

平成 21 年 6 月 1 日現在

研究種目：基盤研究 (B)

研究期間：2005～2008

課題番号：17370033

研究課題名 (和文) ラン科の生活形と栄養摂取様式の進化

研究課題名 (英文) Evolution of life forms and nutritional modes in Orchidaceae

研究代表者

遊川 知久

国立科学博物館・植物研究部・研究主幹

研究者番号：50280524

研究成果の概要：本研究は、ラン科において生活形と栄養摂取様式の多様化が起こった原因と過程を明らかにすることを目的とした。まずラン科の共通祖先で、菌根菌の種類が変化したことが明確に示された。さらに生活形や栄養摂取様式の変化に伴い、菌根菌の種類が変化したことを解明した。これらのことから、共生菌パートナーのシフトが、ラン科の生活形と栄養摂取様式の多様化、ひいてはラン科の著しい種多様性の要因となっている可能性の高いことを明らかにした。

交付額

(金額単位：円)

| | 直接経費 | 間接経費 | 合計 |
|--------|------------|-----------|------------|
| 2005年度 | 3,000,000 | 0 | 3,000,000 |
| 2006年度 | 3,900,000 | 0 | 3,900,000 |
| 2007年度 | 3,800,000 | 1,140,000 | 4,940,000 |
| 2008年度 | 3,400,000 | 1,020,000 | 4,420,000 |
| 年度 | | | |
| 総計 | 14,100,000 | 2,160,000 | 16,260,000 |

研究分野：植物系統分類学

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：植物 担子菌 進化 ラン科 分子系統 光合成 菌根 共生

1. 研究開始当初の背景

ラン科の生活形の進化について着生起源説と地生起源説の2説があり、これまで多くの議論が行われてきた。しかしながらこれらの議論は、精度の低い系統仮説と形質評価に立脚してなされたため、説得力のある結論に達していない。またラン科の菌共生については多くの記載があるものの、進化生物学的な

追求が不十分である。野外調査と実験的な手法の両方に基づいて、ラン科の生活形と栄養摂取様式の進化にアプローチした研究がこれまでにないことから、本研究を着想した。また植物全般に対象を拡大しても、形態、解剖、生態、生理、分子進化に渡る多数の形質を援用して、総合的、多面的に生活形と栄養摂取様式の進化を追求した研究はこれまでにない。

2. 研究の目的

ラン科においては地生、岩生、着生と生活形が分化し、さらに CAM 型光合成や完全な菌従属栄養性が進化するという、植物界で他に類例を見ない、生活形と栄養摂取様式の多様化が生じている。研究代表者はこれまでの研究から、「ラン科において、生活形と栄養摂取様式の進化は独立した事象ではなく、因果関係がある。さらにこれらの形質進化が、維管束植物で最大の種数を有するラン科の著しい種分化の要因となっている」とする作業仮説を提唱するに至った。本研究では、ラン科における生活形と栄養摂取に関わる形質の進化を解明し、得られたデータを援用して、上述した仮説を検証することを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 材料の収集と野外調査

調査対象種の生植物、乾燥標本、DNA 抽出用サンプル、共生菌分子同定用サンプル、植物体周辺の土壌や菌の子実体等を採集した。また植物体周辺の光・水環境、植生等も記録した。さらに開花期の人工交配と結実期の採種も実施した。

(2) 分子系統解析

主として色素体の *atpB-rbcL*、*matK*、*rpL16* イントロン、*rpoB-trnC*、*trnK* イントロン、*trnT-L-F* ならびに、核リボソーム RNA 遺伝子 ITS 領域を用いて、調査対象植物種の分子系統解析を行った。得られた系統樹を参照体系として、本研究で解析する形質の進化を推定した。

(3) 菌根菌の単離と分子同定

調査対象植物種から菌根菌を単離し培養するとともに、DNA を抽出した。DNA については、菌の分類群の判別に有効なミトコンドリア rRNA 遺伝子 LSU と核 rRNA 遺伝子 LSU ならびに ITS 領域の塩基配列を決定した。BLAST 検索により既知の菌の塩基配列データと比較するとともに菌の系統解析を行ない、系統分類学的な帰属を決定した。

(4) 炭素と窒素安定同位体比を用いた植物体の菌従属栄養レベルの推定

植物と菌の間で炭素および窒素安定同位体分別値の異なる特性を用いて、調査対象植物種の栄養器官の菌従属栄養レベルを推定した。

(5) 植物体の光合成特性の解析

国立科学博物館筑波実験植物園で育成している個体を主として用い、栄養器官のリンゴ酸量の日変動と炭素安定同位体分別値を指標として光合成型 (C3 と CAM、CAM のサブタイプ) の判別を行った。

(6) 種子発芽特性と実生の初期生長時にお

ける形態の把握

自生地における播種手法 (辻田・遊川 2008) を用い、調査対象植物種の自生地での播種を実施した。さらに種子を無菌および菌共生培養し、種子の発芽条件と実生の初期生長時における形態を明らかにした。

(7) 栄養器官と菌根菌の解剖形質の解析

生活形と栄養摂取様式の多様化に伴う解剖形質の進化を明らかにするため、調査対象植物種を用いて、栄養器官の比較解剖学的な解析を行った。

4. 研究成果

(1) 「ラン型菌共生」の起源と進化

種子発芽から実生幼若期における絶対的な菌共生を特徴とする「ラン型菌共生」は、植物体の栄養摂取のあり方や分布に重大な影響をもたらす。したがって「ラン型菌共生」は、ラン科のさまざまな固有派生形質の獲得とそれに伴う多様化を導いたキー・イノベーションであり、この形質革新が生じた系統樹上の位置を特定することが、ラン科の系統進化を理解するために必須である。この問題を解明するためには、ラン科で最も古く分岐した群、ヤクシマラン亜科 (subfamily Apostasioideae) の菌根菌の種類や性質を知る必要がある。

そこで本亜科に属するヤクシマラン属 (*Apostasia*) 5 種の菌根菌を日本と東南アジアの 11 地点で採取し、核とミトコンドリア DNA 上のリボソーム RNA 遺伝子の塩基配列情報を用いて分子同定した。

その結果、本属の菌根菌は *Botryobasidium*、*Ceratobasidium*、*Tulasnella* に所属することが判明した。担子菌類全体の分子系統解析の結果、これらは真正担子菌綱の cantharelloid clade に所属し、互いに近縁であることが明らかになっている。これまでの研究結果を整理すると、cantharelloid clade に属する菌が、ラン科の大部分の系統群で「ラン型菌共生」を営んでいる。またヤクシマラン属の菌根菌の形態学的な特徴は、「ラン型菌共生」に特有のものである。一方、ラン科にもっとも近縁な分類群となるキジカクシ目 (order Asparagales)、ついで近縁なツユクサ目 (order Commelinales) では、アーバスキュラー菌根菌との共生のみが知られている。

以上の結果から、「ラン型菌共生」はラン科の共通祖先で獲得した可能性が高いことが明らかになった。

(2) シュンラン属の生活形と栄養摂取様式の多様化に伴う形質進化

生活形と栄養摂取様式にいちじるしい多様化の生じているシュンラン属

(*Cymbidium*) を使った一連の研究を行なった。まずシュンラン属の分子系統解析を行い、形質進化を解明するにあたって参照体系となりうる系統樹を構築した。

ついで炭素固定経路の多様性と進化を明らかにすることを目的として、シュンラン属とその近縁属の葉の炭素安定同位体分別値と葉中リンゴ酸量の日変動をマーカーとし光合成型を判定した。シュンラン属では3つの光合成型 (strong CAM、weak CAM、 C_3) が分化し、外群には weak CAM が存在した。以上の結果から、シュンラン属の共通祖先は熱帯雨林に分布する樹皮着生植物で、weak CAM と推定された。さらに光合成型の進化を、分子系統樹をよりどころに再構築した。weak CAM の共通祖先から、属内において strong CAM と C_3 への進化が起り、さらに strong CAM から weak CAM や C_3 へ、 C_3 から weak CAM へのシフトが生じた可能性がある。このようにシュンラン属では光合成型がフレキシブルに変化していることがはっきり示された。strong CAM の成立は、本属の樹皮着生種における熱帯低地林の樹冠への進出とリンクしており、強い水および光ストレスに曝される環境への適応であると考えられた。weak CAM 種は、熱帯低地林の陰湿な環境で樹皮着生している点で共通している。 C_3 は、すべての地生種と熱帯～亜熱帯山地林の主として腐植質着生種に見出された。 C_3 種の分布は、水ストレスの弱い環境と相関することが示された。このように属内で光合成型が頻りにシフトすることから、シュンラン属の共通祖先種において光合成形質の可塑性を有したことが、本属の多様なハビタットへの進出を可能にしたと考えることができる。

次にシュンラン属の菌根菌を分子同定した結果、根および根茎には① cantharelloid clade に属する腐生菌、② 「樹木の外生菌根菌」として生活するベニタケ科、ロウタケ科などの共生菌と、栄養摂取様式の異なる2つのタイプの菌が共生していた。分子系統樹上に菌根菌の種類をマッピングしたところ、シュンラン属の系統と菌根菌の種類との関連は認められなかった。一方、シュンラン属の生活形と菌根菌の種類との関連を調べると、着生種には腐生菌のみが共生した。地生種にも腐生菌は常に共生し、複数のサンプルではさらに「樹木の外生菌根菌」が共生した。シュンラン属の栄養摂取様式と菌根菌の関連を調べると、独立栄養型の種は腐生菌のみか腐生菌に加え「樹木の外生菌根菌」と共生するが、完全菌寄生種は「樹木の外生菌根菌」とのみ共生した。独立栄養段階で外生菌根菌との共生を確立したことが、菌従属栄養化の前適応として機能したと推定することができる。

さらに植物と菌の間で炭素および窒素安

定同位体分別値の異なる特性を用いて、シュンラン属の菌従属栄養性のレベルを評価した。解析の結果、普通葉を生じる種、無葉緑性の種ともに、栄養器官を構成する炭素と窒素の少なくとも一部は、菌に由来していることが明らかになった。なかでも無葉緑性種の菌従属栄養性の程度が高かった。普通葉を生じる種については、菌従属栄養性の程度が典型的な独立栄養植物種と同等の値を示すものから無葉緑性種と同等の値を示すものまで、個体によりばらつきが大きかった。この結果は、普通葉を生じる種において、生活史のステージや自生環境によって菌従属栄養性の程度が変化することを示唆する。以上の結果から、シュンラン属においては普通葉を生じる種において既に菌従属栄養性を有し、この形質が前適応となり、生活史を通じてより菌類に栄養を依存する無葉緑性種が進化したと推定される。

(3) サカネラン連の系統と菌従属栄養性の進化

菌従属栄養性の多様化しているサカネラン連に着目し、栄養摂取に関わる形質進化の実体を明らかにした。サカネラン連は6属約190種で構成され、主にユーラシア大陸と北アメリカの温～亜寒帯に分布する。本連においては独立栄養種と菌従属栄養種が混在しているため、連内で栄養摂取様式が複数回シフトしたと推定される。

まず核と色素体の塩基配列情報を用いて本連内の系統関係を明らかにし、菌従属栄養性へシフトした系統樹上の位置を特定した。また主要な種の菌根菌を分子同定法で解析し、担子菌門と子囊菌門にまたがる多様な分類群の菌と菌根を形成することを明らかにした。構築した植物の分子系統樹を参照体系として、本連における菌根菌相の変化が、系統、栄養摂取様式、生育環境のいずれと関連しているか検証した。その結果、以下の点が明らかになった。①サカネラン連において菌従属栄養性は3回進化した可能性が高い。②外群比較の結果、本連の主要な菌根菌パートナーは、共通祖先において担子菌門の cantharelloid clade から担子菌門のロウタケ科へ、キンラン属において担子菌門のイボタケ科へ、カキラン属の1分岐群で子囊菌門のチャワソウ目へ、リモドルム属、タネガシマムヨウラン属、キンラン属の一部において担子菌門のベニタケ科へ、それぞれシフトしたことが示唆された。③独立栄養性から菌従属栄養性への進化は、菌根菌パートナーのシフトや特異性のレベルの変化に必ずしも相関しなかった。以上の結果から、本連の共通祖先における菌根菌パートナーのシフトが、完全菌従属栄養性進化への前適応になっている可能性が示唆された。

以上の一連の研究により、ラン科の共通祖先で菌根菌の種類が変化したことを解明した。さらに生活形や栄養摂取様式の進化に伴い、菌根菌の種類が変化することを世界で初めて明らかにすることができた。これらのことから、共生菌パートナーのシフトが、ラン科の生活形と栄養摂取様式の多様化、ひいてはラン科の著しい種多様性の要因となっている可能性の高いことが明らかになった。

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) Ogura-Tsujita, Y., G. Gebauer, T. Hashimoto, H. Umata and T. Yukawa 2009. Evidence for novel and specialised mycorrhizal parasitism: the orchid *Gastrodia confusa* gains carbon from saprotrophic *Mycena*. *Proceedings of the Royal Society B* **276**, 761-767. 査読有
- 2) 辻田有紀, 遊川知久, 2008. ラン科植物の野外播種試験法—土壤中における共生菌相の探索を目的として—. 保全生態学研究, **13**, 121-127. 査読有
- 3) Ogura-Tsujita, Y. & T. Yukawa 2008. *Epipactis helleborine* shows strong mycorrhizal preference towards ectomycorrhizal fungi with contrasting geographic distributions in Japan. *Mycorrhiza* **18**, 331-338. 査読有
- 4) Motomura, H., T. Yukawa, O. Ueno & A. Kagawa 2008. The occurrence of crassulacean acid metabolism in *Cymbidium* (Orchidaceae) and its ecological and evolutionary implications. *Journal of Plant Research*, **121**, 163-177. 査読有
- 5) Ogura-Tsujita, Y. & T. Yukawa 2008. High mycorrhizal specificity in a widespread mycoheterotrophic plant, *Eulophia zollingeri* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, **95**, 93-97. 査読有
- 6) Motomura, H., O. Ueno, A. Kagawa & T. Yukawa 2008. Carbon isotope ratios and the variation in the diurnal pattern of malate accumulation in aerial roots of CAM species of *Phalaenopsis* (Orchidaceae). *Photosynthetica*, **46**, 531-536. 査読有
- 7) Shefferson, R. P., D. L. Taylor, M. Weiß, S. Garnica, M. K. McCormick, S. Adams, H. M. Gray, J. W. McFarland, T. Kull, K. Tali, T. Yukawa, T. Kawahara, K. Miyoshi & Y.-I Lee 2007. The evolutionary history of mycorrhizal specificity among lady's slipper orchids. *Evolution*, **61**: 1380-1390. 査読有
- 8) Gale, S., T. Yukawa & N. Kuroiwa 2007. Studies in Asian *Nervilia* (Orchidaceae) I: neotypification and circumscription of *N. nipponica* in Japan. *Kew Bulletin*, **62**: 85-94. 査読有
- 9) Tsutsumi, C., T. Yukawa, N. S. Lee, C. S. Lee & M. Kato 2007. Phylogeny and comparative seed morphology of epiphytic and terrestrial species of *Liparis* (Orchidaceae) in Japan. *Journal of Plant Research*, **120**: 405-412. 査読有
- 10) Sang, M. E., T. Yukawa, Y. Luo, J. V. Freudenstein & N. S. Lee 2008. Reappraisal of *Diplolabellum coreanum* (Orchidaceae): inferred from molecular data. *Journal of Plant Biology*, **51**, 20-24. 査読有
- 11) Yamazaki J, & K. Miyoshi 2006. *In vitro* asymbiotic germination of immature seed and formation of protocorm by *Cephalanthera falcata* Blume (Orchidaceae). *Annals of Botany* **98**: 1197-1206. 査読有
- 12) Topik, H., T. Yukawa and M. Ito. 2005. Molecular phylogenetics of subtribe Aeridinae (Orchidaceae): insights from plastid *matK* and nuclear ribosomal ITS sequences. *J. Plant Res.* **118**: 271-284. 査読有
- 13) Yukawa, T., K. Kita, T. Handa, H. Topik, and M. Ito. 2005. Molecular phylogenetics of *Phalaenopsis* (Orchidaceae) and allied genera: Re-evaluation of generic concepts. *Acta Phytotax. Geobot.* **56**: 141-161. 査読有

[学会発表] (計 32 件)

- 1) Yukawa, T., Y. Ogura-Tsujita, H. Motomura, K. Miyoshi, J. Yokoyama & O. Ueno, 2008. Nutritional innovations lead to habitat diversification in Orchidaceae: a case study in *Cymbidium*. 4th International

Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons (Copenhagen).

2) Tsutsumi, C., T. Yukawa, K. Miyoshi & M. Kato, 2008. Molecular phylogeny and evolution of *Liparis* section *Liparis* (Orchidaceae) in Japan. 4th International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons (Copenhagen).

3) Lauri, R., P. G. Efimov, J. Hapeman & T. Yukawa, 2008. Chloroplast evolution in *Platanthera* (Orchidaceae). What IGSR can tell us about orchid evolution. 4th International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons (Copenhagen).

4) 遊川知久・辻田有紀・横山潤・谷亀高広・Marc-André Selosse, 2008. ラン型菌共生の起源と進化-3: ラン科サカネラン連の系統と菌従属栄養性の進化. 日本植物学会第72回大会(高知).

5) 堤千絵・遊川知久・細矢剛・辻田有紀・加藤雅啓, 2008. 着生フガクスズムシ(ラン科クモキリソウ属)と近縁な地生種の共生菌の分子系統. 日本植物学会第72回大会(高知).

6) 横山潤・福田達哉・糠塚ゆりか・三吉一光・辻田有紀・小林史郎・遊川知久, 2008. サイハイラン属(ラン科)とその地下部に内生する菌根菌との対応関係. 日本植物学会第72回大会(高知).

7) 三吉一光・横山潤・遊川知久, 2008. シュンラン属(*Cymbidium*)の生活形・栄養摂取様式の進化-9: 光が in vitro における *Cymbidium canaliculatum* の種子発芽、ライゾーム形成およびシュート分化に及ぼす影響. 日本植物学会第72回大会(高知).

8) 辻田有紀・遊川知久, 2008. ラン科アオスズランの海岸集団と内陸集団の菌根菌相比較. 日本植物学会第72回大会(高知).

9) 谷亀高広・勝山輝男・遊川知久, 2008. 日本産サカネラン属の1新種 タンザワサカネラン. 日本植物分類学会第7回大会(東京).

10) Stephan Gale・福田達哉・伊藤桂・前田綾子・遊川知久, 2008. ラン科ムカゴサイシン属(*Nervilia*)に関する分子系統学的解析. 日本植物分類学会第7回大会(東京).

11) 堤千絵・遊川知久・加藤雅啓, 2008. ラ

ン科クモキリソウ属の2新種. 日本植物分類学会第7回大会(東京).

12) Sakamoto, Y., K. Kawakami, T. Yukawa, J. Yokoyama & K. Miyoshi, 2007. The differences in the response to temperatures on the seed germination and protocorm formation by aestival and autumn types of *Spiranthes sinensis* var. *australis* Ames. Nagoya International Orchid Congress 2007 (Nagoya).

13) Yukawa T., Y. Ogura-Tsujita, H. Motomura, K. Miyoshi & J. Yokoyama, 2007. Molecular data trace the evolution of life forms and mycorrhizal relationships in *Cymbidium*. 9th Asia Pacific Orchid Conference (Seoul).

14) 三吉一光, 川上清久, 神戸敏成, 遊川知久, 2007. ラン科希少種エビネ属タガネランの非共生培養法による完熟種子の発芽とプロトコーム形成. 園芸学会平成19年度春季大会(京都).

15) 高島路久, 堤千絵, 遊川知久, 邑田仁, 2007. 日本産クモキリソウ属クモキリソウ群の分類学的再検討. 日本植物分類学会第6回大会(新潟).

16) 辻田有紀, 橋本季正, 馬田英隆, 遊川知久, 2007. 無葉緑植物アキザキヤツシロランとクロヤツシロランの共生菌解明. 日本菌学会第51回大会(つくば).

17) 遊川知久, 辻田有紀, R. P. Shefferson, 横山潤, 2007. ラン型菌共生の起源と進化-2 ヤクシマラン属における菌根菌の多様性. 日本植物学会第71回大会(野田).

18) 本村浩之, 香川聡, M.-A. Selosse, 遊川知久, 2007. シュンラン属(*Cymbidium*)の生活形・栄養摂取様式の進化-8: 炭素および窒素安定同位体分別を用いた菌類従属栄養性進化の解明. 日本植物学会第71回大会(野田).

19) 辻田有紀, 遊川知久, 2007. 広域分布する菌類従属栄養植物にみられる菌根菌の高い特異性: ラン科イモネヤガラを例として. 日本植物学会第71回大会(野田).

20) 横山潤, 福田達哉, 小泉やよい, 糠塚ゆりか, 三吉一光, 辻田有紀, 遊川知久, 2007. 菌寄生植物ショウキラン属(ラン科)とその根茎に内生する菌根菌との対応関係. 日本植物学会第71回大会(野田).

21) 堤千絵, 遊川知久, 辻田有紀, 細矢剛, 加藤雅啓, 2007. フガクスズムシ (ラン科クモキリソウ属) の着生性の進化への共生菌の関与. 日本植物学会第 71 回大会 (野田).

22) 三吉一光, 工藤恵利子, 遊川知久, 2007. 特定国内希少野生動植物種レブンアツモリソウ種子の非共生培養による発芽に影響する諸要因. 日本植物学会第 71 回大会 (野田).

23) Lee, S. C., C. Tsutsumi, T. Yukawa & N. S. Lee, 2006. A revision of some Korean *Liparis* (Orchidaceae) based on Molecular data. Botany 2006 and The Botanical Society of America. Chico, California.

24) 本村浩之・遊川知久・上野修・香川聡, 2006. シュンラン属の生活形・栄養摂取様式の進化-6: シュンラン属 (*Cymbidium*) における CAM 型光合成の出現とその生態的及び進化的意義. 日本植物学会第 70 回大会、熊本.

25) 辻田有紀・横山潤・三吉一光・遊川知久, 2006. シュンラン属の生活形・栄養摂取様式の進化-7: 分子同定に基づくマヤラン複合体の共生菌相の解明. 日本植物学会第 70 回大会、熊本.

26) 堤千絵・遊川知久・三吉一光・加藤雅啓, 2006. 着生種フガクスズムシにおける発芽特性の進化. 日本植物学会第 70 回大会、熊本.

27) 遊川知久・辻田有紀・Richard P. Shefferson・横山潤, 2006. ラン型菌共生の起源と進化-1: ヤクシマランにおける菌根菌パートナーシップの極端な偏狭化. 日本植物学会第 70 回大会、熊本.

28) Tomohisa Yukawa, Kazumitsu Miyoshi, Jun Yokoyama, and William L. Stern, 2005. Diversification of life forms and mycorrhizal relationships in *Cymbidium*: insights from molecular and anatomical data. 18th World Orchid Conference, Dijon, France.

29) 堤千絵・遊川知久・加藤雅啓, 2005. クモキリソウ属 (ラン科) の系統と形質進化-1: 着生種フガクスズムシの進化. 日本植物分類学会第 4 回大会、高知.

30) Nam Sook Lee, John Freudenstein, and Tomohisa Yukawa, 2005. Reappraisal of *Diplolabblum koreana* (Orchidaceae). 17th

International Botanical Congress, Wien, Austria.

31) 本村浩之・遊川知久, 2005. ラン科ナゴラン亜連の系統と形質進化-3 コチョウラン (*Phalaenopsis*) 属の生活形・落葉性と根の解剖学的形質との関連. 日本植物学会第 69 回大会、富山.

32) 遊川知久・辻田有紀・三吉一光・大貫一夫・横山潤, 2005. シュンラン属の生活形・栄養摂取様式の進化-5 菌寄生種マヤラン複合体の分類と進化の実体. 日本植物学会第 69 回大会、富山.

[その他]
ホームページ
<http://www.kahaku.go.jp/research/researcher/researcher.php?d=yukawa>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

遊川 知久 (YUKAWA TOMOHISA)
国立科学博物館・植物研究部・研究主幹
研究者番号: 50280524

(2) 研究分担者

上野 修 (UENO OSAMU)
九州大学大学院・農学研究院・教授
研究者番号: 70414886

三吉 一光 (MIYOSHI KAZUMITSU)
秋田県立大学・生物資源科学部・准教授
研究者番号: 60312237

横山 潤 (YOKOYAMA JUN)
山形大学・理学部・准教授
研究者番号: 80272011