

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25年 5月31日現在

機関番号：17701
研究種目：基盤研究(C)
研究期間：2010～ 2012
課題番号：22580205
研究課題名（和文） 魚類の摂餌行動解発の神経機構に関する研究
研究課題名（英文） Studies on the neural mechanism for releasing the feeding behavior of fish
研究代表者
清原 貞夫 (KIYOHARA SADAŌ)
鹿児島大学・大学院理工学研究科 教授
研究者番号：50117496

研究成果の概要（和文）：夜行性魚の摂餌行動は、味覚ばかりでなく嗅覚、側線・内耳感覚、内臓感覚に誘起されたり影響を受ける。この研究では、味覚以外のこれらの感覚の受容体の形状、末梢から脳への経路、中枢内での投射経路を明らかにした。味覚については、ゴンズイは餌の刺激情報として僅かな pH 変化 (0.1-0.2) を味覚神経が捉えて、摂餌行動を解発していることを電気生理学と行動学的に実証した。ゴンズイは頭部ばかりでなく胴体部全体に味蕾を持ち、そのニューロンの形状、神経節と第一次味覚中枢での構築様式を明らかにした。又、味蕾の起源を ATP 分解酵素を指標にして系統発生的に解析し、ヤツメウナギまで遡ることを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：Feeding behavior of nocturnal fish such as catfish is mediated by not only taste but also other senses. This studies revealed endorgans, central pathways, primary center of the brain and higher pathways in the brain for the olfactory, lateral line and inner ear and visceral senses.

For the taste sense, the sea catfish, *Plotosus japonicus*, was found to detect transient drops of $\sim 0.05-0.10$ pH unit from ambient levels that enable them to detect marine worms (polychaets), due to the worm's respiratory activities. The morphology of the recurrent facial taste neurons and their organization in the ganglion of the sea catfish were studied and the results show that no distinct topographical relationship of the trunk and pectoral-fin branches occurs in the ganglion although the two branches somatotopically in the anterolateral and intermediate medial regions of the facial lobe, respectively.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	700,000	210,000	910,000
2012年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	2,500,000	750,000	3,250,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：水産学・水産学一般

キーワード：嗅覚、味覚、側線・内耳感覚、内臓感覚、摂餌行動、ゴンズイ、ナマズ、魚

1. 研究開始当初の背景 | 探索、(3) 口内への取り込みの段階を経て、
魚の摂餌行動は、(1) 餌の存在の感知、(2) (4) 選別・摂取 に終わる。この行動に味覚

が関与するのは、後半の部位である。味覚の基本的な機能は、餌を口腔に保持し、最終的にそれが食べられるかどうかを判断することである。これは、魚ばかりでなくすべての動物に当てはまる。味覚が高度に発達したナマズ目の魚は、味覚を摂餌行動の最初の段階から利用し、味覚だけでこれら一連の摂餌行動を遂行できる(Bardach et al., 1967)。

我々は、ゴンズイの味覚系を介する摂餌行動解発の神経機構について系統的に解析し、この魚が餌の感知から始まる一連の摂餌行動を制御する神経経路を明らかにした。味覚投射経路は、間脳と終脳に到る上行性と脳幹や脊髄を介する反射性の2種類が存在し、実際には後者の経路が摂餌行動に直接的に関与していることを示唆した。更にこのゴンズイの摂餌行動が夜間に起こり、その行動が味覚だけを介して起こることを行動学的に確認した(清原、笠井、2005, Kasai and Kiyohara., 2010)。

一方、ゴンズイの自然界での夜間の摂餌行動の最初の部分(餌の感知と探索)は味覚以外の感覚、即ち嗅覚、側線と内耳感覚、内臓感覚なども関与しており、魚は環境中での餌に関する有用な情報を適宜選択感知し、効率的に摂餌行動を遂行していると思われる。

2. 研究の目的

ゴンズイとアフリカナマズを材料として、嗅覚、側線・内耳感覚、内臓感覚のそれぞれについて、末梢の受容器器官、神経支配、第一次中枢への投射様式、脳内での高次中枢への情報投射経路などを明らかにし、摂餌行動解発の神経機構について総合的に明らかにすることを目的とした。

味覚については、従来の研究を更に発展させた。胴体部と胸鰭に分布する味蕾を支配する顔面神経反回根ニューロンについて、その形態、神経節での構築様式、中枢への投射について調べた。味覚の機能については、ゴンズイの受容器が海水のpHが僅か0.1-0.2減少するだけで応答することが判明し、このことについて更に電気生理と行動学の手法で解析した。

最後に、日米共同研究で味蕾の起源を解析することも過去10年間続けてきたが、その研究も完成させることを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 実験材料

ゴンズイ *Plotosus japonicus* とアフリカナマズ *Clarias gariepinus* を用いた。ゴンズイは鹿児島市近郊の海で捕獲したものを、アフリカナマズはマレーシアサバ大学で入手し、当地で主要な実験を行った。

(2) 魚の灌流固定

魚をMS222で麻酔し、筋弛緩剤を魚の腹腔内に注射した。魚の心臓を露出して、心室に注射針を挿入し、動脈球まで先端が達していることを確認して縫合糸で結んだ。血液の排出のために心房を破り、カニューレを通してペリスタルポンプによりリンガー液を注入し、血液を除去した。その後、固定液(4% PFA in 0.1 M PB: 4% paraformaldehyde in 0.1 M Phosphate buffer)を5~6 ml/minの割合で20分ほど流した。

(3) 生体標本でのトレーサーによる末梢神経標識方法

麻酔した魚を実験用作業台にキムタオルで包み鉛板を用いて固定した状態で載せ、目的の神経を露出させ切断した。例えば、嗅索の中樞投射を調べるためには、パラフィルムで箱をつくり切断した嗅索の中樞側をその上に置き、その切断面に蛍光標識したdextran amineを結晶のまま投与した。その後、神経の乾燥を防ぎつつ、この状態で1時間放置した。この間必要に応じて適宜トレーサーを再投与した。投与後は、はがした皮膚を縫合して傷口をアロンアルファで接着した。水槽に戻して2~5日間生存させた後、灌流固定を施して脳を摘出した。

(4) 固定標本でのトレーサーによる神経標識方法

脂溶性蛍光色素であるDiIをトレーサーとして用いた。

固定した脳を目的の神経根がついたままの状態に取り出し、3%寒天溶液に包埋した。この寒天ブロックを、DiIを投与する神経束の横断面が得られるようにトリミングした。切断された神経の中樞側が上にくるようにブロックを置き、実体顕微鏡下で先端が鋭利なピンセットを用いてDiIの小さな結晶を神経の表面に投与した。次にDiIを目的の部位に固定するために寒天溶液を注入部位に流して、表面を覆い固めた。この寒天ブロックを固定液で満たした容器に入れ、37℃恒温器の中で1週間~1ヶ月間保存した。

(5) 卵黄包埋と切片作製

脳や感覚組織は濾紙の箱に入れて卵黄で泡埋し、固定液中で更に硬化させた。これを20%スクロース/0.1MPB液中に一昼夜以上浸した。この卵黄ブロックから、50~40 μmの凍結横断切片を作成した。切片をスライドガラスに載せ、水生封入剤で封入した。これを蛍光顕微鏡下で観察した。

固定標本で神経標識した脳は、ピブラトームで厚さ $70 \sim 50 \mu\text{m}$ の横断切片を作成した。切片をスライドガラスに載せ、水性封入剤で封入して蛍光顕微鏡下で観察した。

4. 研究成果

(1) 嗅覚系：

DiI を嗅神経の末梢側切断面に投与して、嗅球において逆行性標識された嗅神経線維及び嗅細胞を観察した。標識された嗅細胞には末梢側に存在する樹状突起の長いタイプと短いタイプの2種類が区別され、前者は線毛型細胞で後者は微絨毛型細胞と同定した。

色素を嗅神経の中脳側切断面に投与し、嗅球における嗅神経の投射を調べた。嗅神経は嗅球の腹外側から入り、周辺部に投射し、中心部には標識線維は観察されなかった。嗅神経は特定の部位に収束し、糸球体構造を形成することが分かった。嗅索線維とその細胞体は嗅球の中心部に分布する。

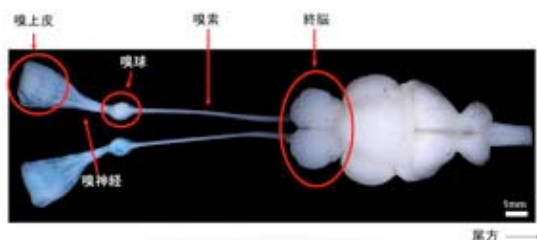


図1、ゴングイの嗅覚系

嗅索は内側と外側の2つの部分にわかれ、それぞれの投射を明らかにした。内側嗅索と外側嗅索はほぼ同じ高さの終脳腹側から終脳に入る。内側嗅索は同側の終脳の腹側野内側部、腹側野腹側部、背側野中央、背側野後部、視索前核、及び手綱核と間脳の腹側部と内側部投射する。一部は反対側の終脳にも進み、終脳腹側野内側部と終脳背側野後部に終末する。また、終脳腹側野、背側野において多数の逆行性標識された細胞体が確認された。一方、外側嗅索は終脳(腹側野内側部、背側野後部)、手綱核、間脳内側部そして反対側の終脳腹側野内側部に終末する。また、終脳腹側野腹側部において少数の逆行性標識された細胞体が観察された。

逆行性標識された細胞体は、終脳から嗅球に遠心性の線維を送り、二次出力ニューロンあるいは嗅球内の介在ニューロンにシナプスしていると思われる。また、標識された反体側へ進む線維の一部は終脳腹側を通り、終脳前方まで伸びていた。これは左右の嗅球間でシナプスを形成する介在ニューロンの存在を示唆する。

内側と外側の嗅索どちらもが終脳腹側・外側領域に終末する。このことから、終脳における嗅覚系の機能局在的な構築は、嗅索での

内側と外側の線維グループに単純に対応していないと考えられる。

(2) 側線・内耳感覚系：

ゴングイの内耳は三半規管(前半規管・後半規管・水平半規管)と3つの耳石器官(卵形囊・球形囊・壺囊)から成る。卵形囊は脳の腹外側に位置し、これに三半規管が繋がっていた。また球形囊と壺囊は隣接して脳の腹側の骨の中に埋まっている。この骨はウェーバーの小骨であると思われる。これらの内耳器官にはそれぞれ内耳神経が分布し、細胞体が集積する神経節は内耳器官側に位置することが分かった。細胞体は楕円形を呈し、卵形囊では大小の2種類が存在し、大型は長径 $45.12 \pm 3.85 \mu\text{m}$ 、短径 $32.39 \pm 5.20 \mu\text{m}$ 、小型は長径 $17.52 \pm 3.68 \mu\text{m}$ 、短径 $14.47 \pm 2.53 \mu\text{m}$ ($n=30$) である。他の神経節では大型のみがみられ、球形囊では長径 $33.11 \pm 4.30 \mu\text{m}$ 、短径 $26.40 \pm 3.96 \mu\text{m}$ 、壺囊では長径 $28.81 \pm 3.87 \mu\text{m}$ 、短径 $20.88 \pm 3.29 \mu\text{m}$ (それぞれ $n=30$) である。卵形囊の小型細胞は他の内耳神経に存在しないので、半規管神経に分布するものと推察される。

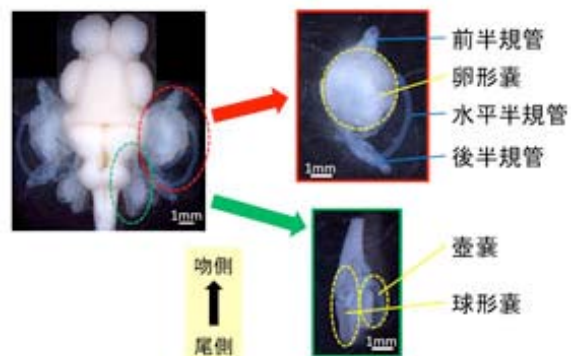


図2、ゴングイの内耳系

後方側線神経の神経節に存在する細胞体の大きさは長径 $47.69 \pm 6.30 \mu\text{m}$ 、短径 $36.58 \pm 5.50 \mu\text{m}$ ($n=71$) で、内耳神経節の細胞体よりも大型である。これは、側線神経が胴体部からの神経情報をより速く伝えるための適応と思われる。また内耳と側線系の神経節に存在する細胞体は全て両極細胞で、細胞体から出る中枢枝と末梢枝の太さはほぼ同じである。このことより内耳と側線感覚が逃避や摂餌行動をより迅速にしていると推察される。

3本の内耳神経(卵形囊・球形囊・壺囊神経)の延髄への投射をDiI法で調べた。投射域はすべて同側である。卵形囊神経は内耳前方核、内耳下行路核の腹側領域、内耳巨大細胞核、内耳接線核への投射が確認できた。隣接して存在する球形囊と壺囊を支配する神経の中

枢における投射領域は非常に似ていて、内耳前方核、内耳下行路核の背側・背内側領域、内耳巨大細胞核、内耳側線内側核に終末する。

全ての内耳神経が終末し最も吻方に位置する内耳前方核は、Highstein (1992)らが指摘するように中脳への中継核として機能していると考えられる。内耳巨大細胞核も全ての内耳神経から入力を受けているが、ここからの上行性投射はみられない。よってこの核は反射に関係すると推察される。卵形囊神経は主に腹側領域に、球形囊・壺囊神経は主に背側領域に終る。この局在投射は他の魚種でも確認され、内耳の投射領域のうち背側は聴覚に關与し、腹側は平衡感覚に關与すると示唆されている (Tomchik&Lu, 2005)。従って、卵形囊は平衡感覚、球形囊・壺囊は聴覚に關与していると考えられる。

後方側線神経は延髄背側の2つの部位に終末し、一部は小脳の顆粒隆起に達する。この2つの部位は内耳側線内側核と電気感覚葉と同定し、前者には感丘、後者にはアンブラ器からの情報が入ると推察される。また、側線神経の投射領域を内耳神経と比較すると、側線神経の投射領域のほうがより外側に存在する。このことは系統発生的に内耳器官が側線器官より早く発生したことを示唆する。更に、側線系の一次中枢からの上行性経路を追跡した結果、中脳の半円堤に両側性の投射がみられ、この部位が側線系の主要な二次中枢であることが分かった。

(3) 迷走神経の内臓感覚系：

内臓枝と第5鰓弓に分布する味覚神経枝について分析した。

内臓枝と第5鰓枝の感覚ニューロンの細胞体は、迷走神経の末梢側神経節と中枢側神経節の両方に分布した。特に細胞体の多くは末梢側神経節に存在し、この部位では内臓枝と

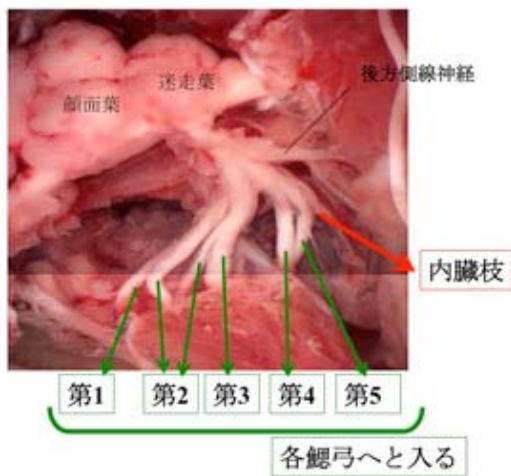


図3 ゴンズイの鰓弓神経と内臓神経

第5鰓枝の細胞体分布に明瞭な体部位局在性が見られたが、中枢側神経節では局在性構築は見られなかった。

2種類の神経節から出る標識感覚線維は、複合背根内を通過して延髄に入る。内臓枝の感覚線維は延髄の中心管に対して背側の左右が融合した領域に両側性に終末し、この領域を一般臓性感覚の第一次中枢であるカハール交連核と同定した。一方、第5鰓枝の感覚線維は迷走葉の後部腹側に投射し、一般臓性感覚と味覚の第一次中枢は明確に区別できることが分かった。延髄でのカハール交連核の相対的な位置にはゴンズイとアフリカナマズで違いが見られた。これは味覚中枢である顔面葉と迷走葉の肥大の程度の差によるものと思われる。

内臓枝の運動線維束は腹根のうち最も尾方のものを通して延髄内へ入る。これらの運

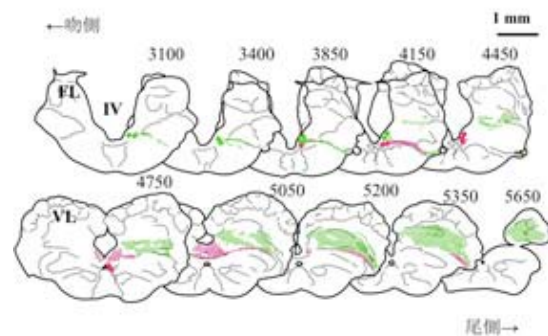


図4 ゴンズイの鰓弓神経と内臓神経 (緑) の中枢への投射

動線維は内側へ向かい、第四脳室底部側面に前後に走る運動柱 (核) に達する。この運動柱の尾方領域において、逆行性標識された多数の細胞体が観察された。この内臓枝の運動ニューロンは、カハール交連核に対して直ぐ腹側に位置していた。一方、第5鰓枝に含まれる運動線維は、内臓枝の運動線維束の含まれる腹根及び、その吻方の腹根を通過して、延髄内へ入り、内臓運動線維と同様に、第四脳室底部側面の運動柱に達する。標識された細胞体は、内臓枝の細胞体に対して吻方の領域に分布しており、内臓運動ニューロンと第5鰓弓運動ニューロンの分布域に局在性があることが分かった。哺乳類では鰓弓運動の起始核である疑核と、内臓運動の起始核である迷走神経背側核は延髄のほぼ同じ高さに存在し、疑核は迷走神経背側核のより外側に位置する。ナマズではこの2つの運動核の分化はみられず、前後に伸びる1本の運動柱として存在し、その前方が疑核に後方が背側核に対応していると推察される。

内臓枝の感覚線維の終末領域と運動線維の起始核が隣接していたことから、一般臓性

感覚線維は直接内臓運動ニューロンにシナプスする単反射弓が存在すると考えられる。一般臓性感覚と味覚の情報は、カハール交連核と迷走葉からそれぞれの出力ニューロンを経て複合運動核(柱)に達すると思われる。そして、運動核の前方は鰓弓筋を支配して餌の選別に関与し、運動核後方は食道括約筋や内臓平滑筋を支配して嚥下と消化管の蠕動運動を制御すると推察される。

弓運動ニューロンの分布域に局在性があることが分かった。哺乳類では疑核と迷走神経背側核は延髄のほぼ同じ高さに存在し、疑核はより外側に位置する。魚類ではこの2つの運動核は前後で分かれることが推察される。

(4) ゴンズイの反回根ニューロンの形態と神経節での構築様式

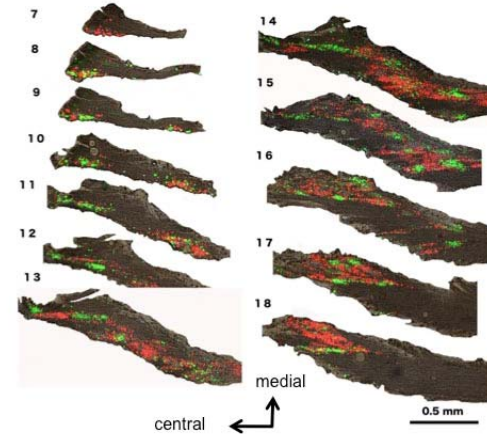
ゴンズイの頭部には、眼枝、上顎枝、下顎枝、鼻触鬚枝、上顎触鬚枝、下顎触鬚枝、口蓋枝、胴体部には反回根枝が分布している。胴体部の反回根枝は更に胴体枝と胸びれ枝に分かれる。

三叉・顔面ニューロンは共に両極細胞で、細胞体の後端から延髄にのびる中枢線維と細胞の前端から末梢に伸びる末梢線維がある。中枢線維は末梢線維よりも著しく細く、髄鞘も薄いことが分かった。細胞体は卵形もしくは紡錘形で、その大きさと数の解析を行い、三叉神経の細胞体は顔面のものより大きさの変動が大きい。個々の細胞体は外套細胞の膜様構造物で囲まれて電気的に絶縁され、細胞質中には発達した粗面小胞体、ゴルジ体、ミトコンドリアなどがみられる。末梢側に伸びる軸索小丘の部分の髄鞘も薄い。

前方複合神経節と反回根神経節での細胞体分布に体部位局在性があるかどうか詳細に検討した。前方複合神経節では、三叉、顔面、側線ニューロンが独立して存在する。反回根神経節では、胴体ニューロンと胸びれニューロンはそれぞれ独立した小さな組織塊で散在するが、それらは互いに混ざり合い神経節全体で体部位局在構築を見いだすことが出来なかった。顔面神経ニューロンは、頭部に分布するものすべて前方複合神経節に存在し、胴体部とひれに分布する顔面ニューロンは反回根神経節に存在するので、頭部と胴体部の間では体部位局在構築が存在する。しかし、反回根神経節中には局在性はみられないことがわかった。

反回根神経の中枢への投射も調べた。この神経は顔面葉の外側に位置し、前後に伸び胴体小葉の前端から後端に終わる。胴体枝と胸びれ枝を同時に別々の蛍光を発するトレーサーで標識したところ、明瞭な局在投射が判明した。胸びれ枝と胴体枝はそれぞれ胴体小葉の内側と外側に終わることが分かった。

以上のことより魚類の味覚ニューロンと



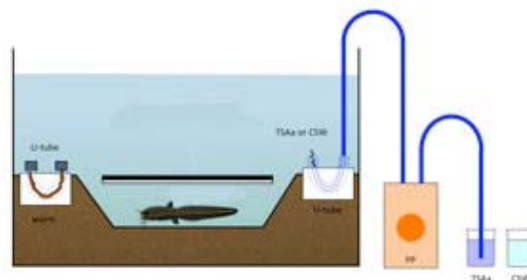
体性ニューロンは両極細胞であり、両生類(図5、ゴンズイの反回根神経節での胴体(赤)と胸びれ(緑)ニューロンの分布

上では偽単極ニューロンになり活動電位の伝導速度早めていると思われ、両極ニューロンから偽単極ニューロンが進化したことが分かる。

(5) 味覚の超 pH 感受性と摂餌行動：

ゴンズイの触鬚神経応答のユニット解析を行った。その結果、線維はプロリンとベタインに反応するもの、アラニンとグリシンに反応するもの、僅かな pH の減少に反応するもの3種類が存在することが分かった。pH 感受性線維は、通常の海水の pH8.2 から僅か 0.1 減少させるだけで、顕著に反応する。この感受性は外界の海水の pH に強く依存し、pH が 8.0 以下になるとこの感受性は消失することが分かった。

60 cm 水槽に成魚を 1 匹ずつ入れ 19:00 light on、07:00 light off の明暗サイクルで飼育し 1 ヶ月後に、暗期に pH 感受性と摂



餌行動解析に実験を行った。

図 6、ゴンズイの行動実験の模式図
PP:ペリスタルポンプ、TSWa:低 pH 海水、CSW:対照海水

実験では、水槽にチューブを通した U 字管

を設置し、ペリスタルポンプを用いて低 pH 海水 (pH7.1 ~8.0) を流し行動応答を観察した。

魚の行動を赤外線カメラで刺激前 5 分、刺激中 5 分、刺激後 5 分の合計 15 分間連続撮影し、U 字管を設置した区画での魚の滞在時間を測定して行動応答を解析した。

U 字管から低 pH 海水を流した場合、飼育海水の pH8.3 の場合に有意な応答が見られた ($p < 0.05$, $n=45$)。この場合、実験魚によっては U 字管に対してつらむような行動も観察され、低 pH 海水に反応していることが確かめられた。U 字管をつらむ行動は、ペタインを流した時にもみられた。一方、飼育海水の pH を 7.8 ($p > 0.1$, $n=8$) と 8.0 ($p > 0.05$, $n=8$) にした場合は、有意な応答は得られずバックグラウンドの pH が重要であることが分かった。

これらの事実は、ゴンズイがゴカイ等の底生生物の呼吸による僅かな海水 pH の低下を感受して摂餌行動を引き起こすことを示す。餌生物からは勿論ペタインやアミノ酸等の味物質が同時に生じており、おそらく自然界では低 pH と化学物質が協同的に働いて摂餌行動が解発されると思われる。

(6) 味蕾の起源に関する研究

光学・電子顕微鏡レベルでの組織化学的手法を用いて、哺乳類の味蕾の細胞が放出する神経伝達物質である ATP の分解酵素(ATPase)の存在を、ヌタウナギ、ヤツメウナギ、軟骨魚類(トラザメ)、硬骨魚類(ゴンズイ、チャンネルキャットフィッシュ、キングョ、ホウボウ、ゼブラフィッシュ)で解析した。その結果、ヌタウナギを除くすべての魚類の味蕾中でこの酵素が存在することが明らかになった。電子顕微鏡での観察で、ATPase は味蕾中の細胞の膜と神経線維の膜に局在した。また、ATP 受容体 (P2X3) が味蕾の中の神経線維に局在的に存在した。このことより、ほ乳類と同様に魚類の味細胞の情報伝達に ATP 系が関与し、味細胞が味刺激を受けると一連の情報伝達システムが活性化され、最終的に味細胞末端から ATP が放出されて神経線維末端の ATP 受容器に作用して神経線維に活動電位を発生させることが分かった。ATP が神経に作用した後直ちにそれを分解される必要がある、ATPase はこの伝達系に不可欠である。

ヌタウナギは体表と口腔内上皮に多数の化学受容器官である Schreiner organ を有するが、この器官では ATPase は検出されなかった。また、味蕾に類似する化学受容器である単独化学受容器細胞が高密度で分布するホウボウの胸鰭でも ATPase は検出されなかった。

ATPase がヌタウナギを除く全ての魚類の

味蕾で確認され、ATP の情報伝達系が哺乳類からヤツメウナギまでの味蕾に存在し、味蕾の起源はヤツメウナギまで遡ることが分かった。また、ヌタウナギの Schreiner organ と脊椎動物の味蕾は進化的に異なること、味蕾の進化に単独化学受容器が関与していないことが分かった。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 2 件)

- ① Masato Kirino, Jason Parnes, Anne Hansen, S. Sadao Kiyohara, and Thomas E Finger
Evolutionary Origins of Taste Buds: Phylogenetic Analysis of Purinergic Neuro-transmission in Epithelial Chemosensors, *Open Biology*, Royal Society Publishing, 査読有, Vol. 3:, No. 130015. (2013)
<http://dx.doi.org/10.1098/rsob.130015>,
- ② Nurdiyana Ahmad Denil, Emi Yamashita, Masato Kirino, Sadao Kiyohara:
Recurrent facial taste neurons of sea catfish *Plotosus japonicus*: Morphology and organization in the ganglion
Journal of Fish Biology, (2013)
doi:10.1111/jfb.12058, available online at wileyonlinelibrary.com

[学会発表] (計 3 件)

- ① Nurdiyana Ahmad Denil and Sadao Kiyohara, Primary Taste Neurons of Japanese Sea Catfish, *Plotosus japonicus*: Morphology and Organization in the Ganglia., The 8th international Congress of Comparative Physiology and Biochemistry, 2011年 6月3日 (Nagoya)
- ② Shiori Uezono, Sadao Kiyohara, A Study on the General Visceral Sensory and Motor Systems in Fish, The 8th International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry, 2011年 6月3日 (Nagoya)
- ③ 森重 龍一・清原 貞夫, ゴンズイにおける内耳側線系の解析、第63回日本動物学会九州支部会, 2010年 5月 23日 (福岡 九州産業大学工学部)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

清原 貞夫 (KIYOHARA SADA0)
鹿児島大学・大学院理工学研究科・教授
研究者番号: 50117496