要なもの

1. Burns, M., and Tsurusaki, N. (2016) Male reproductive morphology across latitudinal clines and underlong-term female sex-ratio bias. *Integrative and Comparative Biology*, 56: 1-13. (査読あり)
2. Tsurusaki, N. & Taga, H. (2015) Chromosomes of the ragweed beetle *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae) invaded to Japan. *Chugoku-Kontyu*, No. 28, pp. 1-8. (査読あり)
3. 鶴崎展巨 (2015) ザトウムシの生息環境. pp. 176-196. In: 宮下 直 (編)クモの科学最前線—進化から環境まで—. 北隆館, 252 pp. (査読あり)
4. Kumekawa, Y., Ito, K., Tsurusaki, N., Hayakawa, H., Ohga, K., Yokoyama, J., Tebayashi, S., Arakawa, R., Fukuda, T. (2014) Phylogeography of the laniatorid harvestman *Pseudobiantes japonicus* and its allied species (Arachnida: Opiliones: Laniatores: Epedanidae). *Annals of Entomological Society of America*, 107 (4): 756-772. (査読あり)
5. Tsurusaki, N. & Kawato, S. (2014) Highly conserved karyotypes of *Systemocentrus japonicus* and *Paraumbogrella pumilio* (Opiliones: Sclerosomatidae: Gagrellinae) supporting their close relationship. *Acta Arachnologica*, 63: 15-21. (査読あり)

[学会発表](計 35 件)

以下は主要なもの

1. 井上健人・鶴崎展巨, 鳥取県日野川流域におけるアカサビザトウムシの染色体数の地理的分化と染色体交雑帯の性質. 鳥取県生物学会2016年度例会, 鳥取県立博物館講堂(鳥取市), 2016年12月18日.
2. 鶴崎展巨・山根一眞, 鳥取市雨滝で見つかった鳥取県初記録となるオオナミザトウムシ. 鳥取県生物学会2016年度例会, 鳥取県立博物館講堂(鳥取市), 2016年12月18日.
3. 井上健人・鶴崎展巨, 鳥取県西部日野川左岸で見つかったアカサビザトウムシ(ザトウムシ目カワザトウムシ科)の染色体交雑帯とその性質. 平成28年度日本応用動物昆虫学会中国支部・日本昆虫学会中国支部合同例会, 鳥取大学広報センター(鳥取市), 2016年10月21日.
4. Tsurusaki, N., Yokoyama, M., and Kawakami, D., Centripetal surge in the chromosome number of *Gagrellula ferruginea* (Arachnida: Opiliones: Sclerosomatidae) in two different mountainous ranges in the Kinki District,

- Honshu, Japan. ICSZ & ICA 2016. XVII International Colloquium on Soil Zoology, Nara Kasugano International Forum IRAKA (奈良市) 2016年8月26日.
5. Tsurusaki, N., Kawato, S., Kawaguchi M., Matsumoto, Sato, H. *Gagrellula ferruginea* (Arachnida: Opiliones: Sclerosomatidae) is a ring species that involves at least two cases of circular overlap. ICSZ & ICA 2016. XVII International Colloquium on Soil Zoology, Nara Kasugano International Forum IRAKA (奈良市), 2016年8月24日.
 6. 鶴崎展巨・小川弘展, 愛媛県とその周辺におけるイラカザトウムシの染色体数の地理的分化. 日本蜘蛛学会第48回大会, 東京大学柏キャンパス新領域環境棟FS ホール(千葉県柏市), 2016年8月21日.
 7. 竹原 周・鶴崎展巨・上島 励, 分子系統解析に基づく日本産ナミザトウムシ種群の分類学的再検討. 日本蜘蛛学会第48回大会, 東京大学柏キャンパス新領域環境棟FS ホール(千葉県柏市), 2016年8月21日.
 8. 川上大地・鶴崎展巨, 三重県中部におけるアカサビザトウムシの染色体数の求心的かつ連続的な急増. 日本蜘蛛学会第48回大会, 東京大学柏キャンパス新領域環境棟FS ホール(千葉県柏市), 2016年8月20日.
 9. Burns, M., Hedin, M., Tsurusaki N., Population genomics and geographical parthenogenesis in Japanese harvestmen (Opiliones, Sclerosomatidae). The 20th International Congress of Arachnology. Colorado School of Mines, Golden, Colorado, USA, 2016年7月8日.
 10. Tsurusaki N., Kawakami, D., Yokoyama, M. Cascading increase of the chromosome number showing concentric rings in *Gagrellula ferruginea* (Arachnida: Opiliones) in two different mountains in Japan. The 20th International Congress of Arachnology. Colorado School of Mines, Golden, Colorado, USA, 2016年7月3日.
 11. Tsurusaki, N. & Fukagawa, H., Mass findings of an uncommon spider *Prodidomus rufus* from Komon-jo: Time capsule of indoor spider fauna from Edo Period. The 20th International Congress of Arachnology. Colorado School of Mines, Golden, Colorado, USA, 2016年7月3日.
 12. 川上大地・鶴崎展巨, 三重県布引山地におけるアカサビザトウムシの染色体数の求心的増加. 日本動物分類学会第52回大会, 北海道大学理学部(札幌市), 2016年6月10日.
 13. 鶴崎展巨・川上大地・横山瑞歩, 丹後山地(京都府・兵庫県)と布引山地(三重県)におけるアカサビザトウムシの染色体数の連続的で急激な増加. 生物系三学会中国四国支部大会鳥取大会, 米子コンベンションセンタービッグシップ(鳥取県米子市), 2016年5月15日.
 14. 鶴崎展巨・横山瑞歩・岸田紀子・石田龍平, 丹後山地におけるザトウムシの核型分化の集中. 日本動物学会第86回新潟大会(新潟市), 2015年9月17日.
 15. 鶴崎展巨・岸田紀子・石田龍平, 丹後山地とその周辺におけるイラカザトウムシとオオナミザトウムシの核型の地理的分化. 日本蜘蛛学会第47回大会, 京都市, 2015年8月22日.
 16. 鶴崎展巨・小川弘展, 愛媛県におけるイラカザトウムシ(クモガタ綱ザトウムシ目)の染色体数の地理的分化. 日本蜘蛛学会第47回大会, 京都市, 2015年8月22日.
 17. 鶴崎展巨, 分子系統解析で激変したザトウムシの系統認識と分類:カワザトウムシ科の再編と「マメザトウムシ上科」の終焉. 日本蜘蛛学会第47回大会, 京都市, 2015年8月22日.
 18. 鶴崎展巨・野坂 舞・岸田紀子・石田龍平, 丹後山地とその周辺におけるイラカザトウムシとオオナミザトウムシの核型の地理的分化と交雑帯. 日本動物分類学会第51回大会, 広島大学教育学部(広島県東広島市), 2015年6月13日.
 19. 鶴崎展巨・横山瑞歩, 丹後山地におけるアカサビザトウムシの染色体数の爆発的で求心的な増加. 日本動物分類学会第51回大会, 広島大学教育学部(広島県東広島市), 2015年6月13日.
 20. 鶴崎展巨, 香川県とその周辺におけるザトウムシ相と地理的分化. 日本でもっとも豊かな種数・環状重複・ミューラー型擬態. 第38回日本土壌動物学会大会, 香川大学農学部(香川県三木市), 2015年5月23日.
 21. 鶴崎展巨・岸田紀子, 丹後山地とその周辺におけるイラカザトウムシの染色体数の地理的分化. 第38回日本土壌動物学会大会, 香川大学農学部(香川県三木市), 2015年5月23日.
 22. 鶴崎展巨・深川博美, 古文書からのコモンでないイヨグモの多量出現が示す近世以降の屋内クモ相の変化. 日本動物学会中国四国支部第67回大会(生物系三学会中国四国支部大会), 愛媛大学(愛媛県松山市), 2015年5月17日.
 23. 鶴崎展巨・深川博美, 古文書から出たコモンでないクモ:岩美町中島家文書が証す近世の屋内性クモ相. 鳥取県生物学会年会, 鳥取県立博物館講堂(鳥取市), 2014年12月13日.
 24. 鶴崎展巨, 山陰海岸ジオパークエリアにおけるザトウムシ類の染色体数の爆発的分化. 鳥取県生物学会年会, 鳥取県立博物

- 館講堂(鳥取市), 2014年12月13日.
25. 小川弘展・鶴崎展巨, イラカザトウムシ(クモガタ綱ザトウムシ目)の染色体数の地理的分化: 愛媛県. 染色体学会, 倉敷市芸文館アイシアター(岡山県倉敷市), 2014年10月25日.
 26. 鶴崎展巨・横山瑞歩, 丹後半島におけるアカサビザトウムシの染色体数の求心的激増と数種ザトウムシの染色体数分化の集中. 染色体学会, 倉敷市芸文館, アイシアター(岡山県倉敷市), 2014年10月24日.
 27. 鶴崎展巨・横山瑞歩, 若狭湾周辺におけるアカサビザトウムシの染色体数の地異的分化と丹後山地における染色体数の求心的増加. 日本昆虫学会第74回大会, 広島大学教育学部(広島県東広島市), 2014年9月16日.
 28. Tsurusaki, N. and Takahashi, M., Chromosomes of four species of the chigger mites from the Ryukyu Islands, with notes on geographic or intercolonial variation of the chromosome number in *Vatacarus ipoides* and *Leptotrombidium deliense* (Acari: Prostigmata: Trombiculidae). International Congress of Acarology, Kyoto, Japan 京都市テルサ(京都市), 2014年7月14日.
 29. 鶴崎展巨・横山瑞歩・川戸悟史, 近畿北部～北陸地方におけるアカサビザトウムシの染色体数の地異的分化と丹後山地における染色体数の求心的増加. 第37回日本土壤動物学会大会, 駿河台大学(埼玉県飯能市), 2014年5月24日.
 30. 小川弘展・鶴崎展巨, 愛媛県におけるイラカザトウムシの染色体数の地理的変異. 日本動物学会中国四国支部第66回大会, 岡山理科大学(岡山市), 2014年5月10日.
 31. 鶴崎展巨・横山瑞歩, 近畿北部および北陸地方におけるアカサビザトウムシの染色体数の地異的分化と丹後山地における染色体数の求心的増加. 日本動物学会中国四国支部第66回大会, 岡山理科大学(岡山市), 2014年5月10日.

[図書](計4件)

1. 環境省自然環境局野生生物課(編)(2014)レッドデータブック2014. 日本の絶滅のおそれのある野生生物. 7. その他の無脊椎動物(クモ形類・甲殻類等). 株式会社ぎょうせい(東京), 82 pp.(pp. 29, 57, 71-73 を分担執筆)
2. In: 愛媛県貴重野生動植物検討委員会(編)愛媛県レッドデータブック2014—愛媛県の絶滅のおそれのある野生生物—. 愛媛県県民環境部環境局自然保護課 623 pp.(pp. 237-250 のクモガタ類・多足類の概要および項目を分担執筆).
3. 青木淳一(編著)(2015)日本産土壤動物 分

- 類のための図解検索【第2版】. 東海大学出版部(東京)1969 pp.(鶴崎展巨・鈴木正将(2015)ザトウムシ目. pp. 121-145.を分担執筆)
4. 小玉芳敬・永松 大・高田健一(編)鳥取砂丘学. 古今書院(東京), 103 pp.(第7章. 鳥取砂丘にみられる生態系. 7-1. 海浜生態系の特徴(pp. 44-47), 7-3. 鳥取砂丘の昆虫類(pp. 52-55). 7-5. 多鯨ヶ池の動物(pp. 57)).(第8章. 鳥取砂丘の植生管理と動植物への影響. 8-4. 昆虫への影響.(pp. 62-64)を執筆).

6. 研究組織

(1)研究代表者

鶴崎 展巨 (TSURUSAKI, Nobuo)

鳥取大学・地域学部・教授

研究者番号: 00183872