

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 28 日現在

機関番号：82709

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25840149

研究課題名(和文) 島嶼における系統地理から探る、きのこ類の収斂的な地下生化の起源

研究課題名(英文) Exploring the history of the convergent evolution of hypogeous fungi based on their island phylogeography

研究代表者

折原 貴道 (Orihara, Takamichi)

神奈川県立生命の星・地球博物館・学芸部・学芸員

研究者番号：30614945

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、主に国内島嶼域に分布する地下生菌の多様性解明と系統分類を推進し、さらに、琉球列島等の島嶼と日本本土間に分断分布する同種・姉妹種間の系統的分化と海峡形成年代を対応させ、分岐年代推定を行うことで、地下生菌の進化的起源を推定することを目標とした。本研究により、イグチ科地下生菌の新属 *Turmalinea* を記載し、本属や近縁の地下生菌属に含まれる複数の新種や未記載種の存在が明らかになった。また、上述の分断分布に対応した遺伝的分化を示す系統が複数認められたが、その程度は一定でなく、中には分化が確認されない系統もあり、現時点でこれらの遺伝的分化を分岐年代推定に用いることは困難であると考えられた。

研究成果の概要(英文)：In this study we first aimed to clarify diversity of hypogeous (sequestrate) fungi in island regions of Japan and addressed their systematics. We further planned to conduct molecular clock analyses based on divergence of hypogeous fungi that showed vicariance between the mainland of Japan and the smaller islands such as Ryukyu Islands coupled with the dates of strait formation between these regions. We found novel genus- and species-level lineages of hypogeous fungi and described several new taxa in the Boletaceae (e.g., the genus *Turmalinea*). Furthermore, we showed certain degrees of genetic divergence between species- and infraspecies-level lineages of hypogeous fungi that reflected the vicariance between the mainland and smaller islands. The degrees of divergence is, however, significantly varied among lineages, and a few of them showed little or no divergence. We therefore concluded that it is premature to apply the genetic information of the vicariance to molecular clock analyses.

研究分野：菌類系統分類学

キーワード：菌類 分類学 地下生菌 シクエストレート菌 生物地理学 種分化 平行進化

## 1. 研究開始当初の背景

きのこ類の地下生化は、担子菌門および子囊菌門の 100 以上の系統において収斂的に生じていることが明らかになっている。地上生のきのこ類から、このような地下生菌への進化は、乾燥に対する適応という説があるものの (Theirs, 1984), 実際には地下生菌の現生種には湿潤な気候を好むものも多く、本説を地下生化の主要因として一般化するの是不十分であると考えられる。きのこ類の地下生化の起源の解明のためには、系統樹上での分岐年代推定が有効であると考えられるものの、きのこ類においては、分岐年代推定のキャリブレーションポイントとして一般的に利用される化石がごく稀にしか発見されず、この手法を用いる際の大きな障壁となっている。このような背景から、地上生菌類から地下生菌への進化的背景については、分子レベルでの研究はほとんど行われてこなかった。

## 2. 研究の目的

本研究では、地下生菌が節足動物や小型哺乳類などによる摂食により孢子散布を行う点に着目し、島嶼域における地下生菌の種内もしくは姉妹種間の系統的分化をキャリブレーションポイントとして利用することを考えた。日本列島には複雑な形成史をもつ島嶼が多く存在するが、特に、琉球列島においては、更新世初期にトカラ海峡やケラマ海峡が形成されてから少なくとも更新世後期に至るまでの長期間、陸橋が形成されず、中琉球 (奄美大島、沖縄本島など) は北琉球 (種子島、屋久島など) や南琉球 (宮古群島、八重山諸島) と地理的に断絶していたと考えられている (Ota, 1998, 木村, 2003)。そこで、琉球列島-本土間などにおいて分断分布する地下生菌の系統的分化を、遺伝的隔離の要因と推測される海峡形成年代と対応させることで、これまで推定が困難であった地下生菌の分岐年代推定を行い、きのこ類の地下生化がいつ、どこで、どのような環境下で生じたのかを明らかにすることを大目的とした。さらに、これまで注目されてこなかった、島嶼域の地下生菌の系統に着目することで、これらの菌類の分類や多様性解明を推進させることも目的として、一連の研究を実施した。

## 3. 研究の方法

### (1) 標本のサンプリング

地下生菌子実体のサンプリングは、島嶼域に重点を置いて実施した。特に、日本本土および大陸から分断されてから年月の経過が著しい島嶼およびその隣接地域において集中的に実施した。助成期間に野外調査を実施した島嶼は、与那国島、石垣島、多良間島、宮古島、栗間島、伊良部島、下地島、久米島、沖縄本島、渡嘉敷島、徳之島、奄美大島、加計呂麻島、屋久島、種子島、対馬、八丈島、奥尻島、利尻島である。また、上記の島嶼域

で採集された地下生菌標本との系統関係の比較のため、九州南部や南関東、中国地方、北海道、そして日本との共通種が多く分布することが知られている中国雲南省などにおいても、野外調査 (サンプリング) を行った。子実体の探索はレーキを用いて表土やリターをかき分ける方法で行った。採集された子実体の形態的特徴を記録するとともに、子実体組織片から、Indicating FTA Card (Whatman Co. Ltd., England) を用いて DNA を抽出した。その後、風乾もしくは凍結乾燥により標本を作製した。標本は神奈川県立生命の星・地球博物館 (KPM) もしくは著者の個人ハーバリウムに保管されている。

### (2) 分子実験および系統解析

抽出された DNA から、以下の DNA 領域の PCR 増幅を行った。核 DNA: リボソーム RNA 遺伝子 (rDNA) ITS 領域および大サブユニット (LSU, 28S), 翻訳伸長因子 *EF-1a*, RNA ポリメラーゼ第 2 サブユニット遺伝子 *RPB1*; ミトコンドリア DNA (一部サンプルのみ実施): リボソーム RNA 遺伝子小サブユニット (SSU), ATP 合成酵素  $F_0$  第 6 サブユニット *ATP6*。PCR 産物を精製したのち、ABI 3730xl DNA Analyser (Applied Biosystems, USA) によって塩基配列を得た。

得られたシーケンスデータの他に、国際ヌクレオチドシーケンスデータベース (INSD) から得たシーケンスを追加し、アラインメントを行ったのち、分子系統解析を実施した。最尤法には raxmlGUI 1.3 (Silvestro and Michalak, 2012) および RAxML version 8 (Stamatakis, 2006), ベイズ推定には MrBayes 3.2 (Ronquist and Huelsenbeck 2003) および BEAST 2 version 2.1.3 (Bouckaert et al., 2014) を用いた。

## 4. 研究成果

### (1) 本研究により得られた標本の概要

本研究により得られた地下生菌標本のうち、以下の属において、国内島嶼域と日本本土に分断分布する地下生菌の系統が含まれることがこれまでに確認された: ステファノスポラ属 *Stephanospora* (ハラタケ目ステファノスポラ科), ショウロ属 *Rhizopogon* (イグチ目ショウロ科), ホシミノタマタケ属 *Octaviania*・ロスビーヴェラ属 *Rossbeevera* (イグチ目イグチ科), ベニタケ属 *Russula* (ベニタケ目ベニタケ科)。これらの属のうち、*Stephanospora* 属については、分断分布と対応した遺伝的分化は観察されなかった。また、本土産の地下生菌を進める過程で、本州産のショウロ *Rhizopogon roseolus* について新知見が得られ、学術誌において公表した (折原ほか, 2014)。分断分布による系統的分化の影響を精査するにあたり、複数地点から比較的多くのサンプルが得られた、*Octaviania*, *Rossbeevera* およびその近縁な地下生菌と、それらとの共通祖先をもつ地上生

菌（ヤマイグチ属 *Leccinum* および *Leccinellum* 属菌）を対象を絞り、以下の研究を進めた。なお、これらの菌類を含む系統群と、今後ヤマイグチ類クレードと称する。

## (2) ヤマイグチ類クレード内の地下生菌の分子系統と分類

ヤマイグチ類クレードに含まれる地下生菌の属は、これまでに *Octaviania*, *Rossbeevera* およびシャモニクシア属 *Chamonixia* が知られているが、国内から報告されているのは *Octaviania* および *Rossbeevera* 属の2属であった。本研究を進める過程で、本州中部の亜高山帯針葉樹林から、これまで国内から報告が無く、アジアにおいても中国から過去に1例報告があるのみだった *Chamonixia caespitosa* を採集・同定し、日本新産属・新産種として報告した (Orihara et al., 2016a)。本種は主にヨーロッパおよび北米に産する稀菌で、核リボソーム遺伝子 ITS 領域の系統解析の結果、日本産標本はヨーロッパよりも北米の標本と系統的關係が強いことが明らかになった (Orihara et al., 2016a)。また、サンプリングおよび分子系統解析を進める過程で、*Octaviania* 属をはじめとする複数の属の地下生菌において、未記載または日本新産と考えられる種の系統が発見され、現在それらの菌の分類学的研究を進めている。

さらに、*Rossbeevera* 属とそれに類似する地下生菌を対象に、形態の詳細な検討や、核およびミトコンドリアの DNA (計5領域・472塩基配列) による遺伝子系統樹と種系統樹の推定などの手法を用い、*Rossbeevera* と姉妹関係にある新属 *Turmalinea* Orihara & N. Maek. (トゥルマリネア属) と、両属の複数の新種および1新亜種の存在を明らかにした (図1; Orihara et al., 2016b)。本研究において記載した分類群は以下のとおりである。

新属 *Turmalinea* Orihara & N. Maek.

## 新種 (6種)

*T. persicina* Orihara (ウスベニタマタケ) : 西日本 (本州西部, 九州, 対馬, 北琉球) のシイ・カシ林から採集されている。

*T. yuwanensis* Orihara : 中琉球 (奄美大島, 沖縄本島など) から採集された、鮮やかなピンク色の地下生菌 (図1)。

*T. chrysocarpa* Orihara & Z.W. Ge : 中国雲南省の山岳地域から採集された黄色の地下生菌。

*T. mesomorpha* Orihara subsp. *mesomorpha* : 本州・北海道のブナ帯に発生。奥尻島からも採集された。触ると青色に変色する。

*Rossbeevera* 属菌と外部形態が類似する。

*Rossbeevera paracyanea* Orihara : 本州西部および北琉球のシイ・カシの森林から発生が記録された稀菌。触ると急激に藍色に変色する。

*R. cryptocyanea* Orihara : 九州・南西諸島 (中琉球・南琉球) のシイ林から採集された (図1)。近縁の既知種アオゾメクロツブタケ (*R. eucyanea* Orihara) と肉眼的識別が困難な隠蔽種。

## 新亜種

*T. mesomorpha* subsp. *sordida* Orihara : 四国の山地帯のブナ林からのみ発生が確認されている。

Orihara et al. (2016b) はさらに、*Rossbeevera* や新属 *Turmalinea* を対象に、核およびミトコンドリア複数領域の系統樹に基づく分子進化や系統地理、これらの分類群に特徴的な、ITS 領域の長大な挿入配列を利用した DNA バーコーディングに関する発展的解析を行った。特に、核 DNA3 領域の結合データセットの系統樹とミトコンドリア2領域の結合データセット系統樹を比較したところ、核系統樹では種レベルの系統關係が高い精度で推定されたのに対し、ミトコンドリア系統樹では、種レベルの系統内での地理的な距離關係がより明瞭に反映されていることが示された。

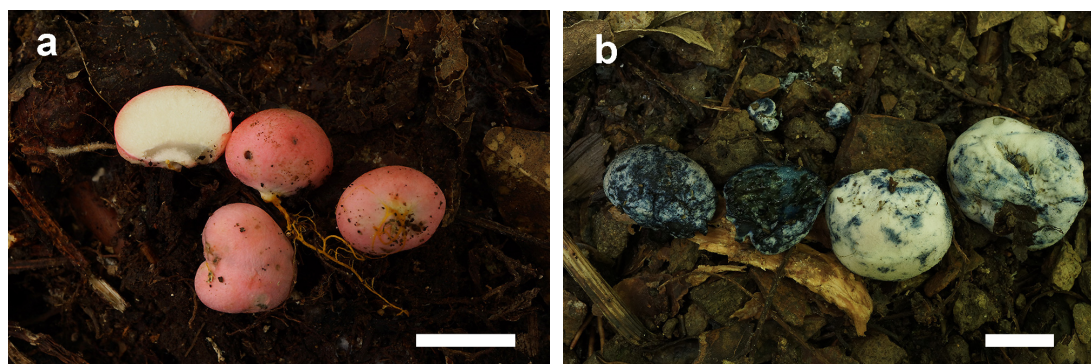


図1. 本研究により新たに記載された、島嶼域に分布する地下生菌。a: *Turmalinea yuwanensis* Orihara. 中琉球からのみ発生が確認されている。b: *Rossbeevera cryptocyanea* Orihara 主に南西諸島 (中・南琉球) に分布する。スケールは1 cm。

*Rossbeevera cryptocyanea* (図1) については、核系統樹では、地理的な分断(中琉球と南琉球)を反映しない種内系統が支持された一方、ミトコンドリア系統樹では、中琉球と南琉球のサンプル間で地理的隔離に対応した、明瞭な系統的分化が示された。これは、同所的に生育する系統間での遺伝子浸透もしくは核系統樹で示された種内系統の不完全な系統ソーティング(incomplete lineage sorting; ILS)により、核系統樹と、片親遺伝であるミトコンドリア DNA の系統樹のトポロジー間に不一致が生じたものであると考えられた。この発見は本研究課題における重要な成果の一つである。

(3) 島嶼域-日本本土間に分断分布する地下生菌および近縁の地上生菌の遺伝的分化

次に、ヤマイグチ類クレードの地下生及び地上生菌を対象に、島嶼域に分布する菌に着目した分子系統解析を行い、トカラ海峡をはじめとする海峡形成に対応した遺伝的分化が種内もしくは姉妹種間の系統において確認されるかどうかについて、検討を行った。分子系統解析には、核 DNA4 領域(ITS rDNA, LSU rDNA, *EF-1α*, *RPB1*)を用い、標本サンプルの不足による姉妹系統関係の誤推定を極力抑えるために、同種内であっても、産地が異なるサンプルは出来る限りシーケンスデータセットに含めて解析を行った。

核 DNA4 領域の結合データセットに基づ

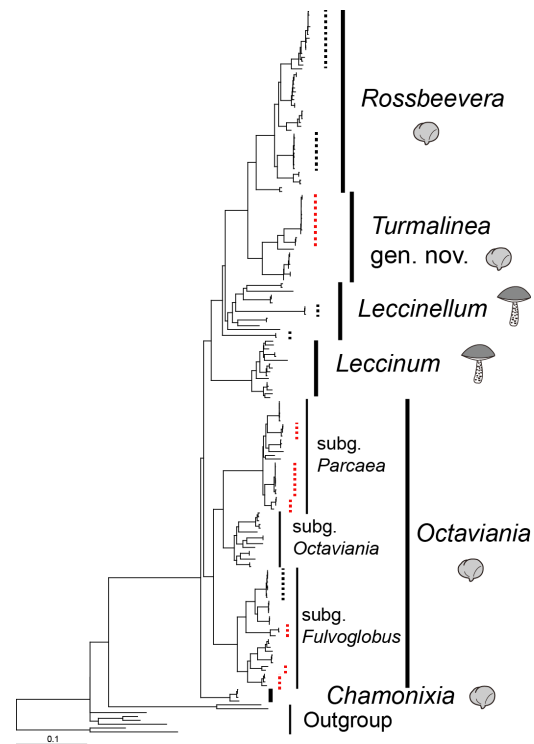


図2. 核 DNA4 領域(189 標本)に基づく、ヤマイグチ類クレードの最尤法系統樹. 点線は琉球列島と本土間で分断分布する系統の位置を示す。それらのうち、赤線は明瞭な遺伝的分化が確認された系統を示す。

表 1. 琉球列島と日本本土間の分断分布が確認された、ヤマイグチ類クレードの菌類の系統と島嶼域間の分化の程度の比較。子実体のタイプ: Sequestrate = シクエストレート菌, 地下生; Boletoid = イグチ型菌, 地上生. 分布パターン区分: A = 日本本土, B = 北琉球, C = 中琉球, D = 南琉球. DNA 領域毎の塩基の置換, 挿入・欠失のペア数: 0 = 0 bp, 1 = 1-2 bp, 2 = 3-5 bp, 3 = >6 bp.

分類群名	子実体のタイプ	分布パターン	DNA 領域			
			ITS	LSU	TEF-1a	RPB1
<i>Octaviania nonae</i>	Sequestrate	A+B - C	3	2	0	0
<i>Octaviania mortae</i>	Sequestrate	A - C	3	2	1	1
<i>Octaviania</i> subg. <i>Parcaea</i> sp.	Sequestrate	A - B+C	3	1	2	0
<i>Octaviania kobayasii</i>	Sequestrate	A - C	3	3	2	1
<i>Octaviania</i> subg. <i>Fulvoglobus</i> sp.	Sequestrate	A - C	N/A	3	2	2
<i>Octaviania</i> sp. "E"	Sequestrate	(A - B+C)	0	0	1	0
<i>Octaviania yaeyamaensis</i> - <i>O. etchuensis</i>	Sequestrate	A - D	3	3	3	3
<i>Turmalinea persicina</i> - <i>T. yuwanensis</i>	Sequestrate	A - C	3	3	3	3
<i>Rossbeevera eucyanea</i>	Sequestrate	A - C	2	1	0	0
<i>Rossbeevera griseovelutina</i>	Sequestrate	A - C+D	0	0	2	0
" <i>Leccinellum</i> " aff. <i>intusrubens</i>	Boletoid	A - D	1	0	1	N/A
<i>Leccinellum</i> aff. <i>griseum</i>	Boletoid	A - C	1	1	1	0

く系統解析の結果, *Octaviania*, *Rossbeevera*, *Turmalinea* に含まれる 10 系統の地下生菌と, *Leccinum* (広義) および *Leccinellum* 属に地上生きのこ (イグチ型菌) 2 系統について, トカラ海峡以南の琉球列島 (中琉球・南琉球) と北琉球・日本本土間での分断分布が認められた (表 1, 図 2). それらのうち, *Octaviania* と *Turmalinea* 両属の地下生菌 6 系統において, トカラ海峡を挟んでサンプル間の明瞭な分化が確認された (表 1). しかし, これらの系統の分化の程度は必ずしも一定でなかった. *Octaviania* 属 *Parcaea* 亜属の未記載種では, 明瞭な地理的分化が確認されたものの, 中琉球および北琉球産のサンプルが, 本土系統と異なる同一クレードを形成し, この結果は海峡形成による琉球列島の形成パターンと一致した.

一方で, *Octaviania* 属 *Fulvoglobus* 亜属の地下生菌未記載種 (*Octaviania* sp. “E”) や, *Rossbeevera* 属の地下生菌 2 種については, トカラ海峡を挟んで分布するサンプル間で, 複数遺伝子領域における明らかな遺伝的分化は確認されなかった (表 1). この原因については現時点では不明であるが, 比較的近年に, 地下生菌子実体を摂食した小動物が, 台風などの偶発的イベントにより拡散した可能性, もしくはこれらの菌が地下生子実体に依らない別の方法で広域に胞子を拡散している可能性などが考えられる. また, 地上生のイグチ型菌の 2 系統についても, 海峡を挟んだ地域間での明瞭な遺伝的分化は認められなかった. 最終氷期には日本列島と陸続きだったと考えられている対馬産の地下生菌 (*Octaviania*, *Turmalinea* 属菌) については, 本土産標本との明らかな遺伝的差異は確認されなかった.

以上の結果から, ヤマイグチ類クレードの地下生菌では, 地上生菌とは異なり, 海峡形成による地理的分断の影響と対応する遺伝的分化がある程度認められるものの, 分化の程度にはばらつきがあるだけでなく, 明瞭な分化がみられない系統も少なからず存在した. 現時点では, このような分化がほとんど生じていない原因が明らかでないため, 地理的分断と対応する分化についても, 海峡の形成がその直接的な原因であると結論付けることはできない. 以上の理由から, 海峡の形成年代を, 海峡間で分断分布する地下生菌系統間の遺伝的距離と対応させて分岐年代推定をするには, 遺伝的分化の程度の差異についての更なる慎重な検討が必要であると判断した. しかしながら, 本研究の結果は, 海峡形成による地理的分断が, 地下生菌の種分化のトリガーとなり, 当該地域における地下生菌の高い種多様性の要因となり得ること示唆している. 今後は, 本研究の結果を踏まえ, 地理的分断の影響を受けない地下生菌の分散パターンについて更なる調査・解析を行い, 引き続き地下生菌

の島嶼域での分断分布を基にした菌類の分岐年代推定の手法の適用可能性について検討してゆく予定である.

#### (引用文献)

- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan TG, Wu C-H, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ. 2014. BEAST2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology* 10: e1003537.
- 木村正昭. 2003. 琉球弧の古環境と古地理. 西田睦, 鹿谷法一, 諸喜田茂充編著. 琉球列島の陸水生物. 東海大学出版会, 東京, pp. 17–24.
- 折原貴道, 岡田豊太郎, 大宮司俊彦, 高木望. 2014. 神奈川県におけるショウロの発生状況. 神奈川県立博物館研究報告 43: 63–66.
- Orihara T, Ohmae M, Yamamoto K. 2016a. First report of *Chamonixia caespitosa* (Boletaceae, Boletales) from Japan and its phylogeographic significance. *Mycoscience* 57: 58–63.
- Orihara T, Lebel T, Ge Z-W, Smith ME, Maekawa N. 2016b. Evolutionary history of the sequestrate genus *Rossbeevera* (Boletaceae) reveals a new genus *Turmalinea* and highlights the utility of ITS minisatellite-like insertions for molecular identification. *Persoonia* 37: 173–198.
- Ota H. 1998. Geographic patterns of endemism and speciation in amphibians and reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to their paleogeographical implications. *Researches on Population Ecology* 40: 189–204.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Silvestro D, Michalak I. 2012. raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. *Organism Diversity and Evolution* 12: 335–337.
- Stamatakis A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690.
- Thiers, H.D., 1984. The secotioid syndrome. *Mycologia* 76: 1–8.

#### 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 3 件)

- ① Orihara T, Lebel T, Ge Z-W, Smith ME, Maekawa N. 2016b. Evolutionary history of the sequestrate genus *Rossbeevera* (Boletaceae) reveals a new genus *Turmalinea* and highlights the utility of ITS minisatellite-like insertions for molecular identification. *Persoonia* 37: 173–198, 査読有.

DOI: 10.3767/003158516X691212

- ② Orihara T., Ohmae M., Yamamoto K. 2016a. First report of *Chamonixia caespitosa* (Boletaceae, Boletales) from Japan and its phylogeographic significance. *Mycoscience* 57: 58–63, 査読有.  
DOI:10.1016/j.myc.2015.08.005
- ③ 折原貴道, 岡田豊太郎, 大宮司俊彦, 高木望. 2014. 神奈川県におけるショウロの発生状況. 神奈川県立博物館研究報告 43: 63–66, 査読有.  
<http://nh.kanagawa-museum.jp/research/bulletin/abstract/43/bull43-5.html>

[学会発表] (計 10 件)

- ① Orihara T., Trappe J.M., Castellano M.A., Claridge A.W. 2015. Multigene analyses unveil the phylogenetic position of the Australasian sequestrate provisional genus, “*Pogisperma*” (Boletaceae, Boletales). *Asian Mycological Congress 2015 (AMC 2015)*, Goa University, Goa, India, 7 Aug. 2015.
- ② Hosaka K., Kasuya T., Orihara T., Nam K.-O. 2015. Endangered or not - a case study on a presumably threatened species of truffle-like fungus from the oceanic islands in Japan. *Asian Mycological Congress 2015 (AMC 2015)*, Goa University, Goa, India, 10 Aug. 2015.
- ③ 折原貴道. 2015. 琉球列島におけるシクエストレート菌の遺伝的分化—ホシミノタマタケ属菌の例. 日本菌学会第 59 回大会, 那覇, 沖縄, 2015 年 5 月 16–17 日.
- ④ Orihara T. 2014. Island phylogeography of truffles: incredibly high genetic diversity of *Octaviania* subg. *Parcaea* (Boletaceae) in the Japanese Archipelago. 10th International Mycological Congress (IMC10), The Queen Sirikit National Convention Center, Bangkok, Thailand, 4–8 Aug. 2014.
- ⑤ 折原貴道, Lebel T., 葛再伟, Smith M.E. 2014. 核およびミトコンドリア系統樹のトポロジー比較から探る, *Rossbeevera* およびその類縁菌の複雑な進化史. 日本菌学会第 58 回大会, 小松, 石川, 2014 年 6 月 15 日.
- ⑥ 大前宗之, 山本航平, 折原貴道. 2014. チャワランタケ科シクエストレート菌 *Delastria* sp. の国内初報告および属内の系統的多様性. 日本菌学会第 58 回大会, 小松, 石川, 2014 年 6 月 15 日.
- ⑦ Orihara T., Smith M.E. 2013. Unique phylogenetic position of an African sequestrate fungus, *Octaviania ivoryana*, within Boletaceae (Boletales, Agaricomycotina). *Asian Mycological Congress 2013 (AMC2013)*, China National Convention Center, Beijing, China, 19–23 Aug. 2013.
- ⑧ 折原貴道, 佐々木廣海, 奈良一秀. 2013.

コガネショウロタケの系統的位置. 日本菌学会第 57 回大会, 世田谷, 東京, 2013 年 6 月.

- ⑨ Orihara T., Lebel T., Ge, Z.-W., Smith M.E., Maekawa N. 2013. Phylogeny and systematics of the sequestrate basidiomycete genus, *Rossbeevera* and allies (Boletaceae, Boletales). *Mycology Colloquium in the FUNNZ Foray*, Matawai, Gisborne, New Zealand, 15 May 2013.
- ⑩ 折原貴道, 大前宗之, 山本航平. 2013. イグチ科シクエストレート菌 *Chamonixia caespitosa* の日本における初記録と系統地理. 平成 25 年度日本菌学会関東支部年次大会, 千葉, 2013 年 4 月 20 日.

[図書] (計 1 件)

- ① 保坂健太郎, 井口潔, 折原貴道. 2013. 明治神宮境内より採集された担子菌類. 鎮座百年記念第二次明治神宮境内総合調査報告書. 国際文献社, 東京, pp. 125-134.

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

○取得状況 (計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
取得年月日:  
国内外の別:

[その他]

ホームページ等

<http://nh.kanagawa-museum.jp/staff/data/st12.html>

6. 研究組織

(1)研究代表者

折原 貴道 (ORIHARA, Takamichi)  
神奈川県立生命の星・地球博物館・学芸員  
研究者番号: 30614945

(2)研究分担者

( )  
研究者番号:

(3)連携研究者

( )  
研究者番号: