

研究種目：基盤研究（B）
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18405012
 研究課題名（和文） ゴンドワナ起源の陸塊に隔離分布する食材性昆虫類の分子に基づく系統生物地理学的研究
 研究課題名（英文） Phylogeny and Zoogeography on Xylophagous Insects Distributed in Relict Areas Originated from the Gondwanan Supercontinent
 研究代表者
 荒谷 邦雄 (ARAYA KUNIO)
 九州大学・大学院比較社会文化研究院・准教授
 研究者番号：10263138

研究成果の概要：ゴンドワナ大陸を起源とする陸塊には特徴的な動植物の分類群が大陸や生物地理区をまたいで隔離分布していることが古くから注目されてきた。本研究では、昆虫類の中でも分散力が比較的強く、地理的分布の形成史の推定に適した食材性昆虫類に注目し、ゴンドワナ大陸起源の陸塊に隔離分布している群を対象に、分子に基づく系統生物地理学的な研究を実施し、各分類群の起源や現在の分布パターン形成の様相を史的・空間的に明らかにした。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	4,400,000	1,320,000	5,720,000
2007年度	4,100,000	1,230,000	5,330,000
2008年度	4,800,000	1,440,000	6,240,000
年度			
年度			
総計	13,300,000	3,990,000	17,290,000

研究分野：生物学

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：ゴンドワナ大陸、食材性昆虫、分子系統、生物地理学、隔離分布、分岐年代推定、共生細菌、進化

1. 研究開始当初の背景

ゴンドワナ大陸を起源とする陸塊には特徴的な動植物の分類群が大陸や生物地理区をまたいで隔離分布していることが古くから注目されてきた。しかし、それらの系統関係や分岐年代に関する研究はほとんどなされていなかった。こうした現状にあって、系統生物地理学的な研究の遅れている昆虫類を題材に、分子系統学的な解析を軸に、ゴンドワナに関係した世界的規模の隔離分布の進化・形成史を探ろうとする試みは画期的であり、本研究を立ち上げる学術的な意義は非常に大きなものがあった。本研究で注目する昆虫類は地球上の全生物

種の2/3以上を占める多様性を誇り、生物多様性の創出と進化の機構を解明する材料としては最も適した分類群といえる。また、生物多様性を生み出す種分化には地理的隔離が大きく関与しており、生物多様性の創出と進化機構の解明には地史的なイベントを考慮した系統生物地理学的なアプローチが不可欠である。しかもゴンドワナ大陸を起源とする陸塊には、生物多様性の宝庫たるアフリカ（エチオピア区）、アジア（東洋区）、南アメリカ（新熱帯区）の各大陸の熱帯域も含まれており、これらの熱帯域に隔離分布（いわゆる汎熱帯分布）する分類群の起源や系統進化のパターンが明らかとなれば、熱帯にお

ける生物多様性の創出と進化機構の解明にも大きく寄与できることも期待された。

2. 研究の目的

ゴンドワナ大陸を起源とする陸塊には科や属など様々なレベルで隔離分布を示す興味深い昆虫類が多数存在する。こうした特徴的な隔離分布が形成された理由としては、大きく、(1) ゴンドワナより古い時代に超大陸パンゲアに起源し、当時の世界中に広く分布していたものの一部が、ゴンドワナ起源の陸塊を中心に残った、(2) ゴンドワナに起源し、そのままゴンドワナ起源の陸塊に残った、(3) 現在の大陸配置が形成されてからゴンドワナ起源の陸塊に分散した、の3つの仮説をたてることができる。本研究では、これらの仮説の検証を念頭に、昆虫類の中でも分散力が比較的強く、地理的分布の形成史の推定に適した食材性昆虫類としてシロアリ目(主にオオシロアリ科)、ゴキブリ目(主にオオゴキブリ科)、甲虫目(主にコガネムシ上科とゾウムシ上科)に注目し、ゴンドワナ大陸起原の陸塊に隔離分布している群に対して分子に基づく系統生物地理学的な研究を実施し、分子進化学と古生物学、形態学、地質学の知見を合わせた総合的な考察を行うことを目的とした。研究にあたっては、現地調査によって対象とする分類群の試料を採集し、ミトコンドリアと核DNAを用いて系統関係を解明した上で、脂肪体内共生細菌の16SrRNA遺伝子の塩基配列の比較から分岐時期の推定を行い、得られた系統樹と分岐年代の推定結果に大陸形成の地史的パターンを重ね合わせて、各分類群の起源や現在の分布パターン形成の様相を史的・空間的に明らかにすることを試みた。

3. 研究の方法

(1) 調査地: ゴンドワナ起源の陸塊としてインド・ヒマラヤ地域、南米地域、オセアニア地域、アフリカ地域を選定し、現地調査と解析のための試料の採取を実施した。

(2) 調査研究の対象分類群: 研究代表者、および分担者が担当した食材性昆虫の分類群は以下のとおりである。

荒谷: コガネムシ上科、特にクワガタムシ科の甲虫類(主として腐朽材食性)

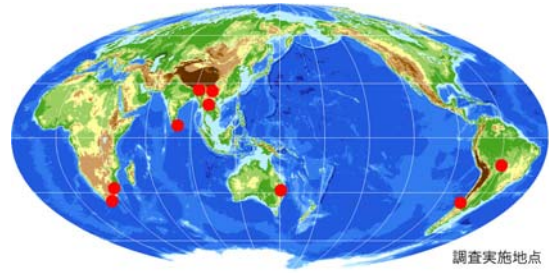
近: コガネムシ上科、特にクロツヤムシ科の甲虫類(主として腐朽材食性)

梶村: ゾウムシ上科、特にキクイムシ科、ナガキクイムシ科の甲虫類(生材-乾材、および養菌性)

小島: ゾウムシ上科、特に狭義のゾウムシ類の甲虫(生材-乾材食性)

北出: シロアリ類、特にオオシロアリ科(乾材-腐朽材食性)

前川: ゴキブリ類、特にオオゴキブリ科とキゴキブリ科(乾材-腐朽材食性)



(3) 現地調査項目: 各自が担当分類群を対象に行った現地調査の概要は以下のとおりである。

① 解析サンプルの採集: サンプル標本はアセトン、または99%エタノール中に保存するが、状況に応じて抽出キットを用いてDNA抽出までフィールドで行う。後者の場合には、種名同定のための証拠標本の保管にも特に留意する。

② 対象食材性昆虫の生態学的な特性の解明: 生息木材に関して、樹種、材の状態、材の直径、長さ、堅さ、腐朽型などのデータを収集し、木材の分析用サンプルも採取した。

③ 生態系中での他昆虫類との相互関係の解明: シロアリやゴキブリ、クロツヤムシの場合は社会構造や巣中の寄生(同居)昆虫群集に関する調査も行った。

(4) 実験室での解析項目: 持ち帰ったサンプルに関しては、さらに以下のような解析を実施した。

① 各食材性昆虫に関してミトコンドリア(DNAのCOI、COII、16S rRNA遺伝子など)と核遺伝子(12S、28S rRNA遺伝子など)の配列を解析し、分子に基づいて系統関係を解明した。

② 第3のゲノムとして食材性昆虫類の脂肪体内共生細菌の16S rDNAシーケンスを比較し、細菌の16Sで知られるキヤリブレクション値を用いて分類群の分岐年代の推定を行った。

③ 木材サンプルに関してCN比や安定同位体比、主要木材成分量の測定を行い、各食材性昆虫の生息木材の特性や食性について調査し、各食材性昆虫の生態学的な特性を明らかにするなどの解析を行った。

なお、標本の返還や調査地のファウナリストの作成や解析技術の教授など現地研究機関への積極的な成果還元や寄与にも努めることとした。

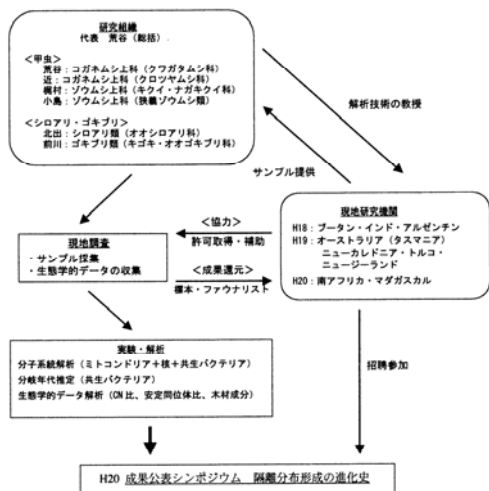
4. 研究成果

(1) 平成18年度は11月中旬にブータン、2月下旬から3月中旬にアルゼンチンに渡

航した。

ブータンでは平成19年度以降に本格的な学術調査を行うために現地の関係政府機関や研究機関との打ち合わせと調査地の選定のための予備的な調査を実施した。アルゼンチンでは南部バタゴニアの温帯林と北部ミシオネス州の熱帯林で野外調査を実施した。このほか、系統解析における外群や比較サンプルの採取のために国内の南九州や琉球列島でも野外調査を実施した。

(2) 平成19年度は、調査許可取得の問題などから交付申請書記載の計画を変更し、平成19年12月中～下旬に中国雲南省、および平成20年2月下旬～3月上旬に平成18年度に調査が実施できなかったスリランカに合同で渡航した。中国雲南省では中国科学院昆明動物研究所の梁博士の協力を得て同省南西部のミャンマー国境の森林地帯で野外調査を実施した。スリランカでは本格的な学術調査に備えてペーラーデニア大学農学部をはじめとする現地研究機関との打ち合わせと調査地の選定のための予備的な調査を実施した。このほか、タイ(梹村：チェンマイ近郊でのサンプル採取)やオーストラリア(北出・前川：ムカシシロアリのサンプル採取)



琉球列島(前川：比較サンプルの採取)でも調査・研究を実施した。

(3) 平成20年度は、平成20年7月中旬に南アフリカ、9月下旬にタイ北部、平成21年1月中旬に中国雲南省に渡航し現地調査を実施した。南アフリカではナタール州南部、および西ケープ南部の森林を調査し、コガネムシ上科の甲虫やオオシロアリをはじめとする各種シロアリの解析サンプルを採取した。また、タイ北部ではチェンマイ近郊の森林でコガネムシ上科の甲虫やクチキゴキブ

リを採取した。さらに、中国雲南省では中国科学院昆明動物研究所の梁博士の協力を得て同省北西部のミャンマー国境の森林地帯でコガネムシ上科の甲虫や各種シロアリ、食材性の採取を行った。中国雲南省の調査では同省初記録となるキゴキブリの1種を発見したことに加え、ツヤハダクワガタの分布上の新知見も得ることができた。この他、日本国内では奄美諸島で調査を実施しコガネムシ上科の甲虫やオオシロアリ、オサキクチキゴキブリなどのサンプルを採取した。

(4) いずれも現地野外調査では、参加者各自が分担する分類群のサンプルを採集するとともに対象食材性昆虫の生態学的な特性を明らかにするためのデータ収集や分析用の木材サンプルも採取した。また社会構造や巢中の寄生(同居)昆虫群集に関する調査も行った。

また、持ち帰ったサンプルに関しては、①各食材性昆虫に関してミトコンドリア(DNAのCOI、COII、16S rRNA 遺伝子など)と核遺伝子(12S、28S rRNA 遺伝子など)の配列を解析し、分子に基づいて系統関係を明らかにしたことに加え、②第3のゲノムとして食材性昆虫類の脂肪体内共生バクテリアの16S rDNA シークエンスを比較し、バクテリアの16Sで知られるキャリブレーション値を用いて分類群の分岐年代の推定を行った。また、③木材サンプルに関してCN比や安定同位体比、主要木材成分量の測定を行い、各食材性昆虫の生息木材の特性や食性について調査し、各食材性昆虫の生態学的な特性を明らかにした。

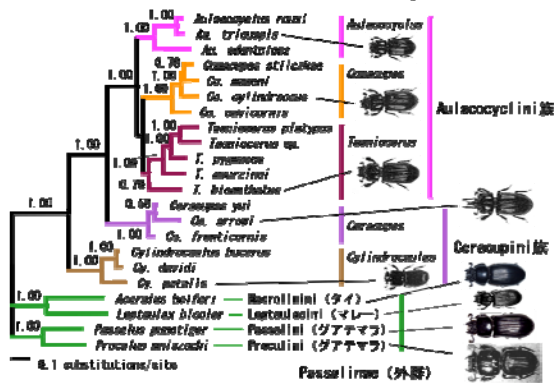
(5) 上述した調査研究の結果、例えば、典型的な汎熱帯分布を示すクロツヤムシ科(甲虫目コガネムシ上科)の中で、旧北区の温帯に隔離分布する一群を含むツツクロツヤムシ亜科が、従来考えられてきたようなオーストラリアを経由した南から北への分布拡大ではなく、ゴンドワナから古い時代に分離した現在東南アジアの一部となっている陸塊に起源し、むしろ北から南に分布を拡大した可能性が高いことが明らかになるなど、系統生物地理学上の多くの新知見を得た(図参照)。

さらに、シロアリ目のオオシロアリ科や甲虫目クワガタムシ科(コガネムシ上科)のマダラクワガタ亜科など、1つの科や亜科がローラシア由来の北半球の温帯や亜熱帯域と、南半球を中心とするゴンドワナ大陸起源の陸塊の双方に隔離分布する例が存在することも明らかとなった。従来、これら新翅類の主な上科や科に関しては、中生代ジュラ紀に入って出現し、被子植物が出現した白亜紀以降に爆発的にその多様性を増したと考えら

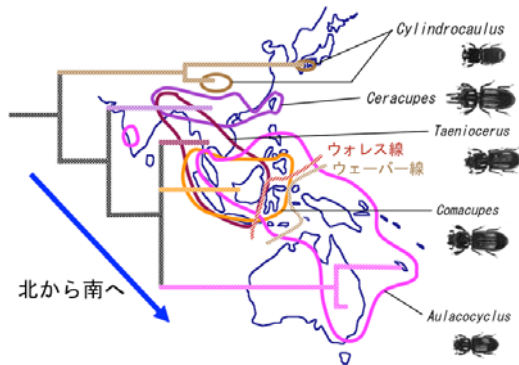
れており、この見解に基づけば、こうした南北両半球にまたがる隔離分布を示す食材性昆虫類の科や亜科は、中生代ジュラ紀にパンゲア超大陸が北のローラシア大陸と南のゴンドワナ大陸に分裂した以降の時代に起源し、現在の特徴的な分布を形成したことになる。

しかし、本研究の結果からは、ゴンドワナ大陸起源の陸塊に隔離分布する食材性昆虫類の中に、それぞれの科や亜科内の系統群の分岐が少なくとも中生代中頃に遡る例があることが示唆された。このことは、現在、南北両半球にまたがる隔離分布を示す食材性昆虫類の中に、その共通祖先が従来考えられていたよりも古く中生代初期のパンゲア超大陸に起源し、その後のパンゲア超大陸の分裂に伴って分化した例が含まれている可能性が十分あり得ることを示唆するものであり、非常に興味深い。

ツクログツヤムシ亜科の分子系統樹 (Bayes)



ツクログツヤムシ亜科の分子系統樹と分布



以上の成果の一部に関しては、昆虫関係の専門誌「昆虫と自然」において「ゴンドワナ起源の昆虫たち」として特集された他、内外専門学術誌への論文掲載や関連学会での講演を通じて公表された。また、標本の返還や調査地のファウナリストの作成や解析技術の教授など現地研究機関への積極的な成果還元や寄与にも努めた。

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 92 件)

- ① 荒谷邦雄. (2009) 南アフリカ産オニシカクワガタの生態. 昆虫と自然. 44(5): 22-26. 査読無
- ② Araya K. and T. Hosoya. 2008. A reassessment of *Noseolucanus rugosus* Araya et Tanaka, 1998 (Coleoptera, Lucanidae), a junior synonym of *Lucanus denticulus* (Boucher, 1995). Kogane, (9): 107-110. 査読有
- ③ 荒谷邦雄. (2008) ゴンドワナ起源の昆虫たち. 昆虫と自然 43 (5): 2-4. 査読無
- ④ Hosoya, T., Araya, K. and M. Kon. 2008 Phylogenetic relationships of Aulacocyclus inferred from morphological characters. Elytra 36:301-309. 査読有
- ⑤ Ento, K., Araya, K. and Kudo, S. 2008. Trophic egg provisioning in a passalid beetle (Coleoptera). European. J. Entomol 105 (1):99-104. 査読有
- ⑥ Kon, M. & A. Azuma (2008) A new subspecies of *Leptaulax matsumotoi* (Coleoptera, Passalidae) from Kachin, Myanmar. Elytra, Tokyo 36: 129-131. 査読有
- ⑦ Akamine, M., K. Maekawa & M. Kon (2008) Geographic color variation of *Phelotrupes auratus* (Coleoptera, Geotrupidae) in the Kinki region, central Japan: A quantitative spectrophotometric analysis. Entomological Science 11: 401-407. 査読有
- ⑧ Beaver, R. A. ., Kajimura, H. and Goto, H. (2008) Taxonomic changes and new records of Japanese bark and ambrosia beetles (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). Elytra : in press. 査読有
- ⑨ Ito, M., Kajimura, H., Hamaguchi, K., Araya, K. and Lakatos, F. (2008) Genetic structure of Japanese populations of an ambrosia beetle, *Xylosandrus germanus* (Curculionidae:Scolytinae). Entomological Science 11: 375-383. 査読有
- ⑩ Maekawa K., Mizuno S, Koshikawa S & Miura T. Compound eye development during caste differentiation of the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Zoological Science*, 25: 699-705. 2008. 査読有
- ⑪ Everaerts C, Maekawa K., Farine JP, Shimada K, Luyckx P, Brossut R & Nalepa CA. The *Cryptocercus punctulatus* species complex (Dictyoptera: Cryptocercidae)

- in the eastern United States: comparison of cuticular hydrocarbons, chromosome number, and DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47: 950-959. 2008. 査読有
- ⑫ Maekawa K., Matsumoto T & Nalepa CA. Social biology of the wood-feeding cockroach genus *Salganea* (Dictyoptera: Blaberidae: Panesthiinae): did ovoviviparity prevent the evolution of eusociality in the lineage? *Insectes Sociaux*, 55: 107-114. 2008. 査読有
- ⑬ Araya, K. and Shima, H., 2007. Notes on the new habitat and parasite of the larvae of coconut rhinoceros beetle, *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera Scarabaeidae). *KOGANE* (8): 39-43. 査読有
- ⑭ Araya, K., 2007. Notes on a puzzling himalayan lucanid beetle, *Dorcus udis* Westwood in Parry (1864), a junior synonym of *Dignophorus elegans* (Parry, 1862). *Elytra* 35: 85-90. 査読有
- ⑮ Araya, K. and Fujioka, M. 2007. A new species of the genus *Aegus* (Coleoptera, Lucanidae) from South Sulawesi, Indonesia. *Kogane*, (8): 103-106. 査読有
- ⑯ Kon, M. & K. Araya (2007) A new species of *Tiberioides* (Coleoptera, Passalidae) from Myanmar, with a key to the species of *Tiberioides*. *Elytra*, Tokyo 35: 33-318. 査読有
- ⑰ Kon, M., Y. Johki, K. Araya & T. Hosoya (2007) The hind wings of the genus *Cylindrocaulus* (Coleoptera, Passalidae, Aulacocyclinae). *Kogane*, Tokyo 8: 45-50. 査読有
- ⑱ Lo, N., Engel, M. S., Cameron, S., Nalepa, C. A., Tokuda, G., Grimaldi, D., Kitade, O., Krishna, K., Klass, K-D., Maekawa, K., Miura, T., and Thompson, G. J. 2007. Save Isoptera: A comment on Inward et al. *Biology Letters*, 3 (5): 562-563. 査読有
- ⑲ Hayashi, Y., Lo, N., Miyata, H. & Kitade, O. 2007. Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. *Science*, 318 (5852): 985-987. 査読有
- ⑳ Noda, S., Kitade, O., Inoue, T., Kawai, M., Kanuka, M., Hiroshima, K., Hongoh, Y., Constantino, R., Uys, V., Zhong, J., Kudo, T. & Ohkuma, M. 2007. Cospeciation in the triplex symbiosis of termite gut protists (*Pseudotriconympha* spp.), their hosts, and their bacterial endosymbionts. *Molecular Ecology*, 16: 1257-1266. 査読有
- 21 Lakatos, F. and Kajimura, H. (2007) The first record of a new ambrosia beetle species -*Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894)- in Hungary. *Plant Protection* 48: 359-363. 査読有
- 22 Lakatos, F. and Kajimura, H. (2007) Occurrence of the introduced *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) in Hungary - a genetic evidence (Coleoptera: Scolytidae). *FoliaEntomologica Hungarica* 68: 97-104. 査読有
- 23 Maekawa K., Kon M., Matsumoto T, Kitade O & Araya K. Phylogeography of the Asian wood-feeding cockroach *Salganea raggei* Roth (Blaberidae: Blattaria) based on the mitochondrial COII gene. *Oriental Insects*, 41: 317-325, 2007. 査読有
- 24 Brandl R, Hyodo F, von Korff-Schmising M, Maekawa K., Miura T, Takematsu Y, Matsumoto T, Abe T, Bagine R & Kaib M. Divergence times in the termite genus *Macrotermes* (Isoptera: Termitidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 239-250. 2007. 査読有
- 25 H. Kojima & K. Morimoto, 2007. Notes on the flea weevil genus *Orchestes* in Japan (Coleoptera: Curculionidae: Rhamphini). *Entomological Review of Japan*, 62: 27-40. 査読有
- 26 H. Kojima & K. Morimoto, 2007. The tribes *Ottistirini* and *Viticiini* (Coleoptera, Curculionidae) from the Island of Lanhsu, Taiwan. *Elytra*, 35:238-245. 査読有
- 27 Yûki Imura and Kunio Araya, 2006. New Records of *Ceruchus* and *Aesalus* (Coleoptera, Lucanidae) from China. *Kogane* (7):81-86. 査読有
- 28 K. Araya, M. Kon & M. Mohamed (2006) Two new species of *Aceraius* (Coleoptera, Passalidae) from Borneo, with a key to the Bornean species of *Aceraius*. *Elytra*, Tokyo 34: 107-117. 査読有
- 29 Kon, M. (2006) New records of *Leptaaulax loebli* Kon, Johki et Araya (Coleoptera, Passalidae) from Laos and Myanmar. *Elytra*, Tokyo 34: 152. 査読有
- 30 Kon, M., M. Ohara, T. Ochi & S. Hartini (2006) A new record of *Onthophagus* (*Sunenaga*) *wallacei* (Coleoptera, Scarabaeidae) from Halmahera, Maluku. *Elytra*, Tokyo 34: 396. 査読有
- 31 Hayashi, Y., Miyata, H. & Kitade, O. 2006. Parthenogenesis by neotenic reproductives of *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae) from various regions of Japan. *Sociobiology*, 48: 849-850. 査読有
- 32 Park, Y.C., Kitade, O., Schwartz, M., Kim, J.P. & Kim, W. 2006. Intraspecific

- molecular phylogeny, genetic variation, and phylogeography of *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Molecules and Cells*, 21: 89-103. 査読有
- 33 Chatasiri, S., Kitade, O. & Ono, Y. 2006. Phylogenetic relationships among *Puccinia hemerocallidis*, *P. funkiae*, and *P. patriniae* (Uredinales) inferred from ITS sequence data., *Mycoscience*, 47: 123-129. 査読有
- 34 H. Kojima & K. Morimoto, 2006. Association of Viticiini (Coleoptera: Curculionidae: Cyclominae) with Ficus (Moraceae). *The Coleopterists Bulletin*, 60: 42. 査読有

〔学会発表〕 (計 30 件)

- ① 荒谷邦雄・細谷忠嗣 他. 東アジア産ヒラタクワガタ類に関する系統生物学上の新知見とそれに基づく分類学的再検討の試み 日本鞘翅学会・日本甲虫学会・日本昆虫分類学会合同松山大会 東雲短期大学 2008.11.
- ② 梶村 恒 他. ハンノキキクイムシがハンガリーで発見された. 日本昆虫学会第 68 回大会. 香川大学. 2008.9.
- ③ Kitade Osamu **Cospeciation in the triplex symbiosis of termites, gut protists, and their bacterial Endosymbionts** XXIII International Congress of Entomology Durban (South Africa) 2007.7.
- ④ 近雅博・荒谷邦雄ほか、日本のツノクロツヤムシはどこからきたのか? : その生態・分布・系統、コガネムシ研究会 2007 年度大会、昭和女子大、2007.10.
- ⑤ 細谷忠嗣・荒谷邦雄、琉球列島におけるマルバネクワガタ属 *maximus* 種群の系統生物地理、日本動物学会第 78 回大会、弘前大、2007.9.
- ⑥ 細谷忠嗣・荒谷邦雄・近雅博 他、コガネムシ科カブトムシ亜科の系統関係について、日本昆虫学会第 67 回大会、神戸大、2007.9.
- ⑦ 荒谷邦雄・細谷忠嗣、クワガタムシ科 (Coleoptera, Lucanidae) の進化生物学、日本昆虫学会第 67 回大会、神戸大、2007.9.
- ⑧ 荒谷邦雄、ブータンの人と自然. 日本昆虫学会九州支部第 54 回大会・日本鱗翅学会九州支部 2006 年度大会合同大会. 森林総研九州支所. 2006.12.
- ⑨ 細谷忠嗣・荒谷邦雄 他ミトコンドリア遺伝子からみたテナガコガネ亜科の系統関係とヤンバルテナガコガネの遺伝的多様性について、日本鞘翅学会第 19 回大会、千葉県立中央博物館、2006.11.

〔図書〕 (計 7 件)

- ① 梶村 恒 他 (2007) 昆虫と菌類の関係- その生態と進化 - (原著書名 Insect-Fungal Associations: Ecology and Evolution, OUP, F. E. Vega, M. Blackwell 編) 共立出版. 400pp.
- ② 荒谷邦雄 (2006) . クワガタムシの多様性の秘密を探る. 「森と水辺の甲虫誌」 (丸山宗利編集) 東海大学出版会. pp.145-165. (分担執筆)
- ③ 荒谷邦雄 (2006) 幹を食べる苦勞-腐朽材とクワガタムシの幼虫- 「樹の中の虫の不思議な生活」 (柴田叡一他編集) 東海大学出版会. pp.213-236. (分担執筆)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

荒谷 邦雄 (ARAYA KUNIO)
九州大学・大学院比較社会文化研究院・准教授
研究者番号: 10263138

(2) 研究分担者

近 雅博 (KON MASAHIRO)
滋賀県立大学・環境科学部・教授
研究者番号: 00211912

北出 理 (KITADE OSAMU)
茨城大学・理学部. 准教授
研究者番号: 80302321

前川 清人 (MAEKAWA KIYOTO)
富山大学・理学部・准教授
研究者番号: 20345557

小島 弘昭 (KOJIMA HIROAKI)
東京農業大学・農学部・准教授
研究者番号: 80332849

梶村 恒 (KAJIMURA HISASHI)
名古屋大学・大学院農学生命科学研究科・助教
研究者番号: 10283425