

平成 26 年 6 月 4 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2010～2013

課題番号：22370010

研究課題名(和文) 短期的利益と長期的利益間の絶滅回避を巡る適応動態

研究課題名(英文) A

研究代表者

吉村 仁 (Yoshimura, Jin)

静岡大学・創造科学技術大学院・教授

研究者番号：10291957

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,000,000円、(間接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：従来の適応度の概念は、次世代の子孫数を指標とした短期適応度(次世代)であるため、環境変動などの影響に対する適応実態はあきらかにできなかった。そこで長期の存続適応の視点から、様々な生物適応を理論・実証の両面から明らかにした。特に2倍体生物のシロアリでは巣社会の存続の観点から、性比が王が代替する種では子孫の遺伝子が女王由来に偏るために、血縁選択によって性比がメスに偏ることを見出した。また、生物の長期適応のリスク分散適応の最適解の一般解を求めた。この他、人間の経済活動への拡張、動的意思決定理論の提唱、変動環境での性比調節、酵母菌のアポトーシス、病原菌の予防対策など多数の成果を出した。

研究成果の概要(英文)：Traditionally the fitness is measured as the number of offspring in the next generation. Because this (arithmetic) mean is the short-term measure of reproductive success, we cannot detect the nature of adaptation in stochastic environments. From the viewpoint of long-term persistence, we demonstrate the adaptation for persistence in a various examples either theoretically, empirically, or both. Specifically we show that some species of termites adjust the sex ratio of their alate (winged form: reproductive offspring) toward female biases, when male kings are replaced in an old colony as an outcome of kin selection. We also solve the analytic solutions for the optimal strategy for risk-spreading. Other accomplishments of adaptive long-term persistence include the expansion to human economic behavior, dynamic decision-making, sex ratio adjustment in stochastic environments, apoptosis in budding yeasts, and disease control in the SIR model.

研究分野：生物科学

科研費の分科・細目：環境・生態

キーワード：シロアリ 働かないアリ 持続可能性 性比 環境変動 コロニー存続 シミュレーション 血縁選択

1. 研究開始当初の背景

(1) 従来、形質進化は単一の定常個体群内で起ることが議論の前提となっており、「悪条件下の最善」を除いて、集団内多型は相対適応度が等しくなっていると理解される。しかし、現実の生物集団では、個体群の構造化、環境変動、病気との共進化などによる選択圧の系時的変動等、その前提が乱されないものを探す方が難しいくらい普遍的に暗黙の前提は成立していない、と考えられる (Yoshimura and Clark 1991, 1993)。

また、従来モデルでは、次世代や孫の世代に残す遺伝子コピー量という、ごく近未来の値が適応度の指標として用いられているが、適応度を測る時にどこで区切るかという決まりはないので、ニッチ構築行動の解析など遠い未来の適応度を考えて形質の進化を理解しようという試みも見られる (Lehman 2008)。短期的適応度が高いものが長期的適応度も高いとは限らないので、現実には急速に増殖するが絶滅しやすいタイプ (圧倒者) と、長期的に絶滅しにくいタイプ (持続者) が競争することもあり得る。単一の定常個体群を考えると必ず前者が優占するが、構造化された個体群では、空きパッチに後者が進出することで両者のメタレベルでの長期間共存も考えうる。環境変動や共進化なども同様の理論的帰結をもたらすと予想される。一般論のレベルでは、短期タイプは利己、長期タイプは利他と考えることも可能であろう。

(2) 応募者は、上記の認識に基づき、2つの遺伝タイプの短期適応度と長期適応度に相克がある場合の進化動態を研究したい。理論的には、2つの遺伝子型の頻度が従来モデルと異なる帰結になる場合や長期間共存するための一般的条件をモデル的に追求可能である。さらに、同様なアイデアを持つ実証研究者 (分担者) と共同することで、定常個体群を前提とした議論では説明不能な現象が普遍的に存在することを実証したい。この理論と実証の両面から、単純な平均適応度の最大化という従来理論を拡張できると考え、本提案を行うにいたった。

2. 研究の目的

適応度が未来の値であることに着目し、近未来での増殖率が高いタイプ (圧倒者: 現在の瞬間において相対適応度が高いタイプ) と遠い未来において絶滅する確率の低いタイプ (持続者: 現在の瞬間において相対適応度が低いタイプ) の間の競争をモデル化し、単一の定常個体群を前提とした従来議論では進化し得ない後者のタイプが、群構造、環境変動、共進化などの、実在の生物で頻繁に観察される条件下では相対適応度の高いタイプに優先したり、遺伝的多型として集団中に維持されうることをモデル解析により示し、同時に複数の実在する生物で個別の事例を検証することで、生物の形質進化において長期的適応度を考慮しなければならない重要

性を示す。

3. 研究の方法

(1) 短期戦略と長期戦略の共存条件のモデル解析

個体ベースのシミュレーションにより、個体群の構造化、環境変動、共進化などの条件により、圧倒者と持続者の競争・共存関係をパラメータ条件から検証する。とくに、あるパラメータエリアで (1) 定常個体群では起らない圧倒者と持続者の共存を起すこと、(2) 持続者のみが存続することを示し、条件値の範囲をモデル研究により明らかにする。とくに、メタ個体群モデルは、サブ個体群の絶滅率とその間の移住率が共存の鍵となるパラメータであり、単一個体群の環境変動や共進化による選択圧の系時的変動も概念的拡張であると考えられるので、メタ個体群モデルでは詳しく条件解析を行う。これらの結果を、従来アプローチである単一の定常個体群内での結果 (対照実験) と比較することにより、共存及び持続者の存続のメカニズムを検証していく。

(2) ヤマトシロアリの長期的戦略の優位性の実証

メス単為生殖をするヤマトシロアリにおける繁殖虫生産時の性比調節を調べる。単為生殖が可能なヤマトシロアリの女王で、羽アリ (次世代繁殖虫) の性比がメスに大きく偏っている理由を、コロニーの存続、および、ハタラクシアリの適応戦略として検証する。

(3) 性比ゲームと絶滅率の研究

変動環境において集団の絶滅率が性比に与える影響を理論的に調べる。人間を含む多くの動物において、幼児の死亡率の高いオスに出生性比が2分の1よりわずかにオスに偏っている現象が見られる。そこで、幾何平均適応度を用いて、死亡率の大きい性を多く出産することが、長期存続をより確実にすることを数理理論から検証する。個体群間の差が、性比のゲームと絶滅回避のバランスで説明できることを示せるはずである。

(4) 存続適応と存続ゲームの研究

環境不確定性 (リスクおよび変動) がある場合の存続適応戦略の様々な事例を検証していく。

(5) 人間を含む動物行動の長期的最適化の理論化

人間の経済活動では現在次年度での資産の最大化とリスクヘッジよりポートフォリオを決定している。ところが、長期的な経済活動での存続、つまり、破産をしない可能性は考慮に入っていない。とくに、予測不可能な大きな変動の場合には、従来ポートフォリオでは、対処不可能で多くの場合に破産してしまう。ここでは、ベルマンの動的計画における最適性原理を確率過程に拡張して、長

期的な最適化の理論を提唱する。さらに、人間行動から推定されているアレイのパラドックスの解答を導く予定である。

4. 研究成果

(1) 短期戦略と長期戦略の共存条件のモデル解析

シミュレーションにより、個体の反応閾値が集団内において変異を持っており、よく働くアリや働かないアリが常に生じるコロニーのほうが、反応閾値の変異がないコロニーより、コロニーにとって重要なタスクを持続的に消化できることがわかった。つまり、環境に変動があると、よく働くアリは、過度の労働により疲弊してしまい、そのようなアリからのみなるコロニーでは、重要なタスクをこなしていくアリが一時的にいなくなる。これにより、コロニーは存続ができなくなる。ところが、そのようなときにも、いつも働いてない、働かないアリ(怠け者)が、重要なタスクをこなすので、コロニー存続に大きく寄与する。実験データもこの理論をサポートしている。この結果は現在投稿中である。

(2) ヤマトシロアリの長期的戦略の優位性の実証

メス単為生殖をするヤマトシロアリにおける繁殖虫生産時の性比は、メスの羽アリに大きく偏っている。ヤマトシロアリだけでなく、この特徴は、王アリ(オス繁殖虫)が死んだ場合に、二次王(遺伝的には女王と王の子供)を作る種で確認された。また、二次王を作れない種では、性比は1対1であることがわかった。このことは、ハタラキアリからみて、血縁選択を考えた次世代以降への遺伝的な貢献を最大化するという点で、理論的に予測できた(文献:Nature Communications 番号 18)。

(3) 性比ゲームと絶滅率の研究

変動環境において集団の絶滅率が性比に与える影響を理論的に調べた。人間を含む多くの動物において、幼児の死亡率の高いオスに出生性比が2分の1よりわずかにオスに偏っている現象が見られる。そこで、幾何平均適応度を算出して、死亡率の大きい性を多く出産することが、長期存続をより確実にすることを数理理論から証明した(文献: Evolutionary Ecology Research Ito et al. 番号 9)。

(4) 存続適応と存続ゲームの研究

環境不確定性(リスクおよび変動)がある場合の存続適応戦略の様々な事例を検証した。とくに、リスク分散の適応の数学的な一般解を求めた(文献: Morita and Yoshimura 2件: 番号 5,13)。さらに、出芽酵母が指数成長から対数成長への変換時(最大密度Kの2分の1)のときに、長期存続のために、老齢細胞が一斉に自滅(apoptosis)することを

見出した。これは、出芽酵母の多細胞生物としての調節機能とみなせる(文献: Hagiwara et al. 2011 番号 22)。また、長期的変動環境(世代を超えて変動)での採餌行動は、リスク回避だけでなく、条件によりリスクを好む場合があることを見出した(文献: Ito et al. 2013 番号 15)。

(5) 人間を含む動物行動の長期的最適化の理論化

人間の経済活動では現在次年度での資産の最大化とリスクヘッジよりポートフォリオを決定している。ところが、長期的な経済活動での存続、つまり、破産をしない可能性は考慮に入っていない。とくに、予測不可能な大きな変動の場合には、従来のポートフォリオでは、対処不可能で多くの場合に破産してしまう。ここでは、ベルマンの動的計画における最適性原理を確率過程に拡張して、長期的な最適化の理論を提唱する。さらに、人間行動から推定されているアレイのパラドックスの解答を導く予定である(文献: Yoshimura et al. 2013a,b 文献番号 11,12)。

(6) 群集の多様性

植物プランクトンの群集において、多種共存が一般に見られるが、富栄養化した湖沼では、種数が減少、汚染のすすんだ場合には単一種になってしまうことを、格子モデルにより検証した。これは、増殖するプランクトンが、貧栄養の状態では、他種のプランクトンと空間的に隔離されており、種間競争が起こらない。ところが、富栄養化により密度が上昇すると、空間的に他種と空き地の取り合いになるため、種間競争が顕現するからである。これは、赤潮など湖沼や海洋の生物多様性の現象への理解をすすめる論文である(文献: Tubay et al. 2013 番号 21)。

(7) さまざまな存続適応

そのほか、様々な存続適応を見出し、発表した(文献番号 1,2,3,4,7,8,10,14等)。

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 30件)

1. Akira Shimizu, Ikumi Dohzono, Masayoshi Nakaji, Derek A. Roff, Donald G. Miller III, Sara Osato, Takuya Yajima, Shuhei Niitsu, Nozomu Utsugi, Takashi Sugawara & Jin Yoshimura #, 2014. Fine-tuned Bee-Flower Coevolutionary State Hidden within Multiple Pollination Interactions, peer review, Scientific Reports |4 : 3988 | DOI: 10.1038/srep03988(5 February 2014)

2. Tatsuya Togashi#, Hironobu Sasaki & Jin Yoshimura, A geometrical approach explains Lake Ball (Marimo) formations in the green alga, *Aegagropila linnaei*, peer review, *Scientific Reports* | 4 : 3761 | DOI: 10.1038/srep03761 (20 January 2014,)
3. Hideki Nishikawa, Jin Yoshimura # and Kikuo Iwabuchi, Sex differences in the protection of host immune systems by a polyembryonic parasitoid, peer review, *Biol. Lett.* 2013 9, 20130839, (18 December 2013)
4. Kazuya Kobayashi, Jin Yoshimura & Eisuke Hasegawa, 2013. Coexistence of sexual individuals and genetically isolated asexual counterparts in a thrips, peer review, *Scientific Reports* | 3 : 3286 | DOI: 10.1038/srep03286 (21 November 2013)
5. Morita, S. & Jin Yoshimura. 2013. Analytical solution of a stochastic model of risk spreading with global coupling. peer review, *Physical Review E* (Vol.88, No.5): DOI: 10.1103/PhysRevE.88.052809 (18 November 2013)
6. Jerrold M. Tubay, Hiromu Ito, Takashi Uehara, Satoshi Kakishima, Satoru Morita, Tatsuya Togashi, Kei-ichi Tainaka, Mohan P. Niraula, Beatriz E. Casareto, Yoshimi Suzuki & Jin Yoshimura. 2013. The paradox of enrichment in hytoplankton by induced competitive interactions. peer review, *Scientific Reports* 3:2835 DOI: 10.1038/srep02835
7. Uehara T, Iwata S, Miyazaki R, Jin Yoshimura & Tainaka K. 2013. "Coexistence of competitive species on lattice under periodical disturbance: crucial effects of local interaction" peer review, *Journal of the Physical Society of Japan* 82: 093801.
8. Daisuke Uka, Azusa Takahashi-Nakaguchi, Jin Yoshimura and Kikuo Iwabuchi. 2013. Male soldiers are functional in the Japanese strain of a polyembryonic wasp. peer review, *Scientific Reports* 3: 2312. DOI: 10.1038/srep02312
9. Kazuya Kobayashi, Eisuke Hasegawa, Yuuka Yamamoto, Kazutaka Kawatsu, Edward L. Vargo, Jin Yoshimura & Kenji Matsuura. 2013. Sex ratio biases in termites provide evidence for kin selection. peer review, *Nature Communications* 4: 2048 DOI: 10.1038/ncomms3048
10. Teiji Sota#, Satoshi Yamamoto, John R. Cooley, Kathy B. R. Hill, Chris Simon, and Jin Yoshimura, 2013, Independent divergence of 13- and 17-y life cycles among three periodical cicada lineages, peer review, www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1220060110/-/DCSupplemental. (10 March 2013)
11. Jin Yoshimura #, Hiromu Ito, Donald G. Miller III, Kei-ichi Tainaka 2013. Dynamic decision-making in uncertain environments II. Allais paradox in human behavior. peer review, *Journal of Ethology* doi:10.1007/s10164-013-0359-z Published online:(2 February 2013)
12. Jin Yoshimura #, Hiromu Ito, Donald G. Miller III, Kei-ichi Tainaka Dynamic decision-making in uncertain environments I. The principle of dynamic utility. peer review, *Journal of Ethology*. DOI 10.1007/s10164-013-0362-2. Published online:26 January 2013
13. Satoru Morita# and Jin Yoshimura 2012. Analytical solution of metapopulation dynamics in a stochastic environment. peer review, *Phys. Rev. E* 86(4): 045102(4 pages). DOI:10.1103/PhysRevE.86.045102. Published 11 October 2012.
14. Watanabe, K., Nishide, Y., Roff, D.A., Jin Yoshimura. & Iwabuchi, K#. Environmental and genetic controls of soldier caste in a parasitic social wasp. peer review, *Sci. Rep.* 2,729; DOI:10.1038/srep00729 (2012).(Published 12 October 2012)
15. Hiromu Ito, Takashi Uehara, Satoru Morita, Kei-ichi Tainaka and Jin Yoshimura #. 2013. Foraging behavior in stochastic environments. peer review, *Journal of Ethology*, 31: 23-28, DOI: 10.1007/s10164-012-0344-y (Online: 31 August 2012)
16. Tatsuya Togashi#, John L. Bartelt, Jin Yoshimura, Kei-ichi Tainaka and Paul Alan Cox. 2012. Evolutionary trajectories explain the diversified evolution of isogamy and anisogamy in marine green algae. peer review, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109 (no.34): 13692-13697, doi: 10.1073/pnas.1203495109. published online: August 21, 2012.
17. H. Takatsu, M. Minami, K-i. Tainaka and Jin Yoshimura#. Spontaneous flash communication of females in an Asian firefly. peer review, *Journal of Ethology* 30(3): 355-360. DOI 10.1007/s10164-012-0332-2. 2012.8
18. Hiromu Ito, Takashi Uehara, Satoru

- Morita, Kei-ichi Tainaka and Jin Yoshimura #. 2011. Slightly male-biased sex ratios for the avoidance of extinction. peer review, *Evolutionary Ecology Research* 13: 759-764. (出版年月日: 2012.7.4)
19. Satoshi Kakishima#, Jin Yoshimura, Hiroko Murata and Jin Murata. 6-year periodicity and variable synchronicity in a mass-flowering plant. peer review, *PLoS ONE* 6(12): e28140. doi:10.1371/journal.pone.0028140 (2011.12.08).
 20. Iwata, S., Kobayashi, K., Higa, S., Jin Yoshimura. and Tainaka, K-i#. 2011. A simple population theory for mutualism by the use of lattice gas model. peer review, *Ecological Modelling* 222 (13): 2042-2048; doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.04.009 (10 July 2011)
 21. Kato, F., Tainaka K-i., Sone, S., Morita, S., Iida, H. and Jin Yoshimura #. 2011. Combined effects of prevention and quarantine on a breakout in SIR model. peer review, *Scientific Reports* 1, doi:10.1038/srep00010 (2011.6.14)
 22. Hagiwara T, Ushimaru T, Tainaka K, Kurachi H, Jin Yoshimura #, 2011 Apoptosis at Inflection Point in Liquid Culture of Budding Yeasts. peer review, *PLoS ONE* 6(4): e19224. doi:10.1371/journal.pone.0019224 (2011.4.27)
 23. Nariai Y, Hayashi S, Morita S, Umemura Y, Tainaka K-i, Sota, T., Cooley, J. R. and Jin Yoshimura #. 2011. Life cycle replacement by gene introduction under an Allee effect in periodical cicadas. peer review, *PLoS ONE* 6(4): e18347. doi:10.1371/journal.pone.0018347 (2011.4.06).
 24. Yumi Tanaka, Kei'ichiro Iguchi, Jin Yoshimura, Nariyuki Nakagiri, and Kei-ichi Tainaka#. 2011. Historical effect in the territoriality of ayu fish, peer review, *Journal of Theoretical Biology*, 268:98-104.(2011.01)
 25. Y. Takahashi#, Jin Yoshimura, S. Morita, and M. Watanabe. 2010. Negative frequency-dependent selection in female color polymorphism of a damselfly. peer review, *Evolution*, 64: 3620-3628 (2010.12)
 26. Yukio Sakisaka#, Jin Yoshimura, Yasuhiro Takeuchi, Koji Sugiura, and Kei-ichi Tainaka. 2010. Infection threshold for an epidemic model in site and bond percolation worlds. peer review, *Journal of the Physical Society of Japan*, 79: (2010)023002 (4 pages). 他4件
- 〔学会発表〕(計19件)
1. 柿嶋聡、吉村仁、邑田仁、系統から探る周期的一斉開花の進化、日本植物分類学会第13回大会(熊本大学黒髪南キャンパス 2014.3.21-23)
 2. 柿嶋聡、吉村仁、邑田仁、6年周期一斉開花植物コダチスズムシソウの系統的背景、第61回日本生態学会大会、広島国際会議場、2014.3.15
 3. 伊東啓、上原隆司、守田智、泰中啓一、吉村仁、偏った性比による絶滅回避、第29回個体群生態学会、大阪府立大学 中百舌鳥キャンパス、2013.10.12
 4. 上原隆司、小石川和矢、高津英夫、吉村仁、雄間コミュニケーションによって形成されるホタルのオスの分布パターン、第23回日本数理生物学会大会、静岡大学浜松キャンパス、2013.9.13
 5. 森 茂太、山路 恵子、石田 厚、Hoque ATMR、Kamruzzaman M、諏訪 鍊平、小山 耕平、西園 朋広、大澤 晃、萩原 秋男、吉村仁、根を含む実生から巨木までの植物個体呼吸スケールング、日本植物学会第77回大会、北海道大学高等教育推進機構、2013.9.13
 6. 国内発表：柿嶋 聡、吉村仁、守田 智、邑田仁、周期的一斉開花が引き起こす非対称な種間交雑、日本植物分類学会、日本植物分類学会第12回大会、千葉大学、2013.3.16
 7. 国内発表：伊東啓、上原隆司、守田智、泰中啓一、吉村仁、変動環境下における採餌行動、日本生態学会第60回大会(静岡) グランシップ、2013.3.6
 8. 国内発表：鈴木佳祐、伊東啓、柿嶋聡、守田智、上原隆司、泰中啓一、吉村仁、格子モデルによる風散布植物の共存メカニズムの検証、日本生態学会第60回大会(静岡) グランシップ、2013.3.6
 9. 国内発表：吉村仁、導入：絶滅回避は進化の第1法則!?!、日本生態学会第60回大会(静岡) グランシップ、2013.3.7
 10. 国内発表：赤池祐樹、吉村仁、泰中啓一、守田智、ネットワークモデルにおけるボンド・サイド破壊に対する頑健性の比較、情報処理学会第75回全国大会、東北大学、2013.3.8
 11. 国内発表：柿嶋 聡、吉村仁、邑田裕子、邑田仁、コダチスズムシソウ(キツネノマゴ科)における周期的一斉開花の進化、日本植物学会第76回大会、兵庫県立大学姫路書写キャンパス、2012.9.15-16
 12. 国内発表：伊東 啓、上原隆司、守田 智、泰中啓一、吉村仁、偏った性比による絶滅回避、日本進化学会第14回東京大

会、首都大学東京南大沢キャンパス、
2012.8.21-22

13. 国内発表: 柿嶋 聡、守田 智、吉村 仁、
邑田 仁、周期的一斉開花植物における
非対称種間交雑モデル、日本進化学会第
14 回東京大会、首都大学東京南大沢キャン
パス、2012.8.21-22
14. 海外講演: Hiromu Ito, Takashi Uehara,
Satoru Morita, Kei-ichi Tainaka and
Jin Yoshimura. Slightly male-biased
sex ratios for the avoidance of
extinction, 2012.5.22-25, 2012 1st
China-Japan-Korea Colloquium of
Mathematical Biolog, Busan, Korea,
Pusan National University
15. 国内発表: 高橋佑磨、吉村仁、守田智、
渡辺守、平衡選択と局所選択のバランス
が形づくる多型比の緯度勾配、日本生態
学会第 58 回札幌大会、札幌コンベンシ
ョンセンター、2011.3.9
16. 国内発表: 高橋佑磨、吉村仁、守田智、
渡辺守、性的対立がもたらす頻度依存選
択: 少数者利益と型比の進化的動態、日
本進化学会第 12 回東京大会、東京工業
大学大岡山キャンパス、2010.08.05
17. 国内発表: 梅村義隆(修士)、成相有紀
子(修士)、守田智、泰中啓一、吉村仁、
周期ゼミの新種 *Magiicada*
neotredecim の起源における遺伝子浸透
仮説の検証、日本進化学会第 12 回東京
大会、東京工業大学、2010.8.4
18. 成相有紀子、守田智、泰中啓一、吉村仁
(環境の厳しさが協力的行動を進化させ
る?、日本進化学会大会第 12 回東京大
会、東京工業大学、2010.8.4
19. 吉村仁、成相有紀子、生物における共生
進化のダイナミクス、日本進化学会大会
第 12 回東京大会、東京工業大学、
2010.8.3.

〔図書〕(計 8 件)

1. 吉村仁、「なぜ男は女より多く産まれる
のか 絶滅回避の進化論」ちくまプリマ
ー新書、筑摩書房、東京、2012.4.10.
ISBN978-4-480-68879-8. 他 6 件
2. 吉村仁、「生物モデル項目」編集協力お
よび項目執筆: 石川統ほか編集「生物
学辞典」東京化学同人、東京、
2010.12.10. ISBN978-4-8079-0735-9
C3545 ¥9800E

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.sys.eng.shizuoka.ac.jp/~jin/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

吉村 仁 (YOSHIMURA, Jin)

静岡大学・創造科学技術大学院・教授

研究者番号: 10291957

(2) 研究分担者

長谷川 英祐 (HASEGAWA, Eisuke)

北海道大学・(連合)農学研究科(研究院)・
准教授

研究者番号: 40301874

(3) 研究分担者

粕谷 英一 (KASUYA, Eiichi)

九州大学・理学(系)研究科(研究院)・
准教授

研究者番号: 00161050

(4) 研究分担者

松浦 健二 (MATSUURA, Kenji)

京都大学・(連合)農学研究科(研究院)・
教授

研究者番号: 40379821