

令和元年6月11日現在

機関番号：12614

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2018

課題番号：15K07194

研究課題名(和文) 緑藻スジアオノリのヘテロ接合型無性生殖個体に関する進化生態学的研究

研究課題名(英文) Evolutionary ecology of asexual green alga *Ulva prolifera* including many heterozygous genotypes

研究代表者

神谷 充伸 (Kamiya, Mitsunobu)

東京海洋大学・学術研究院・教授

研究者番号：00281139

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：スジアオノリ種内で高頻度に検出された8つのhsp90遺伝子型は、分布パターンから4つのエコタイプ(型：三方五湖全域、型：三方五湖下流・湾口域、型：三方五湖下流・湾口域と南川河口域、型：南川河口域)に分けられ、淡水暴露への耐性や低塩濃度での成熟率が異なっていたことから、エコタイプの生理的分化が示唆された。また、着底した生殖細胞の遺伝子型を現地で調べたところ、三方五湖の湾口域において、これまで観察されていなかったエコタイプI型の生殖細胞が検出された。スジアオノリの生殖細胞は広範囲に分散するが、各水域環境に適応した個体のみが生き残ることにより、エコタイプの分布に差異が生じたと考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

大型藻類の遺伝子解析が進み、様々な分類群で種内の遺伝的多型が検出されるとともに、遺伝子型(ハプロタイプ)の組成や頻度が地域によって異なることが明らかになってきた。しかしながら、その違いがどのような要因で生じ、維持されているのかほとんど分かっていない。本研究は、種内の遺伝的差異だけでなく、生理・生態的多型の存在を示すとともに、分布パターンの違いが維持される仕組みを明らかにした点で、意義深いものと考えられる。今後、同様な手法を用いて、様々な大型藻類について生理・生態的特性の解析や種分化プロセスの機構解明が進むことが期待される。

研究成果の概要(英文)：Eight hsp90 genotypes of *Ulva prolifera* mainly detected from Mikata-goko and Minami River were distinguished into four ecotypes based on their distribution patterns: type I found throughout Mikata-goko, type II distributed in the downstream and entrance of Mikata-goko, type III observed in the downstream and entrance of Mikata-goko and Minami River, and type IV limited in Minami River. Tolerance against freshwater exposure and maturation rate in a low salinity medium were different among these ecotypes, suggesting their physiological differentiation. Furthermore, the examination of settled zooids in using hsp90 gene markers revealed that zooids of type I were detected from the entrance of Mikata-goko where thalli of type I had never been observed. Although zooids of various ecotypes were widely dispersed, the zooids of only ecotype(s) adapted to each environmental condition were survived under selection pressure, and this makes the distribution pattern of each ecotype different.

研究分野：藻類学

キーワード：種分化 生理的分化 走光性 ヘテロ接合 無性生殖

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

[無性生殖個体の遺伝的多様性] 陸上の動植物では、無性生殖によって繁殖する種は少なくないが、その多くは必要に応じて有性生殖を行い、遺伝的多様性を維持している。海藻でも同様の繁殖様式を示す種は知られているが、有性生殖を全く行うことがない無性生殖個体も報告されている。これまでの研究により、三方五湖やその周辺に生育するスジアオノリのほとんどが無性生殖によって繁殖していることが示唆された。さらに、核コード遺伝子 *hsp90* の解析により、ほとんどの個体がヘテロ接合型であり、遺伝的にも多様であることが明らかとなった。しかしながら、どのようにして無性生殖化し、遺伝的に多様化したのかは未解明のままである。

[無性生殖個体の優占] 無性生殖はパートナーがいなくても単体で繁殖できることから、無性生殖個体は分布の外れで優占するケースが多い。しかしながら、スジアオノリの無性生殖集団は特に分布の外れに位置しているわけではないため、何か別の要因により無性生殖集団が維持されている可能性がある。ほとんどのスジアオノリ無性生殖個体がヘテロ接合型であったことから、雑種強勢が関与している可能性が考えられるが、海藻類において雑種強勢を示した研究はほとんど皆無である。

2. 研究の目的

一般的に、無性生殖は有性生殖よりも遺伝的な多様性が生じにくく、無性生殖種(個体)は永続的に生き残る確率は低いと考えられている。しかしながら、緑藻スジアオノリの無性生殖個体は遺伝的に均一ではなく、調査地点のほとんどで有性生殖個体よりも優占している。そこで本研究では、スジアオノリの無性生殖化や遺伝的多様性創出のメカニズムを解明するとともに、無性生殖個体が優占する生理生態的要因を特定する。具体的には、生育環境の異なる複数の集団において生殖型、遺伝的多様度、ヘテロ接合度を調査する；交雑実験や継代培養により生殖型の変異を追跡する；異なる生殖型を示す個体を様々な条件で培養し、生理特性と生育環境の関連性を調べる。日本各地の汽水環境において、スジアオノリの遺伝的多様性や分布パターンの普遍性を調査する。

3. 研究の方法

- ・有性生殖集団と無性生殖集団について、*hsp90* 遺伝子マーカーを用いて集団遺伝学的解析を行い、生殖型による遺伝的多様度やヘテロ接合度の違いを明らかにする。
- ・遺伝的に異なる配偶体(単相)間で交雑実験を行い、得られたヘテロ接合型孢子体(複相)を培養して無性生殖化の誘導を検証する。また、天然で得られたヘテロ接合型無性生殖個体を継代培養し、生殖様式を追跡する。
- ・有性生殖型(配偶体&孢子体)と無性生殖型の培養株を用いて、温度、光強度、塩濃度、栄養塩、乾燥などの条件を変えて成長速度や成熟率を比較することにより、生理特性の違いを明らかにする。
- ・日本各地の汽水域からスジアオノリを採集し、*hsp90* の遺伝的多様性と生殖細胞の走光性を調べ、生育する汽水環境との関連性を対比する。

4. 研究成果

(1) 遺伝的・生殖的多様性の解析

多様な塩濃度環境が見られる三方五湖と近傍の南川河口で毎月採集を行い、*hsp90* 核マーカーを用いた遺伝子型解析、生殖細胞の表現型解析および培養による生殖様式の特定制を行った。536個体について解析した結果、14種類の遺伝子型が検出され、全個体の99%がヘテロ接合型であった。図1は優占していた8種類の遺伝子型の出現場所と出現頻度を示している。主な遺伝子型について継代培養したところ、いずれの個体も世代交代を行わず、母藻と同じヘテロ接合の遺伝子型を示したことから、無性生殖によって繁殖していることが示唆された。また、生殖細胞のサイズや鞭毛数が遺伝子型によって異なっており、三方五湖では正の走光性を示す生殖細胞を放出する個体が多かったのに対し(51.3%)、南川河口では少なかった(1.3%)。これらの結果から、多様な汽水環境がスジアオノリの遺伝的多様性、生殖様式の多様性、生態的な分化に影響していると考えられる。

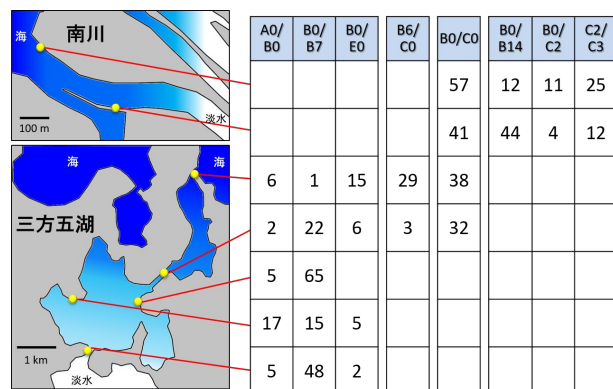


図1 三方五湖と南川で優占するスジアオノリの *hsp90* 遺伝子型の分布と頻度

### (2) 生理特性の解析

スジアオノリ種内で高頻度に検出された 8 つの *hsp90* 遺伝子型は、分布パターンから 4 つのエコタイプ (I型: 三方五湖全域、II型: 三方五湖下流・湾口域、III型: 三方五湖下流・湾口域と南川河口域、IV型: 南川河口域) に分けられる。エコタイプ間で生理的分化が生じている可能性を検証するため、培養株を用いて異なる培養条件における成長率と成熟率を比較した。異なる水温 (5~30°C) または塩濃度 (0~35) で 7 日間培養したところ、エコタイプ間で至適条件に違いは見られず、塩濃度 0 ではいずれのエコタイプも成長を停止した。そこで淡水耐性を比較するために、塩濃度 0 で 0~10 日間培養した後に塩濃度 17.5 で 5 日間培養したところ、エコタイプ I 型では成長率の低下は小さかったが、他のエコタイプでは淡水暴露 4 日目以降に成長率が有意に低下した。次に、2 日に 1 回 (3、6、9 時間) 淡水にさらしながら 1 週間培養したところ、エコタイプ II 型では成長率の低下は小さかったが、他のエコタイプでは成長率が有意に低下した (図 2)。さらに、異なる塩濃度 (0、1.8、7、17.5、35) で藻体の成熟率を比較したところ、塩濃度 7 ではエコタイプ IV 型以外はすべて成熟した。塩濃度 17.5 以上ではいずれのエコタイプも成熟し、塩濃度 1.8 以下ではいずれも成熟しなかった。以上の結果から、スジアオノリのエコタイプは生理的に分化していることが明らかとなった。また、各エコタイプは生育環境 (平均塩濃度、淡水にさらされる時間や頻度) に適応した生理特性をもつことが示唆された。

### (3) 交雑実験

陸上植物や一部の紅藻類では、遺伝的に異なる個体間の交雑によって無性生殖化することが知られているため、スジアオノリでも同様の現象が起こるかを検証した。有性生殖型の場合、交雑によって生じた複相の第一世代 (ヘテロ型孢子体) は、減数分裂して単相の生殖細胞を放出するため、その生殖細胞から発生した第二世代 (ホモ型配偶体) はどちらか片方の対立遺伝子のみを受け継ぐはずである。もしヘテロ型の第二世代が得られれば、減数分裂が行われずに無性生殖化したと見なすことができる。北海道厚岸湖、新潟県三面川、兵庫県円山川、高知県四万十川、宮崎県加江田川から有性生殖型のスジアオノリを採取した。*hsp90* の部分配列を調べたところ 8 つの対立遺伝子が検出されたため、それらの培養株を確立し、6 株の配偶体を用いて交雑実験を行った。交雑を行ったすべての組み合わせで接合反応が起こり、接合子と思われる生殖細胞が得られた。その発芽体の遺伝子型を解析したところ、20 個体中 18 個体が両親の対立遺伝子を受け継いでいたことから、18 組では正常に交配したことが確認された。次に、この 18 組の第一世代培養株から放出された生殖細胞を単離し、得られた第二世代の遺伝子型解析を行った結果、すべてホモ型のみであった。第一世代 (孢子体) で検出された 2 種類の対立遺伝子が第二世代で分離されたことから、今回得られた交雑体はすべて通常の有性生殖型であると考えられる。天然で検出された無性スジアオノリの 12 遺伝子型のうち、A0/B0 と B0/C0 は今回の交雑実験で作出されたが、無性生殖化しなかった。*hsp90* 遺伝子座では同じ遺伝子型でも、他の遺伝子座では配列が異なっている可能性があるため、この結果をもって交雑による無性生殖化を否定することはできない。さらに多様な有性生殖個体を集め、数多くの交雑体を作成することにより、この仮説を検証する必要がある。

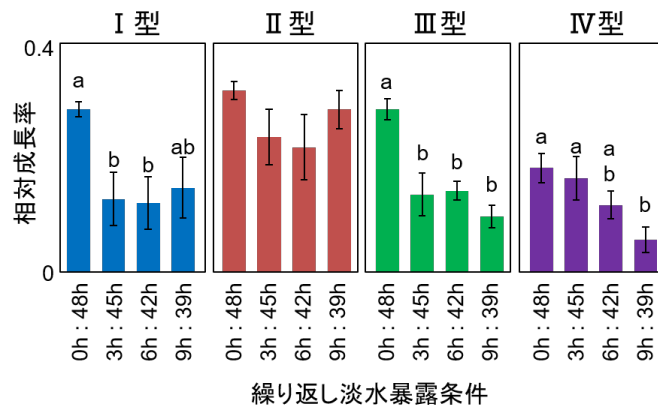


図 2 4 エコタイプの淡水耐性実験。淡水に 0~9 時間暴露したのち、48~39 時間汽水培地に戻す実験を繰り返し、藻体成長率を比較した。n = 6, P < 0.05

### (4) 日本各地のスジアオノリ調査

これまでの研究により、塩濃度環境によって *hsp90* の遺伝子型組成が異なっていること、上流側ほど生殖細胞が正の走光性を示す個体の割合が大きくなることが明らかとなった。このような分布パターンが汽水域で普遍的に見られるかを検証するため、20 水系 60 地点でスジアオノリを採集し、*hsp90* の遺伝子型組成を決定すると共に生殖細胞の走光性を調査した。その結果、

検出された 58 の遺伝子型のうち, 10 の遺伝子型 (U1~U10 型) は複数の水系で検出され, 48 の遺伝子型 (E1~E48 型) は 1 地点のみで検出された。U1, U6, U9 型は下流地点から上流地点まで広く分布していたが, 他の 7 つの遺伝子型は下流地点あるいは上流地点のどちらかに分布が偏っていた。三方五湖と茨城県潤沼は, 他の水系と比べて固有の遺伝子型の割合が著しく低く, 互いによく似た遺伝子型組成を示した。これらの結果は, 水系間の遺伝的交流が制限されていること, 広い分布範囲を示す遺伝子型は, それぞれ類似した生育環境に出現する可能性が高いことを示唆している。走光性に関して, 汽水湖では上流側ほど生殖細胞が正の走光性を示す個体が増加したが, 河川では河口から上流側まで負の走光性を示す個体が多い傾向が見られた。場所によって塩濃度環境が大きく異なる水域では, 生育に適した環境に留まるのに負の走光性が有利なのかもしれない。

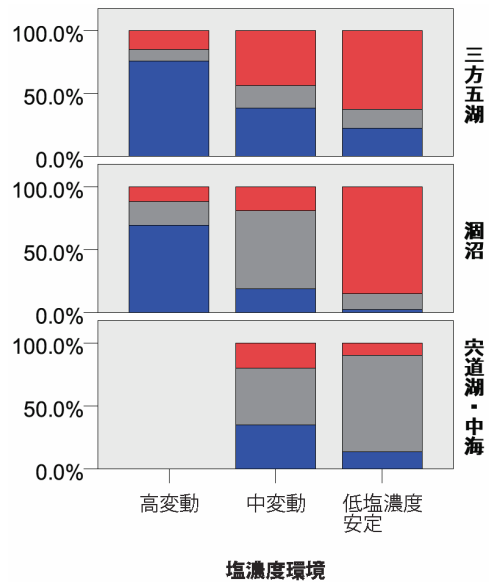


図3 異なる塩濃度環境における走光性型の割合。赤色：正の走光性、青色：負の走光性、灰色：不明瞭な走光性

## 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 15 件)

1. Nakajima, N., Sugimoto N., Ohki, K. & Kamiya, M. (2016) Diversity of phlorotannin profiles among sargassacean species affecting variation and abundance of epiphytes. *European Journal of Phycology* 51: 307–316. [DOI: 10.1080/09670262.2016.1159340]
2. Ichinomiya, M., dos Santos, A. L., Gourvil, P., Yoshikawa, S., Kamiya, M., Ohki, K., Audic, S., de Vargas, C., Noël, M.-H., Vaulot, D. & Kuwata, A. (2016) Diversity and oceanic distribution of the Parmales (Bolidophyceae), a picoplanktonic group closely related to diatoms. *The ISME Journal* [DOI: 10.1038/ismej.2016.38]
3. Yamada, K., Nagasato, C., Motmomura, T., Ichinomiya, M., Kuwata, A., Kamiya, M., Ohki, K. & Yoshikawa, S. (2016) Mitotic spindle formation in *Triparma laevis* NIES-2565 (Parmales, Heterokontophyta). *Protoplasma* 254: 461–471. [DOI: 10.1007/s00709-016-0967-x]
4. Kamiya, M., West, J. A., Karsten, U. & Ganesan, E. K. (2016) Molecular and morphological delineation of *Caloglossa beccarii* and related species (Delesseriaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 55: 640–649. [DOI: 10.2216/16-19.1]
5. Okuda, K., Sekida, S., Hasebe, A., Iwabuchi, M., Kamiya, M. & Hishinuma, T. (2016) Segregative cell division and the cytoskeleton in two species of the genus *Struvea* (Cladophorales, Ulvophyceae, Chlorophyta). *Phycological Research* 64: 219–229. [DOI: 10.1111/pre.12139] (第 20 回日本藻類学会 論文賞受賞)
6. Dudgeon, S., Kübler, J. E., West, J. A., Kamiya, M. & Krueger-Hadfield, S. A. (2017) Asexuality and the cryptic species problem. *Perspective in Phycology* 4: 47–59. [DOI: 10.1127/pip/2017/0070]
7. Nakano, D., Kamiya, M. & Tominaga, O. (2017) Molecular identification of macroalgal fragments in gut contents of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus*. *Fisheries Science* 83: 425–432. [DOI:10.1007/s12562-017-1080-6]
8. Kawasaki, A., Ono, A., Mizuta, S., Kamiya, M., Takenaga, T., & Murakami, S. (2017) The Taurine Content of Japanese Seaweed. *Advances in Experimental Medicine and Biology* 975: 1105–1112.
9. Kamiya, M., Saba, E. & West, J. A. (2017) Marginal distribution and high heterozygosity of asexual *Caloglossa vieillardii* (Delesseriaceae, Rhodophyta) along the Australian coasts. *Journal of Phycology* 53: 1283–1293. [DOI: 10.1111/jpy.12580]
10. Muñoz, L. A., Wynne, M. J., Kamiya, M., West, J. A., Küpper, F. C., Ramírez, M. E. & Peters, A. F.



- (2018) Reinstatement of *Phrix* (Delesseriaceae, Rhodophyta) based on DNA sequence analyses and morpho-anatomical evidence. *Phytotaxa* 33: 215–224. [DOI: 10.11646/phytotaxa.334.3.2]
11. Sotka, E.E., Baumgardner, A.W., Bippus, P.M., Destombe, C., Duermit, E.A., Endo, H., Flanagan, B.A., Kamiya, M., Lees, L.E., Murren, C.J., Nakaoka, M., Shainker, S.J., Strand, A.E., Terada, R., Valero, M., Weinberger, F., Krueger-Hadfield, S.A. (2018) Combining niche shift and population genetic analyses predicts rapid phenotypic evolution during invasion. *Evolutionary Applications* **11**:781-793. [DOI: 10.1111/eva.12592]
  12. Zuccarello, G. C., West, J. A. & Kamiya, M. (2018) Non-monophyly of *Bostrychia simpliciuscula* (Ceramiales, Rhodophyta): multiple species with very similar morphologies, a revised taxonomy of cryptic species. *Phycological Research* 66: 100–107. [DOI: 10.1111/pre.12207]
  13. Kamiya, M., West, J. A. & Zuccarello, G. C. (2018) High species richness and genetic diversity of the genus *Caloglossa* (Delesseriaceae, Rhodophyta) in New Ireland, Papua New Guinea. *Phycological Research* 66: 218-230. [DOI: 10.1111/pre.12223]
  14. Leliaert, F., Payo, D. A., Gurgel, C. F. D., Schils, T., Draisma, S. G., Saunders, G. W., Kamiya, M., Sherwood, A. R., Lin, S-M., Huisman, J. M., Le Gall, L., Anderson, R. J., Bolton, J. J., Mattio, L., Zubia, M., Spokes, T., Vieira, C., Payri, C. E., Coppejans, E., D'hondt, S., Verbruggen, H. & De Clerck, O. (2018). Patterns and drivers of species diversity in the Indo-Pacific red seaweed *Portieria*. *Journal of Biogeography* 2018: 1-15. [DOI: 10.1111/jbi.13410]
  15. Kawai, H., Hanyuda, T., Shibata, K., Kamiya, M., Peters, A.F. 2019. Proposal of a new brown algal species *Mesogloia japonica* sp. nov. (Chordariaceae, Phaeophyceae) and transfer of *Sauvageaugloia ikomae* to *Mesogloia*. *Phycologia*: 58: 63-69. [DOI: 10.1080/00318884.2018.1517537]

〔学会発表〕(計 24 件)

1. 汽水域に生育するスジアオノリの遺伝的・生殖的多様性と分布特性. 小川拓・吉川伸哉・神谷充伸. 北陸植物学会 2015 年度大会. 2015 年 6 月 21 日、石川県金沢市.
2. 多核緑藻サイノメアミハの分割細胞分裂と細胞骨格の動態. 岩淵美紗・神谷充伸・関田諭子・奥田 一雄. 日本植物学会 2015 年度大会. 2015 年 9 月 6 日、新潟市.
3. 淡水エビに寄生するエビヤドリモ属 *Cladogonium* 藻類には複数種いるのか? 芹澤如比古・今井 正・大貫貴清・中曽雅之・小川拓・丹羽一夫・神谷充伸・芹澤(松山)和世. 日本陸水学会甲信越支部会. 2015 年 11 月 28 日、新潟県新潟市.
4. 緑藻エビヤドリモ属 *Cladogonium* における複子嚢タイプの発見と新目の提唱. 芹澤(松山)和世・今井正・大貫貴清・中曽雅之・小川拓・丹羽一夫・神谷充伸・芹澤如比古. 日本藻類学会第 2016 年度大会. 2016 年 3 月 19 日、東京都飯田橋.
5. 無性型スジアオノリ (*Ulva prolifera*) の遺伝子型間における淡水耐性の違い. 小川拓・神谷充伸. 日本藻類学会第 2016 年度大会. 2016 年 3 月 19 日、飯田橋.
6. Taurine content in Japanese seaweed. Kawasaki, A., Ono, A., Mizuta, S., Kamiya, M. & Murakami, S. International Taurine Meeting. 24 May 2016, Soul, South Korea.
7. 食用海藻の現状と未来. 神谷充伸. 北陸合同バイオシンポジウム 2016 年度大会. 2016 年 11 月 4 日、福井県あわら市.
8. 小川拓・神谷充伸. 若狭産スジアオノリの生理特性と生育環境の関連性. 平成 28 年度水産学会中部支部会大会. 2016 年 12 月 3 日、福井県小浜市.
9. 丹羽一夫・神谷充伸. 近縁な海産・淡水産シオグサの遺伝的多様性と分布パターンの比較. 平成 28 年度水産学会中部支部会大会. 2016 年 12 月 3 日、福井県小浜市.
10. 日本各地の汽水環境におけるスジアオノリの遺伝子型と生殖細胞の走光性の違い. 小川拓・神谷充伸. 日本藻類学会第 2017 年度大会. 2017 年 3 月 24 日、高知市.
11. 無性生殖型ササバアヤギヌの起源. 神谷充伸・佐波恵理加・John A. West. 日本藻類学会第 2017 年度大会. 2017 年 3 月 24 日、高知市.
12. Rapid evolution of stress tolerance facilitates the invasion of an ecosystem engineer. E.E. Sotka; A.W. Baumgardner; P. Bippus; C. Destombe; E. Duermit; H. Endo; B.A. Flanagan; M. Kamiya; L. Lees;

C.J. Murren; M. Nakaoka; S. Shainker; A.E. Strand; R. Terada; M. Valero; F. Weinberger; S.A. Krueger-Hadfield. Benthic Ecology Meeting. 13 April 2017, South Carolina, USA.

13. Non-monophyly of *Bostrychia simpliciuscula* (Ceramiales, Rhodophyta): multiple species with very similar morphologies, a revised taxonomy of cryptic species. Zuccarello, G. C., West, J. A. & Kamiya, M. 11th International Phycological Congress. 15 August 2017, Szczecin, Poland.
14. Marginal distribution and high heterozygosity of asexual *Caloglossa vieillardii* (Delesseriaceae, Rhodophyta) along the Australian coasts. Kamiya, M., Saba, E. & West, J. A. 11th International Phycological Congress. 18 August 2017, Szczecin, Poland.
15. Comparison of genetic diversity and distribution patterns among marine and freshwater *Cladophora* species in Japan. Kamiya, M., Niwa, K. & Hayakawa, Y. 8th Asia Pacific Phycological Forum. 6 October 2017, Kuala Lumpur, Malaysia.
16. 海藻の生存戦略. 神谷充伸. 平成 29 年度藻類談話会. 2017 年 11 月 11 日、京都府京都市.
17. 褐藻カヤモノリにおける単為発生生殖を行う雌優占集団: 退化した有性的形質と新たに獲得した無性的形質. 星野雅和・神谷充伸・小亀一弘. 日本藻類学会第 2018 年度大会. 2018 年 3 月 24 日、広島県広島市.
18. 褐藻クロモズク (広義シオミドロ目) の分子系統解析と分類の再検討. 川井浩史・羽生田岳昭・柴田健介・神谷充伸. 日本藻類学会第 2018 年度大会. 2018 年 3 月 24 日、宮城県仙台市.
19. 絶滅危惧海藻ホソエガサにおける至適培養条件の探索. 清水淳平・神谷充伸. 日本植物学会第 82 回大会. 2018 年 9 月 14 日. 広島県広島市.
20. 褐藻カヤモノリの単為生殖系統の起源について. 星野 雅和・神谷充伸・小亀 一弘. 日本藻類学会第 43 回大会. 2019 年 3 月 17 日. 京都府京都市.
21. 隠蔽種を名付ける: 日本産褐藻カヤモノリを 6 種に分ける. 星野 雅和・田中 厚子・上井 進也・神谷充伸・平岡 雅規・小亀 一弘. 日本藻類学会第 43 回大会. 2019 年 3 月 17 日. 京都府京都市.
22. アオサ藻綱シオグサ目における細胞分裂様式の多様性と進化. 小山 知洋・奥田一雄・鈴木秀和・田中 次郎・神谷充伸. 日本藻類学会第 43 回大会. 2019 年 3 月 16 日. 京都府京都市.
23. アオサ藻綱シオグサ目における発生様式の多様性と進化. 小山 知洋・奥田一雄・鈴木 秀和・田中 次郎・神谷充伸. 日本藻類学会第 43 回大会. 2019 年 3 月 17 日. 京都府京都市.
24. 宮城県志津川湾の海藻相. 福岡将之・阿部拓三・鈴木秀和・神谷充伸・田中次郎. 日本藻類学会第 43 回大会. 2019 年 3 月 16 日. 京都府京都市.

〔図書〕(計 2 件)

1. Kamiya, M., Lindstrom, S. C., Nakayama, T., Yokoyama, A., Lin, S.-M., Guiry, M. D., Gurgel, C. F. D., Huisman, J. M., Kitayama, T., Suzuki, M., Cho, T. O. & Frey, W. (2017) Syllabus of Plant Families: Part 2/2. Photoautotrophic eukaryotic Algae Rhodophyta. Borntraeger Science Publishers, Stuttgart, Germany. 171 pp. [ISBN: 978-3-443-01094-2] (分筆)
2. 「海藻の疑問 50 (みんなが知りたいシリーズ)」2016. (日本藻類学会編集) 成山堂書店, 東京. 168 pp. [ISBN: 978-4425830619] (分筆)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

## 6. 研究組織

(1) 研究分担者 なし

(2) 研究協力者 なし

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。