

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：32658

研究種目：基盤研究(C) 一般

研究期間：2010～2012

課題番号：22570098

研究課題名（和文） 深海性エゾバイ科貝類数種の系統地理：日本海深海動物相の成立過程の解明に向けて

研究課題名（英文） Phylogeography of deep-sea buccinid sea whelks: a study for formation of the deep-sea fauna in the Sea of Japan

研究代表者

白井 滋 (SHIRAI SHIGERU)

東京農業大学・生物産業学部・教授

研究者番号：70371888

研究成果の概要（和文）：日本海深海域で優占的に分布するエゾバイ科巻貝3種群（エゾバイ属およびエゾボラ属）について、隣接海域に分布する近縁種との系統類縁関係の解明を通して、それらがどのような歴史的過程を経て日本海に定着してきたかを考察した。ミトコンドリアDNAの複数領域に基づく頑健な系統関係から、エゾバイ属2種群は鮮新世末期から更新世中期にかけて日本海に取り残された祖先集団に由来すると推定された。エゾボラモドキ種群も同様の過程で形成されたが、その後の移住など複雑な過程を経たことが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：Phylogeography of three species groups of sea whelks (*Buccinum* and *Neptunea*: Gastropoda, Buccinidae) preoccupied in the bathyal region of the Sea of Japan was elucidated. The phylogenetic tree, reconstructed robustly based on four genes of the mitochondrial DNA and various specimens also from neighboring seas, indicated their historical differentiations and colonization in the Sea of Japan. Two *Buccinum* species groups (*tsubai* and *striatissimum*) were originated from their own ancestral populations, which have left within the Sea of Japan along the formation process of the sea during Late Pliocene and Early Pleistocene. The *interscalpta* species group (genus *Neptunea*) was derived under the similar background, and then they should have passed through more complex processes.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2011年度	900,000	270,000	1,170,000
2012年度	800,000	240,000	1,040,000
総計	3,000,000	900,000	3,900,000

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：集団・種多様性、系統地理

1. 研究開始当初の背景

日本海の深海域は、少数の北方性種で構成される独特な動物相で知られる。特に、隣接するオホーツク海および太平洋（以下、「隣接海域」という）に広くみられる一次性深海性種が分布しないことや、これら隣接海域の中深層性の動物種（またはその近縁種）が日本海では比較的深い水深帯にまで分布する

という特徴は古くから注目されてきた。こうした現象の成因として、地史的なイベント、特に過去300万年ほどの間に繰り返された氷期・間氷期のような大規模な環境変動との関連が指摘されてきたが、万人を納得させるだけの科学的な考察には至っていない。

その後、1990年代になって、ミトコンドリアDNA（以下、mtDNA）などの遺伝子情報が一

般の動植物の系統推定や種・集団レベルの異なるの判断に応用できるようになり、さらに種や集団の分岐年代が推定されるようになった。日本海においても、深海性のノログングやメバル類などについて種間あるいは種内の系統類縁関係が論じられている。しかし、日本海の深海性生物がどのような過程を経て現在の地理的種分布を示すようになったのか、系統地理学的な研究としては端緒にいたばかりというのが現状である。

軟体動物の種の認識には、古くから貝殻の形態が重要視されてきた。しかし、多くの有体節動物と異なり、貝殻の形態には個体変異とともに可塑性がつきまとい、さまざまな種レベルの分類上の問題を引き起こしている。近年、特に軟体動物については分子的な観点からの種分類の見直しが注目されている。ここで扱うエゾバイ科腹足類には水産上の重用種も含まれ、その分類学的な整理は今日的な研究課題のひとつである。系統地理学的な研究によって種内の遺伝的構造と地理的分布の関係が解明され、これにより分類学的な問題解決も期待される。

2. 研究の目的

本研究では、日本海の深海動物相が形成されてきた具体的な過程を知るための第一歩として、日本海および同じく冷水性の隣接海域とから得られたエゾバイ属とエゾボラ属（水深 200m 以深に棲息する漸深性の種を主対象とする）について、mtDNA を用いた系統地理研究を遂行する。以下に具体的な目的をあげる。〔本報告書では、(1)～(4)の区分を以下の「研究の方法」および「研究の成果」においても統一して使用した。〕

(1) 近年、さまざまな動物群を対象として系統解析や分子分類が行われている。いくつかの優れたユニバーサルプライマーが開発されているため、なかでも mtDNA では 16SrDNA（以下、「16S」という）と COI がこれまで頻繁に利用されてきた。しかし、その結果は、系統関係としては必ずしも頑健なものではなかった。系統地理学的な考察を行い、あるいは種レベルの分類に言及する以上、より確かな系統関係の構築が求められるはずである。本研究では、他の mtDNA の遺伝子領域がもつ系統解析のための情報の多寡や質的な良否についても比較検討した。

(2) エゾバイ属およびエゾボラ属において、日本海の 200m 以深の海域を代表する 3 種群（ツバイ、エッチュウバイおよびエゾボラモドキの各種とその近縁種からなる）に注目し、さらに同属内の数種を加えた系統関係を推定する。

(3) これら 3 種群に現在みられる地理的分布が歴史的にどのように確立してきたのか、時間軸を伴った系統樹と集団解析を通して考察する。解析に当たっては、地史的イベント、すなわち鮮新世後期に始まる日本海の孤立化〔日本列島東北部（現在の東北地方～北海道）の形成〕および（または）氷期・間氷期サイクルとの対応を検討する。

(4) 従来の種レベルの分類と本研究の分子系統解析の結果から、分類学的な問題点を抽出する。

3. 研究の方法

(1) ツバイとエッチュウバイの 2 種群を含む全 12 種 40 個体のエゾバイ属サンプルについて、mtDNA の COI と 16S に加え、ND5 とシトクロム b (Cytb) の各遺伝子のほぼ全領域の塩基配列を読み取った（操作上のアウトグループとして、さらにエゾボラ属の 5 種 5 個体を加えた）。エゾボラモドキ種群とその同属種については、全 15 種 43 個体（アウトグループとして、さらにエゾバイ属 2 種 2 個体を加えた）をサンプルとし、上記の COI の代わりに ND4 を選び、16S については後半部のみを扱った。得られた塩基配列は、比較した個体すべてで整列させ、データとした。

塩基置換は、タンパクコード領域の場合、コドン位置あるいは遺伝子領域によって異なる頻度で起きることが知られる。本研究では、3 つのタンパクコード遺伝子について、コドン位置を考慮したデータ分割の妥当性を検討した。これにより、タンパクコード領域では、区分無しから遺伝子領域ごとに最大 3 つのデータ分割を試みた。16S についても、stem 部分と環状構造部分で進化速度が異なることが予想されるが、ここでは等質なデータとして扱った。

各データ区分にとっての最適な塩基置換モデルは、MrModeltest v. 2.3 を使用して、赤池の情報量基準に基づき選定した。データ分割の良否の判定には、ベイズファクターを利用した。また、系統樹の構築に際して、それぞれの遺伝子領域がどのような系統解析情報を持つか検討を行い、4 つの領域を連結したデータによって得られる系統関係の妥当性も考察した。

(2) 上記 (1) により選択された、最適なデータ分割と塩基置換モデルをもとに系統解析を行った。系統樹の構築には、最尤法（ソフトウェア：TreeFinder v. 2008.11）とベイズ法（MrBayes v. 3.12）を使用した。

(3) (1) で得たデータをもとに、較正点としてエゾボラ属内の 1 分岐点（本属におけるヒメエゾボラ類とエゾボラ類の分岐年代を

11.0Ma と仮定：以下、百万年前を「Ma」と記す)を化石情報から導入し、BEAST v. 1.75により時間軸を備えた系統樹を構築した。これとは別に、日本海と隣接海域に棲息するツバイとその近縁種からなる7種・集団およびエゾボラモドキ種群それぞれを対象に、現在の分布と系統分化の過程を、16Sの部分配列約650bpによる集団解析を行い解明した。扱ったサンプルは、前者で167個体、後者で336個体である。エゾボラモドキ種群についてはGeoDis v. 2.6を使用して階層クレード分析を行い、ハプロタイプの変化と集団形成の関係を調べた。

(4) (1)-(3)の分子系統および系統地理学解析をもとに、現在の主に形態によって構築された種レベルの分類について検討を行った。

4. 研究成果

以下に、各属について実施した研究の成果とまとめる。

【エゾバイ属 (ツバイ種群+エッチュウバイ種群)】

(1)エゾバイ属12種40個体について、16S、COI、ND5およびCytbのほぼ全領域の塩基配列を決定し、整理後データとした(連結データのサイズは5723bp)。これらのうち、3つのタンパクコード領域については、いずれも3つのコドン位置による分割を施したデータが選択された。これら、4つのmtDNA領域がそれぞれ単独でどのような系統樹を構築するか、それぞれが異なる情報を持つことはないかを検討した(図1:この図はベイズ合意樹で、最尤法によるブートストラップ値も示した)。その結果、16SおよびCOIだけによる試行では、後述する本研究の結論を導くことはできず、いくつかの分岐が曖昧な結果となった。

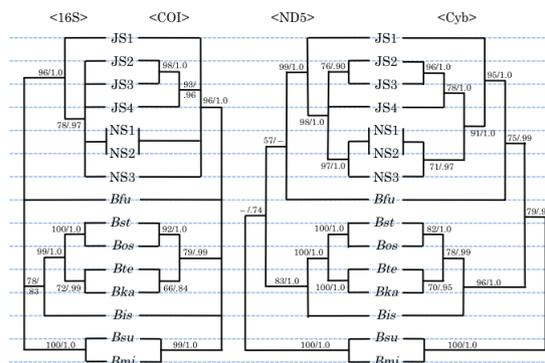


図1. 4領域それぞれで構築したエゾバイ属の系統樹。JS1-4, ツバイ; NS1-3, 隣接海域の3種; Bfu, フクレエゾバイ; Bst, エッチュウバイ; Bos, オサガワバイ; Bte, オオエッチュウバイ; Bka, カシマナダバイ; Bis, シライトマキバイ; Bsu, スズマバイ; Bmi, ミヤウチバイ。数値は、最尤法によるブートストラップ確率/ベイズ法による事後確率を示す。

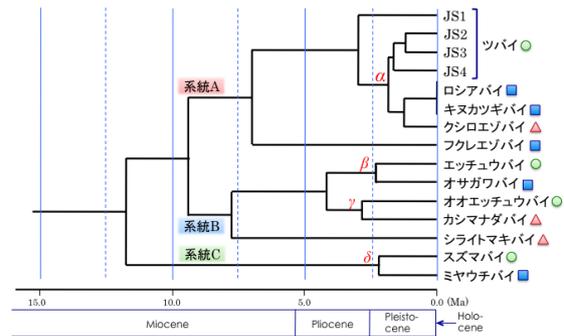


図2. 4領域連結データ(5723bp)で構築した本邦周辺のエゾバイ属12種の系統関係(ベイズ合意樹)。最尤法によるブートストラップ確率 > 0.75, ベイズ法による事後確率=1.0の分岐点のみ示す。アウトグループとの関係は省略。●日本海, ■オホーツク海, ▲太平洋。

その原因としては、(i) 16S はそもそも変異が少なく、後に示すように集団サイズの縮小・拡大の影響を強く受けたと思われること、および(ii) COI は他のタンパクコード領域に比べてアミノ酸置換が少ない(変異の多くがコドンの第3位置での同義置換であった)ことが挙げられる。これに対して、Cytb は単独でも各分岐点の信頼性が高かった。さらに、使用した4領域を連結したデータ(10個に区分されたデータセットが選択された)により、種間、種内のデータ解析でより頑健性の高い結果が得られた。以下では、このデータを用いた解析を行った。

(2) 図2に、4領域すべてを使用したデータに基づく系統樹を示した。この図では、各種あるいは集団を端点としている(種や集団ごとに扱った複数個体の情報は割愛)。我が国周辺の深海性エゾバイ属貝類には大きく3つの系統が認められた(図中の系統A~C)。ツバイ種群は、隣接海域に分布するロシアバイ(NS1)、キヌカツギバイ(NS2)およびクシロエゾバイ(NS3)の3種とともに系統Aに含まれた。先行研究(Iguchi et al., 2004, 2007)により、日本海固有と紹介されてきたツバイは明確な4つの地域集団に分かれていることが分かっていたが、たいへん興味深いことに、そのうちのひとつ、JS1 集団(能登半島以西の日本海: ~山口県)は残り3集団とロシアバイなど3種とからなる単系統群(図の分枝α)と極めて明瞭な姉妹関係を示した。JS1の姉妹群(α)は、さらに日本海と隣接海域に棲息する種・集団に枝分かれしていた(日本海3集団は: JS2、大和堆; JS3、能登半島以北の本州沖; JS4、北海道の日本海側)。井口らの研究では日本海の4集団は単系統であることが前提であったため、こうした結果はまったく予想されていなかった。

エッチュウバイ種群(研究代表者の先行研究において、日本海のエッチュウバイとオオエッチュウバイの2種を含めた)は系統Bに位置づけられた。これらには隣接海域のオサ

ガワバイとカシマナダバイの2種が近い類縁関係を示し、その関係は((エッチュウバイ, オサガワバイ), (オオエッチュウバイ, カシマナダバイ))となり、エッチュウバイとオオエッチュウバイは直接の姉妹関係にはないことが明らかになった。南日本から北日本にかけて分布するシライトマキバイとその近縁種(ここでは1種として表示)は、系統Bの基部でこれら4種と枝分かれしていた。系統Cでは、日本海の能登半島から西の海域にみられるスズマバイと隣接海域のミヤウチバイが姉妹関係をなしていた。

ここで解析した種は、本属の我が国周辺でのおびたしい多様性からすると、そのごく一部を示しているに過ぎない。つまり、得られた姉妹関係がもっとも近い種どうしであるとは言えないが、系統Aではツバイ3集団とロシアバイなど3種(α)、系統Bではエッチュウバイとオサガワバイ(β)、オオエッチュウバイとカシマナダバイ(γ)、さらに系統Cのスズマバイとミヤウチバイ(δ)の4つの姉妹関係は、いずれも日本海とその隣接海域に棲息する種間の関係を示していた。

(3) (2) で明らかになったように、日本列島をはさんでもっとも近い関係の種・集団どうしが存在することは、これらに共通する何らかの種分化イベントの存在を予見させる。これら姉妹関係を示す分岐が起きた年代を推定したところ、分岐 $\alpha \sim \delta$ は順に1.85Ma、2.31Ma、2.89Ma、2.21Maと見積もられた。これらは時代的には鮮新世の末から更新世の初期にあたるが、この期間は日本列島北東部(現在の東北地方から北海道)が隆起して、それまで広く太平洋に開いていた日本海が孤立して現在に近い形態を持つに至った時期に相当する。このことは地理学的に以前から確かめられていたことだったが、放散虫化石を用いた先行研究においても、およそ3.5~2.0Maに化石種の種組成が大きく変化し、現在の日本海の中深層に似た状態になったことが推定された(上栗・本山, 2007)。

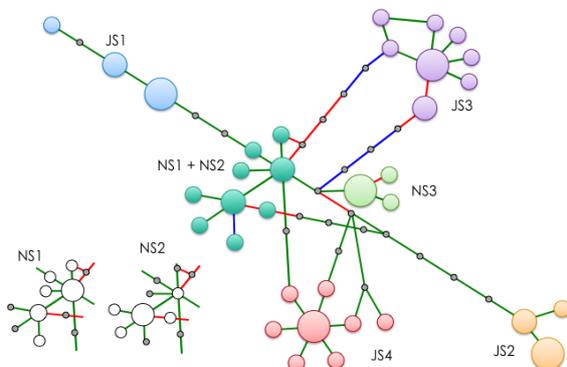


図13. 16S部分配列によるツバイ種群のハプロタイプネットワーク。ハプロタイプを連結する直線は: 緑, 転位; 青, 転換; 赤, 欠失・挿入。

エゾバイ属にみられた日本列島をはさんだ4つの種分化は、推定された分岐年代からも、この地史イベントと深く関連するものと考えられる。

16S 後半部を用いたツバイ種群の集団解析を行い、その結果のひとつとしてハプロタイプネットワークを図3に示した。ネットワークの構造は系統樹とは異なり、その中心は隣接海域の3種(NS1-3)によって占められ、日本海の4集団はそこから放射状に離れて位置していた。樹状図では単系統だったJS2-4の集団はひとつにまとまらなかった。本種群の中でもっとも早期に分岐したJS1に比べ、特にJS2とJS3の2集団は中心から離れた関係を示した。これらことから、以下が推論された。(i) JS1が分化した3.02Ma 当時、ツバイ種群にとって日本海と隣接海域の交流は保たれており、JS1は現在の日本海内で孤立、成立した系統だった。(ii) JS1の姉妹系統(分枝 α)の祖先集団は、当初は現在の日本海から隣接海域に広く分布していた。日本海が孤立、成立した後、日本列島沿いの3つの棲息域間で分断が生じ、特にJS2とJS3はおそらく氷期・間氷期の影響を強く受け、その遺伝的組成を急速に変化させた。(iii) 16Sはタンパクコード領域に比べて全体の進化速度は遅いが、集団の縮小・拡大に伴い、系統ごとに異なる速度で変化してきた。

一方、エッチュウバイ種群については、現在本州に沿って分布するエッチュウバイとオオエッチュウバイの2系統が、日本列島東北部の隆起とともに日本海に取り残され定着したと考えられる。これら2種は成体では形態により容易に識別できるが、その結果とmtDNAの遺伝子型は一致しなかった。このことは、両種の間には交雑が生じていることをうかがわせる。本州沿いおよび大和堆における多数個体の調査から、mtDNAの遺伝子浸透がオオエッチュウバイからエッチュウバイにほぼ一方的に起きていること、浸透の度合いは地理的に異なり、若狭湾以西では低頻度(10-20%程度)で、能登半島周辺で高くなり、富山湾以北では100%に達していた。新潟・山形県沖での調査では、形態的にエッチュウバイ、オオエッチュウバイと同定される2種は水深により異所的な分布を示す(それぞれ、水深200-500m、500m以深)が、両者のハプロタイプ組成の違いは検出できなかった。このことから、両種の交雑、これに伴う遺伝子浸透は、ごく最近(数10万年程度)に生じたことが推定された。

このように、エゾバイ属の種(ないし、ツバイのような明瞭な種内集団)として認められる系統は100万年以前に確立されたものが多く、日本海の孤立化による遺伝的交流の消失によって種レベルの違いが生じたのである。以前から注目されてきた氷期・間氷期

サイクルの影響は、特に更新世中・後期（80万年前～）については、種分化ではなく、その後の二次的接触（それに伴う異系交配）等の現象に関わっているものと考えられた。

(4) 以上の解析から、現在の本属における種の認識は、ここで明らかになってきた遺伝的分化とその地理的分布の現状には、一部で適合していなかった。日本海と隣接海域をささんでみられた4つの分岐（ $\alpha \sim \delta$ ）がすべて形態的な種レベルの分化に相当するなら、ツバイ種群でもっとも早期に分岐したJS1は、分類上異なる扱いを受けるべきであろう。また、今回の調査研究を通じて、日本海の本州沿いのエッチュウバイ（能登以北では、カガバイと呼ばれることが多い）には、本来とは異なるmtDNAを持つ個体が地理的にクラインを持って存在することが観察された。エッチュウバイを能登半島をささんだ2海域で形態的に識別することは難しいことも本研究で改めて確認できたので、能登以北の集団（カガバイ）に対して“*bayani*”という別の種小名をあてる必然性はないと言える。今後、核DNAの観察などを通して、遺伝子浸透の実態を明らかにしていきたい。

【エゾボラ属（エゾボラモドキ種群）】

(1) エゾボラ属 15 種 45 個体（不明種 4 種を含む）について、16S、ND4、ND5 および Cytb の配列を読み取り、データを作成した（うち、16S は後半部分のみ、その他は全領域：連結データのサイズは 4864bp）。領域ごとの系統樹を作成したところ、エゾバイ属と同様、Cytb のみのデータでは明瞭な分岐関係が得られた。ND4 と ND5 は、魚類などでは種より上位の系統解析にとって情報量の多い領域として知られるが、本研究ではやや曖昧な分岐関係を示した。16S は解析した領域が短かったが、エゾバイ属と同様、塩基置換数がタンパクコード領域に比べて少なかった。

本研究では、狭義のエゾボラ類とヒメエゾボラ類のみを扱っており、もうひとつの系統とされるユウビエゾボラ類は材料として得られなかった（これら3系統は亜属として扱われることがある）。エゾボラ属の類縁関係を知る上で、残された課題である。[Nakano et al. (2010)によれば、この第3のグループは、本属の根近くで分岐、成立したとされる。]

(2) 連結データによる系統樹を図4に示す。エゾボラ属はヒメエゾボラ類とエゾボラ類の系統に分化し、さらに後者の系統は大きく4つの系統（A-D）に分かれていた。エゾボラモドキ種群（カラフトエゾボラおよびヒレエゾボラを含む）はそのひとつ（系統A）に位置づけられた。成長脈が立ち上がり鱗（楯）状の構造が殻表面に発達することで特徴づ

けられるエゾボラも、この系統に位置していた。

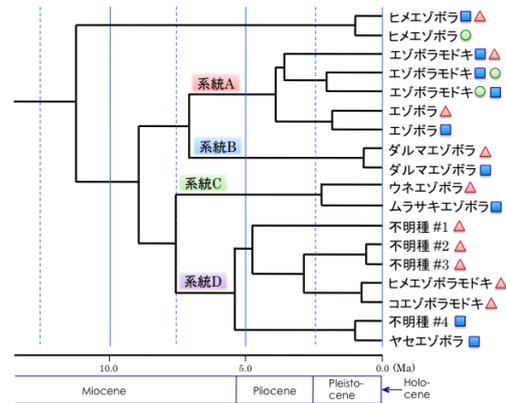


図4. 4領域連結データ(4864bp)で構築した本邦周辺のエゾボラ属14種の系統関係(ベイズ合意樹). エゾボラモドキの端点にはカラフトエゾボラとヒレエゾボラを含む。その他、図2を参照。

エゾボラモドキ種群には分岐の深い3系統が存在したが、それぞれの系統が分布する地理的範囲には重複がみられた。エゾボラ類の4系統のうち、系統Dは全体的に分岐が深く、やや深い水深帯に棲息する種が多く含まれるとともに、4つの不明種が位置していた。

エゾボラモドキ種群を含め、日本海にのみ分布する種はなかった（既報では、ウネエゾボラ系統の浅海種が日本海に分布するとされる）。系統A-Cでは、北海道・東北地方の太平洋側とオホーツク海に分布する種・集団が姉妹関係をつくるケースが認められた。

(3) エゾボラ属では、エゾバイ属とは異なり、日本海と隣接海域の間で種分化が起きたことをうかがわせる事例は（系統樹からは）見出されなかった。本研究で注目したエゾボラモドキ種群には3つの系統があり、3.58Ma、次いで2.03Maに分岐が推定された。分岐後の時間経過を考えれば、これらの間にはエゾバイ属の種に相当するような隔りがあることが明らかになった。太平洋域とオホーツク海との間の姉妹関係は、ムラサキエゾボラとウネエゾボラ、エゾボラの地理的集団の間で、それぞれ分岐年代が2.24Ma、1.86Ma、ダルマエゾボラの両海域の集団で0.71Maであった。

エゾボラモドキ種群 336 個体について実施した集団解析（16S 部分配列に基づく：図5）では、大きく3つの集団が我が国の周辺に分布していることが分かった。すなわち、(i) 太平洋の道東から東北地方沖（図5の黄色）と日本海の能登以西の海域（赤色）、(ii) 能登半島以北の日本海本州沖（青色）、および (iii) 北海道の日本海側とオホーツク海にそれぞれ分布する遺伝子集団（緑色）である。このハプロタイプネットワークに基づく階層クレード分析等の結果によれば、もっとも古い時期に成立した (i) の集団が、日本海

からその隣接海域である太平洋域に広く分布しており、その後孤立化した日本海において

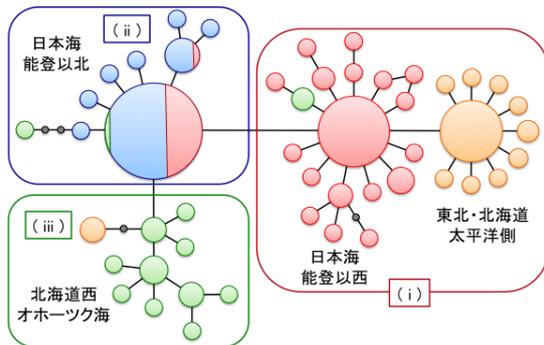


図5. 16S部分配列によるエゾボラモドキ種群のハプロタイプネットワーク。色分けにより、おおよその分布域を示す。(i)~(iii)は階層クレード分析によるグループ分けを示す。

て(i)から(ii)が分化し、さらに(ii)から(iii)が現れたことが推定された。図中、例えば、(iii)の北海道西・オホーツク海のまともり(緑色)に東北・北海道の太平洋側海域のハプロタイプ(黄色)が含まれるような混乱がみられるが、これらはそれぞれの遺伝子集団が成立した後の移住によるものと考えられる。

(4) エゾボラモドキ種群は、もともと日本海で記載報告されたエゾボラモドキ(兵庫県沖)とチヂミエゾボラ(韓国沖とされる)を対象にして設けられたが、これらは形態的にも識別できない。本研究の成果と合わせ、これらは同種と判断される。また、この種群と同じ16Sのハプロタイプを持つ種としてヒレエゾボラおよびカラフトエゾボラがあるが、これらについては形態的な特徴があり、分類上の混乱は解決できなかった。また、エゾボラ属には複数の不明種が認められ、今後、分類学的な整理を行う必要がある。

系統樹からも分かるように、種間における形態の類似・非類似の程度は、必ずしも遺伝的な隔たりには一致していなかった。例えば、エゾボラは太平洋とオホーツク海の集団がおおよそ2Maに分化したことが明らかになった(これは本属内の他種と比べれば、種レベルに相当する違いである)。エゾボラは上述したように鱗状の構造物で特徴づけられるが、その発達程度やその他の形態特徴もさまざまである。これら2海域から得られた個体は螺塔の高さなどの形質で識別できるようで、今後個体数を増やして整理していきたい。本報告書では、全体で和名表示をしているが、エゾボラ属では種小名上の混乱も多く、アルファレベルの分類についても再検討する必要がある。

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1件)

① Shirai SM, Hirose T, Goto T, Kogure Y and Yosho I, Three predominant species groups of deep-sea whelks (Gastropoda: Buccinidae) in the Sea of Japan: their molecular taxonomy and geographic distribution. *Plankton and Benthos Research*, 5: 17-30 (2010).

[学会発表] (計4件)

① 白井滋・廣瀬太郎・養松郁子, ツバイ *Buccinum tsubai* 能登以西集団の分布生態. 第10回日本海ブロック資源研究会, 新潟市, 2013. 01.

② 中山雅子・白井滋, 日本周辺におけるエゾボラモドキ種群の集団分化と形成過程. 日本動物分類学会第48回大会, 船橋市, 2012. 06.

③ 北島二千翔・白井滋, 日本海のエッチュウバイ種群(エゾバイ科)の2系統と浸透性交雑. 日本動物分類学会第48回大会, 船橋市, 2012. 06.

④ 白井滋・廣瀬太郎・養松郁子, 隠岐西方海域におけるツバイ *Buccinum tsubai* の分布生態. 第9回日本海ブロック資源研究会, 新潟市, 2012. 01.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

白井 滋 (SHIRAI SHIGERU)
東京農業大学・生物産業学部・教授
研究者番号: 70371888