

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 14 日現在

機関番号：24201

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2013～2017

課題番号：25304048

研究課題名(和文) 検疫害虫ミバエ類の原産地における生態特性と種間関係：繁殖過程と寄主選択からの解明

研究課題名(英文) Ecological properties and interspecific relationships of quarantine pests, Bactrocera fruit flies in the original distribution areas: Elucidation from reproductive processes and host plant choices

研究代表者

沢田 裕一 (SAWADA, Hiroichi)

滋賀県立大学・環境科学部・客員教授

研究者番号：90259391

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：Bactrocera属ミバエ類の野外生態調査の結果、この地域の主要害虫種として、ミカンコミバエ種群の2種、*B. papayae* (BP) と *B. carambolae* (BC) を含む5種のミバエ類が特定された。BPとBCの個体数は、雨季に増加し、乾季に減少すること、その理由として、餌資源量の季節変動と地上徘徊性捕食者の作用が重要だと推測された。繁殖干渉実験の結果、BCの繁殖成功度はBPの頻度(比率)上昇とともに急激に低下すること、BCの繁殖成功度の低下は、BPからの繁殖干渉により、BCとの交尾成功率の低下によることが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：We identified five major pests of Bactrocera fruit flies, including *B. papayae* (BP) and *B. carambolae* (BC), on the basis of field censuses conducted in West Java, Indonesia. Population density of both BP and BC exhibited clear seasonal patterns, the sharp increase and decrease in the rainy and dry seasons, respectively, presumably due to the seasonal trend of food resource abundance and of predation by ground-wandering predators. Laboratory experiments on reproductive interference between BC and BP revealed that reproductive success of BC largely dropped with the increasing proportion of BP, and that the reduced reproductive success of BC females was due to mating failure with conspecific males.

研究分野：農学A

キーワード：ミバエ Bactrocera属 *B. carambolae* *B. papayae* 個体群動態 繁殖特性 寄主選択 インドネシア

1. 研究開始当初の背景

(1) **日本(沖縄など)におけるミバエ根絶事業とその研究**: 検疫害虫ミバエ類について、日本では沖縄や奄美諸島などに侵入したウリミバエ (*Bactrocera cucurbitae*) とミカンコミバエ (*B. dorsalis*) がよく知られている。ミカンコミバエは、1983年に雄除去法により比較的容易に日本から根絶された。他方、ウリミバエは雄除去法では根絶されず、そのため、多額の国家予算を投入した不妊虫放飼法により、1993年に漸く日本から根絶された。この間、不妊虫放飼法に関連してウリミバエに関する多数の研究が実施された(伊藤編著 2008 など)。

(2) **ミカンコミバエ種群の分類と地理的分布**: 世界的にみると、検疫害虫としてより注目されているのはミカンコミバエである。ミカンコミバエの仲間、外部形態による分類が困難な多数の種(同胞種)を含み、ミカンコミバエ種群 (*B. dorsalis* complex) を構成する。Drew & Hancock (1994) は、これまでの研究成果を取り纏め、この種群に属す 52 種(現在では約 75 種)のミバエ類を記載した。その中でも特に、*B. dorsalis* は日本(沖縄など)、米国(ハワイ、カリフォルニア)、太平洋諸島など、*B. carambolae* はブラジル、スリナムなど南米諸国、*B. papaya* はオーストラリアなどに侵入し、これら 3 種は世界的な大害虫として知られる。この種群の種多様性は、ジャワ、スマトラ、カリマンタン(ボルネオ島)などインドネシア群島西部で最も高く、この地域が種群の地理的分布の中心とされる (Clarke et al 2005)。

(3) **ミバエ類中、最強の競争力を持つミカンコミバエ**: 米国ハワイ島、タヒチ島、ケニア、タンザニア、オーストラリアなど、ミカンコミバエを含む複数種のミバエが侵入した国や地域で、最終的には、ミカンコミバエが最優占種となることは、多数の文献に記載されている (Debach 1966, Reitz & Trumble 2002 など)。Duyck et al (2004) は、世界各地におけるミバエ類の侵入とそれに伴う種の置換に関する総説の中で、ミカンコミバエが強い種間競争力を持つ理由について、様々な視点から深い洞察を加えたが、その理由を説明するに至らなかった。

2. 研究の目的

ミカンコミバエやウリミバエなど *Bactrocera* 属ミバエ類は、熱帯アジアを原産とする果実・果菜類の大害虫であり、また植物検疫害虫として経済的に極めて重要なグループである。属内の一部の種は、世界各国に侵入し深刻な経済的問題を引き起こし、その深刻さ故、沖縄はじめ世界各地で、雄除去法や不妊虫放飼法などによる根絶事業の対象とされ、数多くの研究が行われてきた。しかし、これら各国でのミバエ研究は、特定の

国や地域に侵入した特定の種について、個別に実施されてきたため、その研究成果は断片的な知見にならざるを得なかった。本研究はこの属の地理的分布の中心に位置するインドネシア群島西部において、様々な環境下に生息する複数種のミバエ類を対象として、その生物学的、生態学的特性を調査、比較解析し、相互の種間関係を解明することで、これらミバエ類の制御技術開発の新たな展開を目指すものである。

3. 研究の方法

(1) インドネシア・ジャワ島における野外生態調査

雄誘引剤を用いたトラップ調査: ジャワ島の農村地帯に数ヶ所の調査地を設定し、メチルオイゲノールとキュールアを誘引剤とするスタイナー型雄誘引トラップを各調査地に 5~10 個設置し、ミバエ類の種構成と個体数の季節変動を調査した。調査は、2013年~2017年までの 4 年間半、西ジャワ州スパン、カラワン、プルワカルタの各県に設置した調査地において、各調査地で 1 年以上の継続調査を実施した。

餌資源量の推定と寄主植物(果実)の標本抽出調査

ミバエ類は卵期と幼虫期の大部分を果実内で過ごすため、その個体数変動は、寄主植物の資源量の変動と密接な関係が想定される。本研究では、トラップ調査と同一の調査地において、寄主植物の果実生産フェノロジーを調査、餌資源量を推定するとともに、マンゴー、グアバ、スターフルーツなどミバエ類の主要寄主植物(果実)をサンプリングし、室内でおが屑を敷いてミバエ卵・幼虫を飼育した。終齢幼虫は果実から脱出しておが屑で蛹化するので、これを分離・飼育して成虫を得た。成虫は性成熟するまで飼育し、標本にして種を同定・計数した。この過程で羽化する捕食寄生者も標本化して同定・カウントした。

生物的要因の作用: 果実から脱出した終齢幼虫や蛹を攻撃するアリなどの徘徊性捕食者、果実内の幼虫を攻撃する捕食寄生者の作用について詳しく調査した。特に捕食寄生者 *Fopius arisanus* の寄生率は高いため、その作用について重点的に調査した。

(2) 寄主選択と繁殖過程解析に向けた室内飼育実験

幼虫飼育による寄主植物の質的条件の評価: マンゴー、グアバ、スターフルーツなどの果実に各種のミバエ卵を接種・飼育し、幼虫期生存率、発育速度、羽化した成虫のサイズ(翅脈長)を測定、寄主植物の質的条件を評価した。この際、人工気象器などの高額な設備は購入せず、外気温に近い室温条件・自然日長で飼育し、温度条件はデータロガーで常に監視・記録した。

配偶行動と繁殖特性の比較解析：ミバエ類の成虫寿命は2~3ヶ月間に達し、この間、植物由来の雄誘引物質（メチルオイゲノールとキュールア（ラズベリーケトン））の摂取と性成熟、雄の交尾集団（レック）と繁殖縄張りの形成、雄による性フェロモン（雌により分泌される一般の性フェロモンに対し、雄による性フェロモンを催淫フェロモンとも呼ぶ）の放出と雌による配偶者選択など、一連の複雑な配偶・繁殖過程が存在する。本研究では、4種のミバエ類を対象に、羽化直後の新成虫を昆虫飼育ケージで飼育し、日常行動（採餌、吸水）や配偶行動（翅振動・求愛、マウント、交尾）の頻度を2ヶ月間に亘り観察するとともに、雄の翅振動（求愛）音のスペクトラム分析を行った。また、繁殖開始日齢、繁殖開始後の成虫生存率（Lx）、産卵率（Mx）を測定し、種の持つ増殖能力を推定、種間で比較した。産卵率については、各日齢の雌成虫の卵巣解剖により、成熟卵数を計数して推定した。

種間相互作用 繁殖干渉の可能性：異種間での求愛・交尾・産卵行動を詳細に調査観察し、繁殖干渉（近縁種間の種間求愛、種間交尾などにより片方の種の適応度が低下する現象）の可能性について検討した。繁殖干渉の生じる確率は、一般に種間の相対頻度に依存するため、この作用には正のフィードバックが生じる。すなわち、多い方の種はますます多くなり、少ない方の種はますます少なくなるため、通常の資源競争などよりも強力な競争排除の駆動力となりうる（西田他 2012）。本研究では、昆虫飼育ケージを用い、ミカンコミバエ種群の2種、*B. carambolae* と *B. papayae* の繁殖干渉の実態解析を行った。

4. 研究成果

(1) 雄誘引剤メチルオイゲノールに誘引されたミバエ類：メチルオイゲノールを誘引剤とするスタイナー型トラップにより、ミカンコミバエ種群の2種、*B. carambolae* と *B. papayae*、及び *B. umbrosa* の計3種のミバエが採集された。特に、ミカンコミバエ種群の2種は捕獲個体数が多く、この地域の最重要害虫種だと確認された。*B. umbrosa* は、主にジャックフルーツなどを加害する狭食性（Oligophagous：寄主植物の範囲が1属~1科程度）の害虫種である。

(2) 雄誘引剤キュールアに誘引されたミバエ類：*B. albistrigata*、*B. cucurbitae*、*B. tau*、*Dacus petiolaforma*、*B. dorsalis* 種群の1種（未同定：ミカンコミバエ種群は全てメチルオイゲノールに誘引されるという誤解もあるが、かなりの比率でキュールアに誘引される種も存在する）の、5種が採集された。採集密度が最も高かったのは、*B. albistrigata* で、主にローズアップル（ジャンパー・アイ

ール）を寄主としていた。*B. cucurbitae* は、ウリ科を寄主植物として、主に畑地に生息するため、周辺に畑地の少ない調査地では、この種の採集密度は低くなったと推測される。

なお、2種類の雄誘引物質、メチルオイゲノールとキュールア（ラズベリーケトン）は、雄による性フェロモン（催淫フェロモン）の材料になるため、雄誘引物質の種類は、対象とするミバエ種の繁殖過程や種間関係を解明する上で極めて重要である。

(3) 個体数の季節変動：ミカンコミバエ種群の2種、*B. carambolae* と *B. papayae* の個体数は、雨季に増加し、乾季に減少した。特に雨季の初期（11~12月）に、個体数は急激に増加し、ピークに達した。この時期は、地域の最重要寄主植物であるマンゴーの結実期にあたり、ミバエ個体数の増加は、餌資源量の増加によると推察される。乾季に個体数が減少する理由として、乾季の乾燥した地面では、果実から脱出した老熟幼虫の蛹化が困難となり、その間にアリなどの地上徘徊性捕食者による高い捕食圧を受けることが重要だと推測された。

(4) *B. carambolae* (Bc) と *B. papayae* (Bp) の寄主利用：西ジャワ州カラワン県の調査では、採集した果実の中で、マンゴーでは247個中113個（45.7%）スターフルーツでは291個中244個（83.8%）、グアバでは135個中80個（59.3%）、ローズアップルでは151個中104個（68.9%）がミバエに被害されていた。各果実種から羽化したミバエ個体数は、Bcでは、スターフルーツ（平均値：16.8）が最も多く、次いでマンゴー（6.5）、グアバ（1.8）、ローズアップル（0.85）の順、Bpでは、マンゴー（34.4）、スターフルーツ（2.62）、グアバ（2.55）、ローズアップル（0.05）の順で、Bcは主にスターフルーツ、Bpは主にマンゴーを利用する傾向が認められた。スパン県、プルワカルタ県での調査においても、ほぼ同様の結果が得られた（Fujii et al 2016）。

(5) 幼虫期の発育パフォーマンスと雌成虫の産卵選好性：この地域の主要寄主植物であるマンゴー、スターフルーツ、グアバ、ローズアップルの4種の果実片に、BcまたはBpの卵を接種し、その後の幼虫の発育状況を調べた。BcとBpの幼虫期の発育パフォーマンスは、各寄主植物上で似た傾向を示し、BcとBp共に、マンゴー、スターフルーツで幼虫期間が有意に短縮され、良質の寄主植物であること、またローズアップルでは幼虫生存率が有意に低下し、劣位の寄主植物であることが明らかになった。また雌成虫の産卵選好性について、両種共にマンゴーへの産卵数が最も多く、類似した産卵選好性を示した。

(6) 寄主選択について—まとめ：ミカンコミバエ種群の2種、BcとBpは、これまで、

様々な果実類を加害する広食性害虫種だと想定されてきたが、実際には、Bc は主にスターフルーツ、Bp は主にマンゴーを利用し、著しい寄主特異性を持つことが明らかになった。しかし幼虫期の発育パフォーマンスと雌成虫の産卵選好性に関する室内実験では両種の寄主特異性は認められず、したがって、野外で観察された寄主利用の特異性は、種の持つ生理的性質によるのではなく、両種の生態特性や種間関係に依拠したものと推測される。

(7) 配偶行動と雄の求愛(翅振動)音のスペクトラム分析: *B. carambolae* (Bc)、*B. papayae* (Bp)、*B. cucurbitae* (Bcu)、*B. albistrigata* (Ba) の4種のミバエについて、日周活動の観察と求愛音のスペクトラム分析を行った。Bc、Bp、Bcu の3種は、採餌・吸水など日常行動は午前、飛翔・求愛(翅振動)・マウント・交尾などの配偶行動は夕刻に集中したのに対し、Ba では、配偶行動は午前から午後にかけて行い、採餌・吸水行動は午後には活発に行った。Bcu と Ba は、ラズベリーケトン由来の類似した性フェロモン(催淫フェロモン)を使うため、交尾時間帯をずらして、生殖隔離を実現しているのかもしれない。求愛音のスペクトラム分析の結果、Bcu の求愛(振動)音は、継続時間が長く(約8秒、他の3種は0.5~2秒)かつ最大振幅時の周波数が低かった(約300Hz、他は500Hz前後)。Bcu の求愛音が他の3種と大きく異なるのは、他の3種と遠縁(同属、別亜属)なことが関係しているのかもしれない。Bc と Bp は、日周活動や求愛音、その他の繁殖特性において、極めて類似していた。

(8) *B. carambolae*(Bc)と*B. papaya*(Bp)間での繁殖干渉の実態解析
求愛行動と種認識能力: Bc と Bp の2種の未交尾・性成熟雌雄を、ペア数の比率を変えて昆虫飼育ケージで飼育し、Bc の雄、雌、Bp の雄、雌の4種類のグループ・マークを施し、配偶行動を詳細に観察した。配偶行動観察の結果、Bc 雄は自種雌に有意に多く求愛したのに対し、Bp 雄は種を区別せず自種および他種雌に同程度に求愛した。すなわち、Bc 雄はBp 雄より高い種認識能力を有していることが明らかになった。雌については、両種ともに雄の求愛行動を拒否する確率は雄の種に依存しなかった。すなわち、雌の種認識能力は、両種共に低いことが示された。

繁殖成功度に対する他種頻度の影響: Bc 雌の繁殖成功度は、Bp の頻度増加につれ有意に低下した。他方、Bp 雌ではそのような傾向は認められず、従って、Bc 雌はBp 雄から一方的な繁殖干渉を受けていることが示唆された。繁殖干渉が繁殖のどの段階(交尾、産卵数、幼虫の成長、蛹数)に影響するか検証した結果、交尾の段階で低下することが明

らかになった。Bc の頻度増加による交尾成功率の低下は、Bp 雌においても観察されたが、しかし、Bc 雌と比較すると繁殖成功度の低下はわずかであり、統計的にも有意でなかった。すなわち、両種間における性的相互作用は、Bc 雌の繁殖成功度のみを低下させること、その理由として、Bc 雌の交尾率の低下によることが明らかになった。

<補足: 研究開始後に生じた新たな知見>
ミカンコミバエ種群の分類学上の新説: 最近、ミカンコミバエ種群の4種、*B. dorsalis*、*B. papayae*、*B. invadens*、*B. philippinensis* は、同種(同物異名: シノニム)だとする説が有力になっている(Boykin et al 2014 など)。2016年、2017年に開催された各種の国際会議においても、上記4種を*B. dorsalis*に統一するよう申し合わせがなされた。従って、本報告書における*B. papayae*についても、*B. dorsalis*と記述するのが妥当だと考えられるが、これまでの記述との混乱を避けるため、あえて*B. papayae*と記述した。

<引用文献>
伊藤嘉昭編著(2008)不妊虫放飼法 侵入害虫根絶の技術、海游舎、pp 1-327。
Drew, R.A.I. & D.L. Hancock (1994) The *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae) in Asia. Bull. Ent. Res., Suppl. No. 2: 1-68。
Debach, P. (1966) Competitive displacement and coexistence principles. Annual Review of Entomology 11: 183-212。
Reitz, S.R. & Trumble, J.T. (2002) Competitive displacement among insects and arachnids. Ann. Rev. Entomol. 47: 435-465。

Duyck, P.F., David, P. & Quilici, S. (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). Ecological Entomology 29: 511-520。

Clarke, A.R. et al (2005) Invasive phytophagous pests arising through arecent tropical evolutionary radiation: The *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. Ann. Rev. Entomol. 50: 293-319。

西田隆義・他 12名(2012) <特集>いま種間競争を問いなおす: 繁殖干渉による挑戦。日本生態学会誌 第62巻2号: 217-293。(論文: 8編)

Fujii, N., Sujiono, K., Takakura, H., Sawada, T., Nishida (2016) A comparison of host utilization between sibling fruit flies *Bactrocera carambolae* and *B. papaya* (Diptera: Tephritidae) in West Java. Jpn. J. Environ. Entomol. Zool. 26: 133-141。

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 2 件)

Nishida, T. K. Takakura and K. Iwao (2015) Host specialization by reproductive interference between closely related herbivorous insects. *Population Ecology* 57:273-281. 査読有

Fujii, N., Sujiono, K. Takakura, H. Sawada, T. Nishida (2016) A comparison of host utilization between sibling fruit flies *Bactrocera carambolae* and *B. papaya* (Diptera: Tephritidae) in West Java. *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* 26: 133-141. 査読有

〔学会発表〕(計 28 件)

1. 籠洋、他 3 名 (2013) インドネシア・ジャワ島における *Bactrocera* 属ミバエ類の主要害虫種とその寄主利用パターン. 第 57 回日本応用動物昆虫学会大会.

来田村輔、他 4 名 (2013) インドネシアに生息するミカンコミバエ 2 種間の配偶干渉の可能性. 第 57 回日本応用動物昆虫学会大会.

日高直哉、他 4 名 (2014) インドネシア・ジャワ島におけるミカンコミバエ種群、*B. carambolae* と *B. papayae* の季節消長および寄主選択. 第 58 回日本応用動物昆虫学会大会.

川竹友志、他 3 名 (2014) 同所的な 2 種の熱帯性ミバエ *Bactrocera carambolae* および *B. papaya* の配偶行動. 第 58 回日本応用動物昆虫学会大会.

川竹友志、他 2 名 (2014) 4 種の同所的な *Bactrocera* 属ミバエ類の求愛行動と卵成熟の経時変化. 日本昆虫学会日本応用動物昆虫学会合同支部会.

日高直哉、他 5 名 (2014) ミカンコミバエ種群 2 種、*B. carambolae* と *B. papayae* の季節消長と寄主利用. 第 26 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

高倉耕一、他 4 名 (2014) インドネシア・ジャワ島における *Bactrocera* 属ミバエの主要害虫 2 種の LAMP 法による判別法. 第 26 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

藤井暢之、他 5 名 (2015) 寄主植物の違いが検疫害虫ミバエ類 *B. carambolae* と *B. papayae* の発育に与える影響. 第 59 回日本応用動物昆虫学会大会.

本間淳、他 5 名 (2015) インドネシアジャワ島におけるミバエ 2 種 *B. carambolae* と *B. papayae* の発生消長と寄主利用パターン. 第 59 回日本応用動物昆虫学会大会.

来田村輔、他 4 名 (2015) ジャワ島に生息するミカンコミバエ種群 2 種間の配偶行動と繁殖干渉. 第 59 回日本応用動物昆虫学会大会.

藤井暢之、他 2 名 (2015) ミバエ類の寄主利用と発育パフォーマンスの関係: インドネシアでミバエ研究を行う意義. 第 31 回個体群生態学会大会 (招待講演).

本間淳 (2015) 侵入ミバエに対する新しい防除法の開発に向けて—繁殖干渉の応用利用の可能性. 第 31 回個体群生態学会大会 (招待講演).

藤井暢之、他 5 名 (2015) インドネシア・ジャワ島における主要害虫ミバエ 2 種の寄主利用と発育パフォーマンスの関係. 第 27 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

山上繁政、他 5 名 (2015) 2 種のインドネシア産ミバエにおける卵成熟の比較. 第 27 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

藤井暢之、他 2 名 (2016) 無傷のマンゴーはミバエの寄主植物なのか? 第 63 回日本生態学会大会.

北野大輔、他 2 名 (2016) 検疫害虫ミバエ類の寄主植物は推定できるか? その技術開発と課題. 第 28 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

山上繁政、他 4 名 (2016) *Bactrocera* 属ミバエ類のモデル生物としてのミスジミバエの基礎生態. 第 28 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

山上繁政、他 4 名 (2017) インドネシアに同所的に生息するミカンコミバエ種群 2 種の産卵選好性. 第 61 回日本応用動物昆虫学会大会.

金城聖良、他 6 名 (2017) ミカンコミバエ血縁解析用マイクロサテライト (SSR) マーカーの探索. 第 61 回日本応用動物昆虫学会大会.

山上繁政、他 4 名 (2017) 複数の打ち切りデータをもとに卵巣内成熟卵数の増加パターンを推定する. 第 29 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

②北野大輔、他 4 名 (2017) ミカンコミバエ種群 2 種における繁殖干渉 害虫の寄主利用を種間相互作用で説明する. 第 29 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

②久岡知輝、他 4 名 (2017) インドネシア・ジャワ島におけるミバエ類 3 種の季節消長 2012 年から 2016 年のトラップ調査より. 第 29 回日本環境動物昆虫学会年次大会.

③Hisaoka T. et al (2017) Potential for reproductive interference in the field between *Bactrocera carambolae* and *B. papaya*, notorious pests of fruits in Southeast Asia. The 3rd UST-USP Joint Symposium.

④Kitano D. et al (2017) Asymmetric reproductive interference can cause host plant partitioning in two oriental fruit flies. The 3rd UST-USP Joint Symposium.

⑤Tsukada M. (2017) The importance of diverse pollination agents for agro-ecosystem. International Conference on Biodiversity, Society for Indonesian Biodiversity. (Invited Key note speaker)

⑥Kitano, D. et al (2017) Reproductive interference can explain host plant partitioning on two oriental fruitflies. The

33th Annual Meeting of the Society of Population Ecology.

⑳ Kinjo, S. et al (2018) Development of novel markers for analysis of genetic relatedness in the oriental fruitfly, *Bactrocera dorsalis*. International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, Mexico.

㉑ 北野大輔、他 6 名 (2018) 繁殖干渉は植食性昆虫における寄主分割の要因となるかーミカンコミバエ種群を例にして。第 65 回日本生態学会大会。

6. 研究組織

(1) 研究代表者

沢田 裕一 (Sawada Hiroichi)
滋賀県立大学・環境科学部・客員教授
研究者番号：90259391

(2) 研究分担者

西田 隆義 (Nishida Takayosi)
滋賀県立大学・環境科学部・教授
研究者番号：60208189

塚田 森生 (Tukada Morio)
三重大学・生物資源学研究科・准教授
研究者番号：20273352

高倉 耕一 (Takakura koichi)
滋賀県立大学・環境科学部・准教授
研究者番号：50332440

(3) 研究協力者 (大学院生、PD)

籠 洋 (Kago Hisoshi)
川竹 友志 (Kawatake Tomosi)
来田村 輔 (Kitamura Tasuku)
日高 直哉 (Hidaka Naoya)
本間 淳 (Honma Atsusi)
藤井 暢之 (Fujii Nobuyuki)
山上 繁政 (Yamaue Sigemasa)
北野 大輔 (Kitano Daisuke)
久岡 知輝 (Hisaoka Tomoki)