

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 8 日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2011～2014

課題番号：23241076

研究課題名(和文) ゲノム民俗植物学による古典園芸植物の文化的意義の検証とその保全方策の確立

研究課題名(英文) Verification by genome ethnobotany of significance of plants for classical gardening plants as a cultural asset and establishment of the preservation plan

研究代表者

大澤 良 (OHSAWA, Ryo)

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号：80211788

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 37,700,000円

研究成果の概要(和文)：わが国の野生集団から江戸時代に育成された古典園芸植物であるサクラソウ、ツツジ、ハナショウブの民俗文化財としての価値を検証するために、花形質の多様性のゲノム情報と園芸の歴史・文化的背景とを併せた解析を試みた。その結果、サクラソウでは、野生種から園芸種への変遷を花器形態の量的変異とDNA多型から明らかにできた。ハナショウブでは、野生のノハナショウブの自生地探索、形質調査、収集・維持活動を行うとともに、様々な花弁形質がノハナショウブから取り入れられていたことを明らかにできた。ツツジでは、花器形態変異を遺伝子レベルで明らかにできた。今後のナショナルコレクション作成へ基本情報を提供できた。

研究成果の概要(英文)：In order to verify the value as ethnobotanical cultural assets of primrose, azalea, and Japanese iris of classic garden plants raised from the Japanese wild relatives at the Edo period, the analysis which combined the genome information on the diversity of flower traits, and the history and the cultural background of horticulture was tried.

In primrose, the changes to horticulture cultivars from wild primrose were made clear from the analysis of quantitative variation of petal form and the DNA polymorphism. It showed clearly that various floral traits were taken in from the Japanese wild iris, and petal form variation was able to be clarified on the gene level in the azalea. In primrose, Japanese wild iris or azalea, we tried to conserve wild populations or local cultivars. These results offer basic information to future national collection creation.

研究分野：植物育種学

キーワード：ゲノム 民族学 古典園芸植物 サクラソウ ツツジ ハナショウブ 文化財

1. 研究開始当初の背景

サクラソウ、ツツジ、ハナショウブなどに代表される古典園芸植物は、わが国が世界に誇れる文化財と言える。これまでに、古典園芸植物の文化的価値に言及してきた多くの研究は文献調査による時代考証が中心であり、園芸品種群の成立過程の解明ならびに園芸品種群の示す遺伝的多様性を生物学的に検証し、評価した例はない。近代育種技術もなかった江戸時代に庶民はどのように野生種から多彩な園芸品種を育成したのかをゲノム情報を駆使して遺伝学的に明らかにすることは、わが国で発展したものの、現在情報がほとんど伝承されていない当時の品種改良技術の解明に繋がる。本研究の対象植物であるサクラソウ、ツツジ、ハナショウブは栄養繁殖性が高いため、現存する園芸品種は江戸時代に作出された個体そのものであり、当時江戸の人々が選抜した遺伝子であることが本研究の重要な点である。一方で、園芸が生物多様性保全に果たす役割は、遺伝資源としての野生植物の生息域外保全の意味だけでなく園芸を楽しむ人々に生物多様性の意義を広く知らしめることにある。

2. 研究の目的

古典園芸植物の文化財的意義を高度な育種技術とその作品である品種群の遺伝組成とをあわせて考察するとともに、それらを産み出したわが国の生物多様性を構成する植物種群としての野生植物集団の価値を検証することおよびその保全の意義を明確にすることが本研究の目的である。

数多い古典園芸植物の中からサクラソウ、ツツジ、ハナショウブを選定した理由は、これら3種はそれぞれの品種が栄養繁殖によって200年以上にわたり維持されていること、植物特性として、草本性双子葉(サクラソウ)、木本性双子葉(ツツジ)、草本性単子葉(ハナショウブ)であり、サクラソウとハナショウブは種内、ツツジは種内および種間での変異・交雑から成立した品種群を網羅すること、先行ゲノム研究の蓄積があること等である。

それぞれの園芸品種は戦後から愛好家により運営されている各種協会・団体の尽力により保存がなされているが、個人依存だけでは品種消滅の危険性がある。本研究はこれらの団体が保存する品種を国の文化財・遺伝資源として継続的に保全するナショナルコレクション構想の基盤を作ることを目指している。

3. 研究の方法

(1) サクラソウ(筑波大)

ゲノム情報の獲得：ゲノムリソース充実のためSSRマーカーと一塩基多型(SNPs)マーカーを開発し、園芸品種と野生種が多様性解析を行った。また、サクラソウ園芸品種の花形態の多様性を作り出している原因遺伝子やその遺伝的変異を明らかにするために、花器

形態形成に関わるサクラソウの遺伝子カタログを整備することを目的として、花器官で発現している遺伝子を網羅的に収集してデータベースの構築を行った。

花色変異のHPLC解析および花型の画像解析：園芸品種花色変異の機構解明のため、花弁色素の定性・定量解析をHPLCにより行うとともに、構造遺伝子の単離および発現解析を行った。画像解析による花型解析を試みた。サクラソウの花器官形態観察については、花器官の分解およびデジタルマイクロスコープによる観察、雄しべや雌蕊の形成に関わるCクラス遺伝子の発現解析を行った。

園芸品種の系統解析：園芸品種の系統関係を解析するために連鎖群ごとに2-3個のDNAマーカーを用いて園芸品種と野生種300個体のstructure解析および系統解析を行った。

(2) ハナショウブ(玉川大・明治大)

ノハナショウブ自生個体群の探索・調査：ハナショウブ品種群は、江戸時代から関東地区に自生していた野生種のノハナショウブから多様な形態を持つ園芸品種群が成立した可能性が示唆されているが、自生地が著しく減少していることから、関東甲信越で未調査の地域を中心に探索収集し、遺伝的な多様性を調査した。

自生ノハナショウブの遺伝的多様性調査：日本各地に自生するノハナショウブに花型や花色などの観賞器官における栽培品種に共通する様々な変異、不良環境抵抗性について重点的に調査した。

園芸品種及びノハナショウブのデータベース作成：伝統的な栽培品種とノハナショウブの遺伝資源としての有用性について、未永く維持・保存・系統進化などの研究がスムーズに遂行できるデータベースを構築した。

DNA多型解析：葉緑体DNA多型とSSRマーカー多型に加え、色素合成遺伝子を同定・単離することで、多様性解析を行った。

(3) ツツジ(島根大・筑波大・明治大・新潟県立植物園)

江戸キリシマ、クルメツツジ、リュウキュウツツジ等の園芸品種のうち、二重咲き、見染性、八重咲きならびに采咲きの花器変異形質を有する品種を材料として、形態形質の観察とその形態形成に関与するMADS遺伝子等を解析した。正常花・野生種との比較により、形質変異の要因を形態と遺伝子レベルで解明し、園芸品種の発達について考察した。

ツツジにおける古典園芸品種発達史に関して、江戸時代の彩色図版「津々し絵本」(国会図書館所蔵)を解読し、解説資料を出版した。また、他の古典資料との品種比較を合わせて、品種成立過程を推察した。

石川県能登地方の江戸キリシマに関するこれまでの調査・研究成果を「のとキリシマツツジガイドブック」として取り纏めて出版し、貴重な地域遺伝資源の啓蒙普及、保護育成ならびに地域活性化を推進した。

4. 研究成果

(1) サクラソウ

ゲノム情報の整備: ゲノムリソース充実のため 20 個の SSR マーカーと 40 個の一塩基多型マーカーを開発し、園芸品種と野生種の多様性解析を行ったところ園芸品種の多様度が低いことが分かった。さらに、分離集団を用いて、異型花柱性に関する QTL 解析を行い、異型花柱性が 1 つの主導遺伝子と多数の QTL によって構成されていることを明らかにした。サクラソウの花器官に由来するトランスクリプトームの解析の結果、花器形成と関係のあることが知られている MADS-box を含む転写因子を捉えることができた。これらの成果は、今後 MADS-box 遺伝子群の発現と八重咲きのような花の形態との関係の解析や遺伝マーカーの開発と園芸品種の詳細な系統関係の解析に有効である。

花色の変異の解析: HPLC による定性・定量解析を行ったところ、色素としては petunidin 配糖体 1 成分 (A1)、malvidin 配糖体 1 成分 (A2)、kaempferol 配糖体 2 成分、caffeoylglucose が特定され、これらの成分について野生種と園芸種を比較したところ、A1 と A2 の量的変異が園芸化に伴って時代とともに拡大していることが明らかとなった。遺伝子発現の解析において、紅色花と白色花の違いが色素合成経路の *F3'5'H* より下流に差があると推定し、*F3'5'H*、*ANS*、*DFR* 遺伝子を解析したが、色素の合成との関連は明らかにできなかった。

画像解析による花型変異の解析: 画像解析による解析の結果、円形度およびすばみ度がサクラソウの花形を示す形質のひとつである花容を定量的に表せることを明らかにした。野生からの園芸化、園芸品種の多様化の時代変遷を定量的に表し、江戸後期に花容が爆発的に多様な方向へ変異したことを明らかにした(図 1)。形態変異の中の八重咲きは雄ずいが花弁化した変異であることを明らかにしたが、形態形成関連遺伝子の発現解析の結果から八重咲きに関連すると推定できる遺伝子は見つからなかった。

園芸品種の系統解析: 品種は野生型に近い群 (W) とそれ以外 (C) の 2 群にわかれた。C 群は W 群に比べて多様な花弁形態変異を示し、大型の花をつける品種が多く、品種育成の方向性解明の鍵になるような知見が得られた。

野生サクラソウ集団の保全: 遺伝的多様性の維持・回復を目的として、人工授粉による個体増殖、土壌シードバンクによる個体増殖および自生地外個体の導入の 3 つの手法の有効性を検討した。上尾集団の遺伝的多様性を維持・回復する手段として、集団内に現存するジェネット間での人工授粉による新規ジェネットおよび花型の作出を試み、状況に応じて、自生地外で保存されている長花柱花の

導入を行うことが有効であると結論できた。

(2) ハナショウブ

自生地保護: 本研究において、東北地方、および本州中部に新たな自生地が発見された。現在までに、日本国内では 69 か所が自生地として認められたことになる。これらの地域の内、45 か所においては乾燥化、開発、栽培種の混植による遺伝子浸食などにより絶滅の危機に瀕していることが明らかになったので、管轄当局の許可の基、株や種子を

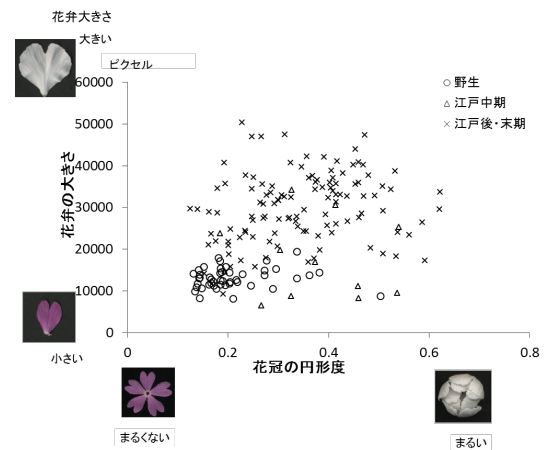


図 1 江戸時代におけるサクラソウ花弁形状の多様化

採取、本学・圃場に「自生地ごとに分類して」保存することとした。日本古来から万葉集の「花かつみ」伝説に見受けられるような、優美な花を古文書を使って解析し、実際に開花したノハナショウブと照合した結果、「花かつみ」と呼ばれる幻の花は、ノハナショウブである可能性が高いことが本研究で植物学的に明らかになった(図 2)。本研究により、青森県の種差海岸における東日本大震災の復興のシンボルとしての保護活動の啓蒙と支援を行った。また、愛知県の花かつみ園では保護活動への助言を行うことができた。



図 2 花かつみの図(左)と実際に開花したノハナショウブ(右)

自生地による花器官の形態変異: これまでノハナショウブには形態・花色に変異は認められないとされてきたが本研究により花器官の形状に関し様々な変異が認められた(図

3)。これらの花容の変異の内、栽培種に取り入れられた変異は平咲き、垂れ咲きなど8形質であり、これらはいずれも品種成立に重要な形質であることが明らかになった。栽培種には、花被数が6枚、あるいは12枚となる多弁花が認められる。野生のノハナショウブの連続変異個体によれば、内花被片が軸方向に伸長して外花被と同じ大きさになることが証明された。花被数が12枚の場合は、花柱枝、雄ずいがか花被化して色素を沈着した結果であることが明らかになった。



図3 ノハナショウブに見られる花容、花被の形態変異

花色の変異解析：ノハナショウブの基調色は赤紫色であるが、ピンク花色をはじめ、白色など合計10花色の存在が明らかになった。これらの花色はいずれも栽培種に導入されているものであった。花色の変異は、自生地により異なっており、青森県では赤紫色の基調色の他にピンク花色、白花、ベルベット、白覆輪などの変異系統が多く見出された。これらの色素を分析した結果、ノハナショウブではマルビジンを主体とし、花色がピンク、白になるにつれ、これらの色素は消失することが明らかになった。青色花色の発現は、デルフィニジンによる色素発現ではなく、フラボノイド、タンニンを含むコピングメンテーション効果によるものであった。以上の結果から、野生のノハナショウブには花器官の形態変異、花色の変異が多く、これらは栽培種に共通する形質であることが初めて明らかにされた。

江戸時代に育成されたハナショウブ品種の保存：ハナショウブの育種は、江戸時代に隆盛を極め現在もそれらの品種群を觀賞している。ところが、近年になって品種劣化が生じ、間違えることのないようにして保存している機関はない。そこで、本研究では江戸系、肥後系、伊勢系、大船系、アメリカ系に分けて品種を収集し、維持・保存を試みた結果、本学圃場において約400品種を保有するに至った。これらはわが国が世界に誇る貴重な文化財である。各品種について、形質調査を行いホームページを作成した。

DNA多型による多様性解析：Dual suppression PCR法およびCompound microsatellite marker法を用いて9座のマイクロサテライト(SSR)マーカーを開発し、ノハナショウブ野生集団間の遺伝的多様性および遺伝的分化の把握を試みた結果、ノハナショウブ野生集団内の遺伝的多様性は現在高いレベルで維持されているものの、高い近交

係数(F_{IS})を示し、今後ノハナショウブの遺伝的多様性が失われていく可能性があることが示唆された。本研究で開発したマーカーは他のアヤメ属植物14種に対して適用可能であることも確認した。

(3) ツツジ

花器形態変異の形態学的観察および遺伝子解析：野生種または園芸品種の正常花と花器形質変異品種を用いた各花器器官の形態比較観察より、各品種の変異の様相を把握することが出来た。また、野生種または園芸品種の正常花から単離したMADS-box遺伝子等について、花器形質変異品種との比較により、花器変異の形成機構を推察することが出来た。本研究によって明らかになった花器形態変異とそれに関連する形態形成遺伝子の変異は以下のようにまとめられた。

- ・ 二重咲き；がくの花弁化；BクラスPI遺伝子の挿入変異
- ・ 見染性；花弁のがく化；BクラスAP3遺伝子の挿入変異
- ・ 八重咲き；雄しべや雌しべの花弁化；CクラスAG遺伝子の挿入または欠損変異
- ・ 采咲き；花弁のしべ化や狭細化等；CクラスAG遺伝子の変異、またはWOX遺伝子の挿入変異

なお、上記の各形質変異においては、各花器形質変異によって、各品種固有の遺伝子配列変異を有する変異形質と、大半の品種で共通の遺伝子配列変異を有する変異形質があることが解明されている。これらの遺伝子情報の活用により品種発達や品種伝播に関して重要な情報が提供されると考えられる。特に二重咲きや見染性については変異形質に対応したDNAマーカーが開発されたことから、今後の品種発達に関する研究や古典品種の花器変異遺伝子を活用した新品種育成におけるマーカーとしての活用が期待される。

花色変異の遺伝子解析：花常緑性ツツジ花冠における花色変異について、HPLCによる分析から、ミヤマキリシマはシアニジン系およびデルフィニジン系の両色素を有していたが、ヤマツツジはシアニジン系色素のみを有していること、シアニジン系色素のみを有しながら紅紫色系花色を呈するミヤマキリシマでは、コピングメンテーション効果の有無が影響していることを明らかにした。リアルタイムPCRによる発現解析では、全ての個体で色素合成に関わるF3'5'H遺伝子、DFR遺伝子、ANS遺伝子が発現していたが、F3'5'H遺伝子の発現の有無は個体によって異なり、特にデルフィニジン系色素を有する個体ではF3'5'H遺伝子の発現が必要不可欠であることが示唆された。

古文書解析による江戸時代育成品種の多様性解析：江戸時代の彩色図版「津々し絵本」(国会図書館所蔵)(図4)に現代語訳を加えて復刻した解説資料を出版し、他の資料と比較した古典品種のデータと比較した。

「津ゝじ絵本」の特徴は、品種名とその簡単な解説付きで何より136品種の彩色図が掲載されていることであり、ツツジの古典園芸資料においてこのような彩色資料をはじめて一般に紹介する機会を得た。今回「津ゝじ絵本」を調査した結果、「錦繡枕」、「花壇綱目」および「花壇地錦抄」のツツジ等の園芸書と数多くの同名の品種が掲載されていることから、これまで不明であった江戸時代中期のツツジ園芸品種の花色や形態の詳細が明らかになり、現存品種との比較研究もできる点で研究資料としての学術的価値は大きいと考えられる。また、列挙された品種の解説には、「当年出申候」、「さつまより」、「琉球もの」のような貴重な品種の産地情報の解説が加えられており、ツツジの栽培が流行する中、新しい品種が次々と各地方より集まってきた品種成立過程の一端が明らかになった。



図4 解説書を出版した江戸時代のツツジ品種彩色図版「津ゝじ絵本」(国会図書館所蔵)の一部

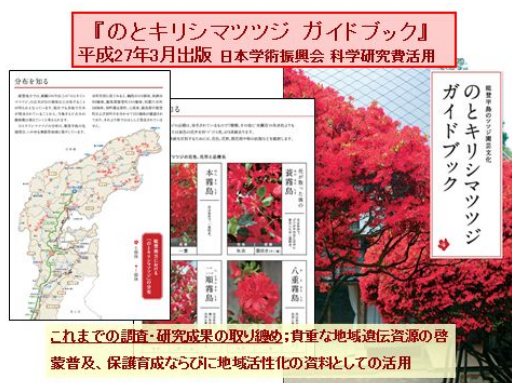


図5 出版した石川県能登地方の江戸キリシマの解説書「のどきリシマツツジガイドブック」の一部

地方残存品種の保護活動: 石川県能登地方において、樹齢100年を超える江戸キリシマの古木が500本以上現存することがこれまでの調査で確認されており、これまでの各古木の分布や品種調査、古文献等による園芸発達史の調査結果を「のどきリシマツツジガイドブック」(図5)として取り纏めて出版した。

能登地域で長年維持されてきた貴重な地域遺伝資源の啓蒙普及、保護育成ならびに地域活性化のための資料としての活用が大いに期待される。

DNA解析による地方品種の由来推定: ツツジ園芸品種群のひとつであるが、期限が不明であったオオヤマツツジ、ハンノウツツジ、アシタカツツジ、ミカワヤマツツジについて形態調査とSSR解析に基づく調査により起原の推定を試みた。オオヤマツツジはヤマツツジとケラマツツジ亜節園芸品種群との間の雑種起源である可能性が高いことが明らかとなり、種としての分類学的位置づけを見直す必要があることが示唆された。また、ハンノウツツジは、ヤマツツジとサツキ野生種あるいは園芸品種との間の雑種起源である可能性が高く、花粉親がサツキ、種子親がヤマツツジとして成立した可能性が示唆された。アシタカツツジはサツキ亜節ヤマツツジ列内で独自に分化した可能性の高い野生種であることが明らかになった。さらに、ミカワヤマツツジはヤマツツジ変異種であることが示唆された。これらの結果から、ツツジ属の園芸品種の成立過程には、野生種の変異として成立したもの、種間交雑で成立したものと、栽培種との交雑によって成立したものと多様な成立過程を内包していることが明らかになった。

結論: 本研究において、江戸時代生み出されたサクラソウ、ツツジ、ハナショウブの花器形態の多様性の遺伝的背景について多くの知見が得られたものの、それらがどのように集積され園芸品種の多様化が進んだのかを解明するには至らなかった。古文書の解析も合わせることで、これらの園芸品種の文化財的価値について新しい観点から考察できた。その成果は、今後古典園芸植物のナショナルコレクション構築へ自然科学的基本情報を与えたと言える。

5. 主な発表論文等

(雑誌論文)(計45件)

Hashimoto N., Ohsawa R., Kitajima J., Iwashina T. (2015) New Flavonol Glycosides from the leaves and flowers of *Primula sieboldii*, Natural Product Communications 10:421-423, 査読有, WWW.naturalproduct.us

Mizuta D., Nakatsuka A., Ban T., Miyajima I. and Kobayashi N. (2014) Pigment composition patterns and expression of anthocyanin biosynthesis genes in *Rhododendron kiusianum*, *R. kaempferi*, and their natural hybrids on Kirishima mountain mass, Japan. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 83: 156-162, 査読有 doi.org/10.2503/jjshs1.CH-087

Tasaki K., Nakatsuka A., Cheon K.-S. and

Kobayashi N.(2014) Expression of MADS-box genes in narrow-petaled cultivars of *Rhododendron macrosepalum* Maxim. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 83:52-58, doi.org/10.2503/jjshs1.CH-030

Kobayashi N.(2013) Evaluation and application of evergreen azalea resources of Japan. Acta Horticulturae 990:213-219, 査読有 http://www.actahort.org/books/990/990_24.htm

半田 高(2013) 園芸種から野生種への遺伝子移入—オオヤマツツジを例に—, ランドスケープ研究 77:272-273. 査読有, <http://www.jila-zouen.org/journal/lrj/contents>, Miyano, M., A. Nakayama, Y. Kurashige and T. Handa (2013) Origin of wild *Rhododendrom transiens* and its cultivars by microsatellite analysis, Acta Horticulturae 990:229-233., 査読有 http://www.actahort.org/books/990/990_24.htm

Tasaki K., Nakatsuka A., Cheon K.-S., Koga M. and Kobayashi N.(2012), Morphological and expression analyses of MADS genes in Japanese traditional narrow- and/or staminoid-petaled cultivars of *Rhododendron kaempferi* Planch. Scientia Horticulturae 134:191-199, 査読有 doi:10.1016/j.scienta.2011.11.013

吉田康子・小玉昌孝・本城正憲・大澤 良(2012)埼玉県荒川水系江川下流域に自生するサクラソウ野生集団における遺伝的多様性の維持・回復のための保全遺伝学的研究, 保全生態学研究 17: 211-219. 査読有 <http://ci.nii.ac.jp/els/110009553305>.

平松渚・松本和浩・田淵俊人. 2011. 白神山地に自生するノハナショウブに関する研究(第3報) 秋田県藤里町素波里湖に自生するノハナショウブの外部形態と花色の変異に関する研究. 白神研究 7: 20-26. 査読有, <http://www.hirosaki-u.ac.jp/hupress2010/11/>

Ueno, S., Y. Yoshida, Y. Taguchi, T. Ujino-Ihara, N. Kitamoto, M. Honjo, R. Ohsawa, I. Washitani, Y. Tsumura (2011) Generation of expressed sequence tags, development of microsatellite and single nucleotide polymorphism markers in *Primula sieboldii* E. Morren (Primulaceae) and its effectiveness for analysis of genetic diversity in natural and horticultural populations Breeding Science 61:234-243. 査読有 doi.org/10.1270/jsbbs.61.234

Yoshida, Y., S. Ueno, M. Honjo, N. Kitamoto, M Nagai, I. Washitani, Y. Tsumura, Y. Yasui, R. Ohsawa (2011) QTL analysis of heterostyly in *Primula sieboldii* and its application for morph identification in wild populations Annals of Botany 108:133-142., 査読有 doi: 10.1093/aob/mcr117

〔学会発表〕(計 79 件)
以下 3 課題: 第 2 回植物研究会「伝統園芸植物の保全とナショナルコレクション」(招待講演) 2014 年 10 月 16 日 (新潟県立植物園、新潟県・新潟市)

- 小林伸雄 (2014) 世界に誇る日本のツツジ 遺伝資源の評価と活用
- 田淵俊人 (2014) 古典園芸植物の花菖蒲—その起源となったノハナショウブの文化財、遺伝資源としての保存
- 大澤 良 (2014) 江戸が育てた桜草、科学の眼で見たサクラソウ園芸史

〔図書〕(計 10 件)

- 倉重祐二, 小林伸雄 (2015) のとキリシマツツジガイドブック, 島根大学植物育種学研究室 PP40
- 倉重祐二・小林伸雄・秋山伸一 (2013) 「津よし絵本」解説 発行 島根大学生物資源科学部, (財)新潟県都市緑化センター新潟県立植物園 PP114.
- 大澤 良 (2013) サクラソウ 武士が育てた園芸品種, 栽培植物の自然史 第 8 章、北海道大学出版会、PP384.

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.tamagawa.ac.jp/agriculture/teachers/tabuchi/dictionary/index.html>
玉川大学農学部, 花菖蒲図鑑 (改定版)
<http://www.nourin.tsukuba.ac.jp/sakurasou/>
筑波大学農林技術センター, 桜草の世界 (改定版)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大澤 良 (OHSAWA, RYO)
筑波大学・生命環境系・教授
研究者番号: 8 0 2 1 1 7 8 8

(2) 研究分担者

半田 高 (HANDA, TAKASHI)
明治大学・農学部・教授
研究者番号: 0 0 1 9 2 7 8 0
小林伸雄 (KOBAYASHI, NOBUO)
島根大学・生物資源科学部・教授
研究者番号: 0 0 3 6 2 4 2 6
田淵俊人 (TABUCHI, TOSHIHITO)
玉川大学・農学部・教授
研究者番号: 7 0 1 8 8 4 0 7
水田大輝 (MIZUTA, DAIKI)
筑波大学・生命環境系・助教
研究者番号: 3 0 5 9 5 0 9 5
吉田康子 (YOSHIDA, YASUKO)
神戸大学・農学研究院・助教
研究者番号: 5 0 5 8 2 6 7 5
上野真義 (UENO, MASAYOSHI)
国立研究開発法人森林総合研究所・森林遺伝研究領域・研究員
研究者番号: 4 0 4 1 4 4 7 9