

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 16 日現在

機関番号：15101

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2010～2013

課題番号：22380085

研究課題名(和文) 広葉樹の病害心材形成機構に関する基礎的、応用的研究

研究課題名(英文) Fundamental and practical studies on the mechanism of pathological or traumatic heartwood formation in broad-leaved trees.

研究代表者

山本 福壽 (YAMAMOTO, Fukuju)

鳥取大学・農学部・教授

研究者番号：60112322

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,400,000円、(間接経費) 4,320,000円

研究成果の概要(和文)：広葉樹の木部における病傷害に対する防御反応機構の解明を目的としてナラ枯れ現象におけるコナラ属樹幹のナラ菌(*Raffaelea quercivola*)感染による病理的心材形成機構、および熱帯樹の*Aquilaria crassna*の樹幹内における沈香成分集積に関わる病理的な心材形成機構についての基礎的、応用的を行った。この結果、両樹種とも、病傷害にตอบสนองして生成されるエチレンとジャスモン酸の相乗作用により、心材の着色現象(抗菌物質の生成)が起こることが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：Mechanisms of pathological or physiological (traumatic) heartwood formation in deciduous oak trees infected with a fungus named *Raffaelea quercivola* in Japan and agar wood production in *Aquilaria crassna* trees growing in plantations of Thailand were studied. It is concluded that the interaction of ethylene and jasmonic acid is the most important factor to stimulate wood coloration related to the accumulation of antimicrobial substances in xylem in both phenomena.

研究分野：基盤研究(B)

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：病害心材 カシノナガキクイムシ *Raffaelea quercivola* エチレン ジャスモン酸 サリチル酸 *Aquilaria crassna* 沈香

1. 研究開始当初の背景

申請者はそれまでヒノキ漏脂病や樹脂胴枯病など、樹脂漏出現象のメカニズムの鍵となる3種の刺激伝達物質(エチレン、ジャスモン酸、サリチル酸)の生理作用を検討し、針葉樹、広葉樹ともに樹幹傷害部における樹脂分泌には、エチレンとともにジャスモン酸が重要な役割を果たしていることを認めていた。カシノナガキクイムシ(*Platypus quercivorus*)の侵入とナラ菌(*Raffaelea quercivola*)の感染によるナラ枯れ現象は、樹幹内部における微生物感染に対する防御反応である可能性が極めて高い。しかしながら被害木を直接枯死に至らしめる病害心材形成プロセスについての研究情報は極めて少なかった。さらに東南アジアで広く栽培される *Aquilaria* 属樹木は樹幹内の師部組織(木部内師部)に希少な沈香成分(sesquiterpenes)を集積することができる樹種として知られる。この沈香生成プロセスもまた微生物の感染刺激による病害心材形成現象であることを示しており、ナラ枯れ機構に共通する微生物感染に対する木部内の防御反応の一種である可能性が高い。しかしながらその機構は明らかではなかった。

2. 研究の目的

ナラ枯れ現象解明の核心となるナラ菌(*R. quercivola*)による病害心材形成機構を、傷害心材形成と比較しつつ、解剖学、樹木生理学、植物病理学、および分子生物学的視点からの解析を企画した。これにより、ナラ菌の刺激による心材物質の合成・集積と放射方向への浸潤から道管閉塞に至るプロセスを明らかにしようとした。また本研究の遂行は広葉樹の木部における病傷害に対する防御反応のメカニズムの解明を期待した。そこでタイにおいて、熱帯樹の *A. crassna* を用い、「沈香成分集積は病害心材形成現象」との仮説に立脚しつつ、ナラ枯れ現象の解明で得られた成果をもとに、産業への利用を念頭に置いた基礎的・応用的研究を展開しようとした。これらにより、具体的には以下の4課題の実行を計画した。

(課題1):ナラ菌の感染したコナラ属樹種の病害心材形成経過の病理・解剖学的解析
 (課題2):ナラ菌感染による病害心材形成過程に関わる刺激伝達物質の生理作用の解析
 (課題3)ナラ菌感染にともなう刺激伝達物質生合成に関わる遺伝子群の解析
 (課題4)ナラ菌感染防御のための刺激伝達物質処理による vaccination 効果
 (課題5):*Aquilaria crassna* の病害心材形成機構の解析と沈香生産促進技術の開発

3. 研究の方法

一般に傷害を受けた植物ではエチレンやジャスモン酸が生合成され、急激な過酸化物質の生産をとまらざるさまざなな反応が生じる。一方、病害を受けた組織ではサリチル酸が生合成され、それがシグナルとなって、防御物質を合成、蓄積することで細胞は壊死し、周囲の細胞への病害拡大が阻止される(過敏反応死)。カシノナガキクイムシ穿入と *Raffaelea quercivora* 感染によるナラ・シイ・カシ類集団枯死(以下、ナラ枯れ)現象は、微細な物理的破壊に加えて、病害に対する反応の生理的、病理学的な解明が重要な問題である。樹木の木部には生きた細胞から成る放射組織が存在する。辺材部では放射組織の関与により病傷害に反応して組織の変色が生じる。この反応部は傷害心材または病理的心材と呼ばれる。ナラ枯れでは辺材部の広範囲にエラジタンニン(ellagitannin)の蓄積した傷害もしくは病理的心材が形成されることが知られる。

本研究は4年間で以下の5課題を計画した(当初は4課題)。課題1~4は、カシノナガキクイムシによるナラ枯れ現象における病害心材形成機構の解析を中心とした枯死のメカニズムに関する課題である。またこれら4課題に関連した課題5は、熱帯樹の病害心材形成にともなう沈香生産に関する研究である。

(課題1):ナラ菌の感染したコナラ属樹種の病害心材形成経過の病理・解剖学的解析
 (課題2):ナラ菌感染による病害心材形成過程に関わる刺激伝達物質の生理作用の解析
 (課題3)ナラ菌感染にともなう刺激伝達物質生合成に関わる遺伝子群の解析
 (課題4)ナラ菌感染防御のための刺激伝達物質処理による vaccination 効果
 (課題5):*Aquilaria crassna* の病害心材形成機構の解析と沈香生産促進技術の開発

(課題1):ナラ菌の感染したコナラ属樹種の病害心材形成経過の病理・解剖学的解析
 (1-1):カシノナガキクイムシをベクターとするナラ菌(*Raffaelea quercivola*)の感染から枯死に至る経過の病理・解剖学的な観察を中心とした研究を行った。コナラの成木に鳥取県で分離したナラ菌(Na-T1株)を接種し、9月に試料を採取。感染の拡大と病害心材形成経過の病理解剖学的特性を解析した。また刺激伝達物質処理による病害心材様の着色現象誘導:エスレル、ジャスモン酸、サリチル酸を複合して組み合わせたラノリン・ペースト処理による心材形成の制御実験を行った。(22年度)
 (課題2):ナラ菌感染による病害心材形成過程に関わる刺激伝達物質の生理作用の解析
 (2-1):カシノナガキクイムシの穿入したコナラ

の木部におけるエチレン生成能を調べるとともに、コナラの成木を用いてエスレル、ジャスモン酸メチル、サリチル酸メチル、サリチル酸ナトリウム、およびこれらを組み合わせたラニンペーストの樹幹注入を行い、傷害(病的)心材の人為的形成を試みた。(22年度)

(2-2):コナラ成木を用い、傷害心材形成に関与しているエチレン発生剤エスレル(ET)およびジャスモン酸メチル(MJ)を処理することで、人為的な傷害心材形成の制御が可能かどうかを検討した。実験は2011年6月3、4日にコナラ成木にエスレル(Et)とジャスモン酸メチル(MJ)を組み合わせて処理するとともに6月20日に薬剤4処理区に対しナラ菌 *Raffaelea quercivora* を接種した。薬剤は地際から50cmの高さに処理し、ナラ菌は薬剤処理した3か所の真上10cmとその間3か所、計6か所に接種した。(23年度)

(2-3):苗木を用いた実験では、2011年8月17日~11月15日にかけて、コナラ属コナラ節のミズナラ、コナラ、カシワ、ナラガシワと、クヌギ節のアベマキの3年生ポット苗木を用いて、ナラ菌の樹幹接種、およびエチレン発生剤であるエスレル、およびジャスモン酸メチルのラニンペースト注入処理を行い、傷害もしくは病的心的材形成におよぼす影響を比較検討した。(23年度)

(2-4):カシナガキクイムシによる穿孔とナラ菌の感染による傷害(病的)心的材形成における植物ホルモンの役割と傷害心的材形成メカニズムを明らかにすることを目的とし、萌芽後約10年生のコナラ成木42本を選定して、サリチル酸ナトリウム(SA-Na)、ジャスモン酸メチル(Me-JA)、およびエスレル(Et)の樹幹注入を行った。処理区はSA-Na0ppm, 100ppm, 1000ppmとMe-JA 0ppm+Et 0ppm, Me-JA 1000ppm+Et1000ppmを組み合わせた計6処理区とした。薬剤注入は2012年8月30日と9月3日に100ml入れた点滴びんの先端を注入孔に差し込むことによって行った。試料は10月31日に採取し、材の解析によって変色体積、縦横断面の変色面積、および変色長を求めた。(24年度)

(2-5):苗木を用いて、コナラ節のコナラとクヌギ節のアベマキのナラ菌の感染に対するエチレン生成能の差異を調べた。実験は3年生のコナラ、アベマキのポット苗を用いて行った。繰り返しは7本である。鳥取県林業試験場で分離・培養したナラ菌(Na-T1)をこれらの苗木に接種し、エチレン生成とチロース発達におよぼす影響を調べた。(24年度)

(2-6):ナラ菌に対する各樹種の感受性とエチレン生成の関係:刺激伝達物質処理が菌の

蔓延に及ぼす影響を検証し、刺激伝達物質処理によるナラ枯れの人為的防除が可能かどうか検討した。実験材料として、3年生のミズナラ、コナラ及びアベマキの苗木を用いた。ナラ菌接種は2013年7月4日に行った。接種から0, 3, 7, 14日目に、接種部位のエチレン放出量を測定した。(25年度)

(2-7):刺激伝達物質処理が菌の蔓延に及ぼす影響:実験材料は3年生のミズナラ、コナラ、アベマキ及びナラガシワの苗木を用いた。処理区は、エスレル、ジャスモン酸メチル、サリチル酸ナトリウムそれぞれ単体、あるいは組み合わせ処理、合わせて7処理区とした。薬剤処理は、2013年7月1日に行った。薬剤を注入した翌日にナラ菌を接種した。菌接種から2週間後の変色長を計測した。菌の検出に用いられる2種の染色剤によって菌糸の有無を観察した。(25年度)

(課題3)ナラ菌感染にともなう刺激伝達物質生合成に関わる遺伝子群の解析

(3-1):ナラ菌感染にตอบสนองして生じる木部内の柔細胞のエチレン生合成に関わるエチレン前駆物質のアミノシクロプロパンカルボン酸(ACC)の生合成を制御するACC合成酵素cDNAの単離を行うべく、25年6月17日、3年生コナラ苗木にナラ菌を接種し、0,3,7,14日後に処理部位を採取して液体窒素で凍結、木部を乳鉢で磨砕し、放射組織の柔細胞におけるcDNAの単離を試みた。(25年度)

(課題4)ナラ菌感染防御のための刺激伝達物質処理によるvaccination効果

(4-1):2011年5月19日、京都市左京区宝ヶ池公園にあるナラ枯れ被害林分で、コナラ生立木を対象にvaccination処理(予防処理)を行った。処理区はジャスモン酸の誘導体であるジャスモン酸メチル処理区(MJ)、エチレンの誘導体であるエスレル(E)とジャスモン酸メチルの混合処理区(ME)、および対照区の蒸留水処理区(C)である。調査木の地際から30cmの高さに電動ドリルを用いて直径4mm、深さ約3cmの穴を3点開けて接種点とし、1000ppmに希釈した上記薬剤を接種点1点あたり100ml注入した。vaccinationがカシナガキクイムシの行動に及ぼす影響は、飛来消長と繁殖の2項目を指標として調査した。飛来消長の調査では、調査木に飛来したカシナガを飛来トラップによって捕獲し、カシナガの飛来シーズン中の6月2日から8月15日まで、1日おきに捕獲数を計測した。繁殖に関する調査では、vaccinationを行った翌2012年5月、マサアタックを受けた樹木について、東西南北4方向の樹幹表面上に地際から幅10cm、高さ100cmのエリアを設け、そのエリア内にある全坑道開

口部に脱出トラップを設置した。カシナガ新成虫の脱出シーズン中の6月1日から11月16日まで、1週間おきに脱出したカシナガ個体数を計測した。(23年)

(課題5): *Aquilaria crassna* の病害心材形成機構の解析と沈香生産促進技術の開発

(5-1): タイ王国カセサート大学森林学部・Chongrak Wachrinrat 博士を研究協力者として、現地で病害心材形成過程における刺激伝達物質の生理作用解析とともに、沈香成分集積の人為的促進技術の開発を試みた。(22年度)

(5-2): タイ王国カセサート大学森林学部の研究協力により、現地実験: 病害心材形成過程における刺激伝達物質の生理作用解析とともに、22年度に開発した技術の応用試験を行った。(23年度)

(5-3): タイ王国カセサート大学森林学部の Trat 教育研究林にて病害心材形成過程における刺激伝達物質の生理作用解析とともに、22年度に開発した技術の応用試験を行った。(24年度)

(5-4): 沈香の生産技術開発: 沈香の人為的な生産技術の開発のため、タイ王国において *Aquilaria crassna* 樹の樹幹にエスレル(E)、ジャスモン酸メチル(MJ)、およびサリチル酸ナトリウム(SA)の処理による生産促進の実証実験を行った。(25年度)

4. 研究成果

(課題1): ナラ菌の感染したコナラ属樹種の病害心材形成経過の病理・解剖学的解析

(1-1): ナラ菌の感染による病理的心材形成を確認し、さらに刺激伝達物質ペーストの樹幹注入実験で、エチレンとジャスモン酸の相互作用によって、顕著な傷害(病的)心材の形成を誘導することができた(22年度)

(課題2): ナラ菌感染による病害心材形成過程に関わる刺激伝達物質の生理作用の解析

(2-1): カシナガキクイムシが穿入し、生存している個体の当年生木部からは顕著なエチレンの生成が確認(図-1)されるとともに、エチレンが道管内のチロース形成に関係することを明確にした(図-2)。また刺激伝達物質ペーストの樹幹注入実験では、エチレンとジャスモン酸の相互作用によって、顕著な傷害(病的)心材の形成を誘導することができた。(22年度)

(2-2): 成木を用いた実験では、縦方向の変色長および変色体積の値は全体的に MJ 菌処理と Et+MJ 処理で有意に高い値を示した。中でも Et+MJ の菌接種で最も大きな値となった。この結果、ナラ菌の接種による病理的心

材形成を確認するとともに、エスレルとジャスモン酸メチルの混合処理が、顕著な傷害心材形成をすることを認めた。特に MJ5% と Et1% の混合処理は著しい促進効果をもたらすことが明らかとなった。(23年度)

(2-3): 苗木を用いた実験では、ナラ菌接種による変色面積は全ての樹種、変色長は4樹種で有意に増加した。また、チロース形成割合はミズナラとコナラで有意に増加した。一方、樹種間では、カシワが変色面積、変色長、およびチロース形成ともに他樹種よりも小さい傾向にあり、ナラガシワとアベマキもコナラ、ミズナラに比べて小さい傾向を示した。また、ミズナラとコナラがすべての項目で他樹種よりも大きい傾向にあった。このことから、ナラ菌に対する感受性はミズナラとコナラで大きく、傷害心材とチロース形成が速やかに進行したものと考えた。また薬剤処理実験では、各樹種において、Et 混合処理区の変色面積、変色長、チロース形成割合が増加する傾向が見られた。また、JA-Me と混合している処理区ではより顕著に現れ、ミズナラではその変化が大きかった。これらの結果から傷害心材形成とチロース形成の促進は Et と JA-Me との相互作用が示唆された。(23年度)

(2-4): 成木の実験では、SA-Naのみでは横断面の変色に増加傾向が見られた。Me-JA+Et のみの処理区では変色面積は有意に増加した。すべての混合区では Me-JA+Et 処理区よりも変色面積が減少する傾向が見られた。(24年度)

(2-5): 苗木の実験では、アベマキはコナラに比べて感染初期に多くのエチレンを生成することが確認できた。さらにタイ王国において *Aquilaria* 属樹種を用いた沈香生産の促進実験を樹幹注入法によって行い、これまでのペースト法と同様に MJ、Et、およびサリチル酸ナトリウムの組み合わせ処理によって顕著な沈香成分を含む傷害心材形成の促進効果を得た。(24年度)

(2-6): ミズナラとコナラのエチレン生成量は菌処理・無菌処理どちらも3日目が最大となった。3樹種全てにおいてエチレンは3日目に多量に生成されたが、ミズナラとコナラは7日目には大幅に減少した。一方、アベマキは7日目以降もエチレン生成量が低下しなかった。(25年度)

(2-7): コナラとアベマキは薬剤処理により菌の引き起こす病理的心材の形成が抑制された。この結果は菌の蔓延が処理によって抑制されることを示しており、刺激伝達物質の前処理によるナラ枯れ抑制の vaccination 効果の可能性が示唆された。(25年度)

(課題3) ナラ菌感染にともなう刺激伝達物質合成に関わる遺伝子群の解析

(3-1): 前報の基盤研究(B) (2007~2009、19380088)「樹幹の漏脂現象の機構解明を目的とした病理学的、生理学的、分子生物学的研究」の報告では、病原菌が感染した針葉樹(ヒノキアスナロ)の樹皮の ACC 合成酵素 cDNA の単離に成功している。一方、本研究では、試料の調整が容易ではなく、分析対象が木部組織内の放射組織であったため、組織の磨砕が困難で分析を断念せざるを得なかった。これについては現在進行中の基盤研究(B)「樹幹の菌感染防御システムの解明と抗菌物質の生成制御に関する研究」(2014~2016、20292086)でより柔軟な木部組織を利用して継続的な解析を行っている。(25年度)

(課題4) ナラ菌感染防御のための刺激伝達物質処理による vaccination 効果

(4-1): 繁殖に関する調査において、調査木1本あたりの繁殖成功率(繁殖成功坑道数/総坑道数)や繁殖成功率(繁殖成功坑道1個あたりの繁殖数)には処理間で有意な差は認められなかった。調査木1本あたりの飛来数と総坑道数坑道総数と繁殖成功坑道数、繁殖成功坑道数と繁殖数は、それぞれ高い正の相関が認められた。調査木1本あたりの繁殖数はいずれのvaccination処理区でも対照区より小さい値となっており、それは特にME処理区で顕著であった。この結果、ジャスモン酸メチルとエスレルの混合によるvaccination処理はカシナガの行動と繁殖に抑制的に作用することが示唆された。今後、集合フェロモンや樹体成分の変化を調査し、vaccination処理の作用メカニズムを解明する必要がある。(23年)

(課題5) *Aquilaria crassna* の病害心材形成機構の解析と沈香生産促進技術の開発

(5-1): 沈香成分の沈着に関係が深い病理的な心材に類似する着色現象がエチレン、ジャスモン酸、およびサリチル酸処理によって顕著に促進されることを確認した(図-3)。この結果については明確な新規性、有用性が認められたため特許出願を企画した。(22年度)

(5-2): タイ王国において *Aquilaria* 属樹種を用いた沈香生産の促進実験を行い、MJ、Et、およびサリチル酸ナトリウム(SA)の組み合わせ処理によって顕著な沈香成分を含む傷害心材形成の促進効果を得た。22、23年度の結果を合わせ、23年7月に特許を申請した。(23年度)

(5-3): タイ王国において *Aquilaria* 属樹種を用いた沈香生産の促進実験を樹幹注入法によって行い、これまでのペースト法と同様にMJ、Et、およびサリチル酸ナトリウムの組み合わせ

処理によって顕著な沈香成分を含む傷害心材形成の促進効果を得た。(24年度)

(5-4): *Aquilaria crassna* 樹の樹幹に注入した3種の混合処理によって着色が促進されることを確認し、研究論文として取りまとめ、国際学会において招待講演をおこない、国際誌に投稿した。(25年度)

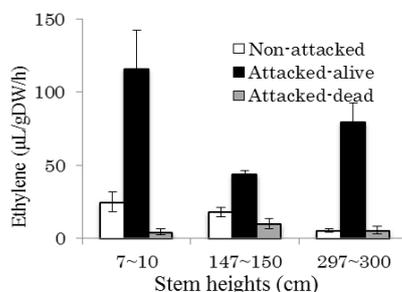


図-1: カシナガの加害を受けて生存 (Attacked-alive)、枯死 (Attacked-dead)、および未被害 (Non-attacked) のコナラ成木の辺材部におけるエチレンの生成。

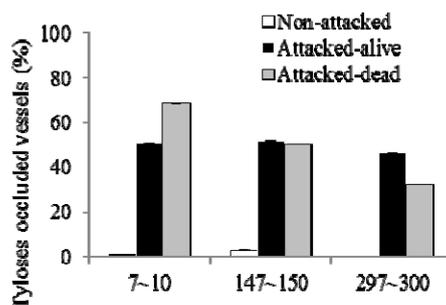


図-2: カシナガの加害を受けた生存 (Attacked-alive)、枯死 (Attacked-dead)、および未被害 (Non-attacked) のコナラ成木の辺材部道管のチロース形成率

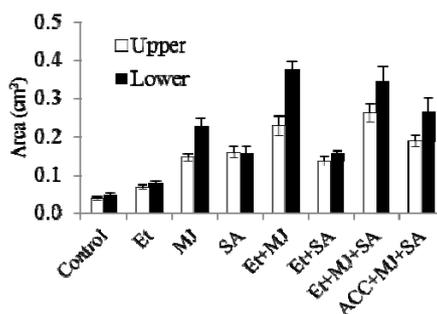


図-3: *Aquilaria crassna*の樹幹に対するエスレル (Et)、ジャスモン酸メチル (MJ)、サリチル酸ナトリウム (SA)、エチレン前駆物質ACC、さらにそれらを組み合わせたらノリンペースト処理が辺材の異常着色促進に及ぼす効果。沈香成分はこの着色部位に含まれる。

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3件)

① 三谷果穂・佐藤一輝・光川侑輝・山本福壽・二井一禎・竹内祐子 (2013.7) 宿主樹木

の薬剤処理がナラ枯れ伝播昆虫の行動・繁殖に及ぼす効果 樹木医学研究 17(2): 54-55. (査読有)

②Boontida Moungrimuangdee, Minako Tanaka, Naoya O-hara and Fukuju Yamamoto. (2011.7). Ethylene production from xylem and tylose formation in earlywood vessels of ambrosia beetle-attacked stems in *Quercus serrata* trees. *Tree and Forest Health*. 15 (3): 89-96. (査読有)

③Boontida Moungrimuangdee, Hiroyuki Moriwaki, Masanori Nakayama, Shintaro Nishigaki and Fukuju Yamamoto. (2011.3). Effects of injection of Ethrel, methyl jasmonate, and salicylates and *Raffaelea quercivora* inoculation on sapwood discoloration in *Quercus serrata*. *IAWA Journal*, 32 (1): 41-53. (査読有)

[学会発表] (計 8 件)

① F. Yamamoto. Effects of plant hormones on wood formation and discoloration. 8th Pacific Regional Wood Anatomy Conference (PRWAC 2013). October 17 ~ 21, 2013, Nanjing, China. (招待講演)

② Boontida Moungrimuangdee, Akihiro Itai, Fukuju Yamamoto Induction of discolored wood in *Aquilaria crassna* by ethrel, methyl jasmonate and salicylic acid. 8th Pacific Regional Wood Anatomy Conference (PRWAC 2013). October 17 ~ 21, 2013, Nanjing, China.

③ 山本福壽 樹木の形成層活動とストレス組織と材質研究会 北海道大学 2013.10.29 (招待講演)

④ 大原直也・竹内隆介・宮本和則・板井章浩・山本福壽 (2013.3) コナラ属の傷害または病理的心材形成現象におけるエチレン、ジャスモン酸、およびサリチル酸の役割 第124回日本森林学会大会 (盛岡)

⑤ 山本福壽 (2012.11.10). 樹木とストレス 第17回日本樹木医学会大会 京都府立大学

⑥ 山本福壽・松本浩志・大原直也・岩田若奈・西垣眞太郎 (2012.3.15-17). *Raffaelea quercivora* 接種、およびエスレル、ジャスモン酸メチル処理がコナラ属苗木の傷害心材形成におよぼす影響 第62回日本木材学会大会 (札幌)

⑦ 佐藤一輝・光川侑輝・山本福壽・竹内祐子・二井一禎 (2012.3.12) コナラへの Vaccination 処理がナラ枯れ伝播昆虫に及ぼす影響 日本応用動物昆虫学会大会講演要旨 56,52.

⑧ 山本福壽、もんすりむあんでい ぶんていだ、田中未菜子、大原直也、西垣 眞太郎 (2011.3.26). ナラ枯れ現象における病理的

心材形成と刺激伝達物質の役割 第 122 回日本森林学会 (静岡大学)

[図書] (計 1 件)

① 山本福壽 (2011.4) 細胞分裂の季節性と樹体構築 (維管束の発達と形成層の活動) 「木質の構造」日本木材学会編 文栄堂出版 pp.124-133. (ISBN 978-4-8300-4 C3061) .

[産業財産権]

○取得状況 (計 1 件)

名称: 沈香の生産方法、および沈香生成促進剤

発明者: 山本福壽

権利者: 国立大学法人鳥取大学

種類: 特許

番号: L2011006155.

取得年月日: 2013 年 2 月 7 日.

国内外の別: 国内

[その他]

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山本 福壽 (YAMAMOTO, Fukuju)

鳥取大学・農学部・教授

研究者番号: 60112322

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

板井章浩 (ITAI, Akihiro)

鳥取大学・農学部・准教授

研究者番号: 10252876

児玉 基一郎 (KODAMA, Motoichiro)

鳥取大学・農学部・教授

研究者番号: 00183343

黒田慶子 (KURODA, Keiko)

神戸大学・大学院農学研究科・教授

研究者番号: 20353675